Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО»
(«ТИНРО»)

ИЗВЕСТИЯ ТИНРО

2022 Научный журнал Том 202, вып. 3

IZVESTIYA TINRO

Год основания: 1928, под настоящим названием с 1937 г.
Импакт-фактор РИНЦ: 0,734
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

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ 499
Марченко С.Л. Кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря. Сообщение 1. Производители 499
Зеленников О.В., Багинский Д.В., Седунов П.А. Питание массовых видов рыб природной и заводской молодью тихоокеанских лососей на примере реки Обутонай (о. Сахалин) 521
Грицай Е.В., Степаненко М.А. Гидрологические условия и анализ промысла минтая *Theragra chalcogramma* в наваринском районе в 2017–2021 гг. 535
Марченко С.Л. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря 556
Кузнецов М.Ю., Поляничко В.И., Сыроваткин Е.В. Акустические исследования сайки *Boreogadus saida* (Gadidae) в юго-западной части Чукотского моря в 2003–2020 гг. 580
Ильин О.И. О применении фильтров Калмана в когортных моделях 601

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ 623
Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М. Распределение и классификация макрозообентоса залива Петра Великого Японского моря по отношению к загрязнению донных отложений 623
Лабай В.С., Корнеев Е.С., Абрамова Е.В., Ушаков А.А., Ахмадеева Е.С. Макробентос эстуария типичной «лососевой» реки острова Сахалин (на примере р. Мануй) 640

АКВАКУЛЬТУРА 661
Макоедов А.Н., Макоедов А.А. Искусственное воспроизводство и состояние запасов тихоокеанских лососей 661
Чернышова Ю.С., Прохорова Н.Ю., Галанин Д.А. Опыт выращивания приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в садках в заливе Анива 679

ТЕХНОЛОГИЯ ОБРАБОТКИ ГИДРОБИОНТОВ . 692
Караулова Е.П., Слуцкая Т.Н., Якуш Е.В. Антирадикальные свойства пептидов гидробионтов 692
Шульгина Л.В., Якуш Е.В., Павель К.Г., Солодова Е.А., Мальцев И.В. Технологическая и химическая характеристика колючей акулы *Squalus boretzi* 706

ЭКОНОМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ 719
Макоедов А.Н. Итоги реализации концепции развития рыбного хозяйства Российской Федерации до 2020 года 719

РЕЦЕНЗИИ 737
Животовский Л.А. Рецензия на статью В.Н. Долганова (Известия ТИНРО. 2022. Т. 202, вып. 2. С. 245–254) 737

CONTENTS

BIOLOGICAL RESOURCES 499
Marchenko S.L. Chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) on the continental coast of the Okhotsk Sea. Communication 1 499
Zelennikov O.V., Baginskiy D.V., Sedunov P.A. Feeding of mass fish species with natural and farmed juveniles of pacific salmon on example of the Obutonai River (Sakhalin Island) 521
Gritsay E.V., Stepanenko M.A. Oceanographic conditions and analysis of walleye pollock *Theragra chalcogramma* fishery in the Navarin area in 2017–2021 535
Marchenko S.L. Coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) on the continental coast of the Okhotsk Sea .. 556
Kuznetsov M.Yu., Polyanichko V.I., Syrovatkin E.V. Acoustic researches of arctic cod *Boreogadus saida* (Gadidae) in the south-western Chukchi Sea in 2003–2020 .. 580
Ilin O.I. On application of Kalman filters in cohort models 601

ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES .. 623
Moshchenko A.V., Belan T.A., Borisov B.M. Distribution and classification of macrozoobenthos in Peter the Great Bay of Japan Sea in relation to contamination of bottom sediments 623
Labay V.S., Korneev E.S., Abramova E.V., Ushakov A.A., Akhmadeeva E.S. Macrobenthos in the estuary of a typical «salmon» river of Sakhalin Island (on example of the Manuy River) 640

AQUACULTURE 661
Makoedov A.N., Makoedov A.A. Artificial reproduction and status of stock for pacific salmon 661
Chernyshova Yu.S., Prokhorova N.Yu., Galanin D.A. Experience on growing of japanese scallop *Mizuhopecten yessoensis* in cages in the Aniva Bay 679

TECHNOLOGY OF HYDROBIONTS PROCESSING .. 692
Karaulova E.P., Slutskaya T.N., Yakush E.V. Antiradical properties of peptides from hydrobionts 692
Shulgina L.V., Yakush E.V., Pavel K.G., Solodova E.A., Maltsev I.V. Technological and chemical characteristics of spurdog *Squalus boretzi* 706

ECONOMIC STUDIES 719
Makoedov A.N. Results of implementation of the concept for development of fisheries in the Russian Federation until 2020 719

REVIEWS 737
Zhivotovsky L.A. Review of the article by V.N. Dolganov (Izvestiya TINRO. 2022. Vol. 202, no. 2. P. 245–254) 737

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. Бимиш*, 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; *Дэлинь Дуан*, д-р биол. наук, проф. Океанологического института экспериментальной морской биологии, Китайская академия наук; *Е.П. Дулепова*, 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. Колпаков*, 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 технологии, Япония; *Сейя Нагао*, д-р биол. наук, проф., директор Института технологии природы и окружающей среды, Университет Каназава, 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 Cientifica del Sur, Department of Marine Biology, Peru; *Volvenko Igor V.*, chief researcher (TINRO); *Volkov Anatoly F.*, chief researcher (TINRO); *Dulepova 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; *Rykaczewski 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.; *Slutskaya 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 01.09.2022 г. Формат 70x108/16.
Печ. л. 15,1. Уч.-изд. л. 14,1. Тираж 70 экз.
Заказ № 13. Цена 600 р.
Выход тома в свет 23.09.2022 г.
Отпечатано в издательстве ТИНРО
690091, Владивосток, ул. Западная, 10

© Содержание и оформление. Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»), 2022

Известия ТИНРО

2022 **Том 202, вып. 3. С. 499–520.**

Izvestiya TINRO, 2022, Vol. 202, No. 3, pp. 499–520.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ
BIOLOGICAL RESOURCES

Научная статья
УДК 597.552.511(265.53)
DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-499-520
EDN: GPTOII

КЕТА *ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM) МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ. СООБЩЕНИЕ 1. ПРОИЗВОДИТЕЛИ

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

Аннотация. На материковом побережье Охотского моря кета — широко распространенный вид. Она представлена исключительно рыбами типично анадромного фенотипа. Численность подходов кеты скоррелирована с протяженностью ее нерестовых рек, а динамику ее подходов определяют климатические условия в регионе и пресс промысла. В статье приведены уточненные данные по географической и темпоральной структуре кеты, обобщены сведения о сроках и динамике ее нерестовой миграции, представлены сведения о географической и межгодовой изменчивости биологических показателей.

Ключевые слова: кета *Oncorhynchus keta*, биологическая характеристика, нерестовая миграция, внутривидовая структура, темпоральные группировки, промысел

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

Original article

Chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) on the continental coast of the Okhotsk Sea. Communication 1. The spawners

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

Abstract. Chum salmon is a widely spread species on the continental coast of the Okhotsk Sea presented exclusively by typical anadromous phenotype. Abundance of the runs is well correlated with length of the spawning rivers, whereas dynamics of the runs is determined by variations of climate conditions and press of commercial fishery. Detailed data on geographic and temporal structure of the species are presented, as the summarized data on timing and dynamics of the spawning migration and information on geographic and interannual variability of biological parameters of the spawners.

* *Марченко Сергей Леонидович, кандидат биологических наук, советник, slm@vniro.ru, ORCID 0000-0002-0927-9939.*
© Марченко С.Л., 2022

Keywords: chum salmon, *Oncorhynchus keta*, biological parameters, spawning migration, intraspecific structure, temporal groups, commercial fishery

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

Введение

Кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) — широко распространенный и наиболее востребованный промыслом вид тихоокеанских лососей на материковом побережье Охотского моря. По численности и объемам вылова в регионе она уступает только горбуше *O. gorbuscha* (Walbaum, 1792). Однако в периоды малочисленных подходов последней (например, в начале 2000-х гг.) кета занимала доминирующее положение как по численности подходов, так и по объему вылова.

Цель настоящей работы — обобщение данных о динамике нерестового хода, численности подходов, эколого-географической структуре и условиях воспроизводства кеты материкового побережья Охотского моря за весь период наблюдений.

Материалы и методы

Материалы для настоящей статьи собраны в реках материкового побережья Охотского моря, которое протянулось от р. Пенжина (Пенжинская губа) на северо-востоке до мыса Меньшикова (зал. Сахалинский) на юго-западе (рис. 1).

Сбор биологического материала и регистрирующих возраст структур выполняли в соответствии с общепринятыми методическими рекомендациями [Clutter, Whitesel, 1956; Правдин, 1966; Инструкция…, 1987*].

Биологический анализ кеты выполняли с дискретностью 5 дней. Производителей отлавливали активными (закидные невода, спиннинги, удочки) и пассивными (сети, ставные невода) орудиями лова в нерестовых реках и в морском прибрежье. В случаях сбора материала на рыболовных участках (на базе рыбодобывающих бригад) кету на биологический анализ отбирали из промышленных уловов после их доставки на берег. Объем стандартной пробы — 100 рыб. В период разреженного хода (например, в начале и конце миграции, а также в паводки) допускалось объединение проб в пределах пятидневки и уменьшение объема стандартной пробы. Биологический анализ включал отбор пробы на возраст, измерения длины по Смитту, массы тела (общая и без внутренностей) и гонад, а также определение пола и стадии зрелости половых продуктов. Для расчета индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) просчитывали икринки из фрагмента средней части ястыка.

Морфометрические измерения рыб проводили один раз в декаду по модифицированной схеме И.Ф. Правдина [1966]. Объем выборки составлял 25–30 рыб без выраженных брачных изменений. Для нивелирования аллометрической изменчивости и полового диморфизма пластические признаки трансформировали в индексы Хаксли [Huxley, 1932].

Возраст кеты определен по чешуе с использованием бинокулярного микроскопа МБС-10 (ОАО ЛЗОС, Россия). Чешуи без признаков повреждения просматривали в проходящем свете при увеличении 7 × 8.

Сведения о вылове кеты в водных объектах материкового побережья Охотского моря до 2009 г. предоставлены Охотским филиалом Главрыбвода, с 2009 г. — Охотским и Амурским территориальными управлениями Росрыболовства. Численность производителей кеты, прошедших в реки, определяли в соответствии с рекомендациями

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

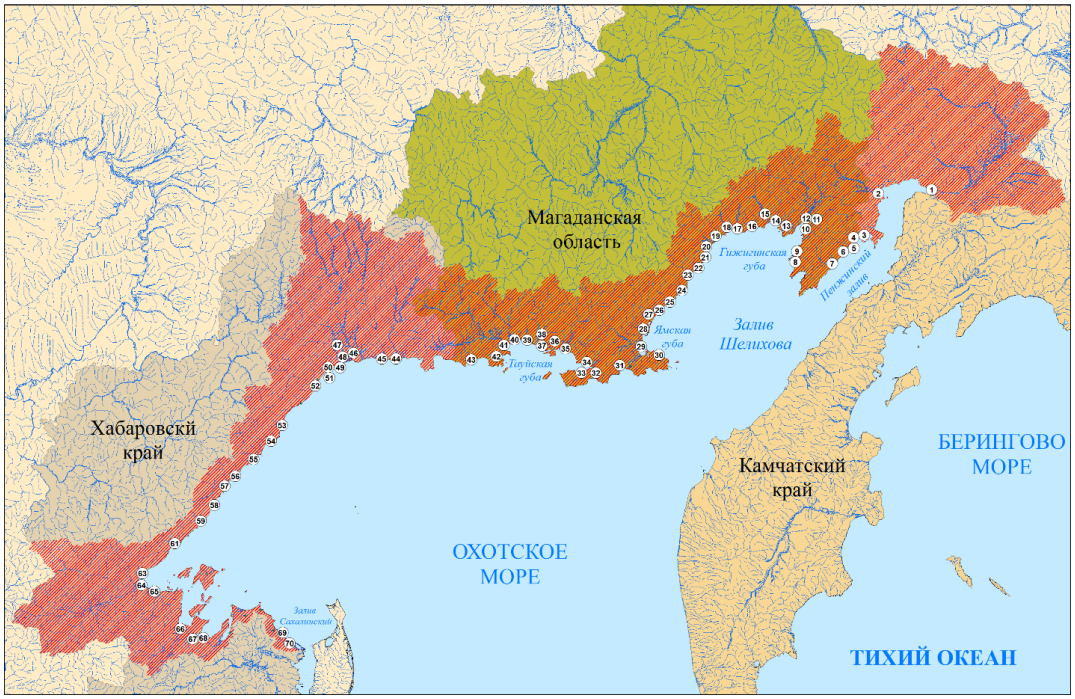


Рис. 1. Карта-схема материкового побережья Охотского моря: *1* — Пенжина, *2* — Парéнь, *3* — Иттитян, *4* — Айчан, *5* — Кыггаваям, *6* — Вавачун, *7* — Кенгевеем, 8 — Имповеем, *9* — Тополовка, *10* — Большая Чайбуха, *11* — Авекова, *12* — Гижига, *13* — Вархалам, *14* — Большая Гарманда, *15* — Наяхан,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

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

В.В. Кондюрина [1965] и А.В. Евзерова [1973, 1975]. Общую численность подхода производителей кеты оценивали как сумму рыб, пропущенных на нерест и изъятых промыслом.

Обобщение рек по сходству динамики численности подходов кеты и исследование изменчивости ее темпоральной структуры выполнили непарно-групповым методом (UPGMA) кластерного анализа. В качестве меры расстояния в первом случае исполь-

зовали 1–коэффициент корреляции Пирсона (1-Pearson r), во втором — Евклидово расстояние (Euclidean distance). Разделение дендрограмм на отдельные дендриты (кластеры) выполняли по точкам перелома, представленным на соответствующих графиках объединения (Graph of amalgamation schedule).

Классификация рек по протяженности на средние (10–100 км) и крупные (> 100 км) дана в соответствии с рекомендациями А.И. Чебатарева [1975]. Жизненные стратегии описаны по М.К. Глубоковскому и С.Л. Марченко [2019].

Статистическая обработка материалов биологических анализов выполнена автором в электронных таблицах MS Excel в соответствии с рекомендациями И.Ф. Правдина [1966] и Г.Ф. Лакина [1980]. Визуализация данных на топооснове проведена в ArcGIS, графики построены в MS Excel, дендрограммы — в Statistica.

Автор систематизировал и обобщил в электронные таблицы MS Excel материалы, накопленные Магаданским и Хабаровским филиалами ВНИРО, Охотским филиалом Главрыбвода, Охотским и Амурским территориальными управлениями Росрыболовства, которые отражают сроки и динамику миграции производителей кеты, их качественные и количественные показатели, результаты аэровизуального учета и промысловой статистики, а также организовал сбор данных по морфометрическим характеристикам кеты. Был инициатором расширения сети сезонных наблюдательных пунктов на реках Магаданской области, на которых осуществляли сбор материалов по качественному составу кеты — с трех до двенадцати. Принимал непосредственное участие в организации исследований, а также в сборе, обобщении и обработке материалов.

Результаты и их обсуждение

Жизненные стратегии. Кета реализует в онтогенезе только проходную жизненную стратегию и представлена только типично анадромным фенотипом [Глубоковский, Марченко, 2019].

Состояние запасов и промысел. На материковом побережье Охотского моря кета — широко распространенный вид, который проходит на нерест во все средние и крупные водотоки. Полные сведения о ее численности, включающие вылов и учет на нерестилищах, есть только с 1966 г. В то же время информация о вылове доступна с 1925 г. (рис. 2). Промысловая статистика в силу значительного варьирования коэффициента изъятия не может быть объективным показателем численности кеты, тем не менее она дает общее представление об уровне ее запасов [Иванков, 1984].

Опираясь на данные промысловой статистики, в динамике запасов кеты материкового побережья Охотского моря можно выделить пять периодов (рис. 2):

— 1925–1956 гг. — период высоких запасов. Численность подходов кеты к побережью достигала 18 млн экз. В этот период был получен максимальный исторический вылов — 33,2 тыс. т (1956 г.), а средний объем добычи был на уровне 14,7 тыс. т. В Магаданской области вылов кеты варьировал от 1,3 до 8,4, в Хабаровском крае — от 4,2 до 23,0 тыс. т. Высоким уловам способствовали не только многочисленные подходы кеты, но и наращивание рыболовных мощностей за счет увеличения числа орудий лова, выставляемых на промысел. Так, только в Охотском районе в этот период на промысле работало до 160 неводов [Волобуев, Марченко, 2011];

— 1957–1967 гг. — период снижения запасов. Он был связан с чередой лет с неблагоприятными для воспроизводства условиями (суровые малоснежные зимы, обсыхание и промерзание нерестилищ), что было причиной закономерного появления ряда неурожайных поколений. Деградацию численности усугубил мощный пресс морского дрифтерного промысла в сочетании с избыточным прибрежным ловом [Волобуев, Марченко, 2011]. Средний вылов за период составил 10,2 тыс. т, в том числе в Магаданской области — 1,9, в Хабаровском крае — 8,3 тыс. т;

— 1968–1977 гг. — период депрессии запасов. Численность подходов кеты не превышала 3,3 млн рыб. Средний вылов по региону составил 1,0 тыс. т, из них в Магаданской

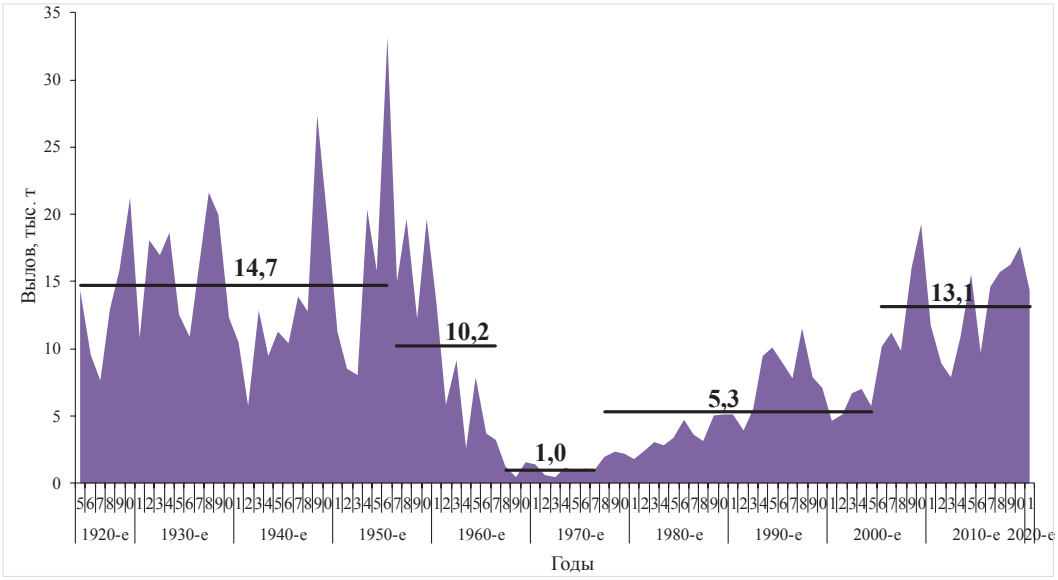


Рис. 2. Динамика вылова кеты на материковом побережье Охотского моря в 1925–2021 гг.
Fig. 2. Dynamics of the chum salmon commercial catch on the continental coast of the Okhotsk Sea in 1925–2021

области — 0,6, в Хабаровском крае — 0,4 тыс. т. Минимальный исторический объем вылова кеты был получен в 1969 г. — 423,4 т при численности подхода в 523,6 тыс. рыб;

— 1978–2005 гг. — период роста запасов. К рекам региона подходило до 7,3 млн производителей кеты. Средний вылов составил 5,3 тыс. т, из них в Магаданской области — 1,6, в Хабаровском крае — 3,7 тыс. т;

— 2006–2021 гг. — период высоких запасов. Численность производителей кеты варьировала от 5,8 до 14,4 млн рыб. Средний вылов составил 13,1 тыс. т, из них в Магаданской области — 2,0, в Хабаровском крае — 11,1 тыс. т.

Крупнейшей нерестовой рекой кеты в регионе является Охота́. Среднемноголетняя численность подходов кеты в нее составляет 1,4 млн рыб при максимуме 3,8 млн рыб. Субдоминантами по численности подходов являются реки Уда (1,0 млн рыб) и Тугур (0,7 млн рыб). Численность подходов кеты в реки Гижига, Наяхан, Яма, Тауй и Кухтуй находится в пределах 0,2–0,3 млн особей, в реки Вилига, Иня, Улья и Тором — от 0,1 до 0,2 млн рыб. В большинство рек побережья подходит до 0,1 млн производителей кеты (рис. 3, А).

Численность подходов кеты скоррелирована с протяженностью ее нерестовых рек, что является отражением площади нерестового фонда и разнообразия гидрологических условий, обеспечивающих эффективное воспроизводство вида. При этом в регионе неоднородность факторов среды, влияющих на численность кеты, прослеживается по формированию нескольких кривых регрессий, которые сохраняют общую закономерность — с увеличением длины реки возрастает численность подхода кеты (рис. 3, Б и 3, В).

Локальные стада (группы рек). Динамика численности поколений кеты имеет выраженную пространственную компоненту — на дендрограммах реки объединены по географическому принципу: гижигинская, ямская, тауйская и охотская группы. При этом р. Яма вошла в гижигинскую группу, что, по-видимому, обусловлено недостатком данных по численности подходов ямской кеты (рис. 4).

Отсутствие длительных рядов наблюдений за динамикой численности поколений кеты рек материкового побережья Пенжинской губы, а также рек, расположенных южнее охотской группы, не позволяет использовать методы многомерного статистичес-

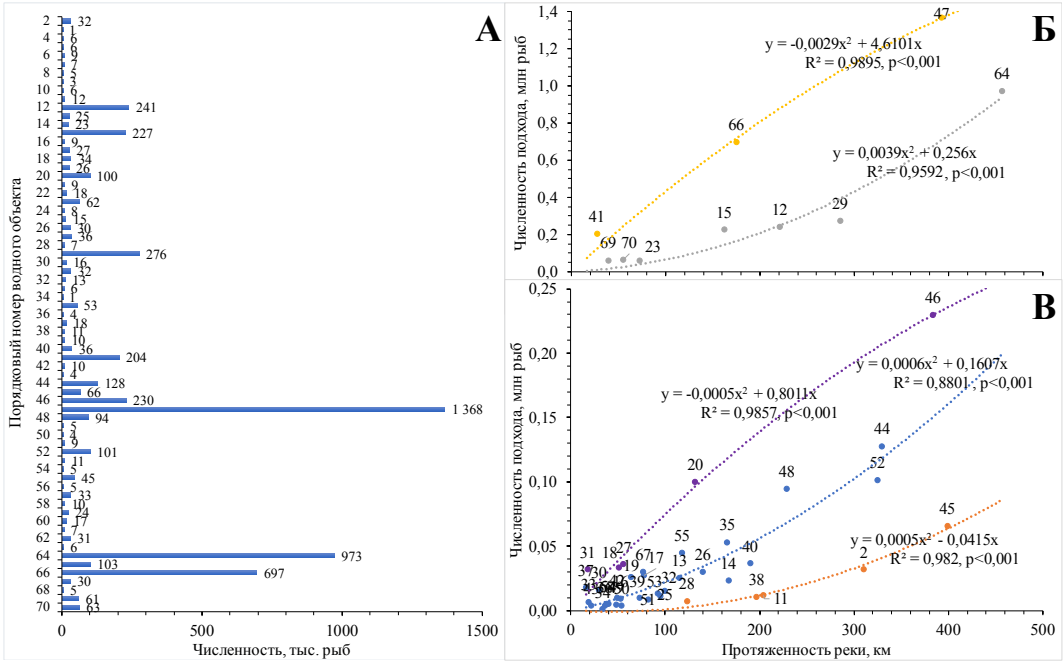


Рис. 3. Средняя численность подходов кеты материкового побережья Охотского моря (**А**) и ее зависимость от длины нерестовых рек (**Б** и **В**). Нумерация рек соответствует приведенной на рис. 1

Fig. 3. Mean abundance of the chum salmon runs on the continental coast of the Okhotsk Sea (**А**) and its dependence on length of the spawning rivers (**Б** and **В**). The rivers numbers as at Fig. 1

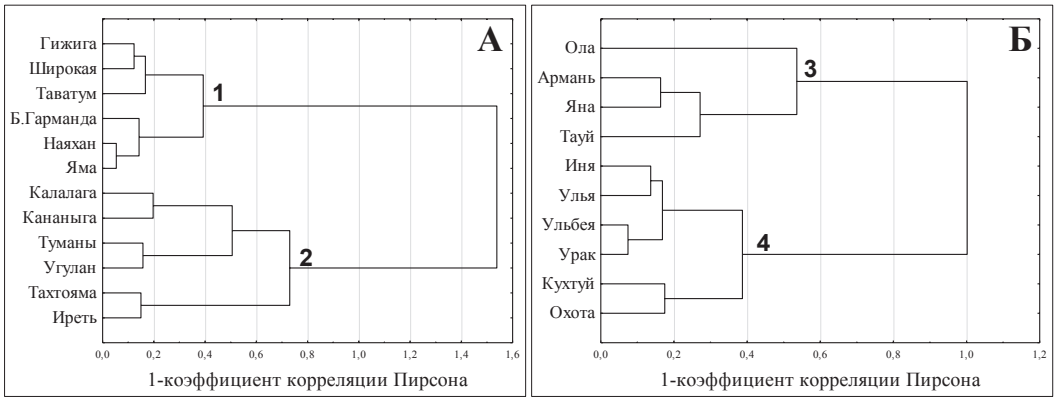


Рис. 4. Дендрограмма объединения рек материкового побережья Охотского моря по динамике численности поколений кеты 1966–2014 гг.: **А** — зал. Шелихова, **Б** — Охотское море. Группы рек: *1* — гижигинская, *2* — ямская, *3* — тауйская, *4* — охотская

Fig. 4. Tree diagram for the rivers on the continental coast of the Okhotsk Sea by dynamics of chum salmon year-classes in 1966–2014: **А** — in the Shelekhov Bay, **Б** — in the Okhotsk Sea. The groups named by the main rivers: *1* — Gizhiga, *2* — Yama, *3* — Tauj, *4* — Okhota

кого анализа для определения границ локальных стад. По этой причине использованы литературные данные. Согласно им реки материкового побережья Пенжинской губы объединены в пенжинскую группу [Клоков, 1973; Волобуев, Марченко, 2011], а реки, расположенные южнее охотского стада, — в удскую (аяно-тугурскую) и ульбано-искинскую группы [Кульбачный, 2010] (рис. 5). Открытым остается вопрос о восточной границе пенжинского стада. Так, не исключено, что в его состав входит р. Таловка [Коваль и др., 2017], а также другие камчатские реки, впадающие в Пенжинскую губу.

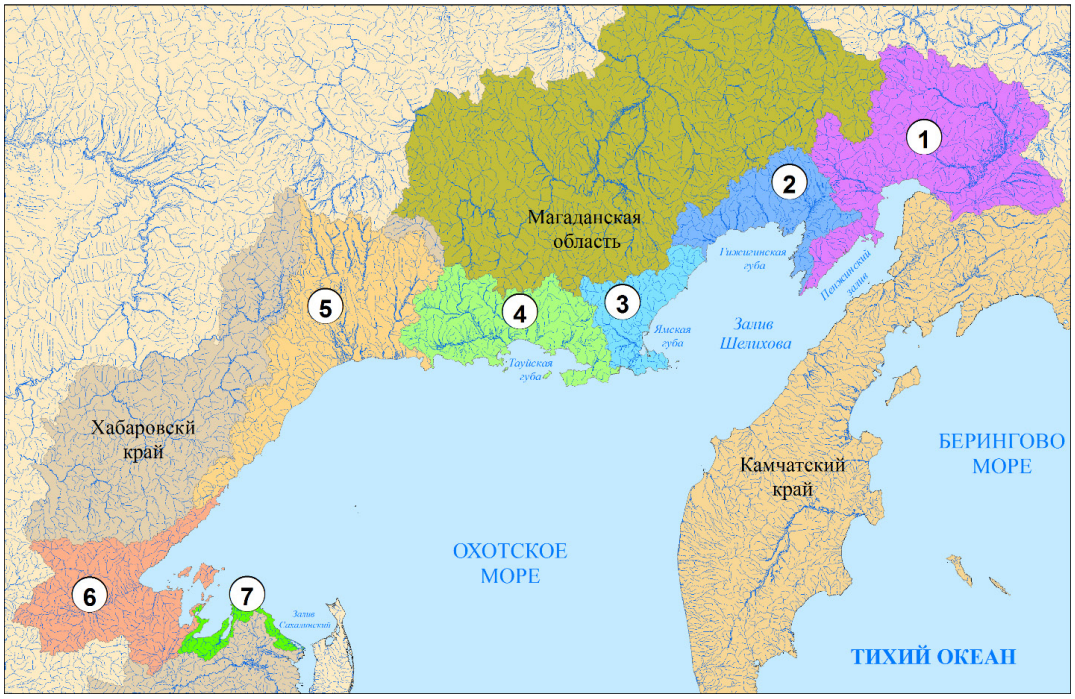


Рис. 5. Карта-схема локальных стад кеты материкового побережья Охотского моря. Группы рек: *1* — пенжинская, *2* — гижигинская, *3* — ямская, *4* — тауйская, *5* — охотская, *6* — удская (аяно-тугурская), *7* — ульбано-искинская

Fig. 5. Scheme of local populations of chum salmon on the continental coast of the Okhotsk Sea: *1* — penzhinskaya, *2* — gizhiginskaya, *3* — yamskaya, *4* — taujskaya, *5* — okhotskaya, *6* — udskaya (ayano-tugurskaya), *7* — ulbano-iskinskaya

Сроки и динамика нерестовой миграции. На материковом побережье Охотского моря наиболее рано гонцы кеты появляются в р. Тауй — в начале мая. Жители пос. Балаганное, расположенного в приустьевой части реки, облавливают их, выставляя короткие сети в промоины во льду. К концу мая — началу июня производители кеты поднимаются на нерестилища, расположенные в озерно-речной системе Чукчá, преодолевая свыше 180 км от устья р. Тауй.

В первой половине июня гонцы кеты проходят в реки Гижига и Ола, в конце июня — в реки Наяхан, Туманы, Яма, Армань, Яна, в начале июля — в реки охотской и удской групп, в середине июля — в реки ульбано-искинской группы. Наиболее поздно начинается ход кеты в реки пенжинской группы и в р. Кулькуты — конец июля — начало августа.

Сроки массовой миграции кеты, как правило, определяют на основе данных промысловой статистики. В конце июня — начале июля к промышленному рыболовству кеты приступают в реках тауйской группы (за исключением р. Кулькуты), в начале июля — в реках гижигинской и ямской групп, а в середине июля — в реках охотской и ульбано-искинской групп. В реках удской группы промысел начинают в конце июля. При этом в крупнейшей реке группы, давшей ей название, — в р. Уда — к промышленному лову приступают на декаду раньше. Наиболее поздно — в начале августа — начинают промысел в Пенжинской губе (табл. 1).

Промышленное рыболовство кеты в регионе завершают в середине-конце сентября (табл. 1), что связано с ухудшением гидрометеорологической обстановки в районах промысла. В то же время рыбы на стадии «серебрянка» продолжают заходить в р. Тауй до сентября включительно, а особи со слабо выраженным брачным нарядом в конце сентября — начале октября обычны на нерестилищах в нижнем течении р. Хурен

Таблица 1

Динамика нерестового хода кеты материкового побережья Охотского моря по пятидневкам, %

Table 1

Dynamics of the chum salmon spawning runs on the continental coast of the Okhotsk Sea, by 5-days, %

Водный объект, река	Месяц, пятидневка																				
	Июнь		Июль						Август						Сентябрь						Ноябрь
	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I
Пенжинская группа рек																					
Пенжина	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,8	3,2	8,2	1,1	13,5	4,2	7,4	8,7	15,1	36,8	–	–
Паре́нь	–	–	–	–	–	–	–	–	–	10,9	14,7	18,6	15,4	12,1	8,9	9,4	10,0	–	–	–	–
Гижигинская группа рек																					
Гижига	Ед.	Ед.	Ед.	0,4	1,8	9,2	12,7	11,9	10,5	11,5	15,4	13,6	3,7	2,3	1,7	4,0	1,3	–	–	–	–
Наяхан	–	–	1,1	0,5	1,6	2,4	4,1	11,3	14,0	13,1	18,7	11,5	12,1	5,8	1,3	1,7	0,8	–	–	–	–
Ямская группа рек																					
Туманы	–	–	0,2	3,4	1,9	7,5	8,5	11,0	10,4	7,7	6,8	10,5	13,9	8,5	5,3	4,4	–	–	–	–	–
Яма	–	–	–	0,1	3,4	4,1	6,4	15,7	12,7	18,9	19,1	7,9	3,6	4,9	1,9	1,2	0,1	–	–	–	–
Тауйская группа рек																					
Кулькуты	–	–	–	–	–	–	–	–	0,6	–	6,0	6,2	2,7	4,1	1,7	10,7	7,1	29,0	16,7	1,3	14,0
Ола	1,1	2,5	8,5	6,6	7,0	13,4	9,6	7,8	9,0	8,4	9,0	6,4	4,4	4,7	0,6	1,0	–	–	–	–	–
Армань	–	Ед.	0,9	2,2	5,7	6,9	8,5	7,8	21,1	5,1	7,6	3,7	4,8	8,8	9,1	7,8	–	–	–	–	–
Яна	–	Ед.	0,5	1,4	5,8	11,9	12,6	18,7	5,7	4,4	5,9	4,8	9,2	6,8	12,3	Ед.	–	–	–	–	–
Тауй	0,2	3,9	11,9	4,7	8,7	7,2	4,0	3,5	10,2	6,2	8,2	13,0	2,6	14,7	1,0	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.
Охотская группа рек																					
Иня	–	–	–	0,1	1,3	4,9	6,1	12,6	7,9	11,6	13,3	10,4	6,7	8,3	5,7	3,4	3,4	1,3	1,1	1,9	–
Ульбея	–	–	–	–	0,8	1,1	2,9	4,6	9,5	10,8	10,0	17,0	21,0	11,8	6,2	2,6	1,7	–	–	–	–
Охота́	–	–	–	Ед.	0,1	0,8	2,1	4,1	5,9	9,8	20,2	18,8	16,7	12,9	5,8	1,4	1,2	0,2	Ед.	Ед.	
Кухтуй	–	–	–	Ед.	0,3	1,8	2,9	6,2	5,8	11,6	21,4	16,1	16,0	10,6	5,0	1,4	0,8	0,1	Ед.	Ед.	–
Урак	–	–	–	Ед.	0,3	1,5	3,6	11,7	9,4	13,5	15,9	18,2	14,7	7,1	2,4	0,8	0,4	0,3	0,1	0,1	–
Чильчикан	–	–	–	–	–	–	11,3	6,4	10,3	5,5	Ед.	5,2	28,8	19,4	10,2	1,9	0,5	0,5	–	–	–
Толмот	–	–	–	–	Ед.	0,7	1,6	4,6	6,9	9,5	12,7	9,6	11,5	22,1	9,4	3,7	0,9	2,0	1,1	3,7	–
Американ	–	–	–	–	–	Ед.	7,0	12,4	0,6	17,7	5,2	20,4	18,3	9,4	5,9	2,1	1,0	–	–	–	–
Улья	–	–	–	–	–	3,9	4,2	12,1	3,3	10,9	10,7	18,1	12,1	23,2	1,5	–	–	–	–	–	–
Гырбы	–	–	–	–	–	1,6	Ед.	3,0	Ед.	38,6	Ед.	10,0	39,4	7,4	–	–	–	–	–	–	–
Алдома	–	–	–	1,1	1,1	9,4	15,3	17,4	8,4	11,9	12,2	9,4	5,1	7,4	1,3	–	–	–	–	–	–

Удская группа рек																			
Уда	–	–	–	0,1	0,1	3,7	6,2	15,3	10,7	14,1	11,7	7,9	5,2	12,7	3,3	3,2	2,8	1,7	0,8	0,5	–
Тором	–	–	–	–	–	–	1,7	1,1	10,0	9,7	3,0	10,0	13,7	6,7	15,3	9,9	0,9	5,3	2,8	9,9	–
Тугур	–	–	–	–	–	–	0,3	5,5	6,5	14,0	14,4	10,1	12,5	13,7	4,4	8,9	5,2	2,5	2,0	Ед.	–
Ульбано-искинская группа рек																					
Зал. Ульбанский	–	–	–	–	3,4	7,2	10,4	9,3	10,4	5,2	15,7	6,1	10,7	7,4	2,3	2,3	2,0	5,1	2,5	–	–
Коль	–	–	–	–	Ед.	0,2	0,1	1,2	0,8	2,4	7,9	16,6	18,4	16,0	13,5	6,3	7,0	9,6	–	–	–
Зал. Сахалинский	–	–	–	–	Ед.	0,1	Ед.	0,2	0,4	1,1	1,9	1,7	8,4	20,9	21,4	12,4	17,2	5,8	4,4	4,1	–

(левый приток р. Челомджа (р. Тауй)), которые расположены примерно в 130 км от устья р. Тауй. Нерестовая миграция тауйской кеты продолжается до декабря включительно. Также до декабря кета проходит в р. Коль (зал. Сахалинский). В конце нерестовой миграции она занимает нерестилища, расположенные в лимнокренах в нижней части водотока, в районе старого пос. Коль-Никольский.

В регионе наиболее поздние сроки массовой нерестовой миграции характерны для кеты р. Кулькуты, созданной искусственно в ходе выполнения научно-исследовательских работ МагаданНИРО по воспроизводству кеты. Посадочный материал был собран в октябре с нерестилищ, расположенных в р. Яма. Иными словами, в р. Кулькуты культивируется ямская кета, которая в родном водотоке не прослеживается в динамике нерестового хода из-за раннего прекращения промысла (табл. 1).

Рассмотрим биологические показатели кеты.

Возрастной состав. Нерестовые подходы кеты в реки побережья состоят из рыб в возрасте 1+–6+ лет. В подходах доминируют четырех- (3+) и пятилетние (4+) особи. В сумме они формируют 78,07–97,20 % подходов. Доля рыб в возрасте 2+, 5+ и 6+ лет варьирует соответственно от 0,34 до 21,93, от 0,26 до 14,77 и от 0,03 до 0,91 %. Единственный случай поимки кеты в возрасте 1+ был зарегистрирован 15 августа 1998 г. на р. Армань. Это был самец с длиной тела 45 см и массой 1,03 кг (табл. 2).

Длина и масса тела. Плодовитость. Средние показатели длины и массы тела, а также плодовитости кеты материкового побережья Охотского моря равны соответственно 64,0 (41,0–86,0) см, 3,52 (0,85–10,00) кг и 2629 (278–14045) икр. Самцы крупнее самок. Соотношение полов в подходах, как правило, близко 1 : 1. Преобладание в биологических анализах самцов или самок наблюдается в случаях, когда исследования охватывают не весь период нерестовой миграции кеты (табл. 3).

Наибольшими средними показателями длины и плодовитости характеризуется кета ямской группы рек, а максимальной средней массой тела — кета охотской группы рек. Наименьшие значения средней длины тела характерны для кеты удского стада, средней массы тела — для удского и ульбано-искинского стад, средней плодовитости — для тауйского стада (табл. 3).

Географическая изменчивость линейно-весовых показателей и плодовитости кеты, также как и численность ее подходов, связана с протяженностью нерестовых рек (рис. 6). По сути, эта изменчивость отражает условия воспроизводства кеты. Так, в небольших по протяженности реках основу нерестового фонда составляют мелководные нерестилища, на которых отбор смещен в сторону небольших по размерам рыб. По мере увеличения длины водотоков в нерестовом фонде кеты возрастает доля глубоких нерестилищ и отбор смещается в сторону крупных особей [Кирпичников, 1979; Коновалов, Шевляков, 1980]. В этом случае у кеты рек Авекова и Уда

Таблица 2

Возрастной состав кеты материкового побережья Охотского моря, %

Table 2

Age composition of chum salmon on the continental coast of the Okhotsk Sea, %

Река	Возраст, лет						N, экз.
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	
Гижигинская группа							
Авекова	–	0,72	42,46	48,41	8,41	–	690
Гижига	–	2,49	42,42	52,04	3,02	0,03	6917
Вархалам	–	4,28	29,63	60,94	5,15	–	1495
Бухта Гарманда	–	1,21	37,62	52,16	9,01	–	1409
Наяхан	–	1,98	42,73	48,12	7,09	0,08	13281
Вилига	–	0,34	51,44	43,07	5,07	0,08	1184
Среднее по группе	**–**	**2,10**	**41,98**	**49,97**	**5,90**	**0,05**	**24976**
Ямская группа							
Туманы	–	3,96	39,84	49,38	6,79	0,03	7422
Яма	–	7,93	37,32	46,31	8,24	0,20	14264
Среднее по группе	**–**	**6,57**	**38,19**	**47,36**	**7,75**	**0,14**	**21686**
Тауйская группа							
Кулькуты	–	21,93	78,07	–	–	–	693
Ола	–	1,27	30,40	59,10	8,32	0,91	8502
Армань	0,030	0,89	31,15	58,94	8,66	0,33	3027
Яна	–	0,45	28,82	55,79	14,77	0,17	4632
Тауй	–	2,23	41,25	49,24	7,09	0,19	38752
Мотыклейка	–	0,45	53,67	40,31	5,57	–	509
Быструха	–	5,66	54,71	32,08	7,55	–	53
Среднее по группе	**0,002**	**2,10**	**38,59**	**51,08**	**7,93**	**0,30**	**56168**
Охотская группа							
Иня	–	3,19	50,47	36,94	9,35	0,05	2193
Кухтуй	–	3,89	49,14	43,22	3,71	0,04	32259
Охота	–	3,07	42,53	47,83	6,54	0,03	7793
Улья	–	0,35	40,42	56,78	2,45	–	856
Алдома	–	5,51	55,1	37,42	1,89	0,08	1216
Среднее по группе	**–**	**3,68**	**48,03**	**43,83**	**4,42**	**0,04**	**44317**
Удская группа							
Уда	–	4,36	87,64	8,00	–	–	275
Тугур	–	7,58	78,62	13,54	0,26	–	3428
Среднее по группе	**–**	**7,35**	**79,29**	**13,12**	**0,24**	**–**	**3703**
Ульбано-искинская группа							
Коль	–	7,54	67,08	23,94	1,44	–	2427
Иска	–	4,27	78,47	16,55	0,71	–	562
Среднее по группе	**–**	**6,93**	**69,22**	**22,55**	**1,30**	**–**	**2989**
По побережью	**0,001**	**3,41**	**43,38**	**46,81**	**6,25**	**0,15**	**153839**

отклонение от общей зависимости размеров от протяженности водотоков, вероятно, объясняется воспроизводством на мелководных нерестовых акваториях.

Вместе с тем в регионе на фоне увеличения длины нерестовых рек снижается относительная плодовитость кеты (рис. 6, Б). Рост соматической составляющей, по-видимому, связан как с необходимостью преодоления рыбами значительных расстояний от устьев до нерестилищ в условиях выраженного течения в реках, что требует повышенных энергетических затрат [Kinnison et al., 2001; Crossin et al., 2004], так и с нерестовым поведением, когда крупные размеры производителей важны для захвата и охраны нерестового участка.

Таблица 3

Биологическая характеристика кеты материкового побережья Охотского моря

Table 3

Biological characteristics of chum salmon on the continental coast of the Okhotsk Sea

Река	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИАП, икр.	Доля самок, %	N, экз.
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола			
Гижигинская группа рек									
Авекова	64,8 ± 0,2 54,0–76,5	61,6 ± 0,2 54,5–75,0	63,0 ± 0,2 54,0–76,5	3,02 ± 0,04 1,88–6,00	2,60 ± 0,02 1,73–4,35	2,79 ± 0,02 1,73–6,00	2362 ± 23 710–3967	56,2	690
Гижига	66,4 ± 0,1 45,0–85,0	63,7 ± 0,1 44,5–79,0	64,9 ± 0,1 44,5–85,0	3,85 ± 0,01 1,33–8,27	3,29 ± 0,01 1,18–5,94	3,55 ± 0,01 1,18–8,27	2681 ± 7 605–5379	53,6	14178
Вархалам	66,0 ± 0,2 51,0–81,0	62,9 ± 0,1 53,0–76,5	64,5 ± 0,1 51,0–81,0	3,46 ± 0,02 1,32–7,27	3,00 ± 0,02 1,70–5,49	3,23 ± 0,02 1,32–7,27	2478 ± 15 1080–3705	50,4	1500
Бухта Гарманда	64,7 ± 0,1 49,5–78,0	62,2 ± 0,1 51,5–75,0	63,4 ± 0,1 49,5–78,0	3,69 ± 0,02 1,45–7,28	3,22 ± 0,02 1,72–5,72	3,44 ± 0,02 1,45–7,28	2813 ± 18 672–8820	53,6	2312
Наяхан	65,0 ± 0,1 46,0–86,0	62,6 ± 0,1 51,0–76,7	63,8 ± 0,1 46,0–86,0	3,60 ± 0,01 1,21–8,38	3,16 ± 0,01 1,32–6,08	3,38 ± 0,01 1,21–8,38	2656 ± 8 506–8480	51,3	16394
Вилига	65,6 ± 0,1 45,0–84,0	64,1 ± 0,1 41,0–82,0	64,8 ± 0,1 41,0–84,0	3,79 ± 0,01 0,85–8,20	3,42 ± 0,01 1,60–6,45	3,60 ± 0,01 0,85–8,20	2594 ± 10 1425–4160	49,3	5233
Среднее	**65,6 ± 0,1 45,0–86,0**	**63,2 ± 0,1 41,0–82,0**	**64,3 ± 0,1 41,0–86,0**	**3,70 ± 0,01 0,85–8,38**	**3,23 ± 0,01 1,18–6,45**	**3,45 ± 0,01 0,85–8,38**	**2656 ± 1 506–8820**	**52,0**	**40307**
Ямская группа рек									
Туманы	64,9 ± 0,1 42,0–82,0	62,6 ± 0,1 47,0–76,0	63,8 ± 0,1 42,0–82,0	3,31 ± 0,01 0,92–7,06	2,94 ± 0,01 1,22–6,23	3,13 ± 0,01 0,92–7,06	2994 ± 18 666–14045	47,2	8824
Яма	67,1 ± 0,1 50,0–83,0	63,8 ± 0,1 44,5–79,5	65,5 ± 0,1 44,5–83,0	3,93 ± 0,01 1,51–10,00	3,31 ± 0,01 1,41–6,34	3,63 ± 0,01 1,41–10,00	2623 ± 8 308–9555	48,0	17256
Среднее	**66,3 ± 0,1 42,0–83,0**	**63,4 ± 0,1 44,5–79,5**	**64,9 ± 0,1 42,0–83,0**	**3,71 ± 0,01 0,92–10,00**	**3,18 ± 0,01 1,22–6,34**	**3,46 ± 0,01 0,92–10,00**	**2736 ± 1 308–14045**	**47,7**	**26080**
Тауйская группа рек									
Кулькуты	64,9 ± 0,2 57,0–78,0	60,8 ± 0,1 53,0–70,0	62,8 ± 0,1 53,0–78,0	3,21 ± 0,03 2,05–5,29	2,70 ± 0,03 1,80–3,92	2,97 ± 0,03 1,80–5,29	2591 ± 24 1520–4154	52,5	699
Ола	65,7 ± 0,1 45,0–83,0	62,2 ± 0,1 48,5–76,0	63,8 ± 0,1 45,0–83,0	3,56 ± 0,01 1,20–7,16	2,96 ± 0,01 1,34–7,10	3,24 ± 0,01 1,20–7,16	2515 ± 8 428–9161	53,9	12127
Армань	65,9 ± 0,1 45,0–80,0	62,2 ± 0,1 50,0–73,0	64,1 ± 0,1 45,0–80,0	3,81 ± 0,01 1,03–6,94	3,07 ± 0,01 1,54–5,27	3,46 ± 0,01 1,03–6,94	2508 ± 12 828–5328	47,6	3702
Яна	67,0 ± 0,1 49,0–82,0	63,4 ± 0,1 49,0–76,0	65,1 ± 0,1 49,0–82,0	3,94 ± 0,01 1,13–7,44	3,22 ± 0,01 1,38–5,70	3,57 ± 0,01 1,13–7,44	2705 ± 9 300–6526	52,1	8047
Тауй	65,6 ± 0,1 47,2–82,0	62,1 ± 0,1 47,0–78,0	63,7 ± 0,1 47,0–82,0	3,90 ± 0,01 1,20–8,25	3,18 ± 0,01 1,09–6,72	3,52 ± 0,01 1,09–8,25	2492 ± 4 278–8611	53,3	39392
Моты-клейка	64,1 ± 0,3 54,0–78,0	60,7 ± 0,2 52,0–71,0	62,2 ± 0,2 52,0–78,0	3,13 ± 0,03 2,07–5,46	2,68 ± 0,03 1,52–4,06	2,87 ± 0,03 1,52–5,46	2472 ± 14 1974–2832	56,6	509
Быструха	64,0 ± 0,4 43,0–80,0	59,8 ± 0,3 52,0–71,0	61,9 ± 0,3 43,0–80,0	2,97 ± 0,04 0,87–7,10	2,45 ± 0,04 1,64–3,83	2,71 ± 0,04 0,87–7,10	2870 ± 54 1170–5197	50,3	302
Среднее	**65,8 ± 0,1 43,0–83,0**	**62,2 ± 0,1 47,0–78,0**	**63,9 ± 0,1 43,0–83,0**	**3,82 ± 0,01 0,87–8,25**	**3,13 ± 0,01 1,09–7,10**	**3,45 ± 0,01 0,87–8,25**	**2529 ± 1 278–9161**	**52,9**	**64778**
Охотская группа рек									
Иня	64,6 ± 0,1 46,0–78,0	61,2 ± 0,1 49,0–78,0	63,1 ± 0,1 46,0–78,0	4,05 ± 0,02 1,26–7,72	3,32 ± 0,02 1,58–6,14	3,72 ± 0,02 1,26–7,72	2542 ± 16 1008–5249	45,1	2598
Кухтуй	65,2 ± 0,0 45,0–81,0	62,3 ± 0,0 48,2–77,0	63,8 ± 0,0 45,0–81,0	4,07 ± 0,00 1,37–8,70	3,40 ± 0,00 1,36–7,17	3,73 ± 0,00 1,36–8,70	2673 ± 4 816–10012	50,9	35263
Охота	65,1 ± 0,1 47,5–84,0	62,0 ± 0,1 47,5–78,0	63,6 ± 0,0 47,5–84,0	4,05 ± 0,01 1,39–8,00	3,37 ± 0,01 1,46–5,92	3,72 ± 0,01 1,39–8,00	2618 ± 7 784–4394	48,6	8074
Улья	66,3 ± 0,2 48,9–78,9	62,7 ± 0,1 53,0–74,5	64,5 ± 0,1 48,9–78,9	3,92 ± 0,02 1,40–6,30	3,19 ± 0,02 1,83–6,25	3,55 ± 0,02 1,40–6,30	2583 ± 20 759–4099	50,8	1464
Алдома	66,2 ± 0,2 52,0–79,5	62,6 ± 0,1 50,5–74,0	64,6 ± 0,1 50,5–79,5	4,11 ± 0,02 1,81–7,02	3,36 ± 0,03 1,80–5,66	3,76 ± 0,02 1,80–7,02	2822 ± 23 892–5270	45,9	1227
Среднее	**65,2 ± 0,1 45,0–84,0**	**62,2 ± 0,1 47,5–78,0**	**63,7 ± 0,1 45,0–84,0**	**4,06 ± 0,01 1,26–8,70**	**3,39 ± 0,01 1,36–7,17**	**3,72 ± 0,01 1,26–8,70**	**2657 ± 1 759–10012**	**50,0**	**48626**

Окончание табл. 3
Table 3 finished

Река	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИАП, икр.	Доля самок, %	N, экз.
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола			
Удская группа рек									
Уда	63,8 ± 0,4 54,5–73,5	59,8 ± 0,3 51,5–68,5	61,9 ± 0,3 51,5–73,5	3,08 ± 0,04 1,77–5,03	2,48 ± 0,05 1,44–3,97	2,80 ± 0,04 1,44–5,03	2566 ± 44 1084–3920	46,2	275
Тугур	64,2 ± 0,1 45,0–80,0	60,6 ± 0,1 48,0–73,0	62,5 ± 0,1 45,0–80,0	3,73 ± 0,01 1,17–7,50	3,06 ± 0,02 1,20–5,98	3,41 ± 0,01 1,17–7,50	2811 ± 17 432–5723	47,9	4789
Среднее	**64,2 ± 0,1 45,0–80,0**	**60,6 ± 0,1 48,0–73,0**	**62,5 ± 0,1 45,0–80,0**	**3,70 ± 0,01 1,17–7,50**	**3,03 ± 0,01 1,20–5,98**	**3,38 ± 0,01 1,17–7,50**	**2796 ± 1 432–5723**	**47,8**	**5064**
Ульбано-искинская группа рек									
Коль	64,8 ± 0,1 45,0–85,0	62,1 ± 0,1 51,0–73,0	63,7 ± 0,1 45,0–85,0	3,51 ± 0,02 1,00–7,26	3,03 ± 0,02 1,44–5,14	3,30 ± 0,02 1,00–7,26	2833 ± 18 844–5564	42,9	2597
Иска	64,0 ± 0,3 50,0–76,0	60,5 ± 0,2 51,0–69,0	62,3 ± 0,2 50,0–76,0	3,41 ± 0,03 1,48–6,55	2,80 ± 0,03 1,59–4,50	3,11 ± 0,03 1,48–6,55	2538 ± 34 1002–3851	48,9	585
Среднее	**64,6 ± 0,1 45,0–85,0**	**61,6 ± 0,1 51,0–73,0**	**63,3 ± 0,1 45,0–85,0**	**3,48 ± 0,01 1,00–7,26**	**2,96 ± 0,00 1,44–5,14**	**3,25 ± 0,00 1,00–7,26**	**2629 ± 0 278–14045**	**44,4**	**3182**
Материковое побережье Охотского моря									
Среднее	**65,6 ± 0,1 42,0–86,0**	**62,5 ± 0,1 41,0–82,0**	**64,0 ± 0,1 41,0–86,0**	**3,83 ± 0,01 0,85–10,00**	**3,22 ± 0,01 1,09–7,17**	**3,52 ± 0,01 0,85–10,00**	**2629 ± 1 278–14045**	**51,0**	**188034**

Примечание. Над чертой — арифметическая средняя ± ошибка арифметической средней; под чертой — пределы варьирования признака.

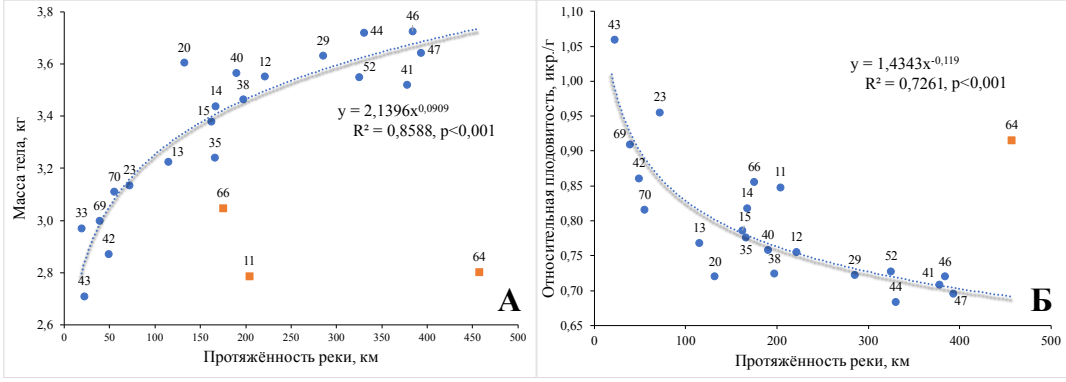


Рис. 6. Зависимость относительной массы тела (**А**) и относительной плодовитости (**Б**) кеты материкового побережья Охотского моря от протяженности нерестовых рек. Нумерация рек соответствует приведенной на рис. 1

Fig. 6. Dependence of the chum salmon relative body weight (**А**) and relative fecundity (**Б**) on length of the spawning rivers on the continental coast of the Okhotsk Sea. The rivers numbers as at Fig. 1

Темпоральная структура. Биологические показатели кеты на протяжении нерестового хода подвержены существенным изменениям. По переломам в их динамике отслеживают проход на нерест разных сезонных групп [Бирман, 1964, 1977; Волобуев, 1983; Николаева, Овчинников, 1988].

По современным представлениям [Волобуев, 1983; Волобуев и др., 2005; Кульбачный, 2010; Волобуев, Марченко, 2011; Кульбачный, Иванков, 2011], темпоральная структура кеты материкового побережья Охотского моря представлена ранней и поздней формами.

Обобщение многолетних материалов по динамике соотношения полов кеты (рис. 7) и ее морфометрических характеристик (рис. 8) подтверждает ранее опубликованные данные [Волобуев, 1983; Волобуев и др., 2005; Волобуев, Марченко, 2011] о том, что в

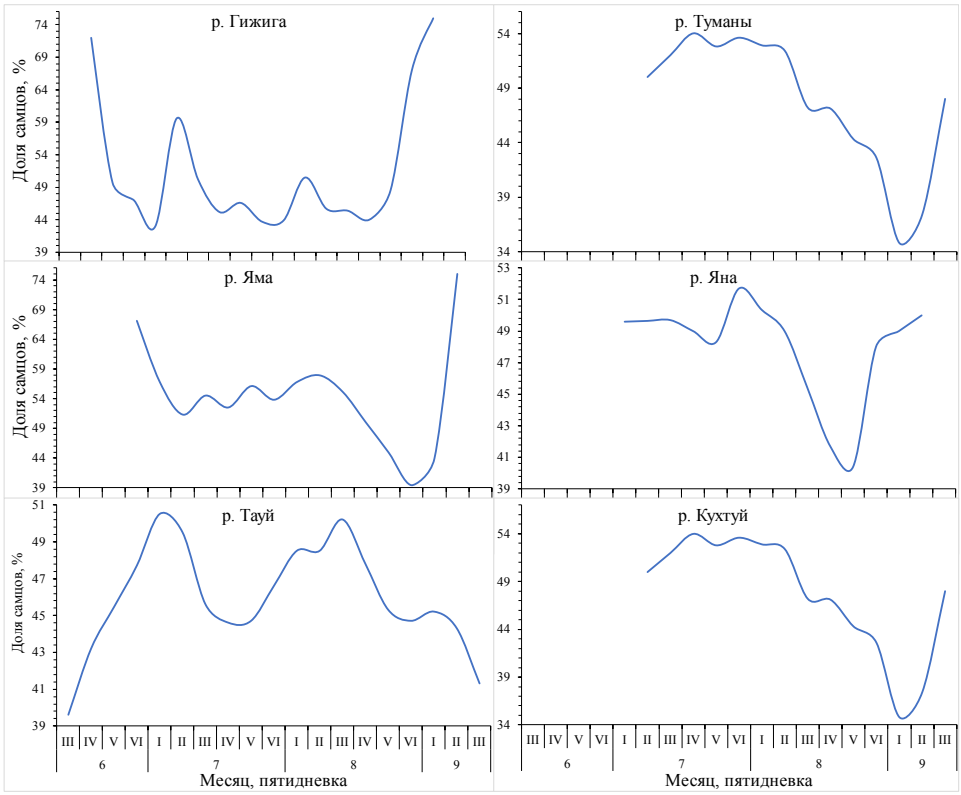


Рис. 7. Динамика доли самцов кеты на протяжении нерестовой миграции
Fig. 7. Dynamics of the portion of chum salmon males during their spawning migration

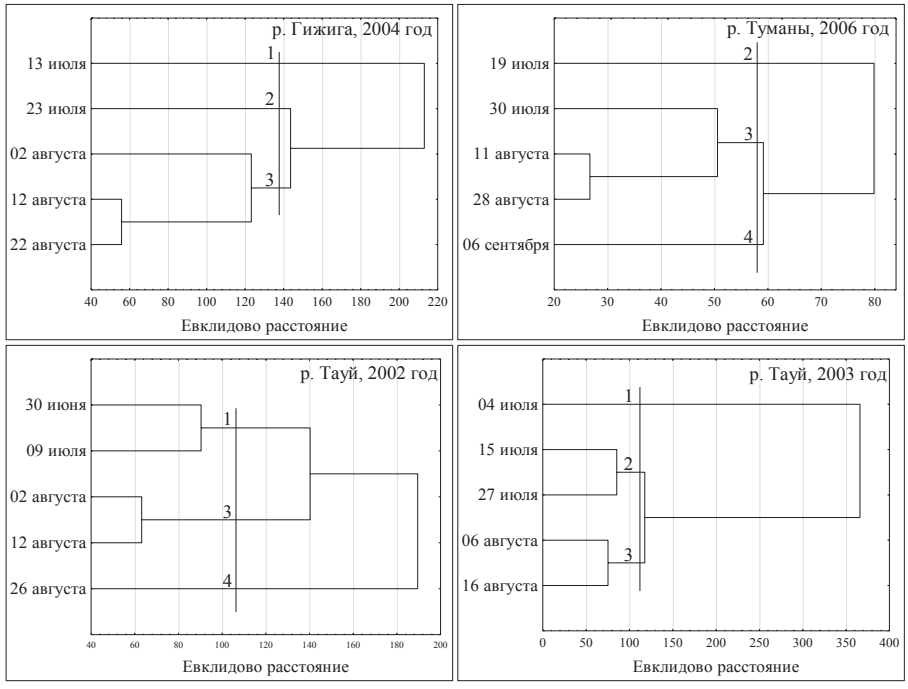


Рис. 8. Дендрограммы сходства морфометрических выборок кеты: *1* — ранняя группировка летней расы, *2* — поздняя группировка летней расы, *3* — ранняя группировка осенней расы, *4* — поздняя группировка осенней расы

Fig. 8. Tree diagrams of similarity for morphometric samples of chum salmon: *1* — early summer form, *2* — late summer form, *3* — early autumn form, *4* — late autumn form

северной части материкового побережья Охотского моря смена ранней и поздней форм происходит в конце июля — начале августа. В период воспроизводства эти темпоральные группировки кеты занимают разные биотопы: ранняя нерестится на акваториях с подрусловым потоком, поздняя — на участках с выходами ключей, т.е. первая является аналогом летней расы амурской кеты, вторая — осенней [Берг, 1932].

Вместе с тем в начале июля и в конце августа на кривой, отражающей динамику соотношения полов, присутствуют дополнительные переломы (см. рис. 7), а морфометрические выборки, собранные в конце июня — начале июля и в конце августа — начале сентября, на дендрограммах сходства формируют самостоятельные дендриты (рис. 8), что позволяет говорить о наличии у летней и осенней рас ранних и поздних подходов (форм).

Специфической характеристикой, на которую обратили внимание К.В. Кузищин и М.А. Груздева [2015] при описании сезонных форм кеты западной Камчатки, является цвет икры, который усиливается у последовательно проходящих на нерест темпоральных форм. Интенсивность окраски икры зависит от содержания в ней каротиноидного пигмента — астаксантина. Он обеспечивает резистентность развивающейся икры и личинок к продуктам метаболизма, концентрация которых возрастает по мере уменьшения скорости водообмена в нерестовых гнездах из-за снижения расхода воды в реках [Яржомбек, 1966, 1970].

В реках Гижига и Тауй у летней ранней и летней поздней кеты (ЛРК и ЛПК) икра окрашена в светло-оранжевый и желто-оранжевый цвета, а у осенней ранней и осенней поздней кеты (ОРК и ОПК) — в оранжевый и насыщенно оранжевый. ЛРК строит нерестовые бугры на стрежне реки на участках со скоростью течения 1,2–1,6 м/с, что обеспечивает максимальную проточность гнезд. ЛПК и ОРК для нереста занимают участки на периферии стрежневого потока реки, где скорость речного потока варьирует соответственно от 0,7 до 1,3 и от 0,3 до 0,8 м/с. На нерестовых акваториях ОПК скорость течения не превышает 0,3–0,4 м/с. Характерно, что снижение проточности нерестовых участков сопровождается ростом их минимальной зимней температуры воды. Так, в холодный период года температура воды в нерестовых буграх ЛРК снижается до 0,1–0,3 °С, у ЛПК — до 0,5–1,1 °С, у ОРК — до 1,7–2,4 °С, а у ОПК не опускается ниже 4,0 °С. Исходя из того, что от температуры воды зависит скорость эмбриогенеза и развития личинок, различия в термическом режиме нерестовых акваторий темпоральных форм кеты позволяют синхронизировать формирование физиологически зрелой молоди кеты для ската из рек в море к периоду высокой плотности кормового зоопланктона в морском прибрежье фенологической весной. В таком случае, различия в содержании астаксантина представляют собой адаптацию, направленную на расширение эксплуатации нерестовых акваторий кетой за счет снижения лимитирующего влияния сезонного хода температуры воды на эмбриогенез и развитие личинок кеты. Дифференциация сроков анадромной миграции и разобщенность мест нереста, а также адаптированность ЛРК, ЛПК, ОРК и ОПК к локальным условиям воспроизводства позволяют рассматривать эти темпоральные группировки как экотипы [Иванков, 1991].

В южной части материкового побережья Охотского моря (например, в реках Тугур и Иска) смена летней и осенней рас происходит на месяц позже, чем на севере региона. Эта особенность объясняется тем, что оптимальные термические условия для эффективного воспроизводства на нерестилищах летней кеты в реках юга побережья формируются позже, чем в реках северного побережья, и связаны с остыванием вод после летнего максимума. Вместе с тем в холодный период года температурный режим на нерестилищах экотипов кеты в реках южной части региона соответствует описанному выше для рек северной части побережья. Так, в р. Тугур на нерестилищах, последовательно заполняемых рыбами разных сезонных форм, в зимний период вода остывает соответственно до 0,1–0,4 °С, 0,6–1,2 и 1,0–2,0 °С [Кульбачный, Иванков,

2011], а в р. Коль на нерестилищах, которые кета занимает в ноябре — декабре, температура воды не снижается ниже 4 °С.

В изменчивости линейно-весовых показателей экотипов кеты материкового побережья Охотского моря нет единой закономерности. Например, в реках Гижига и Яма наиболее крупными является ЛПК и ОРК, в р. Туманы — ЛПК, в реках Яна и Тауй — ОРК, в р. Кухтуй — ЛРК. По обобщенным данным, летняя и осенняя расы кеты материкового побережья Охотского моря практически не различаются средней длиной тела, но осенняя раса характеризуется бóльшей средней массой тела (табл. 4).

Таблица 4

Биологическая характеристика темпоральных группировок кеты материкового побережья Охотского моря

Table 4

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

Река	Экотип/раса	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИАП, икр.	Возрастной состав, %					Средний возраст, лет	N, экз.
		Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола		2+	3+	4+	5+	6+		
Гижига	ЛРК	66,0	62,5	64,1	3,75	3,18	3,49	2529	–	7,6	85,4	6,7	0,3	4,04	341
	ЛПК	67,0	64,3	65,6	3,87	3,32	3,59	2731	0,2	30,6	65,3	3,9	–	3,80	2251
	ОРК	66,2	63,5	64,7	3,85	3,29	3,54	2672	2,8	50,4	44,3	2,4	0,1	3,57	3860
	ОПК	64,8	63,0	63,9	3,70	3,25	3,46	2625	12,5	59,1	26,9	1,5	–	3,31	465
Туманы	ЛПК	66,3	63,8	65,3	3,52	3,14	3,37	2998	1,2	17,4	64,4	16,9	0,1	4,07	2522
	ОРК	64,4	62,2	63,3	3,24	2,89	3,07	3057	3,4	51,0	43,9	1,7	–	3,54	4450
	ОПК	59,1	60,5	59,8	2,38	2,54	2,46	2365	25,1	55,4	19,3	0,2	–	3,10	450
Яма	ЛРК	67,0	63,5	65,5	3,72	3,11	3,46	2039	0,2	5,1	70,3	23,7	0,7	4,26	586
	ЛПК	67,9	64,4	66,3	4,01	3,37	3,71	2605	9,1	16,9	59,4	14,3	0,3	3,97	4457
	ОРК	67,2	64,0	65,7	3,98	3,37	3,70	2700	5,4	45,9	43,1	5,4	0,2	3,63	7172
	ОПК	64,6	62,1	63,2	3,50	3,05	3,24	2576	16,5	61,2	21,6	0,7	–	3,20	2049
Яна	ЛРК	66,2	63,7	65,0	3,70	3,15	3,44	2659	–	3,2	75,0	21,4	0,4	4,24	252
	ЛПК	66,4	63,0	64,7	3,83	3,16	3,49	2660	0,0	20,4	61,1	18,2	0,3	4,08	2123
	ОРК	67,8	63,6	65,5	4,10	3,31	3,68	2719	0,9	41,7	46,9	10,5	–	3,79	1795
Тауй	ЛРК	64,1	60,3	62,1	3,38	2,72	3,04	2414	0,4	23,7	62,8	12,4	0,7	3,99	4355
	ЛПК	64,8	60,9	62,7	3,64	2,89	3,23	2436	0,7	31,9	57,6	9,5	0,3	3,87	9724
	ОРК	66,4	62,9	64,6	4,15	3,40	3,76	2553	1,5	46,6	47,7	4,1	0,1	3,65	15723
	ОПК	65,6	62,6	63,9	3,94	3,31	3,59	2531	6,8	55,3	36,3	1,6	–	3,44	7799
Кухтуй	ЛРК	65,8	63,7	64,8	4,34	3,72	4,03	–	–	2,0	69,0	29,0	–	4,33	100
	ЛПК	65,1	62,4	63,8	4,07	3,41	3,76	2667	0,9	31,3	58,7	9,0	0,1	3,86	8221
	ОРК	65,4	62,6	64,0	4,11	3,46	3,78	2706	3,0	54,1	40,9	1,9	0,1	3,52	18688
	ОПК	63,8	61,0	62,1	3,68	3,14	3,36	2594	17,1	64,5	18,2	0,2	–	3,14	3453
Тугур	ЛК	63,0	59,9	61,6	3,15	2,68	2,94	2587	6,8	81,4	11,4	0,4	–	3,05	1584
	ОК	63,1	59,4	61,3	3,57	3,08	3,33	2644	14,4	78,3	7,3	–	–	2,93	700
Коль	ЛК	63,3	60,8	62,3	3,05	2,64	2,88	2618	6,9	74,0	18,6	0,5	–	3,13	921
	ОК	64,6	61,5	63,2	3,41	2,92	3,20	2865	8,4	74,2	17,4	–	–	3,09	511
Иска	ЛК	65,3	58,0	59,8	3,44	2,27	2,56	2130	6,3	68,7	25,0	–	–	3,19	16
	ОК	63,9	60,6	62,4	3,41	2,82	3,12	2570	4,2	78,8	16,3	0,7	–	3,14	545
Общее	**ЛК**	**65,6**	**62,3**	**64,0**	**3,75**	**3,11**	**3,44**	**2574**	**2,1**	**29,6**	**57,4**	**10,7**	**0,2**	**3,77**	**37453**
	ОК	**65,8**	**62,7**	**64,2**	**3,94**	**3,31**	**3,61**	**2672**	**4,8**	**52,1**	**40,2**	**2,9**	**–**	**3,41**	**68122**

Изменчивость линейно-весовых показателей темпоральных группировок кеты, по-видимому, отражает как варьирование условий воспроизводства, к которым относится глубина нерестилищ [Кирпичников, 1979; Коновалов, Шевляков, 1980], так и нерестовое поведение, направленное на выбор крупных партнеров [Чебанов, 1986; Foote, Larkin, 1988; Fleming, Gross, 1994].

Плодовитость самок кеты тесно скоррелирована с длиной и массой тела, а функциональные связи «длина–плодовитость» и «масса–плодовитость» хорошо описывают степенные уравнения

$$y = 21{,}871x^{1{,}1757}, R^2 = 0{,}7867, p < 0{,}001 \text{ и}$$

$$y = 107{,}62x^{0{,}3952}, R^2 = 0{,}7949, p < 0{,}001.$$

У сезонных группировок кеты материкового побережья Охотского моря, последовательно проходящих на нерест, снижается средний возраст полового созревания (табл. 4), что, по-видимому, обусловлено двумя причинами. Во-первых, более продолжительным периодом нагула рыб, позже приходящих на нерест, а во-вторых, более высоким уровнем накопления ими астаксантина. В частности, экспериментальными работами [Christiansen et al., 1995; Nakano, Wiegertjes, 2020] показано, что с пигментом связано ускорение темпа роста лососей.

Межгодовая изменчивость биологических показателей. С середины 1950-х до конца 1970-х гг. средняя масса кеты материкового побережья Охотского моря увеличивалась, а с 1980-х по 2010-е гг. — снижалась. Синхронно, но в противофазе изменялся средний возраст полового созревания рыб (рис. 9). Данные изменения, вероятно, являются отражением динамики соотношения в подходах кеты летней и осенней рас. Так, со второй половины 1950-х по конец 1970-х гг. причиной роста средней массы тела и снижения среднего возраста полового созревания кеты было уменьшение в подходах доли летней расы кеты. В то же время рост ее доли в подходах с 1980-х по 2010-е гг. сопровождался снижением средней массы и увеличением среднего возраста полового созревания кеты (рис. 9).

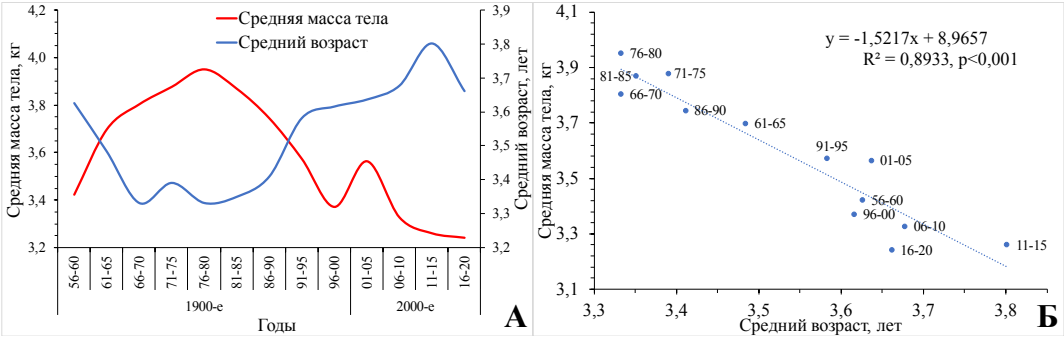


Рис. 9. Динамика (**А**) и корреляционная связь (**Б**) средней массы тела и среднего возраста кеты материкового побережья Охотского моря (данные осреднены по пятилетиям)

Fig. 9. Dynamics of mean body weight and average age of the chum salmon spawners on the continental coast of the Okhotsk Sea, by pentades (**А**) and correlation between these parameters (**Б**)

Варьирование доли летней и осенней рас в подходах кеты связано с изменениями климата. Так, похолодание в 1960–1970-е гг. сопровождалось снижением уровня осадков [Булыгина и др., 2014]. В результате объем дождей, выпадавших в предзимний период, не мог обеспечить дебит воды в бассейнах рек для формирования устойчивого стока в холодный период года. Кроме того, снижение стока в зимнюю межéнь было связано с сильными морозами [Булыгина и др., 2014], которые в условиях слабого снегозапаса в начале ледостава были причиной увеличения доли вод, отвлеченных на формирование покровных и почвенных льдов. В морозные и малоснежные зимы возрастала частота образования наледей, которые, перехватывая русла рек, отводят речной поток на дневную поверхность, снижая расход воды в водотоках [Глотов, Глотова, 2013]. В результате, по данным Колымской УГМС, в р. Тауй в 1960–1970-е гг. минимальный расход воды в зимнюю межéнь был на 27 % ниже среднемноголетней величины. В 1964 г. эта разница составила 150 %, что стало причиной снижения численности подхода кеты в 1969 г. до исторического минимума (см. рис. 2). Кроме того, в 1960–1970-е гг.

зимняя межéнь продолжалась до апреля включительно, тогда как обычно в регионе она завершается в марте.

Снижение объема стока в реках в первую очередь оказывало негативное влияние на эффективность воспроизводства летней расы кеты, так как дебит на ее нерестилищах обеспечивают главным образом дождевые воды, накопленные в бассейнах рек в предзимний период, и уменьшение расхода воды приводило к обсыханию и последующему промерзанию нерестовых бугров, что было причиной гибели развивающейся икры и личинок. В результате доля летней расы в подходах кеты сократилась до 8 % [Марченко, 2021], что прослеживалось по смещению сроков начала массовой миграции кеты в реки региона с конца июня — начала июля на вторую половину июля.

Меньшее влияние снижения стока воды в реках в холодный период года на эффективность воспроизводства осенней кеты связано с тем, что водозапас ее нерестилищ, помимо вод, накопленных в бассейнах рек, формируют воды, поступающие при разгрузке родников разного генезиса [Глотов, Глотова, 2013].

По мере потепления климата, которое приобрело устойчивый характер в 1980-е гг. [Шкаберда, Василевская, 2013; Kennedy et al., 2019], вырос объем осадков [Булыгина и др., 2014]. Это не только повысило зимний дебит вод в нерестовых реках кеты, но и привело к расширению площади русловых нерестилищ летней расы кеты, что создало дополнительные условия для роста ее численности. В 2010-е гг. доля кеты летней расы в подходах выросла до 23,3–26,6 %, а сроки ее анадромной миграции расширились главным образом за счет смещения начала нерестового хода на июнь.

С соотношением в подходах летней и осенней рас связана географическая изменчивость среднего возраста полового созревания кеты в регионе (рис. 10). Так, в подходах кеты наибольшая доля летней расы наблюдается в реках Ола, Армань и Яна. В реках зал. Шелихова и Охотского района, а также в реках Тауй, Мотыклейка и Шельтинга (Быструха) ее доля снижается. Минимальная доля летней расы кеты характерна для рек южной части побережья: Уда, Тугур, Коль и Иска. От всех рек побережья по среднему возрасту полового созревания кеты резко отличается р. Кулькуты, в которой культивировали исключительно рыб осенней расы.

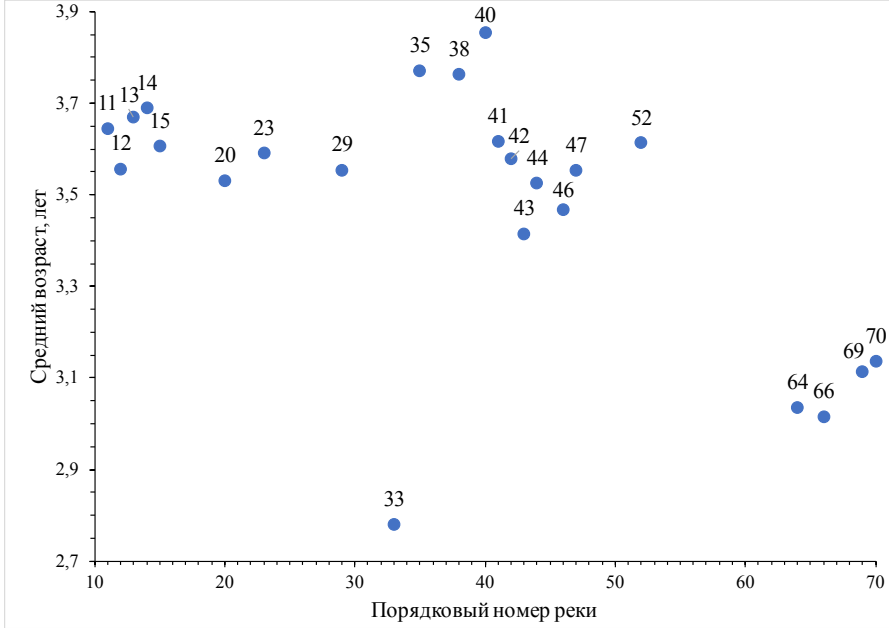


Рис. 10. Географическая изменчивость среднего возраста кеты материкового побережья Охотского моря. Нумерация рек соответствует приведенной на рис. 1

Fig. 10. Geographic variation for average age of the chum salmon spawners on the continental coast of the Okhotsk Sea. The rivers numbers as at Fig. 1

Заключение

За почти 100-летний период наблюдений численность подходов кеты материкового побережья Охотского моря варьировала от 0,5 до 18,0 млн рыб, а вылов — от 0,4 до 33,2 тыс. т. В динамике запасов кеты выделены пять периодов: 1925–1956 гг. — высокий уровень запасов; 1957–1967 и 1968–1977 гг. — соответственно снижение и депрессия запасов; 1978–2005 и 2006–2021 гг. — соответственно рост и выход на очередной высокий уровень запасов.

Подходы кеты представлены рыбами в возрасте 1+ — 6+ лет, из которых четырех- (3+) и пятилетние (4+) особи обеспечивают основу подходов. Средние показатели длины, массы тела и плодовитости кеты равны соответственно 64,0 (41,0–86,0) см, 3,52 (0,85–10,00) кг и 2629 (278–14045) икр. Самцы крупнее самок. Соотношение полов в подходах, как правило, близкое 1 : 1.

Кета материкового побережья Охотского моря представляет собой сложную темпорально-географическую систему. Темпоральная структура представлена летней и осенней расами, каждая из которых состоит из раннего и позднего экотипа. Специфической характеристикой темпоральных группировок является цвет икры. Пространственную структуру кеты в регионе формируют семь локальных стад: пенжинское, гижигинское, ямское, тауйское, охотское, удское (аяно-тугурское), ульбано-искинское.

В основе межгодовой изменчивости биологических показателей и географической изменчивости возраста полового созревания кеты в регионе лежит соотношение в подходах доли летней и осенней рас. В то же время численность подходов кеты в реки региона и изменчивость ее качественного состава связаны с протяженностью нерестовых рек.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает свою искреннюю благодарность сотрудникам Магаданского и Хабаровского филиалов ВНИРО, Охотского филиала Главрыбвода, Охотского и Амурского территориальных управлений Росрыболовства, участвовавшим в сборе материалов по кете материкового побережья Охотского моря, а также предоставившим данные для настоящей работы.

Автор выражает глубокую признательность С.Е. Кульбачному (ХабаровскНИРО) и Е.А. Кирилловой (КамчатНИРО) за ценные советы и замечания в процессе работы над статьей.

The author is sincerely thankful to the staff of Magadan and Khabarovsk branches of VNIRO, Okhotsk branch of Glavrybvod, and Okhotsk and Amur regional departments of the Federal Agency of Fishery for collection of the data on chum salmon spawning on the continental coast of the Okhotsk Sea and the data submission for this study.

The author appreciates valuable advices and remarks for the article from S.E. Kulbachny (KhabarovskNIRO) and E.A. Kirillova (KamchatNIRO, IPEE RAS).

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена по личной инициативе, без дополнительного финансирования.

The study was initiated personally, without additional funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

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

Список литературы

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1 : моногр. — 3-е изд. — Л. : АН СССР, 1932. — 540 с.

Бирман И.Б. Некоторые данные к исследованию локальных стад и расового состава камчатской кеты // Вопр. географии Камчатки. — 1964. — Вып. 2. — С. 82–87.

Бирман И.Б. О внутрипопуляционных группировках амурской осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Вопр. ихтиол. — 1977. — Т. 17, вып. 5(106). — С. 879–889.

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

Волобуев В.В. О внутривидовой дифференциации кеты р. Тауй (Североохотоморское побережье) // Тез. докл. 10-го Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». — Магадан, 1983. — Ч. 2. — С. 155–156.

Волобуев В.В., Бачевская Л.Т., Волобуев М.В., Марченко С.Л. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 2005. — Т. 45, № 4. — С. 489–501.

Волобуев 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.

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

Глубоковский М.К., Марченко С.Л. К вопросу о становлении жизненных стратегий у тихоокеанских лососей Oncorhynchus (Salmonidae) // Вопр. ихтиол. — 2019. — Т. 59, № 4. — С. 429. DOI: 10.1134/S0042875219040064.

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

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

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

Иванков В.Н. Причины периодических и ежегодных флюктуаций численности и изменений биологических признаков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) южных Курильских островов // Вопр. ихтиол. — 1984. — Т. 24, вып. 6. — С. 895–906.

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

Клоков В.К. Динамика численности кеты в различных районах северного побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1973. — Т. 86. — С. 66–80.

Коваль М.В., Горин С.Л., Романенко Ф.А. и др. Условия среды и биологическое сообщество гиперприливного эстуария рек Пенжина и Таловка (северо-западная Камчатка) // Океанол. — 2017. — Т. 57, вып. 4. — С. 597–610. DOI: 10.7868/S0030157417040086.

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

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

Кузищин К.В., Груздева М.А. Разнообразие сезонных рас кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в связи со структурно-функциональной организацией речных экосистем // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : тез. докл. 16-й междунар. науч. конф., посвящ. 20-летию образования природных парков на Камчатке. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2015. — С. 68–72.

Кульбачный С.Е. Экология и структура популяций кеты северо-западной части континентального побережья Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 2010. — 24 с.

Кульбачный С.Е., Иванков В.Н. Темпоральная дифференциация и условия размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Salmoniformes: Salmonidae) бассейна реки Тугур (Хабаровский край) // Вопр. ихтиол. — 2011. — Т. 51, № 1. — С. 70–79.

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

Марченко С.Л. Тихоокеанские лососи в условиях глобального изменения климата // Вопр. рыб-ва. — 2021. — Т. 22, № 4. — С. 63–74. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-63-74.

Николаева Е.Т., Овчинников К.А. О внутривидовой структуре кеты *Oncorhynchus keta* на Камчатке // Вопр. ихтиол. — 1988. — Т. 28, № 3. — С. 493–496.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.

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

Чеботарев А.И. Общая гидрология (воды суши) : учеб. пособие. — Л. : Гидрометеоиздат, 1975. — 544 с.

Шкаберда О.А., Василевская Л.Н. Оценка изменений температуры воздуха на Камчатке за последние 60 лет // Вестн. ДВО РАН. — 2013. — № 3(169). — С. 69–77.

Яржомбек А.А. Динамика жира и астаксантина в гонадах лососей // Вопр. ихтиол. — 1966. — Т. 6, вып. 1(38). — С. 171–176.

Яржомбек А.А. Каротиноиды лососевых и их связь с воспроизводством этих рыб // Тр. ВНИРО. — 1970. — Т. 69. — С. 234–267.

Christiansen R., Lie O., Torrissen O.J. Growth and survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., fed different dietary levels of astaxanthin. First-feeding fry // Aquaculture Nutrition. — 1995. — Vol. 1, Iss. 3. — P. 189–198. DOI: 10.1111/j.1365-2095.1995.tb00043.x.

Clutter R.I., Whitesel L.E. Collection and interpretation of sockeye salmon scales : Int. Pacif. Salmon Fish. Comm. — 1956. —Vol. 9. — 159 p.

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

Fleming I.A., Gross M.R. Breeding competition in a Pacific Salmon (coho: *Oncorhynchus kisutch*): measures of natural and sexual selection // Evolution. — 1994. — Vol. 48, Iss. 3. — P. 637–657. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1994.tb01350.x.

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

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

Kennedy J.J., Rayner N.A., Atkinson C.P., Killick R.E. An Ensemble Data Set of Sea Surface Temperature Change from 1850: The Met Office Hadley Centre HadSST.4.0.0.0 data set // J. Geophys. Res.: Atmospheres. — 2019. — Vol. 124, Iss. 14. — P. 7719–7763. DOI: 10.1029/2018JD029867.

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

Nakano T., Wiegertjes G. Properties of carotenoids in fish fitness: a review // Marine Drugs. — 2020. — Vol. 18, № 11. — C. 1–17. DOI: 10.3390/md18110568.

References

Berg, L.S., *Ryby presnykh vod SSSR i sopredel'nykh stran* (Fish of Freshwaters of the USSR and Adjacent Countries), Leningrad: Akad. Nauk SSSR, 1932, 3rd ed., part 1.

Birman, I.B., Some data for the study of the results of the stage and racial composition of the Kamchatka chum salmon, *Vopr. geografii Kamchatki*, 1964, no. 2, pp. 82–87.

Birman, I.B., On intrapopulation groups of the Amur autumn chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.), *Vopr. Ikhtiol*., 1977, vol. 17, no. 5(106), pp. 879–889.

Bulygina, O.N., Korshunova, N.N., and Razuvaev, V.N., Specialized datasets for climate research, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Gidrometeorol. Inst.–MCD*, 2014, no. 177, pp. 136–148.

Volobuev, V.V., On intraspecific differentiation of chum salmon r. Taui (North Sea of Okhotsk coast), *Tezisy dokl. 10 Vses. simp. "Biologicheskiye problemy Severa"* (Proc. 10th All-Union Symp. "Biological problems of the North"), Magadan, 1983, part 2, pp. 155–156.

Volobuev, V.V., Bachevskaya, L.T., Volobuev, M.V., and Marchenko, S.L., Population structure of keta *Oncorhynchus keta* of the continental coast of the Sea of Okhotsk, *Vopr. Ikhtiol.*, 2005, vol. 45, no. 4, pp. 489–501.

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.

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

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

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

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

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

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

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

Klokov, V.K., The dynamics of chum salmon abundance in various areas of the northern Okhotsk Coast, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1973, vol. 86, pp. 66–80.

KovaL M.V., Lepskaya E.V., Polyakova A.A., Galyamov R.A., Gorin S.L., Esin E.V., Romanenko F.A. Environmental conditions and biological community of the Penzhina and Talovka hypertidal estuary (northwest Kamchatka) in the ice-free season, *Oceanology*, 2017, vol. 57, no. 4, pp. 539–551. doi 10.1134/S0001437017040129

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

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

Kuzishchin, K.V. and Gruzdeva, M.A., Seasonal races diversity in the local stock in the chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum) and its linkages with the river ecosystem, in *Tezisy dokl. 16 mezhdunar. nauchn. konf. posvyashch. 20-letiyu obraz. prir. parkov Kamchatke "Sokhranenie biorazoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morei"* (Proc. 16th Int. Sci. Conf. Dedicated 20 Year Anniv. Found. Nat. Parks Kamchatka "Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2015, pp. 68–72.

Kulbachny, S.E., Ecology and structure of chum salmon populations in the northwestern part of the continental coast of the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2010.

Kul'bachnyi S.E. and Ivankov V.N., *Temporal differentiation and conditions of reproduction of chum salmon Oncorhynchus keta* (Salmoniformes, Salmonidae) from the Tugur river basin (Khabarovsk Krai), *Vopr. Ikhtiol.*, 2011, vol. 5, no. 1, pp. 63–72. doi 10.1134/S0032945211010097

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

Marchenko, S.L., Pacific salmon (Oncorhynchus) in the context of global climate change, *Vopr. Rybolov.*, 2011, vol. 22, no. 4 , pp. 63–74. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-4-63-74

Nikolaeva, E.T. and Ovchinnikov, K.A., On the intraspecific structure of the chum salmon *Oncorhynchus keta* in Kamchatka, *Vopr. Ikhtiol.*, 1988, vol. 28, no. 3, pp. 493–496.

Pravdin, I.F., *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* (Guide to the Study of Fish), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.

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

Chebotarev, A.I., *Obshchaya gidrologiya (vody sushi*) (General hydrology (land waters)), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1975.

Shkaberda, O.A. and Vasilevskaya, L.N., The estimation of air temperature changes in Kamchatka over the last 60 years, *Vestn. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2013, no. 3(169), pp. 69–77.

Yarzhombek, A.A., Dynamics of fat and astaxanthin in salmon gonads, *Vopr. Ikhtiol.*, 1966, vol. 6, no. 1(38), pp. 171–176.

Yarzhombek, A.A., Salmon carotenoids and their relationship with the reproduction of these fish, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 69, pp. 234–267.

Christiansen, R., Lie, O., and Torrissen, O.J., Growth and survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., fed different dietary levels of astaxanthin. First-feeding fry, *Aquaculture Nutrition*, 1995, vol. 1, no. 3, pp. 189–198. doi 10.1111/j.1365-2095.1995.tb00043.x

Clutter, R.I. and Whitesel, L.E., Collection and interpretation of sockeye salmon scales, *Int. Pac. Salmon Fish. Comm.*, 1956, vol. 9.

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

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

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

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

Kennedy, J.J., Rayner, N.A., Atkinson, C.P., and Killick, R.E., An Ensemble Data Set of Sea Surface Temperature Change from 1850: The Met Office Hadley Centre HadSST.4.0.0.0 data set, *J. Geophys.l Res.: Atmospheres*, 2019, vol. 124, no. 14, pp. 7719–7763. doi 10.1029/2018JD029867

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

Nakano, T. and Wiegertjes, G., Properties of carotenoids in fish fitness: a review, *Marine Drugs*, 2020, vol. 18, no. 11, pp. 1–17. doi 10.3390/md18110568

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

Поступила в редакцию 15.07.2022 г.

После доработки 5.08.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

The article was submitted 15.07.2022; approved after reviewing 5.08.2022; accepted for publication 1.09.2022

Известия ТИНРО

2022 **Том 202, вып. 3. С. 521–534.**

Izvestiya TINRO, 2022, Vol. 202, No. 3, pp. 521–534.

Научная статья
УДК 597.552.511–113(282.257.6)
DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-521-534
EDN: GIHSKS

ПИТАНИЕ МАССОВЫХ ВИДОВ РЫБ ПРИРОДНОЙ И ЗАВОДСКОЙ МОЛОДЬЮ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ НА ПРИМЕРЕ РЕКИ ОБУТОНАЙ (О. САХАЛИН)

О.В. Зеленников[1], Д.В. Багинский[2], П.А. Седунов[3]*
[1] Санкт-Петербургский государственный университет,
199034, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, 7/9;
[2] ООО «Каниф», 694740, г. Невельск, ул. Советская, 26;
[3] Сахалинский филиал Главрыбвода,
693006, г. Южно-Сахалинск, ул. Емельянова, 43Б

Аннотация. Исследовали питание массовых видов рыб, пойманных в р. Обутонай (Сахалинская область, Невельский район), в мае-июле 2021 г. в период ската природной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и выпуска молоди кеты *O. keta* с рыбоводного завода. Установили, что среди видов рыб, которые могли бы питаться молодью лососей, в реке в значительном количестве присутствовали кунджа *Salvelinus leucomaenis*, мелкочешуйная красноперка *Tribolodon brandtii*, а также молодь и карликовые самцы симы *O. masou*; рыбы всех видов неравномерно распределялись на разных участках нижнего течения реки. Кунджа активно питалась молодью горбуши и кеты, но была сравнительно немногочисленной; после разового вылова ее численность в течение месяца не восстанавливалась. Двухлетки и карликовые самцы симы покатной молодью горбуши питались менее интенсивно, чем кунджа, а красноперка — исключительно редко, но и те, и другие активно потребляли заводскую молодь кеты. Максимальная численность молоди симы в нижнем течении формировалась в первой декаде июня и затем только снижалась. Численность красноперки в нижнем течении реки изменялась по непредсказуемой динамике, как за счет перемещения рыб жилой формы из верхних участков реки, так и за счет захода рыб проходной формы из моря. В конце июня наблюдался нерест красноперки, в течение которого она питалась исключительно икрой своего вида.

Ключевые слова: Сахалин, река Обутонай, питание рыб, молодь горбуши, молодь кеты, молодь симы, кунджа, мелкочешуйная красноперка

Для цитирования: Зеленников О.В., Багинский Д.В., Седунов П.А. Питание массовых видов рыб природной и заводской молодью тихоокеанских лососей на примере реки Обутонай (о. Сахалин) // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 521–534. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-521-534. EDN: GIHSKS.

* *Зеленников Олег Владимирович, доктор биологических наук, доцент, oleg_zelennikov@rambler.ru, ORCID 0000-0001-8779-7419; Багинский Дмитрий Владимирович, старший рыбовод, baginskiy_igs@mail.ru; Седунов Павел Анатольевич, директор Ясноморского ЛРЗ, srv_nevelsk@inbox.ru.*

© Зеленников О.В., Багинский Д.В., Седунов П.А., 2022

Original article

Feeding of mass fish species by natural and farmed juveniles of pacific salmons on example of the Obutonai River (Sakhalin Island)

Oleg V. Zelennikov*, Dmitry V. Baginsky, Pavel A. Sedunov*****

* St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya Emb., St. Petersburg 199034, Russia

** Kanif LLC, 26, Sovietskaya Str., Nevelsk 694740, Russia

*** Sakhalin branch of Glavrybvod, 43B, Emelyanov Str., Yuzhno-Sakhalinsk 693006, Russia

* D.Biol., assistant professor, oleg_zelennikov@rambler.ru, ORCID 0000-0001-8779-7419

** senior fish master, baginskiy_igs@mail.ru

*** director of Yasnomorsky fish farm, srv_nevelsk@inbox.ru

Abstract. Feeding of mass fish species caught in the Obutonai River (Sakhalin, Nevelsk district) was examined in May-July 2021, in the time of downstream migration of natural pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* juveniles and release of chum salmon *O. keta* juveniles from a fish hatchery. Three fish species capable to predate on salmon juveniles were presented in the catches in significant number, as whitespotted char *Salvelinus leucomaenis*, pacific redfin *Tribolodon brandtii*, and juveniles and dwarf males of masu salmon *O. masou*. These species occurred in different lower reaches of the river. Whitespotted char fed by both pink and chum juveniles, but was relatively few in number (single mass catch). Two-year-olds and dwarf males of masu salmon fed less intensively and pacific redfin fed exceptionally rarely on the migrating pink salmon juveniles of natural origin, but both these species consumed actively the chum juveniles released from a hatchery. The masu salmon juveniles had the maximum abundance in early June, then their number decreased. The pacific redfin abundance had complicated dynamics because of migrations both from the upper part of the river and from the sea; pacific redfin spawned in late June when ate exclusively eggs of the same species.

Keywords: Sakhalin, Obutonai River, fish feeding, pink salmon juvenile, chum salmon juvenile, masu salmon juvenile, whitespotted char, pacific redfin

For citation: Zelennikov O.V., Baginskiy D.V., Sedunov P.A., Feeding of mass fish species with natural and farmed juveniles of pacific salmon on example of the Obutonai River (Sakhalin Island), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 521–534. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-521-534. EDN: GIHSKS.

Введение

Выращивая мальков тихоокеанских лососей на рыбоводных заводах, рыбоводы преследуют цель добиться их максимально возможного выживания в естественной среде и тем самым сформировать стада половозрелых рыб для обеспечения промысла. Не имея возможности повлиять на выживание рыб в морской среде, рыбоводы могут повысить их выживаемость, во-первых, выращивая качественную молодь в соответствии с современным представлением о ее стандарте, во-вторых, выпуская мальков при наиболее благоприятных температурных и гидрологических условиях. Вместе с тем известно, что значительная часть молоди погибает даже не достигнув морского прибрежья, поскольку после выпуска с заводов сразу же занимает основное место в рационе хищников [Канидьев, 1984]. С учетом уже накопленных данных [Воловик, Гриценко, 1970; Хоревин и др., 1981; Живоглядов и др., 2015; и др.] становится очевидно, что можно повысить выживаемость заводской молоди, проводя необходимые мелиоративные мероприятия с учетом особенностей конкретного водотока. Река Обутонай в интересующем нас плане отличается от всех рек на о. Сахалин. Только здесь одноименный лососевый рыбоводный завод расположен менее чем в 0,5 км от устья реки. Такой короткий миграционный путь требует более тщательного анализа даты и условий выпуска рыбоводной продукции, но, также позволяет более эффективно снизить воздействие хищников на мальков, как при их миграции вниз по реке, так и при их выходе в прибрежье.

Наша работа продолжает исследование проблемы выживания молоди лососей на начальном этапе их жизни в естественной среде, но с учетом особенностей водоема,

имеет при этом конкретную прикладную задачу. Цель работы — выявить динамику численности массовых видов рыб в нижнем течении р. Обутонай в июне с учетом их частичного изъятия, проанализировать их питание молодью лососей и по итогам проведенных исследований предложить конкретные меры для обеспечения выживаемости молоди кеты после ее выпуска с рыбоводного предприятия.

Материалы и методы

Река Обутонай протекает в Невельском районе юго-западной части Сахалина, имеет протяженность 22 км, площадь водосбора 74 км^2 и впадает в Татарский пролив Японского моря. Из тихоокеанских лососей в реку заходят на нерест производители горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, кеты *O. keta* и симы *O. masou*. В 2018 г. в устьевой зоне реки был построен лососевый рыбоводный завод «Обутонай», специализирующийся на выращивании 20 млн молоди кеты. Инкубацию икры на заводе проводят в пластиковых боксах, выдерживание зародышей и личинок после вылупления — в трубчатом субстрате, разложенном на дне продольных к цеху бетонных каналов, а выращивание молоди после подъема на плав — как в каналах, так и в пруду с бетонным основанием, расположенном рядом с цехом.

Обловы рыб проводили на всем участке возможного перемещения заводской молоди от точек ее выпуска с рыбоводного предприятия до устья реки в мае-июне 2021 г. Всю зону облова произвольно поделили на 4 участка примерно одинаковой протяженности (рис. 1, А). Выпуск молоди с завода технически возможно осуществить в двух местах — непосредственно из цеха в начале участка 1 и из пруда на границе участков 1 и 2.

Для облова использовали невод с ячеей 20 мм, конфигурация которого позволяла охватить участок от берега до берега (рис. 1, Б). Следует также подчеркнуть, что сравнительно одинаковая глубина реки по всей ее ширине, песчаное дно, отсутствие закоряженности, деревьев по берегам и относительно удобный проход как по берегам, так и по воде вдоль берегов позволяли провести вылов рыбы, приближающийся к тотальному. На всем маршруте облова была только одна преграда в виде опор нефункционирующего моста между участками 1 и 2.

Обловы всегда начинали примерно с 10 час. После облова рыб всех видов удаляли из реки, за исключением молоди и карликовых особей симы, которых прижизненно подсчитывали и возвращали в реку, случайным образом взяв выборки рыб для анализа питания. Даты проведения обловов и количество рыб, выловленных на каждом участке, указаны в табл. 1. Сразу после отлова в заводской лаборатории рыб всех видов взвешивали, вскрывали желудки и кишечники и анализировали пищевой комок, в ходе анализа подсчитывали мальков лососей. Количество обследованных и потребленных мальков для каждого облова представлено в табл. 2.

При статистическом анализе тесноту связи между массой хищников и числом мальков, обнаруженных в их желудках, оценивали, используя ранговый коэффициент корреляции Спирмена и коэффициент парной корреляции Пирсона. В случае статистически значимой сильной корреляционной связи ее описывали, применяя уравнение парной линейной регрессии.

Результаты и их обсуждение

Численность массовых видов рыб в зоне нижнего течения реки

Первые обловы рыб были выполнены 18 и 19 мая и только на участке 1. В результате этих обловов была отработана техника прохождения участка. Установлено, что в зоне облова в значительном количестве присутствовали представители трех видов рыб, которые потенциально могли бы стать хищниками для заводской молоди кеты — кунджа *Salvelinus leucomaenis*, молодь и карликовые особи симы, а также

А

Б

Рис. 1. Схема границ участков при отлове массовых видов рыб в приустьевой зоне р. Обутонай в мае-июле 2021 г. (**А**). Техника облова (**Б**). Пояснение в тексте

Fig. 1. Scheme of sampling areas in the estuary of the Obutonai River in May-July 2021 (**А**). Fishing technique (**Б**). See explanations in the text

мелкочешуйная красноперка *Tribolodon brandtii*. Следующий облов был выполнен 1 июня уже на участках 1 и 2, а затем обловы начали проводить регулярно (см. табл. 1).

Первый облов всех 4 участков был проведен 3 июня. На участке 1 кунджа присутствовала единично, молодь симы была более многочисленной, но в значительном количестве присутствовала красноперка (табл. 1), общая масса которой составила 37,8 кг,

Таблица 1

Величина уловов в р. Обутонай в июне-июле 2021 г., экз. (в скобках — масса, кг)

Table 1

Dynamics of number and weight (kg, in brackets) of catches in the Obutonai River in June-July 2021

Дата	Участок	Кунджа, мальма	Молодь симы	Красноперка
03.06	1	6	49	305 (37,800)
	2	261 (15,830)	652	584 (68,160)
	3	10	~ 300	–
	4	–	~ 150	–
	Сумма	**277**	**1151**	**889**
09.06	1	6	113	46
	2	20	275	20
	3	12	110	–
	4	–	107	–
	Сумма	**38**	**605**	**66**
11.06	1	9	68	117
	2	3	~ 100	66
	3	9	20	4
	Сумма	**21**	**188**	**187**
23.06	1	6	97	13
	2	1	303	4
	Сумма	**7**	**420**	**17**
25.06	1	7	121	4
	2	20	150	431 (16,337)
	Сумма	**27**	**271**	**435**
29.06	1	1	8	7
	2	–	–	1361 (48,448)
	Сумма	**1**	**8**	**1368**

Таблица 2

Потребление молоди лососей массовыми видами рыб в р. Обутонай в мае-июле 2021 г.:
1 — масса рыб, г (над чертой — M±m, под чертой — предел варьирования);
2 — число мальков в желудке (над чертой — M±m, под чертой — предел варьирования);
третья строка — число рыб, экз.

Table 2

Grazing of juvenile salmon by mass fish species in the Obutanai River in May-July 2021 (in stomachs): 1 — weight, g (first row — M±m, second row — min, max);
2 — number (first row — M±m, second row — min, max); 3 — number of examined fish

Дата	Кунджа		Мальма		Сима		Красноперка	
	1	2	1	2	1	2	1	2
18.05	59,2±2,8 26–167 65	12,7±1,3 0–51	50,5±6,2 23–83 11	15,8±4,6 0–45	17,7 1	0	54,7±2,9 27–78 15	1,0±0,5 0–6
19.05	64,0±4,3 39–103 16	4,70±1,75 0–25	40 1	0	–	–	240,5 197–320 5	0
01.06	66,7±9,2 22–229 27	6,7±2,9 0–73	–	–	56,1±16,6 27–131 6	3,5±2,2 0–12	–	–
03.06	81,1±8,5 29–265 37	10,8±3,1 0–98	77,2±13,7 30–127 6	7,8±3,8 0–22	50,6±22,7 16–138 5	0,4±0,3 0–2	143,8±21,9 10–320 20	0
09.06	69,5±16,7 24–370 20	7,8±2,9 0–41	87,6±14,5 70–131 4	30,7±7,5 18–47	44,8±10,6 13–59 4	19,7±7,3 4–39	145,1±23,6 22–330 18	0–1

Окончание табл. 2
Table 2 finished

Дата	Кунджа		Мальма		Сима		Красноперка	
	1	2	1	2	1	2	1	2
11.06	62,2±10,9 23–243 19	0	81,1 68–95 2	0	–	–	122,5±14,6 26–264 24	0
21.06	78,5±26,2 28–360 12	2,2±0,9 0–10	–	–	18,7–19,2 2	0–1	66,4±6,1 42–103 9	0,1±0,1 0–1
23.06	55,4±3,4 46–67 7	9,3±2,0 1–15	–	–	22,8±1,8 11–51 26	4,5±0,6 0–12	65,6±5,6 38–134 18	3,6±2,1 0–29
25.06	63,1±3,7 44130 27	10,7±1,3 2–34	–	–	28,6±4,6 11–60 13	5,5±1,4 1–20	64,0±12,1 11–139 15	6,7±2,4 0–27
29.06	69 1	2	–	–	38,1±8,8 10–73 8	2,7±0,8 0–6	67,8±7,0 15–166 31	0
03.07	122,5±38,5 61–193 3	9,0±5,5 0–19	–	–	43,0±7,4 34–58 3	5,3±2,0 2–9	53,6±5,7 20–140 25	1,2±0,4 0–7

а масса наиболее крупных экземпляров достигала 320 г. На участке 2 поймали 255 экз. кунджи массой от 29 до 266 г и общей массой 15,83 кг и 6 экз. южной мальмы, а также 652 экз. симы (табл. 1). Улов красноперки здесь оказался еще больше, чем на предыдущем участке — 584 экз. при общей массе 68,16 кг. На участках 3 и 4 кунджа вновь присутствовала штучно, а красноперка не встретилась. В значительном количестве здесь поймали только двухлеток симы, которых решили не подвергать дополнительному воздействию и оценили приблизительно соответственно в 300 и 150 экз. (табл. 1). Таким образом, численность и биомасса рыб трех массовых видов на разных участках облова существенно различались.

В дальнейшем, анализируя динамику численности массовых видов, мы можем видеть, что значительный вылов кунджи 3 июня и, очевидно, в ходе предварительных обловов в мае сократили ее численность в приустьевой зоне р. Обутонай, которая в течение всего июня не восстановилась; вылов кунджи в последующие дни был минимальным (табл. 1).

Наибольшая численность молоди симы в зоне облова была выявлена в начале июня и к концу июня значительно понизилась. Впрочем, в отличие от кунджи, численность молоди симы в нижнем течении реки явно пополнялась, очевидно, за счет ее миграции к приустьевой зоне с верхних участков. В результате число этих рыб могло как увеличиваться относительно предыдущего вылова, так и уменьшаться.

Численность красноперки на участках облова изменялась наиболее значительно и без какой-либо выявленной закономерности. Из данных табл. 1 видно, что 23 июня на участках 1 и 2 было выловлено всего 17 экз. разного размера, а уже через два дня — 25 июня — 435 экз., или более 16 кг. Еще через 4 дня — 29 мая — на том же участке 2 улов составил 1361 экз., или около 50 кг. Можно предположить, что численность красноперки пополнялась как за счет захода из моря, так и за счет ее перераспределения из верхних участков реки. О первом свидетельствуют неоднократные поимки нами красноперки в морской воде в районе устья р. Обутонай, о втором — присутствие среди рыб особей предположительно жилой формы массой от 5 до 50 г.

В завершение этого раздела отметим, что при обловах нам в значительном количестве попадались производители симы, в мае-июне заходящие на нерест, которые молодью горбуши и кеты не питались.

Питание рыб массовых видов молодью тихоокеанских лососей

Кунджа. При обследовании крупной выборки кунджи в 65 экз., пойманной 18 мая, установили, что рыбы питались практически исключительно покатной молодью горбуши, поскольку другая пища в их желудках не обнаруживалась. Однако и молодью хищники были «накормлены» в разной степени. У одних особей пища в желудках полностью отсутствовала, тогда как у других обнаруживали до 45–50 мальков (рис. 2, А). Следует особо отметить, что не наблюдалось какой-либо связи между массой особей кунджи и числом мальков в их желудках.

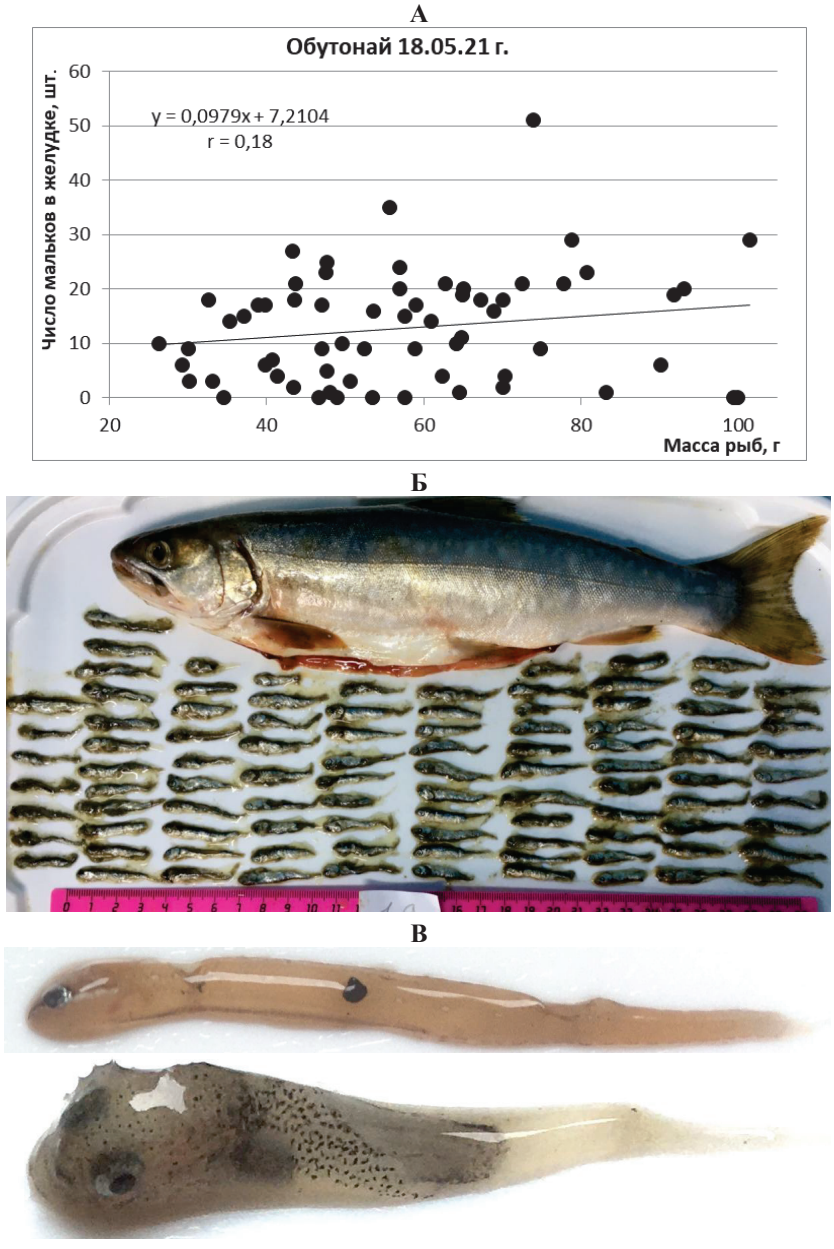


Рис. 2. Зависимость между массой кунджи и числом мальков лососей, обнаруженных в желудках рыб в улове от 18 мая 2021 г. (**А**); пример рекордного потребления кунджей массой 265 г природной молоди горбуши — 98 шт. (**Б**); мальки разных видов морских рыб, извлеченные из желудков кунджи (**В**)

Fig. 2. Relationship between weight of char and number of salmon juveniles in the stomach for the catch obtained on May 18, 2021 (**А**); a record consumption of 265 g of natural pink salmon juveniles (98 ind.) by one char (**Б**); fry of different species extracted from stomachs of char (**В**)

В ходе более поздних обследований — 19 мая, 1, 3 и 9 июня — ситуация практически не изменилась. Масса рыб, обследованных в эти дни, варьировала от 22 до 370 г, а в среднем практически не изменялась (табл. 2). При этом, во-первых, кунджа питалась только молодью горбуши, а во-вторых, как и ранее, у одних особей желудки были пустыми, а у других заполнены молодью без какой-либо связи между массой хищников и числом съеденных ими мальков. Например, два самых крупных экземпляра кунджи, пойманных 3 июня, имели одинаковую массу — по 265 г. При этом в желудке одного из них выявили рекордные 98 шт. мальков горбуши (рис. 2, Б), находящихся в сходном состоянии переваривания, а у другого не обнаружили ни одного.

В период с 11 по 21 июня ситуация качественно изменилась. В желудках кунджи, обследованных 11 июня, полностью отсутствовали мальки лососей. У отдельных рыб, пойманных 21 июня, мальки в желудках были, однако, во-первых, у всей группы их число, в среднем 2,2 шт., было минимальным (табл. 2), во-вторых, эти мальки могли быть пойманы в прибрежье. По крайней мере именно в этот период в реке поймали экземпляр камбалы, в желудке которой насчитали 15 мальков (рис. 3). Можно предположить, что к середине июня скат молоди горбуши завершился, тогда как мальков кеты с завода еще не выпускали. Впрочем, кунджа в этот период не голодала, активно питаясь молодью морских рыб (см. рис. 2, В).

Рис. 3. Питание камбалы молодью кеты в прибрежье р. Обутонай. Пояснение в тексте
Fig. 3. Grazing of chum juveniles by flounders in the Obutonai River. See explanations in the text

С 23 июня с завода начали выпускать молодь кеты, и число мальков в желудках кунджи вновь возросло (табл. 2).

Мальма. Питание мальмы *Salvelinus malma* молодью лососей было практически таким же, как и питание кунджи (табл. 2). Она активно потребляла покатную молодь горбуши, но к моменту выпуска заводской молоди кеты была фактически выловлена и отсутствовала в нижнем течении реки.

Молодь симы. В питании молоди и карликовых самцов симы выявили такую же динамику, как и в питании кунджи (табл. 2). Так, мальки горбуши в период их ската присутствовали в желудках симы, однако их число было примерно в 2 раза меньше,

чем у кунджи или мальмы при сходных размерах хищников. В желудках более крупных карликовых самцов часто обнаруживали молодь собственного вида (рис. 4, А), что представляется естественным при условии обитания хищников и их жертв в сходном биотопе.

А

Б

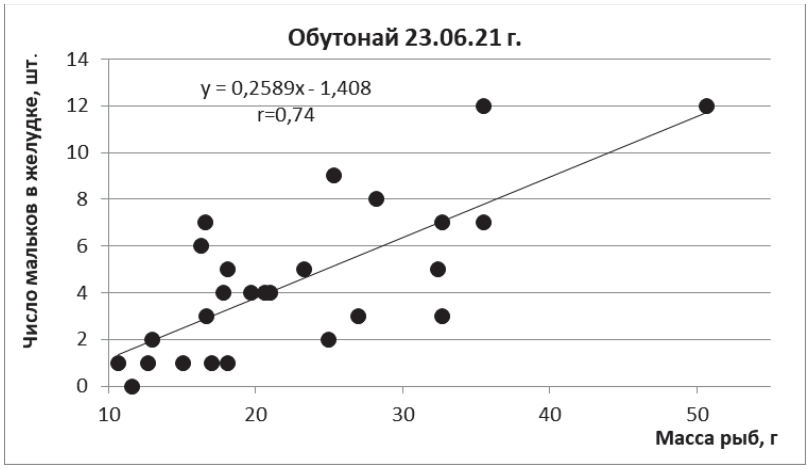


Рис. 4. Сеголетки симы в различном состоянии переваривания, извлеченные из желудка карликового самца симы (**А**); зависимость между массой молоди симы и числом мальков кеты, обнаруженных в желудках (**Б**). Пояснение в тексте

Fig. 4. Masu salmon fingerlings on various stages of digestion extracted from stomach of a dwarf male masu salmon (**А**); relationship between weight of masu salmon juvenile and number of chum juveniles found in the stomach (**Б**). See explanations in the text

После начала выпуска мальков кеты с завода сима переключилась на питание рыбоводной продукцией, однако по-прежнему число мальков кеты в желудках особей симы было в 2 раза меньше, чем в желудках особей кунджи. Впрочем, это может всего лишь отражать тот факт, что и масса последних была более чем в 2 раза больше массы первых. По крайней мере именно у молоди симы выявили достоверную связь между массой хищников и числом мальков в их желудках ($p < 0,05$; рис. 4, Б).

Красноперка. Красноперка молодью горбуши в период ее ската питалась крайне редко. Мы обследовали рыб массой от 10 до 330 г и мальков в пищевом комке встречали у единичных особей (табл. 2). Ситуация изменилась с выпуском заводской молоди кеты. Очевидно, что присутствие в большом количестве доступной рыбоводной продукции привело к активному выеданию мальков разными хищниками, в том числе и красноперкой (рис. 5, А). В результате 23 и 25 июня число мальков в кишечниках рыб было хоть и меньше, чем в желудках особей кунджи при сходных размерах хищников, но все же увеличилось в среднем соответственно до 3,6 и 6,7 шт. (табл. 2). Принципиально иная

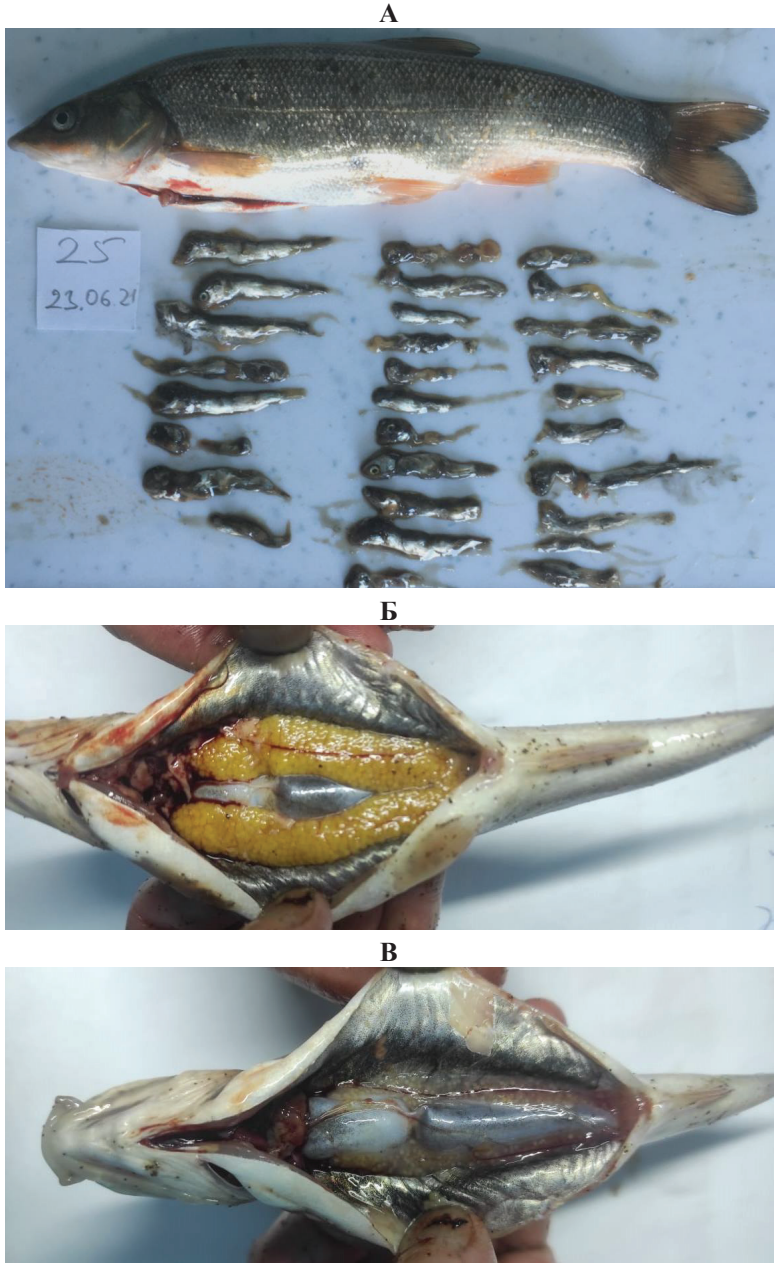


Рис. 5. Пример активного питания красноперки молодью кеты (**А**); самки красноперки в начале (**Б**) и при окончании (**В**) нереста из улова 29 июня. Пояснение в тексте

Fig. 5. An example of active feeding of pacific redfin by chum juveniles (**А**); pacific redfin females caught on June 29 at the stages of spawning beginning (**Б**) and spawning completion (**В**). See explanations in the text

и очень примечательная ситуация сложилась в ходе облова 29 июня, когда на участке 2 выловили 1361 экз. красноперки. В выборке из 31 экз. отобранных случайным образом рыб массой от 15 до 166 г в кишечнике не обнаружили ни одного малька. Оказалось, что красноперка находилась в состоянии активного нереста. Так, у части рыб вымет икры был уже практически завершен, у других, судя по объему яичников, нерест мог еще не начаться (рис. 5, Б, В), но абсолютно у всех особей активно питающейся красноперки пищевой комок составляла только икра своего вида. Можно сделать вывод, что к 3 июля нерест подходил к концу, в пищевом комке рыб единично вновь стали встречаться мальки кеты (табл. 2).

Как говорилось выше, проблема элиминации хищниками заводской молоди лососей является весьма актуальной, причем особенно для Сахалинской области, где работает большинство лососевых рыбоводных заводов [Леман и др., 2015]. Но несмотря на актуальность, исследователи [Живоглядов и др., 2015] отмечают дефицит имеющихся сведений, особенно с учетом того, что данные, полученные для одного водотока, нельзя механически перенести на другой [Канидьев, 1984]. Вместе с тем уже имеющиеся данные [Сафронов, Никифоров, 2003; Живоглядов, 2014] позволяют нам прийти к заключению, что ихтиофауна в целом, а также число рыб — возможных потребителей рыбоводной продукции, в частности в нижнем течении р. Обутонай, — являются крайне обедненными даже по меркам рек южного Сахалина.

Как и предполагалось с учетом ранее полученных данных [Тагмазьян, 1974; Хоревин и др., 1981; Добрынина и др., 1988; и др.], наиболее интенсивно молодью горбуши и кеты питались кунджа и мальма. Впрочем, мальма в нижнем течении р. Обутонай в мае — начале июня встречалась редко, а во второй половине июня мы ее не обнаруживали. Кунджа была более многочисленной. Однако наши обловы, безусловно, привели к существенному прореживанию локальной популяции этого вида в зоне расположения рыбоводного завода, численность которой во второй половине июня не восстановилась. Таким образом, мы можем заключить, что в силу малочисленности кунджа и мальма в нижнем течении р. Обутонай не смогут существенно сократить численность заводской молоди. Предварительный вылов этих рыб позволит минимизировать потребление ими мальков кеты. Отметим, что проведение отлова хищных рыб перед выпуском заводской молоди рекомендуют и другие исследователи [Воловик, Гриценко, 1970; Смирнов и др., 2004; и др.].

Молодь симы, находящаяся на заключительном этапе смолтификации и концентрирующаяся в нижнем течении реки перед выходом в морскую среду, конечно, наносит более существенный ущерб заводской молоди кеты. И хотя двухлетки симы потребляют в 2 раза меньше мальков, чем особи кунджи, но за счет их более высокой численности они выедают значительно больше заводской продукции. Однако с этим ущербом необходимо смириться. Во-первых, выловить молодь симы так же эффективно, как кунджу, не удастся, поскольку ее численность будет постоянно пополняться в ходе миграции из более верхних участков реки, во-вторых, такой вылов является незаконным и противоречащим здравому смыслу. Все-таки тихоокеанский лосось сима при достижении половой зрелости является ценным объектом промысла и главным сезонным объектом любительского рыболовства на Сахалине. Вместе с тем полученные нами данные позволяют утверждать, что если заводскую молодь кеты выпускать после 10–15 июня, то можно в несколько раз уменьшить выедание молодью симы заводских мальков. Практика показывает, что только к середине июня на ЛРЗ «Обутонай» молодь и достигает нормативной навески.

Наиболее непредсказуемо обстоит дело с хищничеством красноперки. С одной стороны, красноперка на интересующем нас участке реки была самой многочисленной; ее улов за день мог превышать 1000 особей, а масса улова — 100 кг. С другой стороны, рыб этого вида эффективно выловить не удастся, и значительный улов в какой-то из дней не означает, что завтра рыб на облавливаемом участке будет меньше. И, хотя покатной молодью горбуши красноперка не питается, заводскую молодь кеты она по-

требляет. Как и молодь симы, в плане интенсивности питания мальками красноперка уступает кунджа, однако, являясь более многочисленной, вполне способна существенно сократить объем рыбоводной продукции. Единственным относительно действенным способом минимизировать ущерб от хищничества красноперки представляется проведение облова непосредственно перед выпуском молоди. Следует также учитывать тот факт, что массовое присутствие красноперки в реке может свидетельствовать о ее нересте, когда рыбами потребляется исключительно икра собственного вида.

Выводы

Среди массовых видов рыб — потенциальных потребителей молоди горбуши и кеты в нижнем течении р. Обутонай — присутствуют кунджа, мелкочешуйная красноперка, молодь и карликовые самцы симы; рыбы всех видов крайне неравномерно распределяются в разных участках реки в районе расположения лососевого рыбоводного завода.

Кунджа активно питается природной молодью горбуши и заводской молодью кеты, но является сравнительно немногочисленной; после вылова в начале июня ее численность в приустьевой зоне не восстанавливается, по крайней мере в течение месяца.

Двухлетки симы покатной молодью горбуши питаются менее интенсивно, чем кунджа, а молодь кеты потребляют в период ее массового выпуска. Максимальная численность молоди симы в нижнем течении реки формируется в первой декаде июня и во второй половине месяца значительно снижается.

Мелкочешуйная красноперка покатной молодью горбуши практически не питается, но активно потребляет молодь кеты в период ее выпуска с завода. Численность красноперки в нижнем течении реки формируется по непредсказуемой динамике, предположительно как за счет перемещения жилой формы из верхних участков реки, так и за счет захода проходной формы из моря. Во второй половине — в конце июня наблюдается нерест красноперки, в течение которого она питается исключительно икрой своего вида.

Выпуская молодь кеты во второй половине июня, а перед выпуском тотально вылавливая кунджу, мальму и красноперку, можно минимизировать выедание хищниками рыбоводной продукции в нижнем течении р. Обутонай.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность работникам ООО «Каниф» и ЛРЗ «Обутонай», оказавшим помощь в проведении облова хищных рыб.

The authors thank the employees of the enterprise “Kanif” and the Obutanai hatchery for their assistance in sampling.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа не имела дополнительного спонсорского финансирования.

The study had no additional sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Биологические анализы проводили в соответствии с правилами Европейской Конвенции о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях (Страсбург, 18 марта 1986 г.). Перед проведением анализов рыб предварительно усыпляли.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Biological analyzes were carried out in accordance with the rules of the European Convention for the Protection of Vertebrate Animals used for Experiments or for other Scientific Purposes (Strasburg, March 18, 1986). The fish were euthanized before analysis.

The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Все три автора приняли участие в организации обловов, их непосредственном проведении, анализе как выловленных рыб, так и полученных фактов. О.В. Зеленников написал текст статьи.

All authors took part in organization of surveys, samples collection, biological analysis of caught fish, and analysis of the results. O.V. Zelennikov wrote the text of article.

Список литературы

Воловик С.П., Гриценко О.Ф. О влиянии хищных рыб на выживание молоди лососей в реках Сахалина // Тр. ВНИРО. — 1970. — Т. 71, вып. 2. — С. 193–209.

Добрынина М.В., Горшков С.А., Кинас Н.М. Влияние плотности концентрации скатывающейся молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на выедание ее хищными рыбами в р. Утка (Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 1988. — Т. 28, вып. 6. — С. 971–977.

Живоглядов А.А. Рыбы малых и средних рек острова Сахалин: пространственное распределение, структура и динамика // Вопр. ихтиол. — 2014. — Т. 54, № 1. — С. 57–67. DOI: 10.7868/S0042875214010147.

Живоглядов А.А., Живоглядова Л.А., Метленков В.В. Видовой состав рыбного населения и интенсивность поедания молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* разными видами рыб типичной лососевой реки юго-восточного Сахалина в летний период 2015 г. // Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов : мат-лы Междунар. науч. конф. — Ростов н/Д : АзНИИРХ, 2015. — С. 112–120.

Канидьев А.Н. Биологические основы искусственного разведения лососевых рыб : моногр. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1984. — 216 с.

Леман В.Н., Смирнов Б.П., Точилина Т.Г. Пастбищное лососеводство на Дальнем Востоке: современное состояние и существующие проблемы // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 153. — С. 105–120.

Сафронов С.Н., Никифоров С.Н. Список рыбообразных и рыб пресных и солоноватых вод Сахалина // Вопр. ихтиол. — 2003. — Т. 43, № 1. — С. 42–53.

Смирнов Б.П., Мешкова М.Г., Введенская Т.Л. Оценка величины выедания заводской молоди кеты в озере Большой Вилюй // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2004. — Вып. 7. — С. 246–250.

Тагмазьян З.И. Питание хищных рыб покатной молодью горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1974. — Т. 92. — С. 65–76.

Хоревин Л.Д., Руднев В.А., Шершнев А.П. Выедание хищными рыбами молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в период ската из небольшой нерестовой реки о. Сахалин // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, № 6. — С. 1016–1022.

References

Volovik, S.P. and Gritsenko, O.F., On the influence of predatory fish on the survival of juvenile salmon in Sakhalin rivers, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 71, no. 2, pp. 193–209.

Dobrynina, M.V., Gorshkov, S.A., and Kinas, N.M., Influence of the concentration density of the migration juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* on its predation by predatory fish in the river. Duck (Kamchatka), *Vopr. Ikhtiol.*, 1988, vol. 28, no. 6, pp. 971–977.

Zhivoglyadov, A.A., Fish of small and medium rivers of Sakhalin Island: Spatial distribution, structure, and dynamics, *J. Ichthyol.*, 2014, vol. 54, no. 1, pp. 54–64. doi 10.1134/S0032945214010147

Zhivoglyadov, A.A., Zhivoglyadova, L.A., and Metlenkov, V.V., The species composition of the fish population and the intensity of eating juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* by different fish species of a typical salmon river of southeastern Sakhalin in the summer of 2015 in *Mater. Mezhdunar. nauchn. konf. "Voprosy sokhraneniya bioraznoobraziya vodnykh ob"yektov"* (Proc. Int. Sci. Conf. "Some problems on biodiversity conservation of aquatic biocenoses"), Rostov-on-Don: Azov. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz., 2015, pp. 112–120.

Kanidiev, A.N., Biologicheskiye osnovy iskusstvennogo razvedeniya lososevykh ryb (Biological bases of artificial breeding of salmon fish), Moscow: Legkaya i Pishchevaya Promyshlennost', 1984.

Leman, V.N., Smirnov, B.P., and Tochilina, T.G., Pacific Salmon Hatchery Program on Russian Far East: Current Status and Essential Problems, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 153, pp. 105–120.

Safronov, S.N. and Nikiforov, S.N., The list of fish-like animals and fishes of fresh and brackish waters of Sakhalin, *Vopr. Ikhtiol.*, 2003, vol. 43, no. 1, pp. 42–53.

Smirnov, B.P., Meshkova, M.G., and Vvedenskaya, T.L., Assesment of hatchery juvenile chum salmon removal in the lake Bolshoy Viluy, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2004, vol. 7, pp. 246–250.

Tagmazyan, Z.I., Predating of the carnivorous fishes on the seareturning youngs of *Oncorhynchus gorbuscha* in the rivers of Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1974, vol. 92, pp. 65–76.

Khorevin, L.D., Rudnev, V.A., and Shershnev, A.P., Predation on young pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) during their downstream migration in a small spawning stream in Sakhalin, *Vopr. Ikhtiol.*, 1981, vol. 21, no. 6, pp. 1016–1022.

Поступила в редакцию 29.06.2022 г.

После доработки 20.07.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

The article was submitted 29.06.2022; approved after reviewing 20.07.2022; accepted for publication 1.09.2022

Известия ТИНРО

2022 **Том 202, вып. 3. С. 535–555.**

Izvestiya TINRO, 2022, Vol. 202, No. 3, pp. 535–555.

Научная статья
УДК 639.22:597.555.5
DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-535-555
EDN: HCTIIS

ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ И АНАЛИЗ ПРОМЫСЛА МИНТАЯ *THERAGRA CHALCOGRAMMA* В НАВАРИНСКОМ РАЙОНЕ В 2017–2021 ГГ.

Е.В. Грицай, М.А. Степаненко*
Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. Даны характеристика условий, анализ промысла и межгодовой динамики размерно-возрастного состава минтая в уловах отечественного добывающего флота в северной — северо-западной частях Берингова моря (наваринский район) за период 2017–2021 гг. Основной период беринговоморской минтаевой путины — с июня по октябрь, когда осваивается порядка 80 % ОДУ, в это же время на промысловых судах наблюдателями ТИНРО собирается биостатистическая информация, проанализированная в работе.

Ключевые слова: минтай, Берингово море, наваринский район, численность, биомасса, размерно-возрастной состав, улов на усилие, промысел

Для цитирования: Грицай Е.В., Степаненко М.А. Гидрологические условия и анализ промысла минтая *Theragra chalcogramma* в наваринском районе в 2017–2021 гг. // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 535–555. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-535-555. EDN: HCTIIS.

Original article

Oceanographic conditions and analysis of walleye pollock *Theragra chalcogramma* fishery in the Navarin area in 2017–2021

Elena V. Gritsay*, Mikhail A. Stepanenko**
*, ** Pacific branch of VNIRO (TINRO),
4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia
* Ph.D., leading researcher, elena.gritsay@tinro-center.ru
** Ph.D., leading researcher, mikhail.stepanenko@tinro-center.ru

Abstract. The northwestern Bering Sea, in particular the waters at Cape Navarin, is one of the main areas of the walleye pollock fishery. Environmental variability in the Bering Sea affects on recruitment, abundance, behavior, and seasonal spatial distribution of pollock, which challenge on the fishery management strategy. Understanding of environmental-driven changes in the pollock population has to improve predictions of the population dynamics

* *Грицай Елена Валентиновна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, elena.gritsay@tinro-center.ru; Степаненко Михаил Антонович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, mikhail.stepanenko@tinro-center.ru.*

© Грицай Е.В., Степаненко М.А., 2022

and affect positively on the commercial harvest. The pollock from the eastern Bering Sea migrate to the Navarin area in summer-fall season. This study demonstrates that great annual differences in the migration activity, spatial distribution of pollock and fishery are related with oceanographic conditions, zooplankton productivity, the population reproduction, year-classes abundance and total biomass. Appearance of the relatively abundant year-classes in 2017–2020 may lead to some increase in commercial part of the pollock population in 2022–2024.

Keywords: walleye pollock, Bering Sea, Cape Navarin area, fish abundance, fish biomass, size-age composition, catch per unit effort (CPUE), fishery

For citation: Gritsay E.V., Stepanenko M.A. Oceanographic conditions and analysis of walleye pollock *Theragra chalcogramma* fishery in the Navarin area in 2017–2021, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 535–555. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-535-555. EDN: HCTIIS.

Введение

Минтай *Theragra chalcogramma* — один из приоритетных, стратегических и результативно осваиваемых объектов водных биологических ресурсов Дальнего Востока, доля вылова которого превышает 50 % всего объема добычи рыбы [Гаврилов, 2014; Состояние…, 2021*]. В связи с этим мониторинг состояния его запасов и промысла является одним из ключевых направлений в рыбохозяйственных исследованиях.

В Беринговом море (в морских границах России) ведущее место при промысле минтая принадлежит наваринскому району**, где исторически начало развития промысла относят к довоенному времени [Булатов, 2014]. Роль наваринского района сложно переоценить: начиная с 1980 г. он стал [Фадеев, Веспестад, 2001] и до настоящего момента остается [Балыкин, Филатов, 2013; Золотов, 2021] вторым по значимости районом добычи минтая в российских водах (после Охотского моря), даже несмотря на то, что в течение двух последних десятилетий относительный «вклад» Берингова моря в суммарный вылов минтая в зоне России последовательно сокращался с 38 (2001–2005 гг.) до 22 % (2015–2019 гг.) [Балыкин, Карпенко, 2021]. Многолетняя информация по Западно-Беринговоморской зоне позволяет предполагать, что и в перспективе северо-западная часть Берингова моря будет оставаться одним из важнейших районов отечественного рыболовства [Балыкин, Токранов, 2010].

В представленной работе дается характеристика гидрологических условий, анализ промысла и межгодовой динамики размерно-возрастного состава минтая в уловах добывающего флота в северной — северо-западной частях Берингова моря (наваринский район) за 2017–2021 гг.

Материалы и методы

Информационной основой послужили результаты эхоинтеграционно-траловых и донных траловых съемок, проведенных ТИНРО в северо-западной части Берингова моря в последние годы (в 2020 г. — на НИС «Дмитрий Песков», «ТИНРО», «Профессор Кагановский», в 2021 г. — на НИС «Профессор Кагановский»); данные, полученные наблюдателями в 2017–2021 гг. на промысловых судах, входящих в состав Беринговоморской минтаевой экспедиции (2017–2018 гг. — БМРТ «Министр Ишков»

* Состояние промысловых ресурсов Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна. Материалы к прогнозу общего вылова гидробионтов на 2021 год. Владивосток: ТИНРО, 2021. 206 с.

** Под «наваринским районом» здесь (как и ранее) подразумевается акватория Западно-Беринговоморской зоны, расположенная к востоку от 174° в.д. до разделительной линии России и США [Фадеев, 1991; Балыкин, 2009].

и «Мыс Олюторский»; 2019 г. — БМРТ «Владимир Старжинский»; 2020 г. — БМРТ «Мыс Басаргина»; 2021 г. — БМРТ «Генерал Трошев» и МРКТ «Сергей Бочкарев»). Анализ межсезонных и межгодовых показателей работы промыслового флота выполнен по данным судовых суточных донесений (ССД) из отраслевой системы мониторинга Росрыболовства (ОСМ). Объем обработанной и проанализированной информации составил: количество рыб, взятых для массовых промеров (МП), выполненных наблюдателями ТИНРО за указанный период, — 106212 экз. минтая; количество рыб, взятых для биологических анализов (БА), — 6056 экз.; количество учетных промысловых тралений — 585; количество проанализированных ССД — 31990. При анализе промстатистики использовался улов на усилие (судо-сутки лова, часовое траление). Расчетное количество судо-суток лова определялось исходя из суммарного вылова и средневзешенного годового улова по группе крупнотоннажных судов.

Суда, на которых присутствовали наблюдатели ТИНРО, при промысле минтая использовали разноглубинные тралы: PT/TM 154/1120 м пр. 532; PT/TM 154/1120; PT/TM 158/886; PT «Egersund 1200»; PT «Атлантика 1240» (пр. 614); PT «Атлантика 1240»; PT «Атлантика 1340»; PT «Gloria 1120».

Использовались архивные материалы за период с 1970 г., литературные сведения.

Сбор и обработка данных проведены по принятым стандартным методам биологических исследований [Правдин, 1966; Савин, 2011] при мониторинге промысла; расчеты выполнены с использованием сводных таблиц Excel, визуализация дислокации флота — с использованием приложения «Surfer».

Результаты и их обсуждение

В условиях, когда популяция рыб представляет собой трансграничный запас, а регулярность проводимых научных съемок не является ежегодной, определенное значение приобретает мониторинг промысла объекта в конкретном районе. В Западно-Беринговоморской зоне, где сосредоточено почти ¾ российских рыбных ресурсов в Беринговом море [Датский, Самойленко, 2021], на участке к востоку от 174° в.д. основу крупномасштабного промысла составляет минтай восточноберинговоморской популяции.

Период 2017–2021 гг. рассматривался неслучайно, так как после многолетнего перерыва постоянное участие наблюдателей ТИНРО в Беринговоморской минтаевой экспедиции (БМЭ) было возобновлено только в 2017 г. Последний аналогичный обзор промысловой обстановки в наваринском районе опубликован в 2009 г. [Грицай, Шейбак, 2009].

Начиная с 2016 г., после установления запрета на специализированный промысел минтая в Западно-Беринговоморской зоне на акватории к западу от 174° в.д., добывающий флот работает преимущественно в наваринском районе. При этом в отдельные годы (месяцы) выявляются те или иные особенности распределения флота в данном районе. Дислокация промыслового флота, в значительной степени соответствующая пространственно-временному распределению минтая, при нерегулярности научно-исследовательских съемок и неосуществимости проведения серии съемок в течение одного сезона позволяет в некоторой степени восполнить недостающую информацию в интервале времени с заданной дискретностью (декада, месяц, год). Кроме того, география промысла дает возможность проводить типизацию ситуаций (в течение года или в межгодовом аспекте) и выявлять возможные причины распределения основной массы рыбы в тех или иных районах рассматриваемого региона [Матишов и др., 2010]. Особенности океанологических условий северо-западной части Берингова моря, их изменчивость были обобщены Ю.И. Зуенко и Е.О. Басюком [2017]; значимость различных участков промысла минтая в границах наваринского района в годы, различавшиеся по гидротермиче-

скому режиму («холодный»/«теплый»), была продемонстрирована на примере 2011 и 2016 гг. [Степаненко, Грицай, 2018].

Основной период беринговоморской минтаевой путины — с июня по октябрь, когда осваивается порядка 80 % ОДУ (рис. 1).

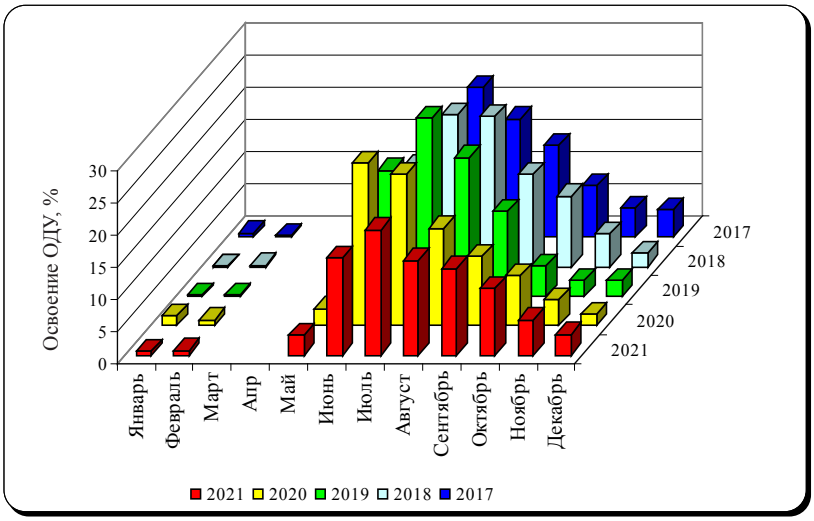


Рис. 1. Сезонная динамика общего вылова минтая в Западно-Беринговоморской зоне в 2017–2021 гг.

Fig. 1. Seasonal dynamics of the walleye pollock annual catch in the West Bering Sea fishing zone in 2017–2021

Особенностью дислокации флота в августе-сентябре 2017 г. (аналогично 2016 г.) было его максимальное рассредоточение в северном направлении вплоть до зал. Креста, что объясняется широким распространением минтая на акватории Анадырского залива в связи с высокими положительными аномалиями температуры водных масс и сокращением площади вод остаточного зимнего охлаждения (Лаврентьевское холодное пятно, ЛХП) в придонных горизонтах по сравнению со среднемноголетними показателями (рис. 2).

В 2018 г. флот широко распределялся в северном и восточном (вплоть до границы с Чукотской зоной) направлениях в июле (рис. 3). Схожая ситуация наблюдалась и в 2019 г., однако, в отличие от 2016–2018 гг., далеко на север (вглубь Анадырского залива) суда, как правило, не выходили или выходили эпизодически (рис. 4).

В 2020 г. флот концентрировался между мысом Наварин и Наваринским каньоном, в южной и центральной частях Анадырского залива в июне с выходом в северную часть залива в июле (рис. 5), когда отмечались и самые высокие уловы минтая в сезонном плане. В оставшуюся часть путины флот распределялся преимущественно на акватории вблизи северной части корякского побережья. В Чукотскую зону добывающие суда выходили редко и в малом количестве (исключительно в июле и сентябре).

В 2021 г. характерной особенностью дислокации флота была его максимальная концентрация между мысом Наварин и Наваринским каньоном и в районе северной части корякского побережья (рис. 6). В июне суда в большом количестве стали выходить в центральную часть Анадырского залива, а в июле и августе — в северные и западные его районы. Начиная с сентября практически весь флот сместился в район, расположенный между мысом Наварин и разделительной линией России и США, и до окончания путины вел промысел на участках, расположенных к югу от 62°30′ с.ш. В Чукотскую зону добывающие суда выходили в единичных случаях.

В связи с потеплением в 2016–2018 гг. в северной части Берингова моря в летний период наблюдалась нетипичная гидрологическая ситуация, когда и площадь ЛХП, и

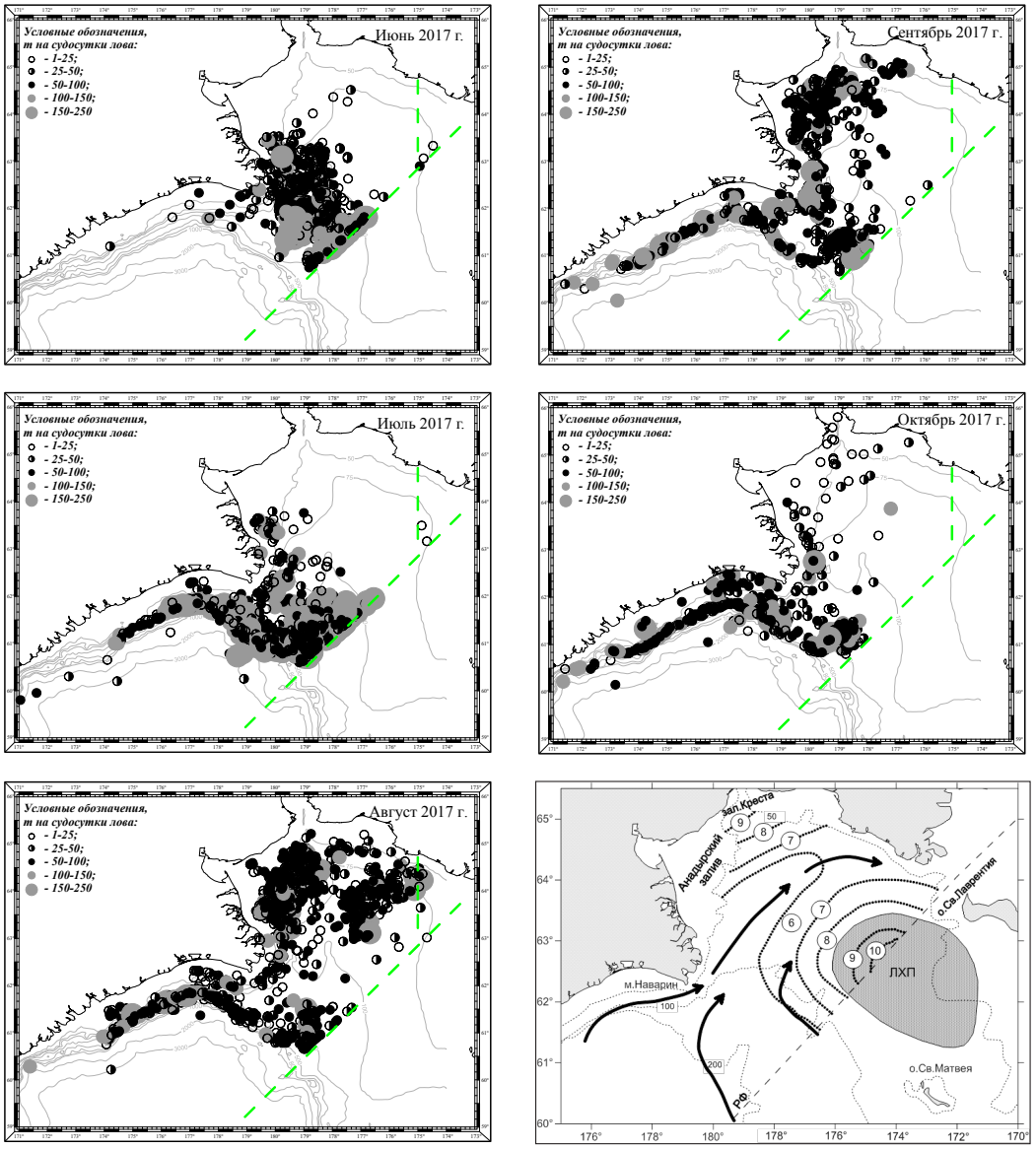


Рис. 2. Дислокация российского крупно- и среднетоннажного промыслового флота (КТФ, СТФ) при специализированном промысле минтая и распространение придонных вод с температурой ниже 0 °С на шельфе северо-западной части моря в июне-октябре 2017 г. Здесь и далее: *цифры в кружках* — месяцы; заштриховано среднемноголетнее положение холодных вод (Лаврентьевское холодное пятно) в сентябре; показано характерное положение струй основных течений*

Fig. 2. Dislocation of the Russian fishing fleet specialized on walleye pollock fishery on the background of monthly distribution of the cold (< 0 °C) bottom water on the northwestern Bering Sea shelf in June-October, 2017. Hereinafter: *numbers in circles* — months, mean climatic distribution of the cold bottom water in September is shown by shading. The main water streams are shown by arrows

площадь холодных придонных вод (с резко отрицательной температурой) в северной части Анадырского залива (район зал. Креста) были сокращены до минимума по сравнению со среднемноголетними показателями или отсутствовали [Eisner et al., 2020]. В

* Распространение придонных вод и схема течений заимствованы из ежегодных беринговоморских минтаевых путинных прогнозов на 2017–2021 гг.

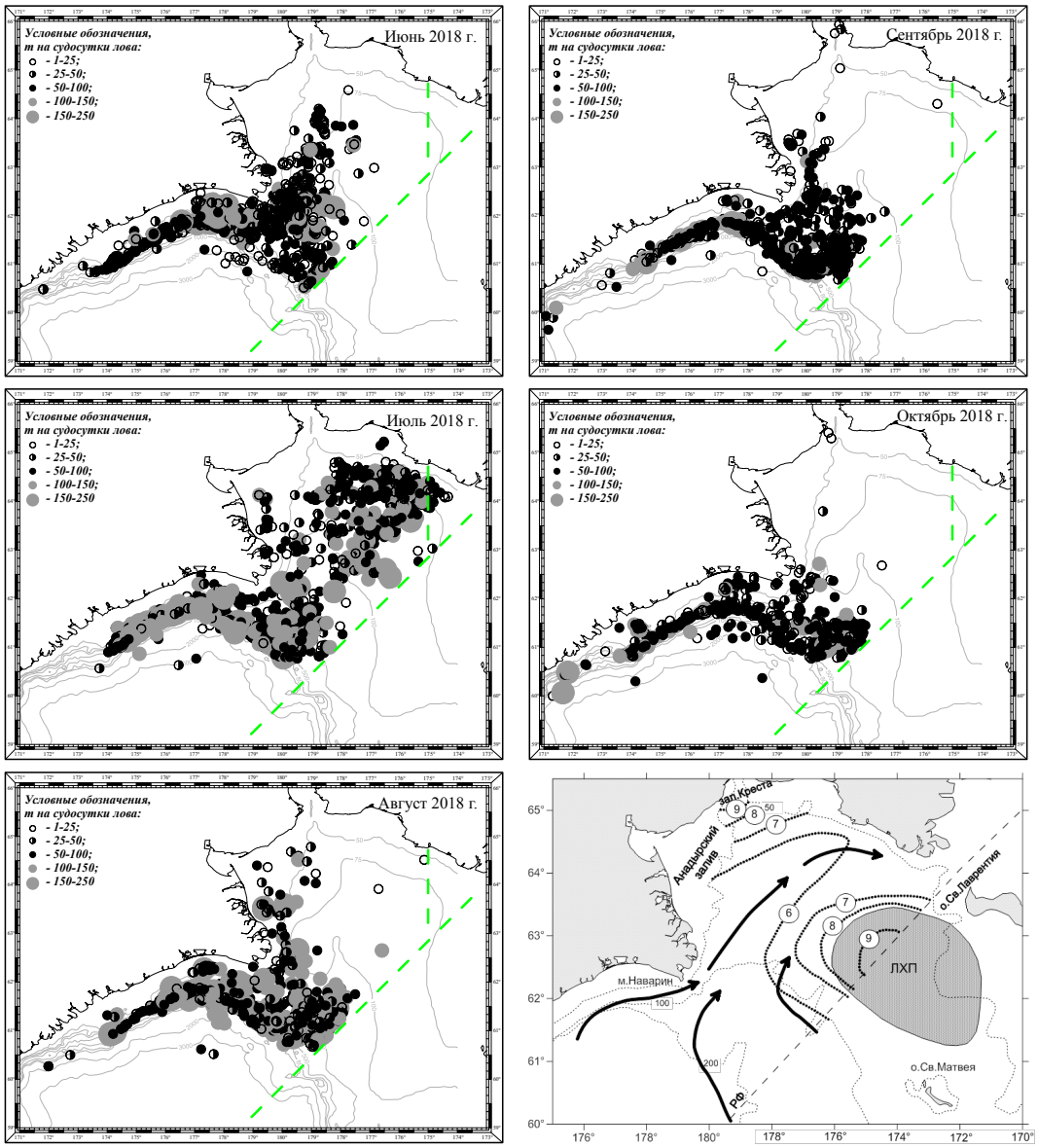


Рис. 3. Дислокация российского крупно- и среднетоннажного промыслового флота (КТФ, СТФ) при специализированном промысле минтая и распространение придонных вод с температурой ниже 0 °С на шельфе северо-западной части моря в июне-октябре 2018 г.

Fig. 3. Dislocation of the Russian fishing fleet specialized on walleye pollock fishery on the background of monthly distribution of the cold (< 0 °C) bottom water on the northwestern Bering Sea shelf in June-October, 2018

результате для минтая стала доступной (по температурным условиям) и мелководная область северной части Анадырского залива. Температура придонных вод в данном районе с потенциально высокой продуктивностью зоопланктонных сообществ [Кузнецов, Николаев, 2008; Переверзев, Крюкова, 2019], по крайней мере, в предыдущие годы (2011–2015 гг.) имела отрицательные значения, чем лимитировалось распространение минтая [Степаненко, Грицай, 2018].

Следует отметить, что в северо-западной части Анадырского залива и в районе зал. Креста минимизация участка холодных придонных вод даже в «теплые» годы отмечалась далеко не всегда: так, в летне-осенний период «теплого» 2005 г. [Басюк и

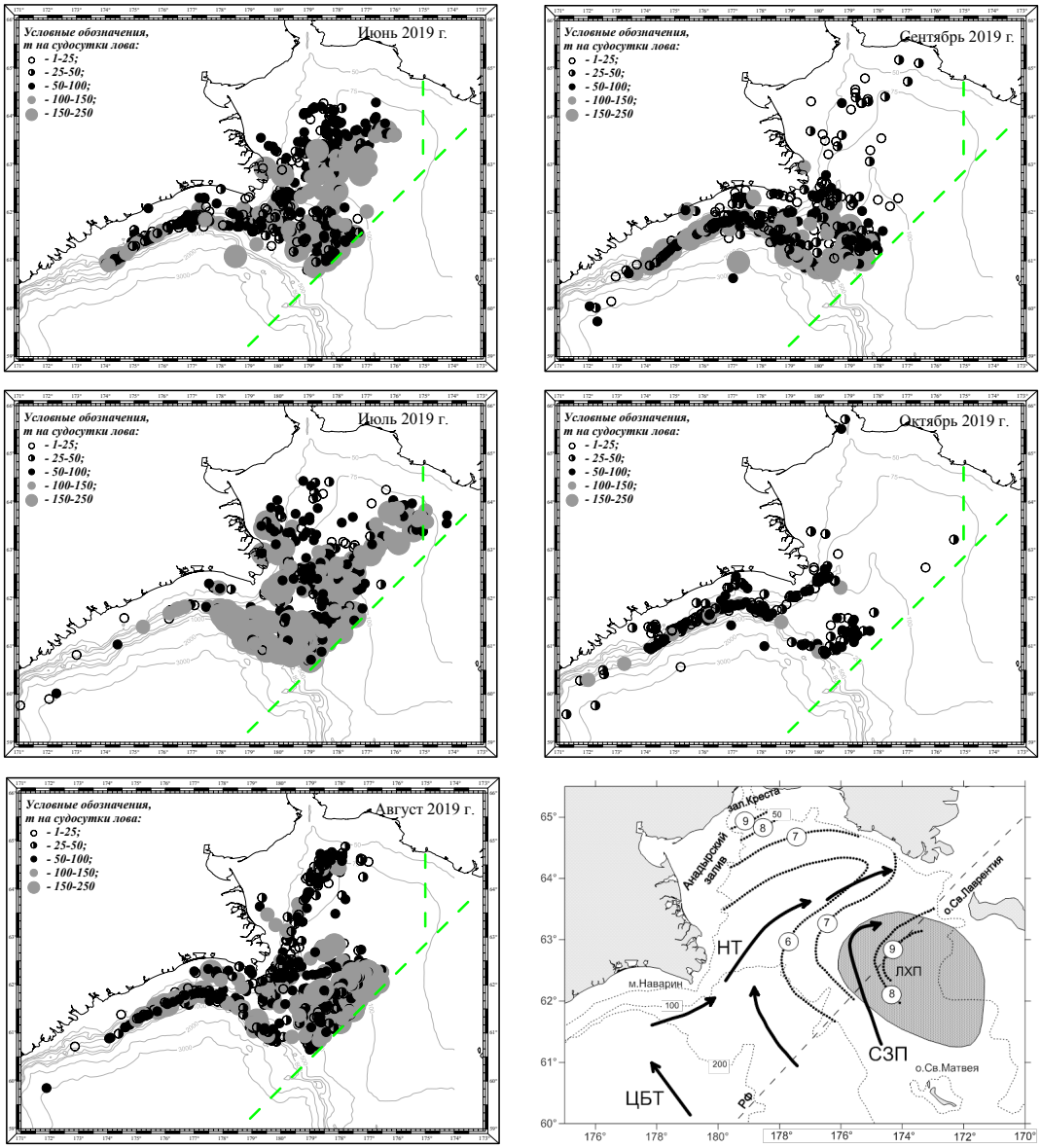


Рис. 4. Дислокация российского крупно- и среднетоннажного промыслового флота (КТФ, СТФ) при специализированном промысле минтая и распространение придонных вод с температурой ниже 0 °С на шельфе северо-западной части моря в июне-октябре 2019 г.

Fig. 4. Dislocation of the Russian fishing fleet specialized on walleye pollock fishery on the background of monthly distribution of the cold (< 0 °C) bottom water on the northwestern Bering Sea shelf in June-October, 2019

др., 2007] указанный район не отличался благоприятным термическим режимом для бореальных видов гидробионтов; температура у дна колебалась от минус 1,7 до 2,7 °С при средней 0,1 °С; под воздействием отрицательной температуры находилось более половины акватории в этом районе [Андронов, Датский, 2014].

Прогрев придонных вод до положительных значений на юго-восточной периферии Анадырского залива, граничащей с линзой холода (ЛХП), в летний период 2017–2018 гг. происходил быстро, поэтому массовая миграция минтая в наваринский район (в том числе и Анадырский залив) уже в первой половине лета отмечалась как в нижней, так и в мелководной частях североберинговоморского шельфа.

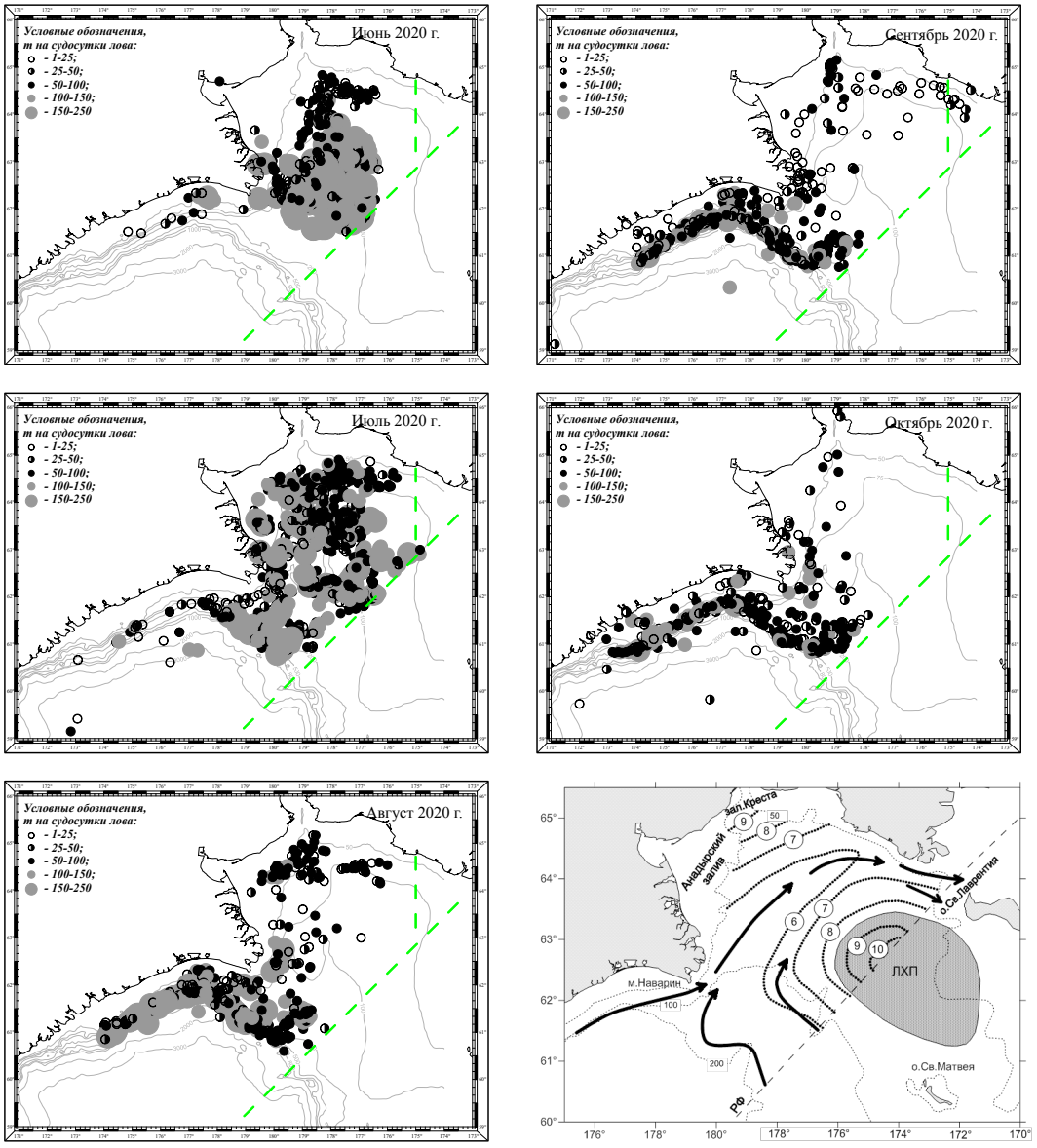


Рис. 5. Дислокация российского крупно- и среднетоннажного промыслового флота (КТФ, СТФ) при специализированном промысле минтая и распространение придонных вод с температурой ниже 0 °С на шельфе северо-западной части моря в июне-октябре 2020 г.

Fig. 5. Dislocation of the Russian fishing fleet specialized on walleye pollock fishery on the background of monthly distribution of the cold (< 0 °C) bottom water on the northwestern Bering Sea shelf in June-October, 2020

Высокие положительные аномалии в течение 2018 г. отмечались не только на поверхности Берингова моря, но и по всей толще вод [Басюк, Зуенко, 2019]. В 2019 г. они имели меньшие значения (+0,3…+1,0 °С) в связи с бóльшей ледовитостью моря в предшествующую зиму [Eisner et al., 2020]. В результате в июле-августе большую часть севера Анадырского залива и участок, прилегающий к разделительной линии (на границе Западно-Беринговоморской и Чукотской зон), занимали придонные воды остаточного зимнего охлаждения.

Ледовитость Берингова моря в зимний период 2019–2020 гг. свидетельствовала о появлении тенденции к похолоданию, что в итоге приводит к развитию по средне-

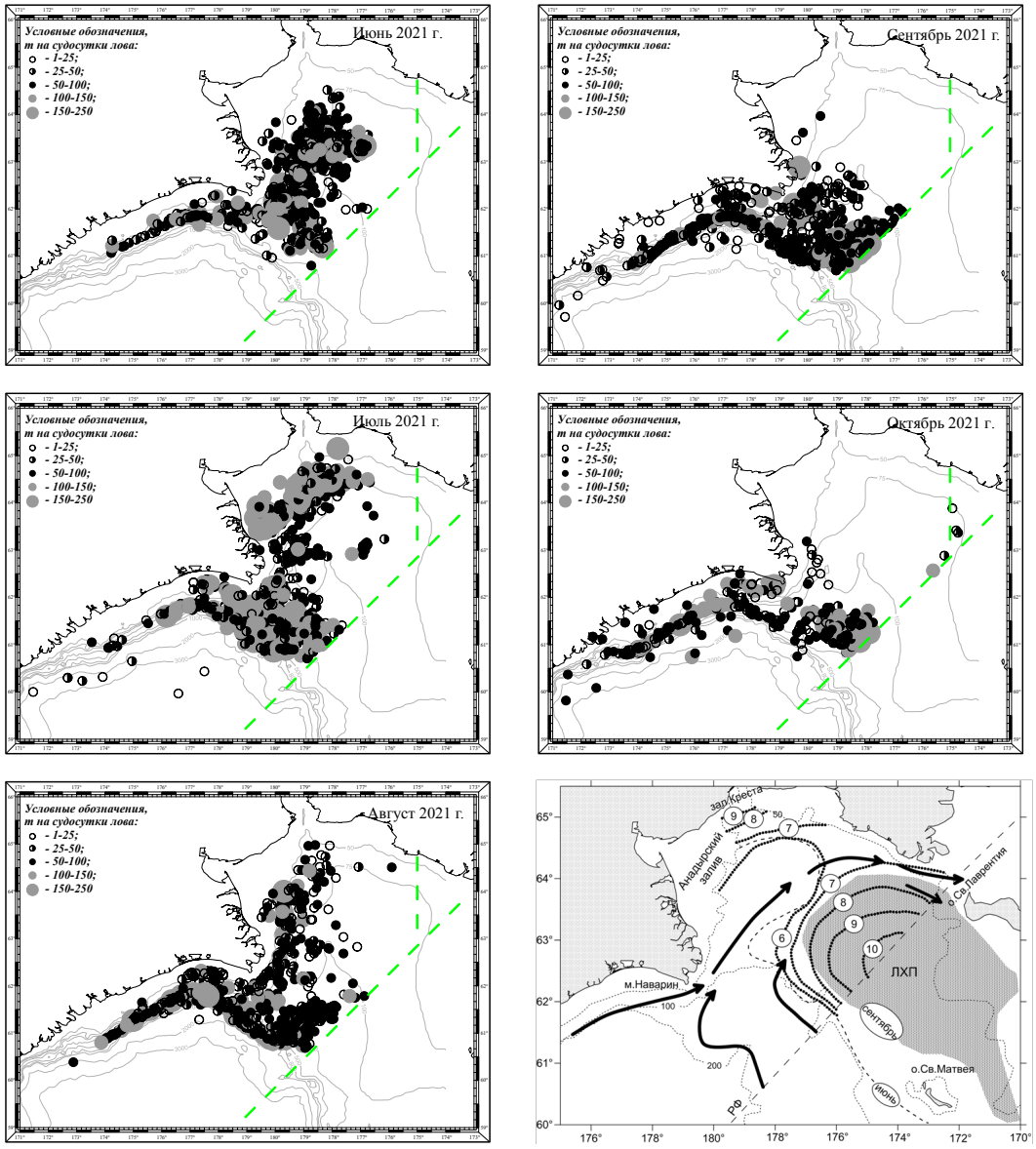


Рис. 6. Дислокация российского крупно- и среднетоннажного промыслового флота (КТФ, СТФ) при специализированном промысле минтая и распространение придонных вод с температурой ниже 0 °С на шельфе северо-западной части моря в июне-октябре 2021 г.

Fig. 6. Dislocation of the Russian fishing fleet specialized on walleye pollock fishery on the background of monthly distribution of the cold (<0°C) bottom water on the northwestern Bering Sea shelf in June-October, 2021

многолетнему сценарию лаврентьевской «линзы» холода в северной части моря в летне-осенний период и сокращению площади распространения минтая на мелководных участках наваринского района по сравнению с «теплыми» по гидротермическим условиям годами.

В середине февраля 2020 г. ледовитость моря приблизилась к «норме» (около 31 %), тем не менее более быстрые темпы по сравнению со среднемноголетними сроками весенне-летнего освобождения поверхности моря ото льда в северо-западной части моря, как и в предыдущие несколько лет, привели к тому, что к середине июня бóльшая часть Анадырского залива была уже практически полностью очищена ото

льда. Летом и осенью 2020 г. в наваринском районе на поверхности отмечались положительные аномалии температуры воды (до 2–3 °С); в придонном слое экстремально низкая температура (–1,6 °С), не превышавшая среднемноголетнюю, наблюдалась в районе ядра ЛХП. В сентябре площадь распространения ЛХП в зоне России, вопреки ожиданиям [Беринговоморская минтаевая путина..., 2020]*, была значительно больше: его западная периферия была смещена в западном направлении примерно на 2°, а северная — на 0,5° к северу относительно среднемноголетнего положения.

Для Берингова моря развитие ЛХП является важной характеристикой, позволяющей судить о степени суровости гидрологических условий [Басюк, Зуенко, 2019], а его трансформация (или размыв) играет определенную роль для миграций и распространения минтая в российские воды [Кузнецов и др., 2013]. 2020 г. в Беринговом море следует признать умеренно «теплым» с тенденцией постепенного восстановления ЛХП.

Не совсем типичный ход течений в северной части Берингова моря в 2021 г. мог существенно повлиять на распределение зоопланктона в нагульный период. А именно: усиление мощности Анадырского течения на фоне ослабления и сдвига в восточном направлении (на 60–80 миль восточнее мыса Наварин) Наваринского течения могло способствовать выносу кормовых организмов из северной части Анадырского залива и накоплению его в водах, прилегающих к мысу Наварин. Непосредственно в этом районе, по данным НИС «Профессор Кагановский», в 2021 г. регистрировалась повышенная удельная биомасса копепод, эвфаузиид, гипериид и сагитт, т.е. компонентов, слагающих основу биомассы крупного планктона в Беринговом море [Горбатенко, 2021]. Это, в свою очередь, могло привести к бóльшей концентрации минтая именно на этих участках, что повлекло за собой раннюю (вторая половина августа) передислокацию промыслового флота в район мыса Наварин — разделительная линия России и США. Известно, что при недостатке предпочтительной пищи (копепод и эвфаузиид) в отдельных районах шельфа минтай активно перераспределяется в районы с ее более высокой биомассой [Дулепова, 2018]. По данным наблюдателей, в конце лета средний балл наполнения желудков минтая на участке вблизи мыса Наварин достигал 2,78; а в составе пищи преобладали копеподы (до 36–51 %) и временами — эвфаузииды (до 32–70 %).

Подобная гидрологическая ситуация наблюдалась в 2005 [Басюк и др., 2007], 2013 и 2020 гг., но в 2013 и 2020 гг. не была так четко выражена. По данным прямых океанологических наблюдений (НИС «ТИНРО», «Профессор Кагановский», «Дмитрий Песков»), в 2020 г. отмечалось лишь частичное проникновение анадырских вод в район корякского побережья. На траверзе мыса Наварин находился циклонический вихрь, препятствующий обильному проникновению вод; в 2021 г. такой вихрь отсутствовал.

С Наваринским течением, являющимся продолжением Центрально-Беринговоморского течения, тесно связан перенос богатых биогенами водных масс, способствующий высокой продуктивности Анадырского залива [Шунтов, Дулепова, 1995; Шунтов, 2001], видовая и количественная характеристика планктонного сообщества которого для «теплого» периода лет (на примере 2002–2006 гг.) дана А.Ф. Волковым с соавторами [2007].

Таким образом, период 2017–2021 гг. в северо-западной части Берингова моря характеризовался как период «теплых» и «очень теплых» лет, в течение которого температурный фактор не сдерживал распространение минтая далеко на север (вплоть до 65-й параллели) в нагульный период. В 2020–2021 гг. в Беринговом море стала отмечаться тенденция к похолоданию и увеличению площади ЛХП, которое в дальнейшем может привести к сокращению области распространения минтая на мелководном шельфе наваринского района, как это наблюдалось в начале предыдущего десятилетия.

* Беринговоморская минтаевая путина — 2020 (путинный прогноз). Владивосток: ТИНРО, 2020. 86 с.

За период 2003–2021 гг. в Западно-Беринговоморской зоне (к востоку от 174° в.д.) величина ОДУ, в зависимости от состояния ресурсов восточноберинговоморского минтая, колебалась от 310,7 до 542,4 тыс. т (рис. 7). Максимум вылова был рекомендован в 2007 г., минимум — в 2010 г. В 2021 г. ОДУ минтая в Западно-Беринговоморской зоне (к востоку от 174° в.д.) был установлен на уровне 415,0 тыс. т. В Чукотской зоне в 2017–2021 гг. ОДУ минтая принимался равным 4,8–6,5 тыс. т, при этом его освоение в среднем за указанный период не превышало 44,0 %.

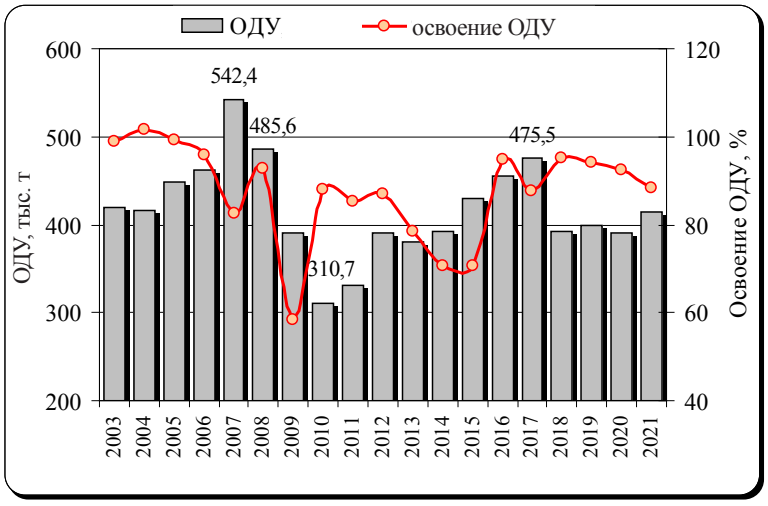


Рис. 7. ОДУ минтая и его освоение в Западно-Беринговоморской зоне (к востоку от 174° в.д.) в 2003–2021 гг.

Fig. 7. Total available catch (TAC) of walleye pollock and its realization for the West Bering Sea fishing zone in 2003–2021

В 2019 г. среднегодовой улов на усилие российского крупнотоннажного флота в Западно-Беринговоморской зоне был самым высоким за период наблюдений с 1998 г. и четвертым начиная с 1980 г.; в 2020 г. он превысил величину 2019 г., достигнув 91,1 т на судо-сутки, что наблюдалось лишь однажды (1995 г.) за весь многолетний ряд. В 2021 г. данный показатель заметно снизился по сравнению с двумя предшествующими годами и вернулся на уровень 2004 и 2017–2018 гг. (рис. 8), составив 67,8 т за судо-сутки.

Несмотря на наблюдавшуюся в 2019–2020 гг. тенденцию роста среднегодовых уловов на усилие КТФ в связи с увеличением масштаба распространения минтая из восточной части моря, общий вылов, как и ранее [Фадеев, Грицай, 2003], определялся количеством промысловых операций в наваринском районе (для периода 1980–2021 гг. — $r > 0{,}82$) и в то же время был слабо связан (для того же периода — $r < 0{,}18$) с величиной уловов на усилие, что характерно в плане не только межгодовой, но и внутригодовой динамики показателей (рис. 9). В 2018 г. расчетное количество промысловых операций в БМЭ (судо-суток лова), сравнимое с таковым за 2010 и 2014 гг., было самым низким начиная с 1996 г.; в 2019 г. — ниже уровня 2018 г. на 17,9 %; в 2020 г. — ниже уровня 2019 г. еще на 11,8 % (см. рис. 8). Такая ситуация складывалась только в первой половине 1990-х гг. (когда начался обусловленный экономическим кризисом спад в развитии рыбной отрасли) в связи со снижением объемов вылова на Дальневосточном бассейне, ведущим к недоиспользованию и сокращению флота (в основном крупнотоннажного). В 2020 г. в Западно-Беринговоморской зоне складывалась очень хорошая обстановка на промысле сельди, экономически более выгодная. Поэтому значительная часть судов была переориентирована на вылов сельди; кроме того, часть судов традиционно перешла на приемку лососей. Сокращение числа выставленного флота, вероятно, также было связано с ограничениями из-за коронавируса. Другими словами, после 2016 г. на протяжении 4 лет (2017–2020 гг.) увеличение результативности лова (улова на уси-

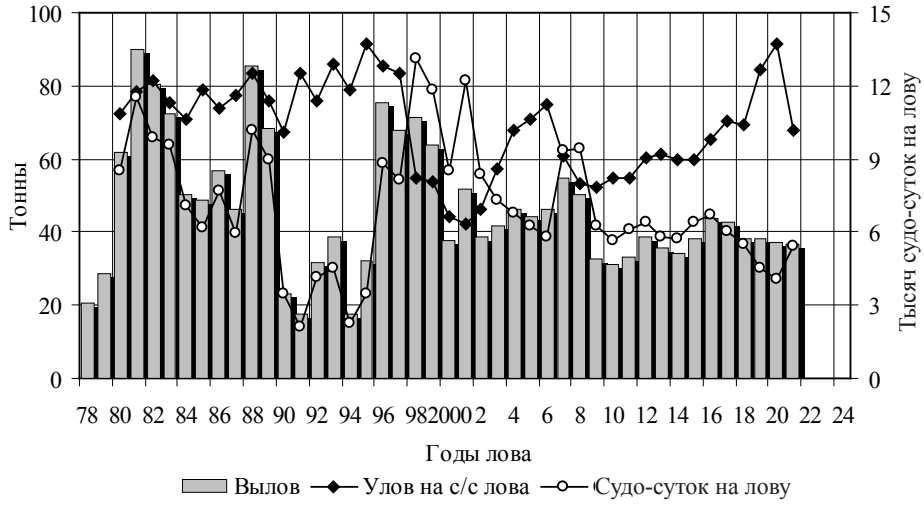


Рис. 8. Вылов минтая в наваринском районе ($\times 10^4$ т), расчетное количество судо-суток на лову и улов на судо-сутки лова в 1978–2021 гг.*

Fig. 8. Dynamics of annual catch ($\times 10^4$ t), estimated fishing efforts (vessel-days), and CPUE (t per vessel-day) for the walleye pollock fishery in the area at Cape Navarin in 1978–2021

лие) в наваринском районе сопровождалось одновременным снижением количества промысловых усилий (судо-суток лова). В 2021 г. количество отработанных флотом судо-суток на промысле в Западно-Беринговоморской зоне превысило аналогичный показатель «допандемийного» 2019 г. на 19,6 %, почти достигнув уровня 2018 г.

В отличие от 2020 г., когда ситуация в плане подекадной динамики уловов минтая на усилие (судо-сутки лова) среднетоннажных судов на участке к востоку от 174° в.д. несколько отличалась от предшествующих трех лет, в 2021 г. тенденция изменчивости уловов СТФ соответствовала таковой по группе судов крупнотоннажного флота (аналогично 2017–2019 гг.), периоды максимальных декадных уловов среднетоннажного флота практически полностью повторяли обстановку по КТФ (рис. 10).

Изменения результативности промысла в наваринском районе, который является лишь частью ареала восточноберинговоморского минтая, отражают, в первую очередь, динамику распространения в этот район скоплений минтая с прилегающего восточноберинговоморского шельфа и континентального склона в летне-осенний период. В наибольшей степени промысел в наваринском районе основывается на младше- и средневозрастных поколениях [Грицай, 2006]. По многолетним данным при любом количественном соотношении возрастных групп в восточноберинговоморской популяции минтая в целом в северо-западной части Берингова моря (российские воды) доминируют 4 возрастных групп (2+, 3+, 4+ и 5+ лет) независимо от численности поколений, их представляющих. На долю этих групп в среднем (за период с 1995 по 2021 г.) приходилось более 78,5 % общей численности минтая в уловах. И, как правило (в том числе и в последние годы), ситуация остается неизменной, за исключением тех лет, когда в популяции присутствуют младшевозрастные поколения с «рекордно» низким уровнем численности, как это наблюдалось, например, в смежные 2005–2006 гг. [Грицай, Шейбак, 2009] и 2018–2020 гг. Так, на поколения в возрасте 2(+)–5(+) лет в 2017 г. суммарно приходилось 86,6 % общей численности минтая в промысловых уловах, в 2018 г. — 64,9, в 2020 г. — 65,4, в 2021 г. — 46,8 % (рис. 11). И лишь в 2019 г. в про-

* До 1998 г. уловы даны только для района к востоку от 176° в.д. С 1998 г. — по всей Западно-Беринговоморской зоне, включая СТФ и иностранный вылов. Количество судо-суток рассчитано по уловам на усилие КТФ и суммарному вылову.

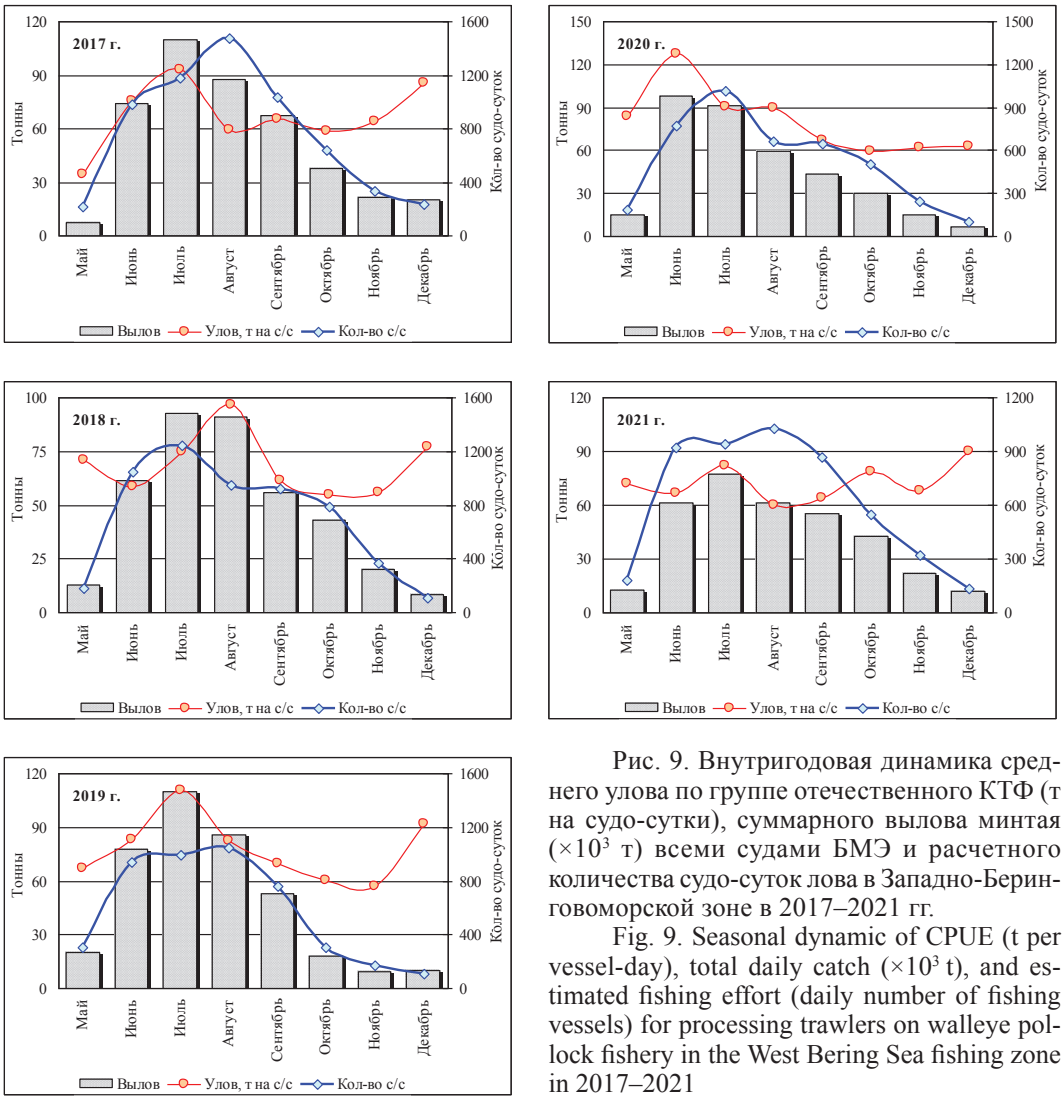


Рис. 9. Внутригодовая динамика среднего улова по группе отечественного КТФ (т на судо-сутки), суммарного вылова минтая ($\times 10^3$ т) всеми судами БМЭ и расчетного количества судо-суток лова в Западно-Беринговоморской зоне в 2017–2021 гг.

Fig. 9. Seasonal dynamic of CPUE (t per vessel-day), total daily catch ($\times 10^3$ t), and estimated fishing effort (daily number of fishing vessels) for processing trawlers on walleye pollock fishery in the West Bering Sea fishing zone in 2017–2021

мысловых уловах абсолютно преобладали возрастные группы 5(+)–7(+) лет, в сумме составившие более 70 % общей численности (заметим, это был единственный случай за весь период наблюдений с 1995 г.). Похожая ситуация наблюдалась в 2005–2006 гг.: при минимальном количестве мелкоразмерного минтая в уловах преобладали поколения в возрасте 4(+)–6(+) лет — 77,6–81,5 %, при этом средняя длина минтая в уловах достигала максимальных значений (рис. 12).

В результате частичного вступления в промысловую часть популяции восточно-беринговоморского минтая поколения 2018 г., численность которого по данным Аляскинского центра рыбохозяйственных исследований (AFSC) оценивается на уровне урожайных поколений 1980, 1984 и 1996 годов рождения и чуть ниже численности поколения 2000 года рождения [Ianelli et al., 2021], размерно-возрастной ряд минтая в уловах в 2021 г. вновь принял бимодальную конфигурацию (см. рис. 11).

Ранее было показано, что в российских (в наваринском районе) и американских водах Берингова моря наблюдается «согласованность» динамики относительной численности поколений минтая, выражающаяся в доминировании и преемственности высокочисленных групп [Грицай, Шейбак, 2009]. Это также подтверждается и результатами наблюдений в восточной части моря в 2017–2021 гг. [Ianelli et al., 2021].

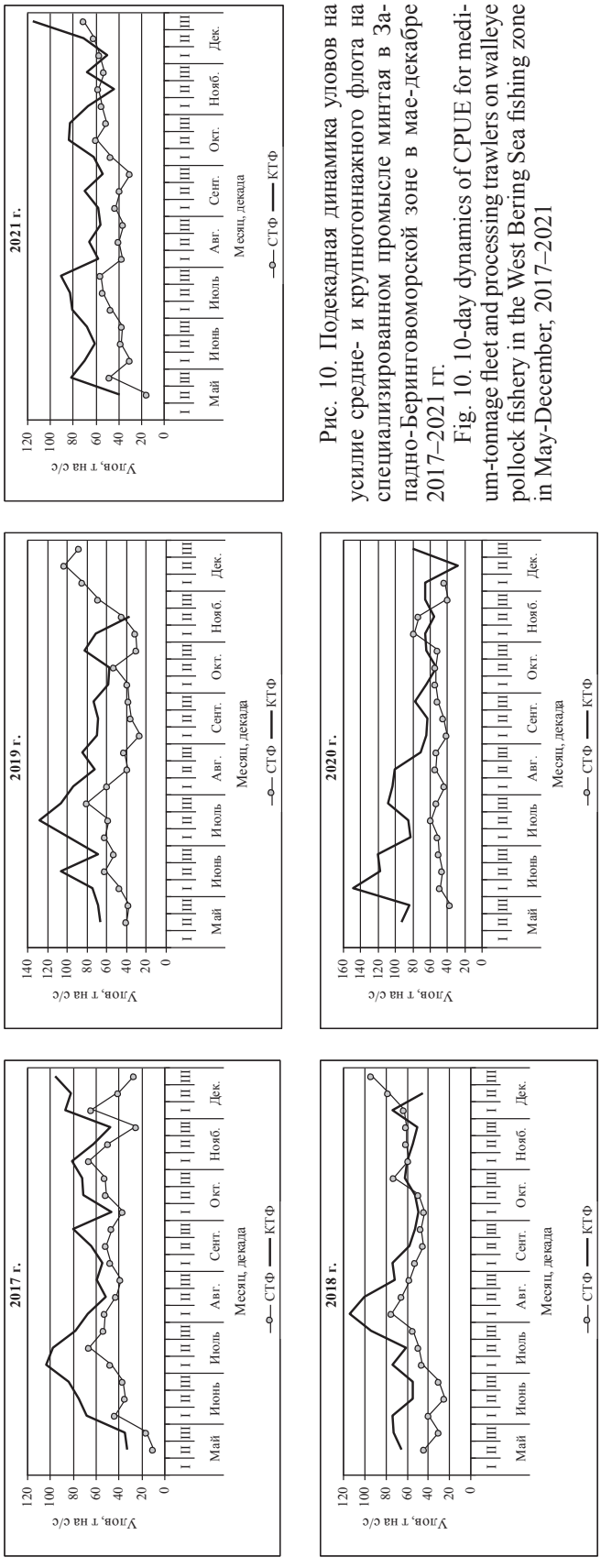


Рис. 10. Подекадная динамика уловов на усилие средне- и крупнотоннажного флота на специализированном промысле минтая в Западно-Беринговоморской зоне в мае-декабре 2017–2021 гг.

Fig. 10. 10-day dynamics of CPUE for medium-tonnage fleet and processing trawlers on walleye pollock fishery in the West Bering Sea fishing zone in May-December, 2017–2021

Учитывая, что ресурсы восточноберинговоморского минтая являются общими для России и США, а результативность промысла в наваринском районе находится в зависимости от количественного распространения рыб в российские воды (определяемого, в свою очередь, общей биомассой, численностью отдельных поколений и их соотношения в структуре популяции, а также изменчивостью океанологических условий и обеспеченностью кормовыми организмами), и располагая данными по размерно-возрастному составу минтая в промысловых уловах, проанализируем, насколько в количественном отношении может увеличиваться масштаб распространения минтая в северную часть Берингова моря из восточноберинговоморских районов в летне-осенний сезон на примере 2017–2021 гг., так как наибольшее распространение минтая отмечается в периоды относительно «теплых» лет [Степаненко, Грицай, 2018].

Численность и биомасса восточноберинговоморского минтая в 2015–2020 гг. снижались в связи с убылью как урожайных старшевозрастных поколений 2008 и 2012 гг., так и поколений средних по численности (2010–2011 гг.). В настоящее время биомасса минтая находится на среднем уровне [Ianelli et al., 2021]. Численность изначально «слабых» поколений 2015–2016 гг. невелика. Ближайшую перспективу пополнения промыслового запаса популяции представляют поколения 2018–2020 годов рождения. Таким образом, определяющее влияние величины общей биомассы на отмечавшийся в последние годы рост уловов (на усилие) промыслового флота,

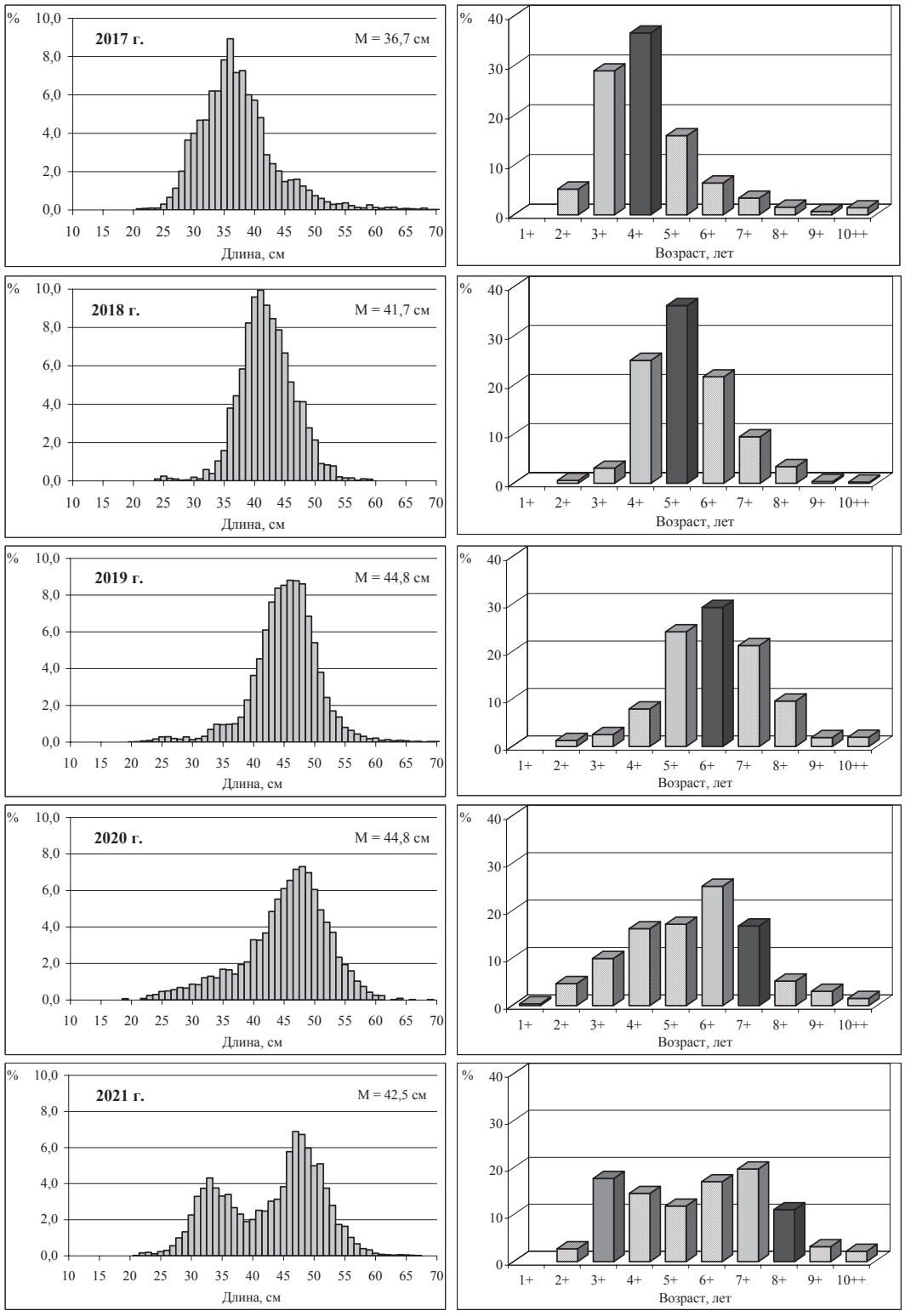


Рис. 11. Размерно-возрастной состав минтая в промысловых уловах в наваринском районе в летний период 2017–2021 гг.

Fig. 11. Length-age composition of walleye pollock in commercial catches in the area at Cape Navarin in summer seasons of 2017–2021

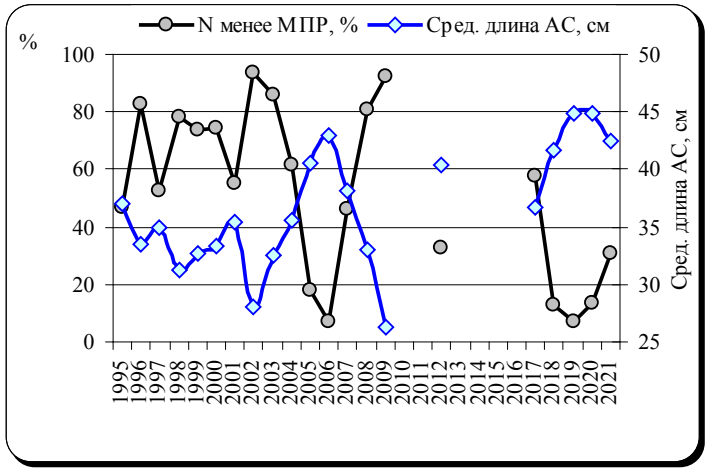


Рис. 12. Относительное количество молоди длиной менее минимального промыслового размера (МПР) и средняя длина минтая в промысловых уловах в наваринском районе в летне-осенний период 1995–2009, 2012 и 2017–2021 гг.

Fig. 12. Relative number of walleye pollock with the body length <37 cm and average length of pollock from commercial catches in the area at Cape Navarin in summer-fall seasons of 1995–2009, 2012, and 2017–2021

вероятно, можно исключить. Увеличение уловов следует рассматривать не как результат изменения биомассы минтая, а как результат увеличения масштаба его распространения в российские воды.

В течение пяти лет (2017–2021 гг.) скачок уловов на усилие произошел в 2019 г. (см. рис. 8), особенно это было заметно в июле. Известно, что самой высокой миграционной активностью обладает средневозрастной минтай [Фадеев, 1991; Шунтов и др., 1993]. Тем не менее многолетние ряды наблюдений свидетельствуют о постепенном сокращении количества рыб конкретного поколения минтая в промысловых уловах в наваринском районе, начиная, за редким исключением, с возраста 5+ лет [Фадеев, Грицай, 2003]. По результатам анализа возрастного состава минтая из июльских уловов 2017–2021 гг. было выявлено, что в 2019 г. отмечалось значительно более высокое количество рыб поколений 2011–2014 годов рождения (в возрасте от 5+ до 8+ лет) по сравнению с 2018 г. (рис. 13).

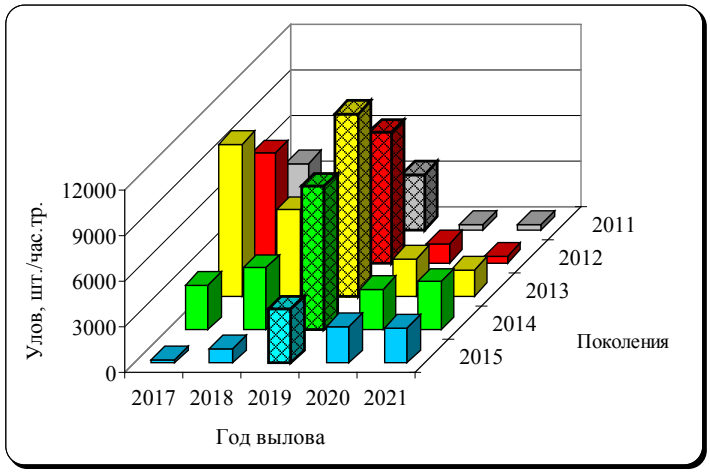


Рис. 13. Динамика вылова поколений минтая 2011–2015 годов рождения при специализированном промысле в наваринском районе в июле 2017–2021 гг.

Fig. 13. Dynamics of the year-classes 2011–2015 withdrawal during the specialized walleye pollock fishery in the area at Cape Navarin in July of 2017–2021

По указанным возрастным классам превышение составляло от 2,1–2,3 (для поколений 2013–2014 годов рождения) до 2,8–3,1 раза (для поколений 2011–2013 годов рождения), т.е. в 2019 г. масштаб миграций минтая из восточноберинговоморского сектора в российские воды в среднем (для указанных поколений) увеличился в 2,6 раза. Именно это стало ключевым фактором резкого роста уловов флота в 2019 г., для сравнения — в июле 2018 г. улов на судо-сутки по группе крупнотоннажных судов составил 74,7 т, в июле 2019 г. — 111,2 т.

Заключение

Температура воды в Беринговом море в летне-осенний период 2017–2021 гг. была выше среднемноголетних показателей и не препятствовала распространению минтая в российские воды, в том числе и на мелководный шельф Анадырского залива. Сокращение площади вод остаточного зимнего охлаждения (с температурой ниже 0 °С) в придонных горизонтах, отмечавшееся в течение этих лет, способствовало более широкому пространственному распределению минтая в наваринском районе в нагульный период.

После 2009 г., когда отмечался исторический минимум биомассы восточноберинговоморской популяции минтая, обстановка на промысле в Западно-Беринговоморской зоне по основным показателям (уловы на судо-сутки лова, размерно-возрастной состав минтая в уловах) самой благоприятной была в течение последних пяти лет (2017–2021 гг.). Максимальные уловы по группе российского крупнотоннажного флота в среднегодовом плане отмечались в 2019–2020 гг., достигнув в 2019 г. 85,1 т на судо-сутки (уровень 1993 и 1996 гг.), а в 2020 г. — 91,1 т на судо-сутки (максимум с 1980 г.). В 2021 г. среднегодовой улов на усилие снизился по сравнению с двумя предшествующими годами и вернулся на уровень 2004 и 2017–2018 гг.

Высокие уловы на усилие в течение основного сезона промысла в 2019–2020 гг. в полной мере компенсировали малое количество выставленного в эти годы флота, количество промысловых судов по тем или иным причинам в 2019–2020 гг. было минимальным начиная с 1996 г.

Значительный рост уловов на усилие в 2019 г. по сравнению с 2018 г. был обусловлен главным образом увеличением масштаба миграций рыб в возрасте от 5+ до 8+ лет в российские воды.

Освоение ОДУ минтая в Западно-Беринговоморской зоне в последние 5 лет с учетом «вклада» иностранного флота составляло порядка 90–98 %. В связи с более ранними сроками подхода минтая в российские воды и более ранним началом обратных миграций (в юго-восточном направлении) в многолетнем плане наиболее высокий вылов всеми участниками БМЭ отмечался с июня по сентябрь включительно. Максимальные объемы добычи минтая в сезонном плане всегда обеспечивались наибольшей интенсивностью работы промыслового флота. К Чукотской зоне добывающие компании большого интереса не проявляют.

В качестве отличительной особенности промысловых сезонов 2018–2020 гг. следует также отметить очень низкий прилов молоди длиной менее МПР, не превышавший 14 % общей численности минтая в уловах, при этом средняя длина рыб в уловах достигала 41,7–44,8 см. Для наваринского района такая ситуация является скорее нетипичной и за период 1995–2021 гг. наблюдалась только в 2005–2006 гг.

Появление нескольких средних по численности «соседних» поколений 2017–2020 гг. восточноберинговоморского минтая и вступление их в промысловую часть популяции представляет (при прочих равных условиях) успешную перспективу для промысла в северной части Берингова моря в 2022–2024 гг.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность всем наблюдателям ТИНРО, в разные годы работавшим на судах при специализированном промысле в составе Беринговоморской минтаевой экспедиции.

The authors express their gratitude to all TINRO observers worked aboard fishing vessels in the Bering Sea pollock expedition.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа проведена в рамках государственного задания № 076-00002-21-00 ФГБНУ «ВНИРО» на 2021 г.

The work was conducted within the framework of the state task No 076-00002-21-00 for VNIRO in 2021.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

All applicable international, national and/or institutional guidelines for the care and use of animals have been followed. Bibliographic references to all used sources are formatted in accordance with the rules of this edition.

Список литературы

Андронов П.Ю., Датский А.В. Закономерности пространственной изменчивости структуры донных сообществ рыб шельфа северо-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 177. — С. 40–76.

Балыкин П.А. К вопросу о рыбопромысловом районировании западной части Берингова моря // Вопр. рыб-ва. — 2009. — Т. 10, № 1(37). — С. 136–149.

Балыкин П.А., Карпенко В.И. Динамика российских уловов минтая в дальневосточных морях в XXI веке // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : мат-лы 12-й нац. (Всерос.) науч.-практ. конф. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2021. — Ч. 1. — С. 91–94.

Балыкин П.А., Токранов А.М. Ихтиофауна и рыболовство северо-западной части Берингова моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2010. — Вып. 17. — С. 48–65.

Балыкин П.А., Филатов В.Н. Состояние рыболовства и водных биоресурсов западной части Берингова моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2013. — Вып. 29. — С. 84–91.

Басюк Е.О., Зуенко Ю.И. Берингово море 2018 — экстремально малоледовитый и теплый год // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 198. — С. 119–142. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-119-142.

Басюк Е.О., Хен Г.В., Ванин Н.С. Изменчивость океанологических условий Берингова моря в 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 290–311.

Булатов О.А. Промысел и запасы минтая *Theragra chalcogramma*: возможна ли «турбуленция»? // Вопр. рыб-ва. — 2014. — Т. 15, № 4. — С. 350–390.

Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А. Характеристика планктонного сообщества Берингова моря и некоторых районов северной части Тихого океана в период 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 338–364.

Гаврилов Г.М. Динамика вылова, методические основы оценки запасов, прогнозирования общего допустимого улова (ОДУ) и возможного вылова (ВВ) промысловых рыб в экономической зоне России дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана // Успехи современного естествознания. — 2014. — № 5. — С. 55–76.

Горбатенко К.М. Состав и структура планктонных сообществ Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 1. — С. 158–176.

Грицай Е.В. Изменчивость размерно-возрастного состава минтая на восточно- и северо-беринговоморском шельфе // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 147. — С. 84–102.

Грицай Е.В., Шейбак А.Ю. Анализ промысла и динамика размерно-возрастного состава минтая в Наваринском районе в 2003–2008 гг. // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 158. — С. 173–186.

Датский А.В., Самойленко В.В. Сырьевая база водных биологических ресурсов в российских водах Берингова моря и ее стоимость // Вопр. рыб-ва. — 2021. — Т. 22, № 1. — С. 64–99. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-1-64-99.

Дулепова Е.П. Состояние планктонных сообществ и кормовая обеспеченность минтая в северо-западной части Берингова моря в современный период // Тр. ВНИРО. — 2018. — Т. 174. — С. 91–104.

Золотов А.О. Современный специализированный промысел морских рыб в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 1. — С. 76–101. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-76-101.

Зуенко Ю.И., Басюк Е.О. Влияние изменений океанологических условий на состав и обилие зоопланктона в наваринском промысловом районе Берингова моря и их значение для российского минтаевого промысла // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 189. — С. 103–120. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-189-103-120.

Кузнецов М.Ю., Басюк Е.О., Чульчеков Д.Н., Сыроваткин Е.В. Распределение и гидрологические условия обитания минтая в северо-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 104–124.

Кузнецов М.Ю., Николаев А.В. Гидроакустические исследования распределения и вертикальных миграций зоопланктона в Беринговом море (зона России) в летний период // Науч. тр. Дальрыбвтуза. — 2008. — № 20. — С. 94–103.

Матишов Г.Г., Денисов В.В., Жичкин А.П. География промысла трески как индикатор экосистемы Баренцева моря // Изв. РАН. Сер. Геогр. — 2010. — № 1. — С. 112–119.

Переверзев А.А., Крюкова Н.В. Морские млекопитающие в районе горла залива Креста (Анадырский залив Берингова моря) в 2003 и 2005–2009 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2019. — Вып. 54. — С. 74–84. DOI: 10.15853/2072-8212.2019.54.74-84.

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

Савин А.Б. Методические рекомендации по планированию и проведению учетных донных траловых съемок в Дальневосточном бассейне // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2011. — Вып. 22. — С. 68–78.

Степаненко М.А., Грицай Е.В. Межгодовая изменчивость экологических условий и пространственная дифференциация минтая в Беринговом море // Тр. ВНИРО. — 2018. — Т. 174. — С. 6–20.

Фадеев Н.С. Распределение и миграции минтая в Беринговом море : моногр. — М. : ВНИРО, 1991. — 52 с.

Фадеев Н.С., Веспестад В. Обзор промысла минтая // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 75–91.

Фадеев Н.С., Грицай Е.В. Обзор промысла и анализ размерно-возрастного состава минтая в наваринском районе в 1998–2002 гг. // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 134. — С. 135–143.

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

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

Шунтов В.П., Дулепова Е.П. Современное состояние, био- и рыбопродуктивность экосистемы Берингова моря // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. — М. : ВНИРО, 1995. — С. 358–388.

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.

Ianelli J., Fissel B., Stienessen S. et al. Chapter 1: Assessment of the Walleye Pollock Stock in the Eastern Bering Sea : EBS walleye pollock. — Seattle, 2021. — 171 p.

References

Andronov, P.Yu. and Datsky, A.V., Patterns of spatial variability for demersal fish communities on the shelf of the northwestern Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 177, pp. 40–76.

Balykin, P.A., To the question of fishery division into district of western Bering Sea, *Vopr. Rybolov.,* 2009, vol. 10, no. 1(37), pp. 136–149.

Balykin, P.A. and Karpenko, V.I., Dynamic of Russian pollock catches in the Far Eastern seas in XXI century, 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. 91–94.

Balykin, P.A. and Tokranov, A.M., Ichthiofauna and fishery in the north-western Bering Sea, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2010, vol. 17, pp. 48–65.

Balykin, P.A. and Filatov, V.N., Condition of fishery and marine biological resources in the western Bering Sea, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2013, vol. 29, pp. 84–91.

Basyuk, E.O. and Zuenko, Yu.I., Bering Sea: 2018 as the extreme low-ice and warm year, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 198, pp. 119–142. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-119-142

Basyuk, E.O., Khen, G.V., and Vanin, N.S., Variability of oceanographic conditions in the Bering Sea in 2002–2006), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 151, pp. 290–311.

Bulatov, O.A., Fishery and stock dynamics of walleye pollock *Theragra chaclocgamma*: whether «turbulence» is possible?, *Vopr. Rybol.*, 2014, vol. 15, no. 4, pp. 350–390.

Volkov, A.F., Efimkin, A.Ya., and Kuznetsova, N.A., Plankton communities in the Bering Sea and some areas of the North Pacific in 2002–2006, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 151, pp. 338–364.

Gavrilov, G.M., Dynamics catch, methodological framework for the assessment of reserves and forecasting the of the total allowable catch (tac) of commercial fish in the Russian economic zone of the Far Eastern Seas and North-Western Pacific, *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2014, no. 5, pp. 55–76.

Gorbatenko, K.M., Composition and structure of plankton communities in the Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 1, pp. 158–176.

Gritsay, E.V., Variance of walleye pollock length-age structure on the eastern and northern shelves of Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanog.*, 2006, vol. 147, pp. 84–102.

Gritsay, E.V. and Sheibak, A.Yu., Analysis of the walleye pollock fishery and size-age structure dynamics at the Navarin fishing grounds in 2003–2008, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 158, pp. 173–186.

Datsky, A.V. and Samoylenko, V.V., The raw materials of water biological resources in the Russian waters of the Bering Sea and its value, *Vopr. Rybol.*, 2021, vol. 22, no. 1, pp. 65–99. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-1-64-99

Dulepova, E.P., The current state of plankton communities and food availability for walleye pollock in the western Bering Sea, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 174, pp. 91–104.

Zolotov, A.O., Modern specialized fishery of sea fish in the western Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 1, pp. 76–101. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-76-101

Zuenko, Yu.I. and Basyuk, E.O., Impact of changing oceanographic conditions on species composition and abundance of zooplankton on the fishing grounds at Cape Navarin and their importance for the Russian pollock fishery in the Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 189, pp. 103–120. doi 10.26428/1606-9919-2017-189-103-120

Kuznetsov, M.Yu., Basyuk, E.O., Chulchekov. D.N., and Syrovatkin, E.V., Distribution and oceanographic conditions of habitat for walleye pollock in the northwestern Bering Sea in summer-fall season, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 174, pp. 104–124.

Kuznetsov, M.Yu., and Nikolaev, A.V., Hydroacoustic researches of distribution and vertical migrations of zooplankton in the Bering Sea (Russian zone) during the summer period, *Nauch. Tr. Dal’rybvtuza*, 2008, no. 20, pp. 94–103.

Matishov, G.G., Denisov, V.V., and Zhichkin, A.P., Geography of fishering as an indicator of variability of the state of the Barents Sea large marine ecosystem (by example of the cod fishery), *Izv. Akad. Nauk, Ser. Geogr.*, 2010, no. 1, pp. 112–119.

Pereverzev, A.A. and Kryukova, N.V., Marine mammals in the entrance part of the Kresta bay (Anadyr gulf, the Bering Sea) in 2003 and 2005–2009, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2019, vol. 54, pp. 74–84. doi 10.15853/2072-8212.2019.54.74-84

Pravdin, I.F., *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* (Guide to the Study of Fish), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost’, 1966.

Savin, A.B., Methodological recommendations to planning and carrying out the bottom trawl surveys in the Far East basin, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2011, vol. 22, pp. 68–78.

Stepanenko, M.A. and Gritsai, E.V., Interannual variability of environmental conditions and spatial differentiation of walleye pollock in the Bering Sea, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr*, 2018, vol. 174, pp. 6–20.

Fadeev, N.S., *Rasprostraneniye i migratsiya mintaya v Beringovom* more (The distribution and migrations of the walleye pollock in the Bering Sea), Moscow: VNIRO, 1991.

Fadeev, N.S. and Wespestad, V., Review of walleye pollock fishery, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2001, vol. 128, pp. 75–91.

Fadeev, N.S. and Gritsay, E.V., The review of the fishery and analysis of the length-age structure of walleye pollock in Navarin area in 1998–2002, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 134, pp. 135–143.

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., 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.

Shuntov, V.P. and Dulepova, E.P., Current state, bio- and fish productivity of the Bering Sea ecosystem, in *Kompleksnye issledovaniya ekosistemy Beringova morya* (Complex Studies of Ecosystem of the Bering Sea), Moscow: VNIRO, 1995, pp. 358–388.

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

Ianelli, J., Fissel, B., Stienessen, S., Honkalehto, T., Siddon, E., and Allen-Akselrud, C., Chapter 1: Assessment of the Walleye Pollock Stock in the Eastern Bering Sea, *EBS walleye pollock*, Seattle, 2021.

Sostoyaniye promyslovykh resursov Dal'nevostochnogo rybokhozyaystvennogo basseyna. Materialy k prognozu obshchego vylova gidrobiontov na 2021 g (State of commercial resources of the Far Eastern fishery basin. Materials for the forecast of the total catch of hydrobionts for 2021),Vladivostok: TINRO, 2021.

Beringovomorskaya mintaevaya putina — 2020 (putinnyi prognoz) (Bering Sea pollock season — 2020 (Putin's forecast)),Vladivostok: TINRO, 2020.

Поступила в редакцию 25.07.2022 г.

После доработки 15.08.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

The article was submitted 25.07.2022; approved after reviewing 15.08.2022; accepted for publication 1.09.2022

Известия ТИНРО

2022 **Том 202, вып. 3. С. 556–579.**

Izvestiya TINRO, 2022, Vol. 202, No. 3, pp. 556–579.

Научная статья
УДК 597.552.511(265.53)
DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-556-579
EDN: FRJIJM

КИЖУЧ *ONCORHYNCHUS KISUTCH* (WALBAUM) МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ

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

Аннотация. Кижуч — обычный компонент ихтиофауны водных объектов материкового побережья Охотского моря, а его основные запасы сконцентрированы в центральной части региона. Бóльшая часть рыб в онтогенезе реализует проходную жизненную стратегию. Жилые рыбы известны только из трех озер, расположенных в бассейнах рек Иня, Ульбея и Охотá. Впервые показано, что темпоральная структура проходного кижуча в регионе представлена двумя формами: ранней и поздней. Их проход на нерест прослеживается по изменению качественных показателей рыб. В период нереста кижуч ранней и поздней форм занимает нерестилища, различающиеся гидрологическим и термическим режимами. После подъема на плав молодь кижуча живет в пресных водах от 1 до 3 лет. Морской период жизни продолжается обычно 1 год, реже рыбы возвращаются на нерест в год ската или после двух зимовок в море. Изменчивость качественных показателей кижуча и его численности главным образом связана с условиями воспроизводства и нагула. Определенный вклад в изменчивость размерно-возрастных показателей вносит эпигенетическая компонента, обусловленная реализацией кижучем в онтогенезе той или иной жизненной стратегии.

Ключевые слова: кижуч *Oncorhynchus kisutch*, биологическая характеристика, внутривидовая структура, воспроизводство, промысел

Для цитирования: Марченко С.Л. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 556–579. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-556-579. EDN: FRJIJM.

Original article

Coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) on the continental coast of the Okhotsk Sea

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

Abstract. Coho salmon is a common object of ichthyofauna in the water bodies of the continental coast of the Okhotsk Sea, with the main stocks concentrated in the central part of the region. The

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

© Марченко С.Л., 2022

species exhibits mostly the anadromous life strategy in the ontogenesis, though the resident groups are known in three lakes located in the basins of Inya, Ul'beya and Okhota Rivers. Temporal structure of anadromous coho salmon is demonstrated for the first time within the region: the stock is presented by two forms, as early and late ones. Spawning runs of these forms could be indicated by changes of qualitative parameters of fish. Coho salmon of the early and late forms reproduce on spawning grounds with different hydrological and thermal regimes. Juvenile coho salmon spend from 1 to 3 years in the fresh water before the seaward migration. Duration of marine period of their life is usually 1 year, but rarely they return for spawning either in the year of seaward migration or after two winters in the sea. Variability of abundance and qualitative parameters of coho salmon is conditioned mainly by environments of reproduction and feeding, with some impact of epigenetic difference in size and age between the life strategies in ontogenesis.

Keywords: coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, biological characteristics, intraspecific structure, reproduction, commercial fishery

For citation: Marchenko S.L. Coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) on the continental coast of the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 556–579. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-556-579. EDN: FRJIJM.

Введение

Первые, зачастую фрагментарные, сведения о кижуче *Oncorhynchus kisutch* в водных объектах материкового побережья Охотского моря датированы концом XIX — первой половиной XX века [Охотско-Камчатский край..., 1900; Линдберг, Дулькейт, 1929; Правдин, 1940; Шмидт, 1950]. К регулярному мониторингу кижуча в регионе приступили в начале 1960-х гг. Однако полные данные о состоянии его запасов, включавшие сведения как промысловые, так и о численности производителей, пропущенных на нерест, стали получать с конца 1970-х гг. Материалы по качественному составу кижуча до конца 1990-х гг. обычно собирали на 1–3, реже — на 4 или 5 модельных реках, и только с конца 1990-х гг. исследования были расширены до 7–9 модельных рек.

Несмотря на длительный период исследований, кижуч материкового побережья Охотского моря остается слабо изученным объектом, в отношении которого существует сравнительно немного публикаций. Наиболее полный обзор динамики численности, различных аспектов биологии и воспроизводства вида был представлен в монографии В.В. Волобуева и С.Л. Марченко [2011]. Настоящая статья дополняет ранее опубликованные данные.

Материалы и методы

Материковое побережье Охотского моря протянулось от р. Пенжина (Пенжинская губа) до мыса Меньшикова (зал. Сахалинский). Промысловое районирование региона выполнено на основе наличия информации о численности подходов кижуча, заполнении нерестилищ и сведений о его вылове для бассейнов отдельных водотоков. В Магаданской области выделены 4 группы рек: гижигинская, ямская, ольская и тауйская. Они объединены в район «северное побережье Охотского моря», в Хабаровском крае — одна группа рек, совпадающая по границам с Охотским районом (рис. 1).

Половозрелых рыб отлавливали активными (закидные невода, спиннинги, удочки) и пассивными (ставные и плавные сети, ставные невода) орудиями лова. Учет численности производителей кижуча проводили в соответствии с рекомендациями В.В. Кондюрина [1965] и А.В. Евзерова [1973, 1975].

В 1960-е гг. специалисты Северо-Восточной центральной ихтиологической лаборатории Охотскрыбвода (сейчас — Охотский филиал Главрыбвода) учитывали мигрирующую молодь кижуча на рыбоучетном заграждении, которое возводили после ледохода в р. Танон (правобережный приток р. Ола). Работы выполняли с конца мая по август включительно.

С конца 1990-х до середины 2010-х гг. специалисты Магаданского филиала ВНИРО (МагаданНИРО) проводили учет численности молоди кижуча методом, предложенным

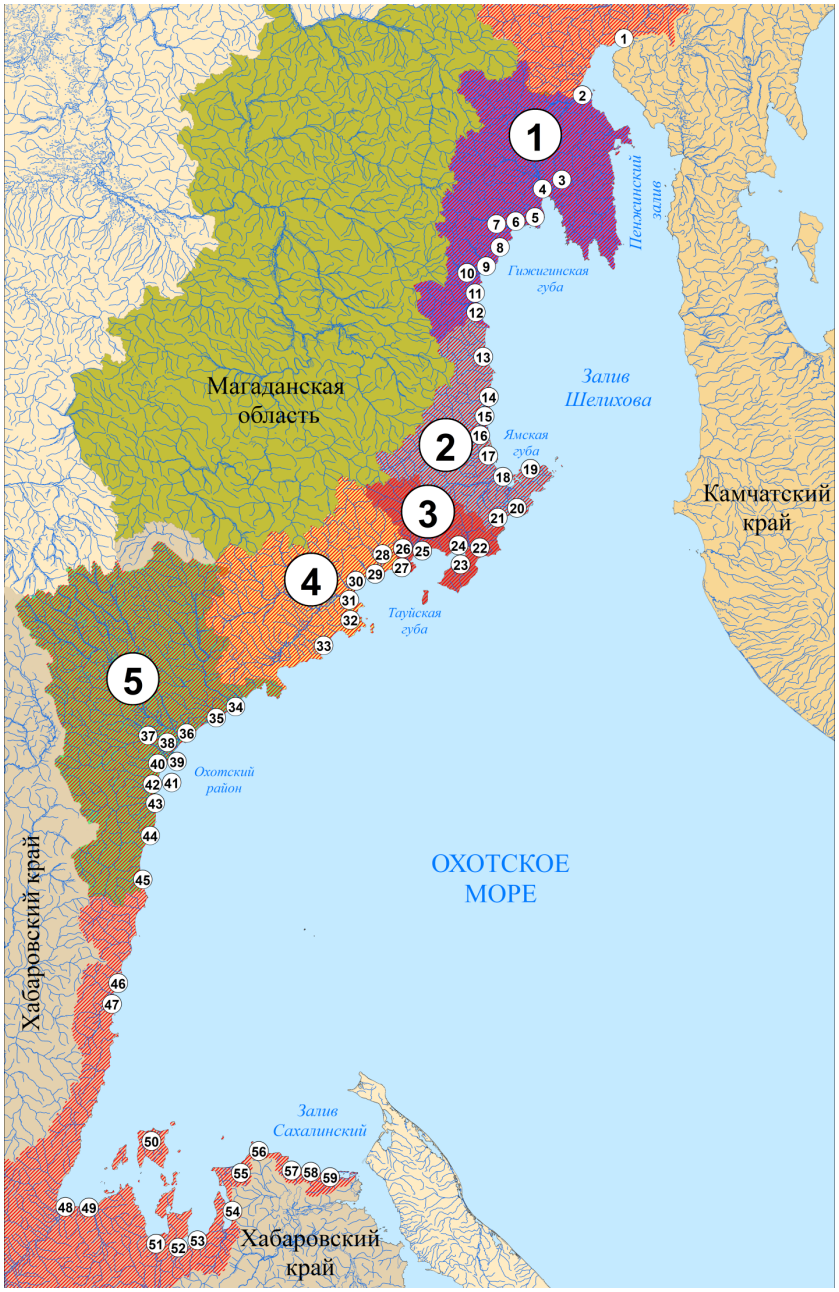


Рис. 1. Карта-схема распространения кижуча *Oncorhynchus kisutch* на материковом побережье Охотского моря. Промысловые районы: *1* — гижигинская группа рек, *2* — ямская группа рек, *3* — ольская группа рек, *4* — тауйская группа рек, *5* — Охотский район. Реки: *1* — Пенжина, *2* — Парень, *3* — Авекова, *4* — Гижига, *5* — Вархалам, *6* — Большая Гарманда, *7* — Наяхан, *8* — Уйкане, *9* — Таватум, *10* — Широкая, *11* — Пропащая, *12* — Вилига, *13* — Туманы, *14* — Угулан, *15* — Тахтояма, Гатчан, *16* — Иреть, Хобота, *17* — Малкачан, *18* — Яма, *19* — Иткилан, *20* — Шкиперова, *21* — Средняя, *22* — Сиглан, Сивуч, *23* — Кулькуты, *24* — Нюрчан, *25* — Ола, *26* — Дукча, Магаданка, *27* — Окса, *28* — Армань, *29* — Ойра, *30* — Яна, *31* — Тауй, *32* — Оджана, Маллер, Мотыклейка, Улукан, *33* — Шельтинга, *34* — Иня, *35* — Ульбея, *36* — Кухтуй, *37* — Охота, *38* — Урак, *39* — Чильчикан, *40* — Толмот, Чюкинянгра, *41* — Андыч, Американ, *42* — Красная речка, *43* — Улья, *44* — Гырбы, *45* — Унчи, *46* — Эйкан, *47* — Алдома, *48* — Уда, *49* — Тором, *50* — реки о. Большой Шантар, *51* — Тугур, Маймагун, *52* — Ульбан, *53* — Иткан, *54* — Иктинго, *55* — Мухтеля, *56* — Лонгари, *57* — Тывлинка, Тывлина, *58* — Коль, *59* — Иска. Штриховкой выделено материковое побережье Охотского моря

А.Я. Таранцом [1939] и модифицированным для учетных работ на гидрологических створах. Молодь ловили мягкой ловушкой, изготовленной из мельничного газа № 7. Исследования охватывали период с мая по конец июня — начало июля. Дополнительно в мае-августе молодь кижуча в реках облавливали мальковым закидным неводом, а также удебными орудиями лова.

Сбор биологического материала и регистрирующих возраст структур выполняли в соответствии с общепринятыми методическими рекомендациями [Clutter, Whitesel, 1956; Правдин, 1966; Методическое пособие…, 1974; Инструкция…, 1987*].

Биологический анализ отловленных особей включал в себя определение длины тела по Смитту, массы тела и гонад, а также определение пола и стадии зрелости гонад. У самок вычисляли индивидуальную абсолютную плодовитость.

Возраст кижуча определен по чешуе с использованием бинокулярного микроскопа МБС-10 (ОАО ЛЗОС, Россия). Чешуйки без признаков повреждения просматривали в проходящем свете при увеличении 7 × 8. Количество склеритов и ширину годовых колец на чешуе определяли по наибольшему радиусу чешуи. Межсклеритные расстояния измеряли с помощью окуляр-микрометра. Темп роста рассчитан по формуле обратной пропорциональности с учетом длины, при которой у молоди тихоокеанских лососей закладывается базальная пластинка — 4 см [Зорбиди, Полынцев, 2000].

Сведения об объемах вылова кижуча в водных объектах материкового побережья Охотского моря до 2009 г. предоставлены Охотским филиалом Главрыбвода, с 2009 г. — Охотским и Амурским территориальными управлениями Росрыболовства.

Для северо-восточного участка материкового побережья Охотского моря привлечены литературные данные, для участка региона, расположенного южнее Охотского района, — опросные сведения.

На базе архивных материалов, которые хранились в МагаданНИРО и в Охотском филиале Главрыбвода, автор сформировал и заполнил электронные таблицы данными, отражающими промысловую статистику (с 1925 г.), результаты биологических анализов (с 1961 г.) и аэровизуального учета (с 1976 г.) производителей кижуча. Кроме того, в электронные таблицы были сведены результаты учета покатной молоди кижуча и данные о ее биологических характеристиках. Автор был инициатором расширения сети сезонных наблюдательных пунктов, на которых осуществляли сбор материалов по качественному составу производителей кижуча, с 3 до 9. Сбор полевого материала в реках северного побережья Охотского моря (Гижига, Ола, Тауй, Мотыклейка) с 1995 по 2014 г. и последующая камеральная обработка выполнены как самим автором, так и при его непосредственном участии.

Fig. 1. Scheme of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* distribution on the continental coast of the Okhotsk Sea. Fishing grounds: *1* — Gizhiginskaya group of rivers, *2* — Yamskaya group of rivers, *3* — Ol`skaya group of rivers, *4* — Tauyskaya group of rivers, *5* — Okhotsk district. The rivers: *1* — Penzhina, *2* — Paren', *3* — Avekova, *4* — Gizhiga, *5* — Varhalam, *6* — Bolshaya Garmanda, *7* — Nayakhan, *8* — Uykane, *9* — Tavatum, *10* — Shirokaya, *11* — Propashchaya, *12* — Viliga, *13* — Tumany, *14* — Ugulan, *15* — Takhtoyama and Gatchan, *16* — Iret' and Hobota, *17* — Malkachan, *18* — Yama, *19* — Itkilan, *20* — Shkiperova, *21* — Srednyaya, *22* — Siglan and Sivuch, *23* — Kul`kuty, *24* — Nyurchan, *25* — Ola, *26* — Dukcha and Magadanka, *27* — Oksa, *28* — Arman', *29* — Oyra, *30* — Yana, *31* — Tauy, *32* — Odzhana, Maller, Moty`kleyka and Ulukan, *33* — Shel'tinga, *34* — Inya, *35* — Ul'beya, *36* — Kukhtuy, *37* — Okhota, *38* — Urak, *39* — Chil'chikan, *40* — Tolmot and Chyukinyangra, *41* — Andych and American, *42* — Krasnaya, *43* — Ul'ya, *44* — Gyrby, *45* — Unchi, *46* — Eykan, *47* — Aldoma, *48* — Uda, *49* — Thorom, *50* — rivers of Bolshoy Shantar Island, *51* — Tugur and Maymagun, *52* — Ul'ban, *53* — Itkan, *54* — Iktingo, *55* — Mukhtela, *56* — Longari, *57* — Tyvlinka and Tyvlina, *58* — Kol', *59* — Iska

* Инструкция о порядке проведения обязательных наблюдений за дальневосточными лососевыми на КНС и КНП бассейновых управлений рыбоохраны и станциях ТИНРО. Владивосток: ТИНРО, 1987. 23 с.

Классификация рек по протяженности на средние (10–100 км) и крупные (> 100 км) выполнена в соответствии с рекомендациями А.И. Чеботарева [1975].

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

Статистическая обработка материалов выполнена автором в электронных таблицах MS Excel в соответствии с рекомендациями И.Ф. Правдина [1966] и Г.Ф. Лакина [1980]. Визуализация данных на топооснове проведена в ArcGIS, графики и таблицы построены в MS Excel.

Результаты и их обсуждение

Распространение

Кижуч воспроизводится в большинстве средних и крупных рек материкового побережья Охотского моря. Недостаток данных о встречаемости вида на п-ове Тайгонос (между р. Паре́нь и р. Аве́кова) и на других протяженных отрезках побережья (р. Шельтинга — р. Иня, р. Унчи — р. Эйкан, р. Алдома — р. Уда и р. Тором — р. Тугун) (рис. 1) обусловлен в первую очередь отсутствием исследований в этих районах.

Внутривидовая дифференциация

В онтогенезе кижуч материкового побережья Охотского моря реализует, как правило, проходную жизненную стратегию. Однако у части рыб весь жизненный цикл проходит в пресных водах, что соответствует резидентной жизненной стратегии [Глубоковский, Марченко, 2019].

Основу численности кижуча в регионе формируют рыбы проходной формы, среди которых доминирует типично анадромный фенотип. Для особей этого фенотипа характерны протяженные (до нескольких тысяч километров) и длительные (до нескольких лет) нагульные миграции в течение морского периода жизни. Кроме того, проходной кижуч в регионе представлен карликовым анадромным фенотипом (каюрками). Такие особи возвращаются на нерест в год ската после кратковременного нагула в морском прибрежье [Марченко и др., 2013].

Темпоральная подразделенность проходного кижуча материкового побережья Охотского моря изучена недостаточно. Считается, что в регионе воспроизводится ранняя форма [Волобуев, Марченко, 2011], но есть обоснованное предположение о существовании малочисленной поздней темпоральной формы [Зорбиди и др., 2006].

Жилой кижуч материкового побережья Охотского моря представлен типично резидентным фенотипом [Глубоковский, Марченко, 2019]. Кижуч жилого карликового (неотенического) фенотипа [Глубоковский, Марченко, 2019] в водных объектах материкового побережья Охотского моря не обнаружен. В настоящее время он описан только для водных объектов Камчатки [Кириллова и др., 2021].

Жилая форма

Первое упоминание о резидентных особях кижуча материкового побережья Охотского моря содержится в работе Ф.Ф. Голованова [Голованов, 1931; цит. по Правдину, 1940], который писал, что в озерах среднего течения р. Охота́ имеются взрослые рыбы, по окраске и форме соответствующие кижучу, но небольшие — 30–35 см, возможно, что это озерная форма кижуча.

Позже кижуч типично резидентного фенотипа был обнаружен в озерах Хэл-Деги (бассейн р. Иня), Березовое (бассейн р. Ульбея) и Корраль (Уегинские озера, бассейн р. Охота́) [Волобуев, Рогатных, 1982; Волобуев, Марченко, 2011]. Он представлен рыбами обоих полов длиной до 40 см, тело которых имеет золотистый оттенок, а грудные, брюшные и анальный плавники окрашены в красный цвет [Волобуев, 1977; Волобуев, Рогатных, 1982].

Проходная форма

Сроки нерестовой миграции. Гонцы кижуча типично анадромного фенотипа в реках материкового побережья Охотского моря появляются в конце июля, реже — в

середине июля. По материалам Н.В. Слюнина [Охотско-Камчатский край..., 1900], в конце XIX века в реках Охота и Кухтуй ход кижуча начинался 6 июля (по старому стилю), что соответствует 19 июля по современному летоисчислению.

Согласно промысловой статистике массовая нерестовая миграция кижуча в реки региона продолжается со второй половины августа по середину — конец сентября (рис. 2). Необходимо отметить, что сроки завершения хода, приведенные на рис. 2, соответствуют прекращению промышленного рыболовства. Причин этому как минимум две. Во-первых, кижуча в регионе добывают вместе с кетой *Oncorhynchus keta* в качестве компонента многовидового лососевого промысла, а его специализированный промышленный лов не ведут. Соответственно, с завершением вылова более многочисленной кеты прекращают и добычу кижуча. Во-вторых, в сентябре в промысловых районах материкового побережья Охотского моря ухудшаются гидрометеорологические условия. Это резко ограничивает возможности рыболовства и является основной причиной завершения добычи тихоокеанских лососей. Однако по моим наблюдениям относительно высокая интенсивность хода кижуча сохраняется как минимум до середины календарной осени. Так, при проведении сетных обловов в р. Ола в начале октября вылов на одну ставную сеть длиной 50 м за полусуточную экспозицию достигал 12–20 особей.

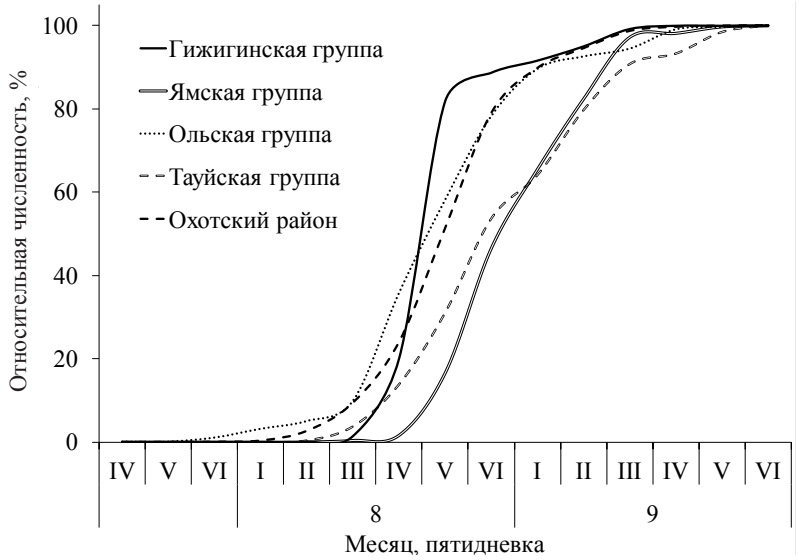


Рис. 2. Сроки нерестовой миграции кижуча *Oncorhynchus kisutch* в реки промысловых районов материкового побережья Охотского моря

Fig. 2. Timing of coho salmon spawning migration to the rivers of the continental coast of the Okhotsk Sea, by fishing grounds

Ход кижуча типично анадромного фенотипа в реки промысловых районов материкового побережья Охотского моря завершается поздно — отдельных рыб с неразвитыми нерестовыми изменениями отмечают на нерестилищах до января включительно.

Гонцы каюрок кижуча в реки региона заходят в начале августа, а их основная миграция приходится на конец августа — начало октября.

Информация о сроках нерестового хода кижуча в реки материкового побережья Охотского моря, где его численность низка, отрывочна и касается только типично анадромного фенотипа. В р. Пенжина кижуч заходит в сентябре [Коваль и др., 2015], а в реки южной части материкового побережья — в сентябре-октябре (устное сообщение С.Е. Кульбачного).

Возрастной состав. Кижуч, как и другие виды тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом жизни, имеет сложную возрастную структуру, которая формируется за счет различной длительности пресноводного и морского периодов

жизни. Кижуч материкового побережья Охотского моря представлен 8 возрастными группами (табл. 1). В литературе [Рогатных, 1990] есть данные о том, что из рек региона молодь кижуча может мигрировать в море сеголетками. Однако в обобщенных автором настоящей статьи результатах определения возраста с 1961 г., включавших более 34 тыс. образцов, данные о производителях кижуча, скатившихся в море сеголетками, отсутствуют.

Таблица 1

Возрастной состав проходного кижуча *Oncorhynchus kisutch* материкового побережья Охотского моря, %

Table 1

Age composition of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* on the continental coast of the Okhotsk Sea, %

Река	Возраст, годы								N, экз.
	1.0+	1.1+	1.2+	2.0+	2.1+	2.2+	3.1+	3.2+	
Северное побережье Охотского моря									
Гижигинская группа рек									
Авекова	–	21,33	–	–	74,67	–	4,00	–	150
Большая Гарманда	–	21,74	–	–	73,91	–	4,35	–	23
Гижига	–	51,00	–	–	48,00	–	1,00	–	100
По группе рек	–	32,23	–	–	64,84	–	2,93	–	273
Ямская группа рек									
Туманы	–	60,00	–	–	40,00	–	–	–	15
Яма	–	15,59	0,21	0,03	77,43	2,66	4,08	–	3306
По группе рек	–	15,77	0,21	0,03	77,27	2,65	4,07	–	3321
Ольская группа рек									
Сиглан	–	65,55	–	–	33,61	–	0,84	–	238
Кулькуты	–	73,91	–	–	26,09	–	–	–	23
Ола	0,19	37,78	0,04	0,03	58,17	1,32	2,46	0,01	6875
По группе рек	0,18	38,82	0,04	0,03	57,24	1,28	2,40	0,01	7136
Тауйская группа рек									
Армань	–	31,12	–	–	68,10	–	0,78	–	511
Яна	–	20,13	0,34	–	68,70	7,54	3,29	–	2374
Тауй	0,08	38,92	0,14	0,09	55,71	1,63	3,39	0,04	10358
Мотыклейка	0,43	34,96	–	–	58,88	–	5,73	–	698
Улукан	–	15,69	–	–	82,35	–	1,96	–	51
Быструха	–	23,52	–	–	62,75	–	13,73	–	51
По группе рек	0,08	35,13	0,16	0,06	58,63	2,48	3,43	0,03	14043
По северному побережью	0,10	33,56	0,13	0,05	60,80	2,13	3,21	0,02	24773
Охотский район									
Иня	–	37,62	–	–	61,86	–	0,52	–	194
Кухтуй	–	69,23	0,12	0,01	30,27	0,03	0,34	–	7641
Охота	–	73,33	0,63	–	22,67	3,26	0,11	–	1751
По району	–	69,34	0,21	0,01	29,52	0,62	0,30	–	9586
По региону	0,07	43,55	0,15	0,04	52,07	1,71	2,40	0,01	34359

Ежегодно основу подходов кижуча в реках региона формируют рыбы, прожившие в море один год, — 98,02 %. Доля особей, вернувшихся на нерест после двух лет морского нагула и в год ската в море (каюрки), низкая — соответственно 1,87 и 0,11 %.

На северном побережье Охотского моря в 1961–1975 и 1996–2020 гг. в подходах кижуча доминировали рыбы с двумя, а в 1976–1995 гг. — с одним годом пресноводного нагула. Доля рыб с тремя речными годами, как правило, низкая (табл. 1, рис. 3), но в отдельные годы в реках Ола, Яна и Тауй она достигала 16,7–45,2 %.

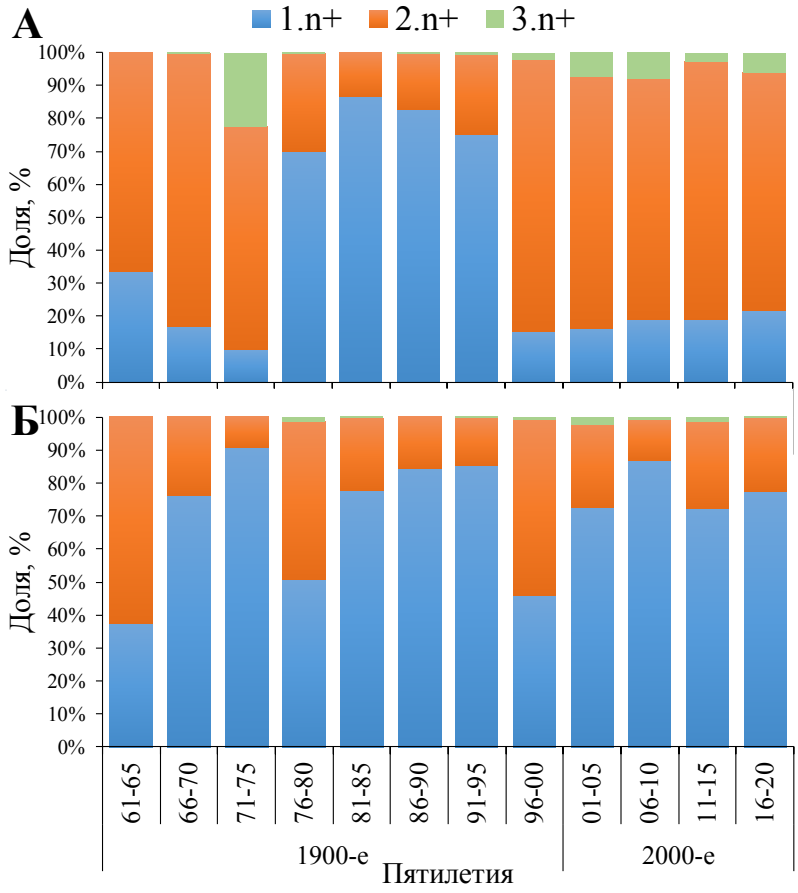


Рис. 3. Доля рыб с 1, 2 и 3 речными годами в подходах кижуча *Oncorhynchus kisutch* в 1961–2020 гг.: **А** — северное побережье Охотского моря; **Б** — Охотский район

Fig. 3. Proportion of fish with 1, 2, and 3 riverine years in the runs of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in 1961–2020: **А** — northern coast of the Okhotsk Sea; **Б** — Okhotsk district

В реках Охотского района подходы кижуча, как правило, состоят из рыб с одним годом речного нагула. Лишь в 1961–1965 и 1996–2000 гг. среди производителей доминировали особи, прожившие в пресной воде два года (табл. 1, рис. 3).

Длина и масса тела. Плодовитость. Длина и масса проходного кижуча в реках материкового побережья Охотского моря варьируют соответственно от 27,0 до 84,0 см (средняя — 64,9 см) и от 0,29 до 8,73 кг (средняя — 3,82 кг). Индивидуальная абсолютная плодовитость изменяется в очень широких пределах — от 435 до 13219 икр. при средней — 4602 икр. (табл. 2), но у бóльшей части самок (около 90 %) этот показатель варьирует от 2700 до 6200 икр.

Кижуч типично анадромного фенотипа представлен крупными особями, длина и масса тела которых равны соответственно 64,9 см (от 45,5 до 84,0 см) и 3,78 кг (от 0,98 до 8,73 кг). Как правило, у кижуча самцы крупнее самок. Однако в ряде рек либо самки крупнее самцов, например Большая Гарманда, Кулькуты, Ола, Армань, Быструха и Иня, либо самцы и самки не имеют достоверных различий по линейно-весовым показателям, например в реках Яма, Яна и Мотыклейка (табл. 2).

Кижуч карликового анадромного фенотипа из-за непродолжительного (от нескольких недель до нескольких месяцев) нагула в морских водах имеет небольшие линейно-весовые показатели: длина тела — от 27,0 до 42,7 см (средняя — 36,0 см), масса — от 0,29 до 1,10 кг (средняя — 0,66 кг). Каюрки представлены только самцами.

Таблица 2

Биологические характеристики проходного кижуча *Oncorhynchus kisutch* материкового побережья Охотского моря

Table 2

Biological parameters of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* on the continental coast of the Okhotsk Sea

Река	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИАП, икр.	Доля самок, %	N, экз.
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола			
Северное побережье Охотского моря									
Гижигинская группа рек									
Авекова	65,2±0,5 54,0–78,0	64,9±0,4 56,0–71,0	65,0±0,3 54,0–78,0	3,38±0,09 1,88–5,97	3,29±0,06 2,18–4,40	3,34±0,06 1,88–5,97	5440±161 2296–9514	46,0	150
Гижига	67,8±0,7 49,0–78,0	65,2±0,5 60,6–76,0	66,7±0,5 49,0–78,0	3,59±0,11 1,14–5,63	3,35±0,07 2,63–4,76	3,49±0,07 1,14–5,63	4899±164 3708–6246	42,0	100
Большая Гарманда	60,6±2,6 43,0–67,0	64,8±0,6 61,0–67,9	63,1±1,1 43,0–67,9	2,88±0,34 1,01–3,99	3,63±0,09 3,06–4,12	3,34±0,16 1,01–4,12	5317±276 4419–6602	60,9	23
По группе рек	65,9±0,5 43,0–78,0	65,0±0,3 56,0–76,0	65,5±0,3 43,0–78,0	3,43±0,07 1,01–5,97	3,35±0,04 2,18–4,76	3,39±0,04 1,01–5,97	5323±125 2296–9514	45,8	273
Ямская группа рек									
Туманы	70,1±0,8 66,0–76,0	67,7±1,5 65,0–70,0	69,6±0,7 65,0–76,0	4,61±0,13 4,15–5,67	4,25±0,09 4,13–4,42	4,54±0,11 4,13–5,67	5377±566 4309–6237	20,0	15
Яма	64,9±0,1 27,0–79,5	64,9±0,1 50,5–77,0	64,9±0,1 27,0–79,5	3,58±0,02 0,29–7,17	3,58±0,02 1,52–6,12	3,58±0,01 0,29–7,17	4637±28 435–10125	42,9	3848
По группе рек	64,9±0,1 27,0–79,5	64,9±0,1 50,5–77,0	64,9±0,1 27,0–79,5	3,58±0,02 0,29–7,17	3,59±0,02 1,52–6,12	3,58±0,01 0,29–7,17	4638±28 435–10125	42,8	3863
Ольская группа рек									
Сиглан	64,2±0,4 49,0–73,0	63,2±0,3 54,0–72,5	63,8±0,3 49,0–73,0	3,38±0,08 1,36–5,47	3,22±0,05 1,76–4,90	3,31±0,05 1,36–5,47	4594±116 2700–7436	43,7	238
Кулькуты	57,9±2,1 39,0–71,0	61,7±1,9 54,0–64,5	58,7±1,7 39,0–71,0	2,34±0,24 0,62–4,35	2,90±0,31 1,73–3,40	2,46±0,21 0,62–4,35	3777±469 2419–5057	21,7	23
Ола	62,7±0,1 28,0–80,0	63,7±0,1 40,0–78,0	63,2±0,1 28,0–80,0	3,26±0,02 0,35–7,07	3,41±0,01 1,53–7,10	3,33±0,01 0,35–7,10	4415±21 888–9600	49,2	7649
По группе рек	62,7±0,1 28,0–80,0	63,6±0,1 40,0–78,0	63,2±0,1 28,0–80,0	3,26±0,02 0,35–7,07	3,41±0,01 1,53–7,10	3,33±0,01 0,35–7,10	4417±21 888–9600	49,0	7910
Тауйская группа рек									
Армань	61,6±0,4 42,5–81,5	63,3±0,3 48,5–73,0	62,4±0,3 42,5–81,5	3,01±0,07 0,89–8,60	3,34±0,04 1,46–5,34	3,16±0,04 0,89–8,60	4343±58 2247–6270	45,1	525
Яна	65,1±0,2 40,5–82,1	65,2±0,1 48,5–77,4	65,1±0,1 40,5–82,1	3,74±0,03 0,85–8,55	3,76±0,02 1,60–6,90	3,75±0,02 0,85–8,55	4655±32 1448–9984	49,5	2747
Тауй	66,1±0,1 32,0–84,0	64,7±0,1 47,0–76,0	65,4±0,1 32,0–84,0	4,04±0,02 0,43–8,73	3,79±0,01 1,21–6,96	3,91±0,01 0,43–8,73	4329±18 537–11570	48,8	10834
Моты-клейка	64,2±0,3 44,0–77,0	64,2±0,2 53,0–73,0	64,2±0,2 44,0–77,0	3,42±0,05 0,87–6,33	3,48±0,04 1,72–5,15	3,44±0,03 0,87–6,33	4626±93 2795–6272	43,3	698
Улукан	67,4±0,9 53,5–80,0	67,1±0,7 63,0–72,0	67,3±0,7 53,5–80,0	3,57±0,17 1,93–6,58	3,45±0,12 2,82–4,35	3,53±0,12 1,93–6,58	5259±312 3135–8125	27,5	51
Быструха	62,7±1,1 48,0–75,0	64,0±0,7 57,0–73,0	63,4±0,6 48,0–75,0	3,00±0,15 1,20–4,45	3,15±0,11 1,94–4,59	3,08±0,09 1,20–4,59	4015±332 700–7150	52,8	72
По группе рек	65,5±0,1 32,0–84,0	64,6±0,1 47,0–77,4	65,1±0,1 32,0–84,0	3,84±0,01 0,43–8,73	3,71±0,01 1,21–6,96	3,78±0,01 0,43–8,73	4376±14 537–11570	47,9	14927
По северному побережью	66,3±0,1 36,7–80,3	65,1±0,1 45,0–79,0	65,7±0,1 36,7–80,3	4,25±0,01 0,66–8,57	4,08±0,01 1,65–6,97	4,16±0,01 0,66–8,57	4860±11 1183–13219	47,5	26973

Окончание табл. 2
Table 2 finished

Река	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИАП, икр.	Доля самок, %	N, экз.
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола			
Охотский район									
Иня	64,4±0,4 42,5–75,8	65,1±0,2 50,8–73,5	64,8±0,2 42,5–75,8	3,98±0,07 1,47–6,78	4,16±0,05 2,26–6,42	4,07±0,05 1,47–6,78	4988±65 2196–7314	49,4	397
Кухтуй	66,4±0,1 36,7–80,3	65,2±0,1 50,5–79,0	65,7±0,0 36,7–80,3	4,27±0,02 0,66–8,57	4,08±0,01 1,65–6,97	4,17±0,01 0,66–8,57	4852±12 1183–13219	52,9	11020
Охота	66,2±0,2 46,0–80,0	65,0±0,1 45,0–78,0	65,6±0,1 45,0–80,0	4,24±0,03 1,22–8,45	4,05±0,02 1,70–6,87	4,14±0,02 1,22–8,45	4888±33 1475–12281	49,8	2257
Толмот	66,1±0,6 52,4–71,4	63,9±0,4 57,7–70,0	64,8±0,3 52,4–71,4	4,16±0,13 1,85–5,60	3,85±0,08 2,61–5,09	3,97±0,07 1,85–5,60	4664±81 3363–5798	60,0	100
По району	66,3±0,1 36,7–80,3	65,1±0,1 45,0–79,0	65,7±0,1 36,7–80,3	4,25±0,01 0,66–8,57	4,08±0,01 1,65–6,97	4,16±0,01 0,66–8,57	4860±11 1183–13219	52,3	13774
По региону	65,2±0,0 27,0–84,0	64,7±0,1 40,0–79,0	64,9±0,1 27,0–84,0	3,85±0,01 0,29–8,73	3,78±0,01 1,21–7,10	3,82±0,01 0,29–8,73	4602±8 435–13219	49,3	40747

Примечание. Над чертой — среднее арифметическое и стандартная ошибка; под чертой — пределы варьирования признака.

Межгодовая изменчивость биологических характеристик. В реки северного побережья Охотского моря наиболее крупный кижуч заходил во второй половине 1980-х — первой половине 1990-х гг. Со второй половины 1990-х по конец 2010-х гг. показатели его длины и массы тела снизились соответственно на 4,5 см и 1,14 кг (рис. 4).

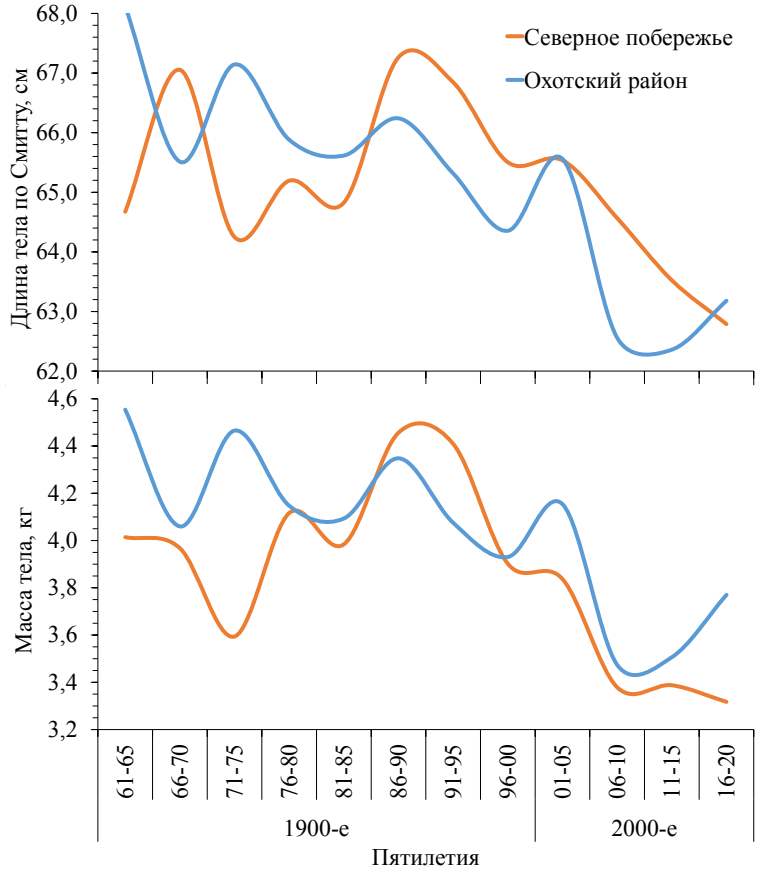


Рис. 4. Динамика средних показателей длины и массы тела кижуча *Oncorhynchus kisutch* материкового побережья Охотского моря

Fig. 4. Dynamics of average length and weight of body for coho salmon *Oncorhynchus kisutch* on the continental coast of the Okhotsk Sea

В Охотском районе средние показатели длины и массы тела кижуча с 1960-х по 2000-е гг. включительно снизились соответственно на 5,6 см и 1,08 кг. В 2010-е гг. линейно-весовые показатели производителей незначительно выросли — соответственно на 0,8 см и 0,26 кг. Увеличение размеров кижуча Охотского района происходило периодически, в последовательные 15-летние периоды, — в 1971–1975, 1986–1990, 2001–2005 и в 2016–2020 гг., но в каждый последующий пик размеры рыб были меньше, чем в предыдущий (рис. 4).

Долгопериодные изменения плодовитости анадромного кижуча материкового побережья Охотского моря согласуются с динамикой размеров его тела. Эта связь закономерна, так как плодовитость кижуча тесно скоррелирована с его массой тела ($y = 1154{,}8x^{1{,}0026}$, $R = 0{,}91$, $p < 0{,}001$). У кижуча северного побережья Охотского моря наиболее высокая средняя плодовитость была во второй половине 1980-х — первой половине 1990-х гг. — 4956–5018 икр., а ко второй половине 2000-х гг. она снизилась до 3911 икр. В 2010-е гг. средняя плодовитость проходного кижуча северного побережья Охотского моря незначительно выросла — до 4065–4199 икр. Средняя плодовитость проходного кижуча Охотского района с 1960-х по первую половину 2010-х гг. уменьшилась на 1939 икр. — с 5221 до 3282 икр. Рост показателя отмечен только во второй половине 2010-х гг. — до 4059 икр.

Изменчивость биологических характеристик в течение нерестового хода. У кижуча типично анадромного фенотипа материкового побережья Охотского моря в сентябре наблюдается резкое изменение качественных показателей, например длины тела, гонадосоматического индекса и соотношения полов (рис. 5). По мнению ряда исследователей [Иванков, 1967; Гриценко, 2002; Зорбиди, 2010], такие изменения свидетельствуют о подходах рыб, принадлежащих разным темпоральных формам.

Выявленные изменения качественных показателей кижуча аналогичны таковым у ранней и поздней темпоральных форм кижуча Камчатки [Зорбиди, 2010] и подтверждают предположение Ж.Х. Зорбиди с соавторами [2006] о наличии у кижуча материкового побережья Охотского моря как минимум двух темпоральных форм.

Структура чешуи. Темп роста

На чешуе кижуча типично анадромного фенотипа материкового побережья Охотского моря формируется 52–69 склеритов. Изменчивость их количества в первую очередь связана с длительностью пресноводного периода жизни рыб. У рыб, скатившихся в море после одного, двух и трех лет нагула в реках, на чешуе закладывается соответственно 11–12, 16–18 и 19–23 склерита. За первый год жизни в море на чешуе закладывается от 26 до 33 склеритов. Прирост последнего года жизни — 8–17 склеритов (табл. 3).

Согласно результатам обратного расчисления средняя длина молоди кижуча, скатившейся после одного, двух и трех лет жизни в пресных водах, варьирует соответственно от 8,9 до 9,7, от 12,0 до 13,1 и от 13,6 до 15,8 см. За первый год жизни в море кижуч вырастает до 41,1–53,0 см, а прирост последнего года жизни варьирует от 7,7 до 20,9 см (табл. 3). В целом прирост длины тела кижуча за время морского нагула составляет 46,0–57,2 см.

Результаты обратного расчисления длины покатной молоди соответствуют наблюденным данным — из рек материкового побережья Охотского моря молодь кижуча на втором (1+), третьем (2+) и четвертом (3+) годах жизни скатывается при длине тела 6,7–12,2, 7,5–17,4 и 13,3–18,4 см, а ее чешуя состоит соответственно из 8–16, 11–25 и 18–28 склеритов.

Естественное воспроизводство. Оптимальная температура воды для нереста кижуча находится в пределах 4,4–9,4 °С. Икра, отложенная при температуре воды ниже 0,6 °С, полностью погибает. Верхняя летальная граница температуры воды для развивающейся икры равна 16 °С. Нижняя летальная граница для развивающейся икры,

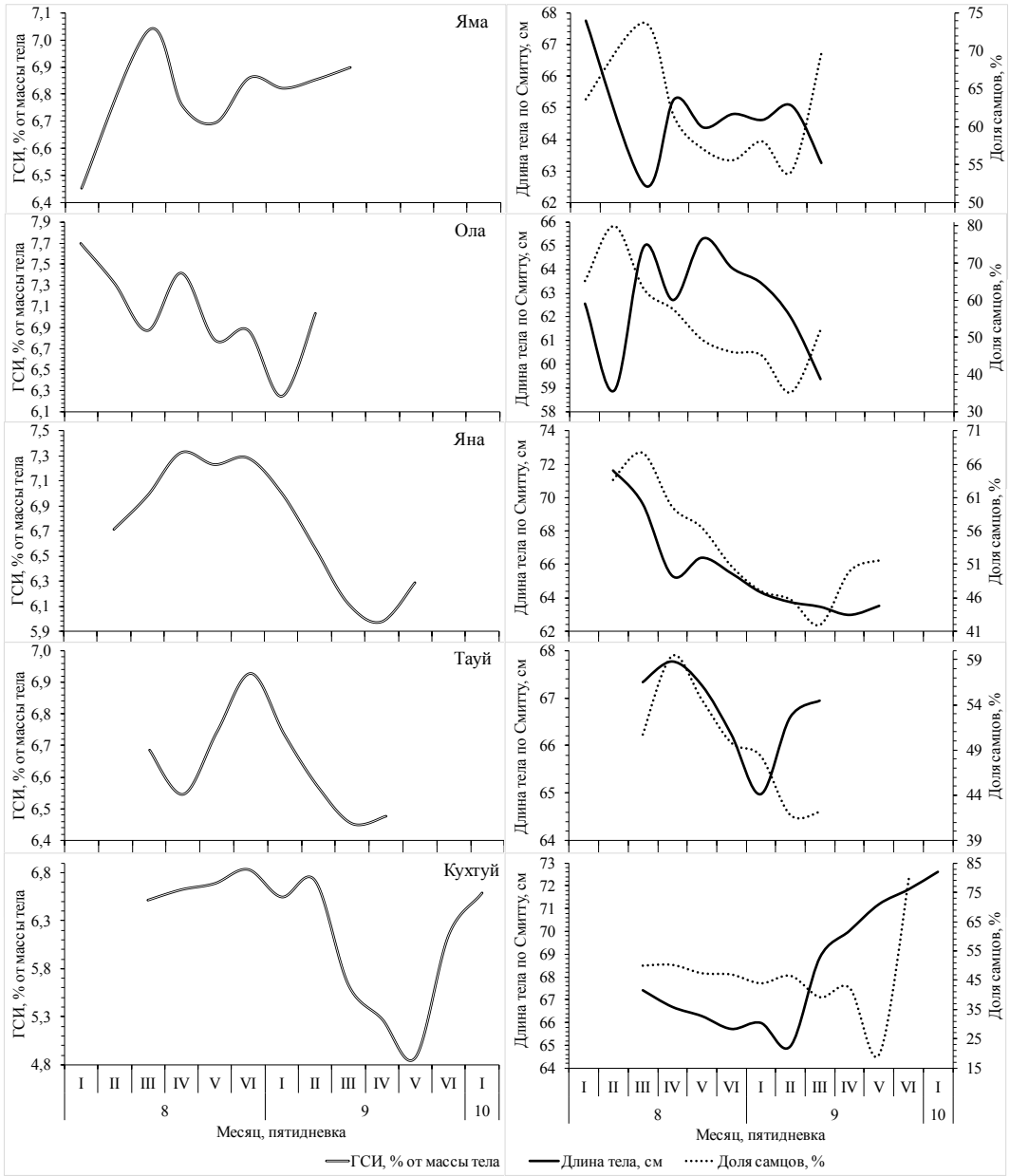


Рис. 5. Динамика биологических характеристик самцов кижуча *Oncorhynchus kisutch* некоторых рек материкового побережья Охотского моря

Fig. 5. Dynamics of biological parameters for coho salmon males from the Yama, Ola, Yana, Tauy, and Kuhtuy Rivers

не прошедшей эпиболию, равна 2,0 °С. В зависимости от температуры воды процесс эпиболии завершается через 11–25 сут (105–115 градусо-дней) от оплодотворения. После этого икра становится резистентной к положительной температуре, близкой к 0 °С [Смирнов, 1975; Dong, 1981; Tang et al., 1987; Bell, 1990; Murray et al., 1990].

Для нереста кижуч всегда занимает акватории с выходами ключей [Семко, 1954; Рогатных, 1990; Зорбиди, 2010]. На основе различий в генезисе грунтовых вод, глубине, проточности и термическом режиме нерестилища кижуча в реках материкового побережья Охотского моря можно разделить на два типа. Первый тип представляет собой проточные акватории с выходами таликовых вод, расположенные, как правило,

Таблица 3

Структура чешуи и темп роста кижуча *Oncorhynchus kisutch* типично анадромного фенотипа некоторых рек материкового побережья Охотского моря

Table 3

Scale structure and growth rate for coho salmon of typical anadromous phenotype from some rivers of the continental coast of the Okhotsk Sea

Год	Возраст, годы	Количество склеритов, шт.						Темп роста, см					Длина тела, см	N, экз.
		Речной период			Морской период		Всего	Речной период			Морской период			
		1-й год	2-й год	3-й год	1-й год	Прирост последнего года жизни		1-й год	2-й год	3-й год	1-й год	Прирост последнего года жизни		
Р. Яма														
2005	1.1+	11	–	–	28	13	52	9,1	–	–	41,1	18,4	59,5	34
	2.1+	8	8	–	28	14	58	7,2	12,0	–	43,9	19,5	63,4	108
	3.1+	9	5	7	26	14	61	7,3	11,2	15,8	49,3	20,4	69,7	3
2006	1.1+	11	–	–	33	11	55	9,5	–	–	47,3	16,4	63,7	13
	2.1+	8	8	–	30	11	57	7,3	12,5	–	49,4	15,5	64,9	76
	3.1+	7	8	6	30	15	66	6,1	11,0	15,3	51,6	20,9	72,5	4
Р. Ола														
2005	1.1+	12	–	–	29	14	55	9,6	–	–	42,4	18,9	61,3	7
	2.1+	8	9	–	26	15	58	7,5	13,1	–	44,3	19,8	64,1	16
2007	1.1+	12	–	–	30	14	56	9,4	–	–	42,4	18,8	61,2	11
	2.1+	9	9	–	29	13	60	7,6	13,0	–	46,7	16,6	63,3	53
	3.1+	7	8	4	32	8	59	7,3	12,1	15,5	53,8	7,7	61,5	1
Р. Тауй														
2005	1.1+	12	–	–	29	14	55	9,7	–	–	45,0	19,3	64,3	26
	2.1+	9	8	–	29	14	60	7,6	12,4	–	46,5	17,7	64,2	116
2006	1.1+	11	–	–	31	11	53	9,3	–	–	47,0	15,5	62,5	16
	2.1+	9	8	–	31	10	58	7,9	12,8	–	52,0	14,1	66,1	72
2007	1.1+	11	–	–	31	14	56	8,9	–	–	45,4	19,8	65,2	6
	2.1+	9	8	–	30	14	61	7,9	12,6	–	47,4	17,9	65,3	39
	3.1+	8	8	7	28	17	68	6,2	10,0	13,6	44,5	20,8	65,3	2

в верховьях рек. Нерестилища этого типа характеризуются низкой скоростью течения (до 0,3–0,5 м/с) и небольшими глубинами (0,3–1,0 м). Их термический режим в значительной мере зависит от тепла, поступающего от атмосферы. В период воспроизводства кижуча вода на нерестилищах может прогреваться до 19,0 °С [Смирнов, 1975], а в период эмбриогенеза и развития личинок она остывает до 0,2–0,3 °С. Зимой на акваториях нерестилищ формируются покровные льды.

Неустойчивый температурный режим нерестилищ первого типа ограничивает период эффективного воспроизводства кижуча датой, после которой отложенная икра не может набрать достаточное количество тепла для завершения эпиболии. Во второй половине октября вода на нерестилищах этого типа остывает до температуры, летальной для икры кижуча, не прошедшей стадию эпиболии. Ограничения, накладываемые термическим режимом на развитие икры, предопределяют, что эффективный нерест кижуча в реках материкового побережья Охотского моря на нерестилищах первого типа возможен с начала сентября до середины октября.

Второй тип нерестилищ — это акватории, на которых разгружаются глубинные подмерзлотные воды. Обычно они расположены в протоках, отходящих от основного русла, в затонах и лимнокренах. Для этих акваторий характерно слабое течение (в протоках) — до 0,10–0,15 м/с — или его отсутствие (в лимнокренах и затонах), а также относительно большие глубины (до 1,5 м). Зимой даже при понижении температуры воздуха до минус 45,0 °С и ниже нерестилища второго типа не покрываются льдом.

Благодаря стабильной температуре разгружающихся глубинных подмерзлотных вод нерест кижуча на этих участках продолжается до января включительно.

Воспроизводство кижуча материкового побережья Охотского моря на нерестилищах двух типов подтверждает наличие у него двух темпоральных форм.

Грунты на нерестилищах кижуча часто имеют в своем составе высокую долю ила [Koski, 1966; Смирнов, 1975]. Это снижает их водопроницаемость и негативно сказывается на скорости транспорта растворенных в воде газов и продуктов метаболизма в нерестовых буграх. Адаптация кижуча к дефициту кислорода в раннем онтогенезе прослеживается по высокой плотности кровеносной сети у его эмбрионов и личинок. Например, к моменту вылупления длина капилляров на 1 мм² поверхности желточного мешка достигает 9,5 мм и более [Смирнов, 1975]. Кроме того, резистентность к продуктам метаболизма обеспечивает астаксантин. Среди тихоокеанских лососей по его содержанию в икре кижуч уступает только нерке — 7,2 против 9,6 мг% [Яржомбек, 1966, 1970].

В реках материкового побережья Охотского моря инкубация икры кижуча на нерестилищах второго типа продолжается около 4,5 мес. Массовый выклев личинок проходит на 130–133-е сут (410–420 градусо-дней) от оплодотворения икры [Рогатных, 1987]. В грунте личинки остаются в течение 1,0–1,5 мес. Из бугров молодь выходит с апреля по июнь.

Экология и биология молоди в пресных водах. После выхода из нерестовых бугров молодь кижуча ведет территориальный образ жизни и агрессивно отгоняет всех пришельцев от индивидуальных участков. При достижении длины около 50 мм агрессивность мальков снижается [Mason, Chapman, 1965], и они расселяются на акватории с замедленным течением, в том числе на равнинные участки рек и в озера. Расселение по речным или озерно-речным системам происходит в форме денатантных и контранатантных миграций.

Характерными биотопами для нагульной молоди кижуча в пресных водных объектах материкового побережья Охотского моря, как и на ареале в целом [Смирнов, 1975; Sandercock, 1991], являются мелководные, хорошо прогреваемые слабопроточные участки с зарослями макрофитов, завалами деревьев, крупными валунами, галечными и песчаными косами. Молодь кижуча формирует как моновидовые скопления, так и смешанные с одноразмерной молодью гольцов Salvelinus, хариусов Thymallus, гольянов Phoxinus, китайских гольянов Rhynchocypris, многоиглых Pungitius и трехиглых Gasterosteus колюшек.

Спектр питания молоди кижуча зависит от ее размеров. В начале малькового периода основу питания формируют личинки комаров-звонцов сем. Chironomidae (отр. Diptera). По мере роста спектр питания молоди расширяется, в нем появляются куколки комаров-звонцов, личинки веснянок (отр. Plecoptera), поденок (отр. Ephemeroptera), ручейников (отр. Trichoptera) и другие организмы бентоса.

У молоди длиной более 40 мм в питании обычными становятся имаго амфибиотических насекомых, а также наземных членистоногих: коллемболы Collembola, клещи Acarina, клопы Heteroptera, жуки Coleoptera, равнокрылые (отр. Homoptera) и др. Во второй половине лета в питании молоди кижуча появляется икра тихоокеанских лососей, а также ткани погибших после нереста производителей. Кроме того, существенную роль в питании играют личинки мясных мух сем. Calliphoridae (отр. Diptera), которые развиваются на сненке тихоокеанских лососей и которых смывает течение.

В возрасте 1+ молодь кижуча переходит к хищному образу жизни. В реках материкового побережья Охотского моря она потребляет молодь горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, кеты, многоиглых и трехиглых колюшек, а также гольцов, хариуса и гольянов. Отмечены случаи каннибализма.

Для молоди кижуча материкового побережья Охотского моря характерна сезонная изменчивость интенсивности питания. В мае, июне и в июле средний общий индекс наполнения ее желудков равен 181,5, 111,0 и 268,9 ‰, в октябре и ноябре — 302,0 и 235,0 ‰, в декабре и январе — 45,0 и 3,7 ‰ [Рогатных, 1987; Волобуев, Марченко, 2011]. Снижение интенсивности питания кижуча в июне связано с развитием половодья, в условиях которого высокая скорость течения и мутность воды препятствуют эффек-

тивной добыче кормовых объектов [Piccolo et al., 2008], а в декабре и в январе — с выхолаживанием воды соответственно до 3,2–3,8 °С и до 1,5–2,0 °С.

Миграции молоди кижуча в бассейнах рек региона начинаются в конце мая с прогревом воды выше 3 °С. Бóльшая часть молоди — около 72 % — мигрирует, как правило, в ночные часы (рис. 6).

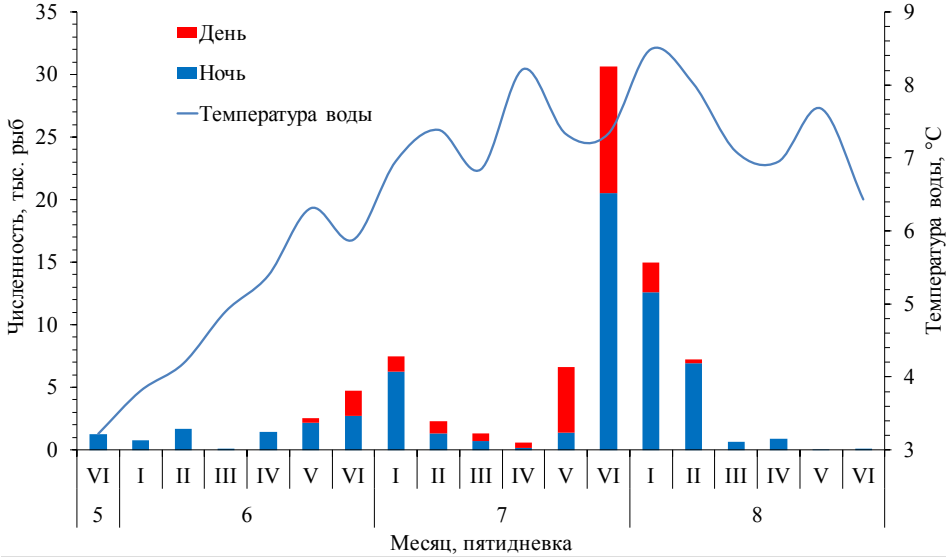


Рис. 6. Динамика температуры воды и миграции молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в р. Ола

Fig. 6. Dynamics of water temperature and downstream migration of coho salmon juveniles in the Ola River

В динамике миграции молоди кижуча в реках материкового побережья Охотского моря присутствовали два пика (рис. 6). Первый приходился на вторую половину июня — начало июля. Его главным образом формировала молодь длиной от 6,7 до 18,4 см в возрасте 1+–3+ лет, мигрировавшая на нагул в море. Второй пик был в конце июля — первой половине августа. Он отражает расселение молоди в бассейнах рек. Туводные миграции совершали сеголетки длиной тела до 5,5–6,1 см, а также рыбы старших возрастных групп, оставшиеся на нагул в реках. В этот период доля пресмолтов среди мигрантов незначительна.

Нижний предел длины покатников кижуча соответствует пороговой для смолтификации длине тела — 70–80 мм [Conte et al., 1966]. В условиях материкового побережья Охотского моря молодь кижуча поднимается на плав в апреле-июне, а пороговой длины для ската в море она достигает не раньше октября. В это время условия в морском прибрежье неблагоприятны для начала морского нагула. Кроме того, на фоне осеннего выхолаживания вод снижается интенсивность питания молоди кижуча, что ограничивает возможность ее смолтификации, требующей от организма высоких затрат энергии.

Динамика численности. В реках материкового побережья Охотского моря проходной кижуч наибольшей численности достигает в р. Яма и на участке от р. Ола до р. Улья включительно. Основными нерестовыми водотоками являются реки Охотá, Тауй и Кухтуй, в которые в 1976–2020 гг. на нерест проходило в среднем 111,2, 40,7 и 38,5 тыс. производителей. Кроме того, в относительно больших количествах кижуч проходит в реки Парéнь, Гижига, Наяхан (см. рис. 1, 7).

В р. Пенжина кижуч — редкий объект добычи [Коваль и др., 2015, 2018]. При этом в расположенной немного юго-западнее р. Парéнь среднемноголетняя численность его подходов превышает 5 тыс. особей. В реках юго-западной части материкового побережья Охотского моря, южнее р. Унчи, численность кижуча невысока (рис. 1, 7).

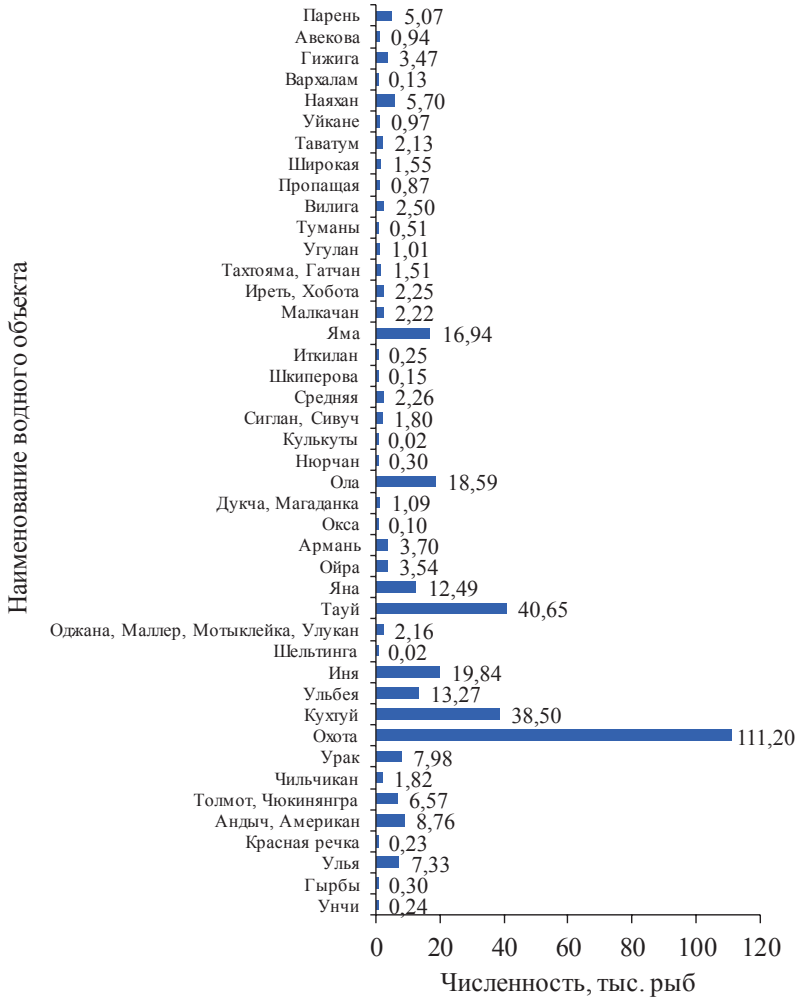


Рис. 7. Среднемноголетняя численность подходов кижуча *Oncorhynchus kisutch* в нерестовые реки материкового побережья Охотского моря

Fig. 7. Mean long-term abundance of coho salmon runs to the spawning rivers of the continental coast of the Okhotsk Sea

Состояние запасов и промысел

По объему добычи в водных объектах материкового побережья Охотского моря кижуч занимает третье место, уступая горбуше и кете. Ежегодно его доля в общем вылове тихоокеанских лососей варьирует от 0,2 до 7,7 %. В годы низкой численности подходов горбуши доля кижуча в уловах существенно возрастает. Например, на северном побережье Охотского моря в 2014 г. он сформировал 12,8 % вылова тихоокеанских лососей, в Охотском районе в 1980-м и 1992-м гг. — соответственно 12,7 и 13,4 %.

Вылов кижуча в 1925–2020 гг. варьировал от 0,7 до 1159,0 т, в том числе на северном побережье Охотского моря — от 0,7 до 325,0 т, в Охотском районе — от 1,5 до 1159,0 т (рис. 8). На материковом побережье Охотского моря в 1925–2020 гг. было два периода высокой численности и, соответственно, высоких уловов кижуча — 1930-е — первая половина 1960-х гг. и 1990–2010-е гг. В эти периоды среднегодовой вылов был на уровне соответственно 412,3 и 486,8 т. Наименьший среднегодовой вылов кижуча — 43,2 т — наблюдался во второй половине 1960-х — первой половине 1970-х гг., а минимальные уловы были получены в 1968 и 1973 гг. — соответственно 2,2 и 6,0 т. Период восстановления запасов кижуча после депрессии численности при-

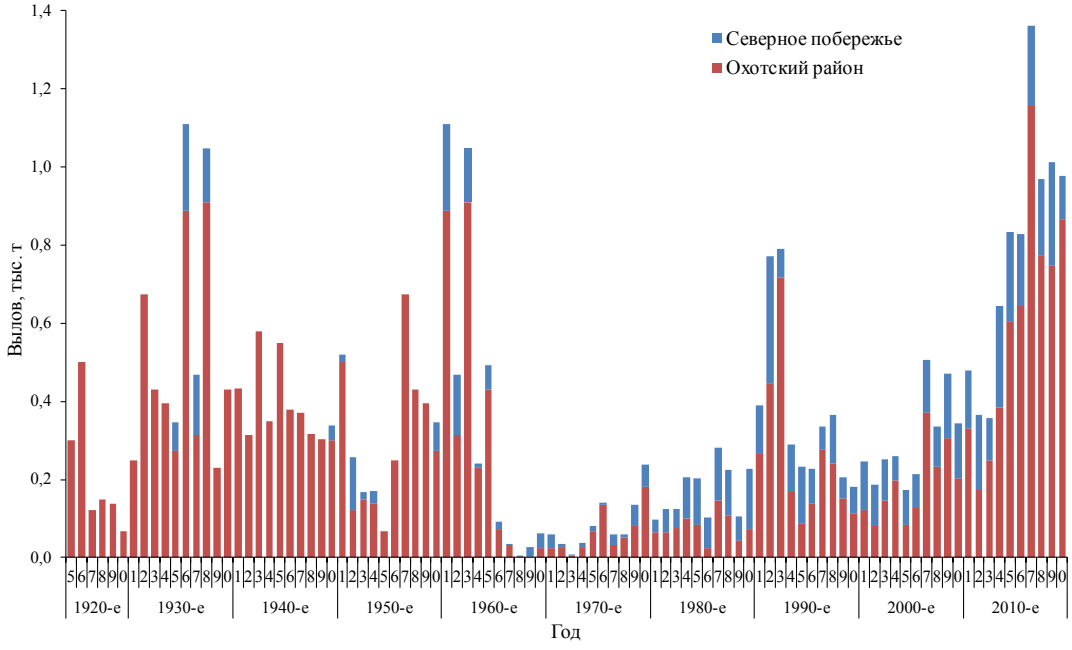


Рис. 8. Динамика вылова кижуча *Oncorhynchus kisutch* в промысловых районах материкового побережья Охотского моря в 1925–2020 гг.

Fig. 8. Dynamics of commercial harvest of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in 1925–2020, by fishing grounds on the continental coast of the Okhotsk Sea

шелся на вторую половину 1970-х — 1980-е гг. В этот период среднегодовой вылов кижуча составил 155,3 т (рис. 8).

Формирование численности и биологических характеристик

Увеличение вылова кижуча материкового побережья Охотского моря в 1960–2010-е гг. было тесно связано с ростом температуры воздуха и сопутствующим изменением количества градусо-дней в теплый период года (рис. 9).

В безледовый период года термический режим водных объектов напрямую зависит от температуры воздуха [Важнов, 1976; Erickson, Stefan, 2000]. Это позволяет предположить, что потепление климата сопровождалось улучшением термических условий нагула молоди. Например, с 1960-х по 2010-е гг. в водных объектах материкового побережья Охотского моря период, в который температура воды оптимальна для нагула молоди кижуча (3–14 °С [Bell, 1990]), увеличился со 123–128 до 143–148 дней. При этом термический режим нагульных водоемов не выходил за верхнюю границу термопреферендума молоди кижуча.

Увеличение количества тепла, поступавшего в нерестовые реки, по-видимому, повысило эффективность воспроизводства кижуча на мелководных проточных нерестилищах с неустойчивым термическим режимом (нерестилища первого типа). В силу небольшой глубины приоритет в размножении на этих акваториях имеют производители с небольшими размерами тела [Кирпичников, 1979; Коновалов, Шевляков, 1980]. Соответственно, рост их численности в подходах был причиной изменения размеров кижуча материкового побережья Охотского моря (см. рис. 4).

Термический режим нерестово-выростных водных объектов — не единственный фактор, влияющий на динамику численности кижуча в регионе, что прослеживается, например, по отклонению от общего тренда данных за 1961–1965 и 1991–1995 гг., а для северного побережья Охотского моря также и за 2011–2015 гг. (рис. 9). В р. Ола численность подходов кижуча тесно связана с численностью горбуши (рис. 10). Данная зависимость объясняется тем, что молодь горбуши — кормовой объект для молоди

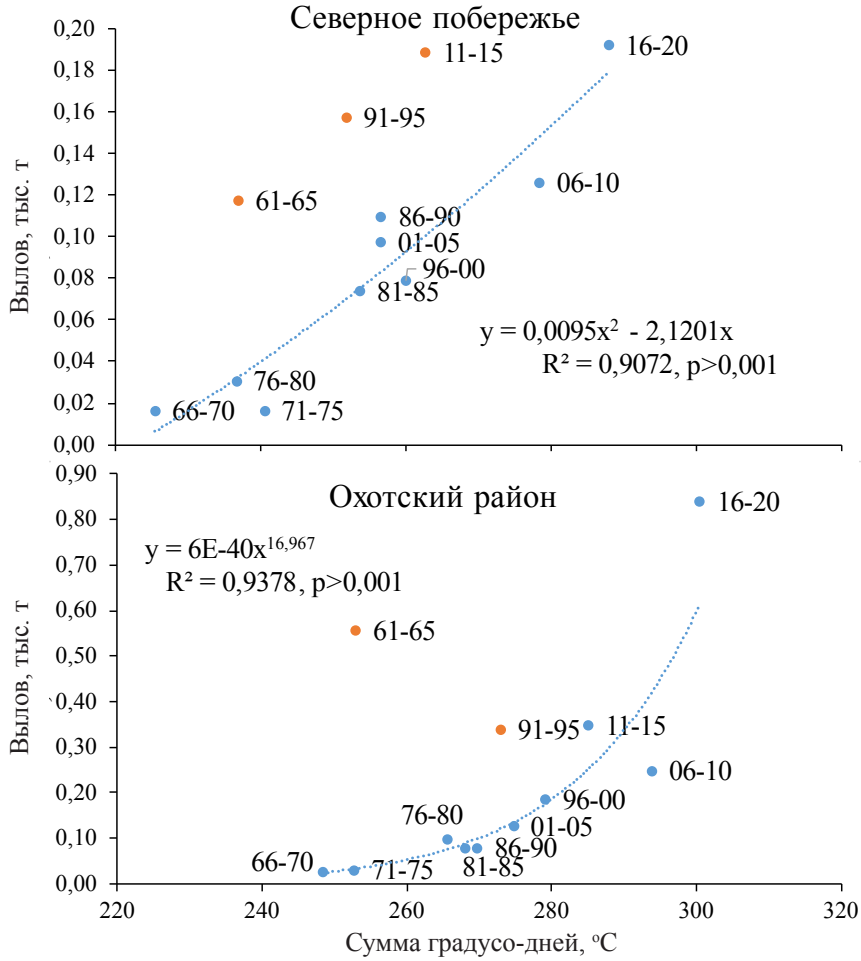


Рис. 9. Зависимость объема добычи кижуча *Oncorhynchus kisutch* в 1960–2010-е гг. от суммы градусо-дней (данные осреднены по пятилетиям)

Fig. 9. Dependence of the harvest of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the 1960–2010s on the sum of degree days (data are averaged be five-year periods)

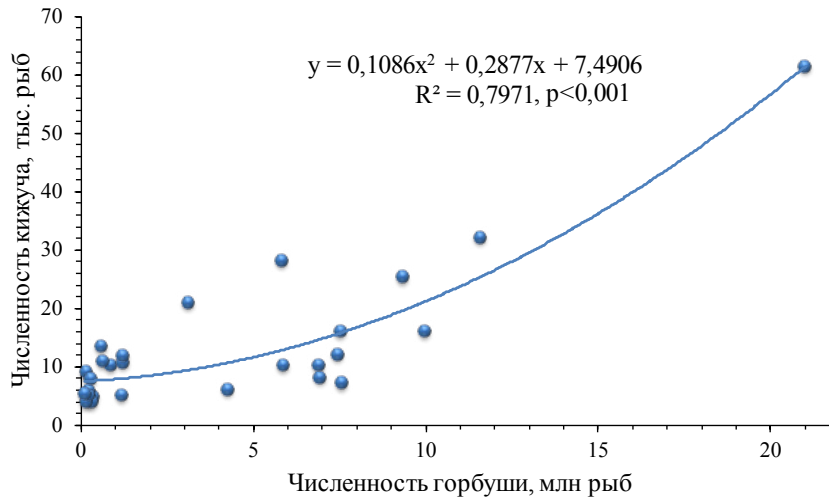


Рис. 10. Зависимость ежегодной численности подходов кижуча *Oncorhynchus kisutch* от численности подходов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*

Fig. 10. Abundance of coho salmon annual runs in dependence on abundance of pink salmon runs

кижуча в возрасте 1+ и старше. Более того, покатная миграция смолтов кижуча синхронизирована с миграцией в море сеголеток горбуши [Кириллова, 2009], что обеспечивает покатников кижуча высококалорийным кормом и, соответственно, положительно сказывается на их выживаемости.

Выводы

Кижуч воспроизводится во всех средних и крупных реках материкового побережья Охотского моря. Наибольшей численности он достигает в р. Яма и на участке от р. Ола до р. Улья включительно. Здесь же сосредоточен его промысел.

В онтогенезе кижуч материкового побережья Охотского моря реализует анадромную и резидентную жизненные стратегии. Проходная форма представлена типично анадромным и карликовом анадромным (каюрки) фенотипами, резидентная форма — только типично резидентным фенотипом. В регионе по численности преобладает кижуч типично анадромного фенотипа.

В регионе кижуч представлен ранней и поздней темпоральными формами. Их проход на нерест прослеживается по изменению биологических характеристик производителей. Темпоральную подразделенность кижуча подтверждает наличие нерестилищ двух типов.

Молодь кижуча в реках материкового побережья Охотского моря поднимается на плав в апреле-июне. Ее пресноводный нагул продолжается 1–3 года. Для молоди характерен широкий спектр питания. Кормовыми объектами сеголеток являются разнообразные беспозвоночные, и в первую очередь — амфибиотические и воздушные насекомые. В возрасте 1+ молодь кижуча переходит на хищничество. В течение года у молоди выражена сезонная изменчивость интенсивности питания. Пороговой длины тела для миграции в море (> 7–8 см) молодь кижуча достигает в возрасте 1+.

Возрастной состав кижуча материкового побережья Охотского моря включает 8 возрастных групп. Доминируют особи, прожившие 1–2 года в пресных водах и 1 год в море. В зависимости от продолжительности жизни на чешуе кижуча типично анадромного фенотипа формируется 52–69 склеритов. Наибольшее их количество характерно для рыб с длительным периодом речного нагула.

Длина, масса и индивидуальная абсолютная плодовитость кижуча варьируют в широких пределах — от 27,0 до 84,0 см (средняя — 64,9), от 0,29 до 8,73 кг (средняя — 3,82) и от 435 до 13219 икр. (средняя — 4602). Изменчивость биологических характеристик кижуча в регионе главным образом связана с условиями его воспроизводства. Географическая изменчивость обусловлена доступностью нерестовых акваторий первого и второго типов, а межгодовая — эффективностью воспроизводства на мелководных участках. Вклад в изменчивость размерно-возрастных показателей вносит эпигенетическая компонента, обусловленная реализацией кижучем в онтогенезе той или иной жизненной стратегии.

Динамику численности кижуча определяют условия его воспроизводства и пресноводного нагула, а также обеспеченность покатной молоди высококалорийными кормовыми объектами, например молодью горбуши.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает свою искреннюю благодарность сотрудникам Магаданского и Хабаровского филиалов ВНИРО, Охотского филиала Главрыбвода и Охотского теруправления Росрыболовства, с которыми автор собирал материалы для настоящей статьи и которые предоставили данные по кижучу материкового побережья Охотского моря.

Автор глубоко признателен Е.А. Кирилловой (ИПЭЭ РАН) за ценные советы и замечания в процессе работы над статьей.

The author expresses his sincere gratitude to colleagues from Magadan and Khabarovsk branches of VNIRO, Okhotsk branch of Glavrybvod, and Okhotsk regional arm of Russian

Federal Agency of Fishery for joint collection of materials for the article and for the provided data on coho salmon over the continental coast of the Okhotsk Sea.

The author is grateful to E.A. Kirillova (IPEE RAS) for her valuable advises and comments during the work on the article.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.
The research was not supported by sponsors.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

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

Список литературы

Важнов А.Н. Гидрология рек : моногр. — М. : МГУ, 1976. — 339 с.

Волобуев В.В. О карликовой форме нейвы *Salvelinus neiva* (Salmoniformes, Salmonidae) из оз. Корраль (басс. р. Охота) // Зоол. журн. — 1977. — Т. 56, вып. 3. — С. 405–411.

Волобуев 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.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. Некоторые данные о структуре популяций кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1982. — С. 64–68.

Глубоковский М.К., Марченко С.Л. К вопросу о становлении жизненных стратегий у тихоокеанских лососей Oncorhynchus (Salmonidae) // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 59, № 4. — С. 429. DOI: 10.1134/S0042875219040064.

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

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

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

Зорбиди Ж.Х. Многолетние тенденции в изменении численности нерестовых подходов и структуры стад камчатского кижуча // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2010. — Вып. 16. — С. 68–83.

Зорбиди Ж.Х., Полынцев Я.В. Биологическая и морфометрическая характеристика молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2000. — Вып. 5. — С. 80–93.

Зорбиди Ж.Х., Толстяк Т.И., Маслов А.В. Характеристика внутривидовых форм азиатского кижуча *Oncorhynchus kisutch* Walbaum (Salmonidae) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2006. — Вып. 8. — С. 126–141.

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

Кириллова Е.А. Покатная миграция молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (закономерности и механизмы) : автореф. дис. … канд. биол. наук. — М. : ИПЭЭ РАН, 2009. — 22 с.

Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Малютина А.М. и др. Жилой кижуч *Oncorhynchus kisutch* в азиатской части ареала. К вопросу о пресноводной компоненте в структуре вида // Вопр. ихтиол. — 2021. — Т. 61, № 5. — С. 553–575. DOI: 10.31857/S0042875221050118.

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

Коваль М.В., Есин Е.В., Бугаев А.В. и др. Пресноводная ихтиофауна рек Пенжина и Таловка (северо-западная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2015. — Вып. 37. — С. 53–145. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.37.53-145.

Коваль М.В., Есин Е.В., Горин С.Л. и др. Видовое разнообразие, распространение и расселение рыб в реках бассейна Пенжинской губы // Вопр. ихтиол. — 2018. — Т. 58, № 6. — С. 648–658. DOI: 10.1134/S0042875218050132.

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

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

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

Линдберг Г.У., Дулькейт Г.Д. Материалы по рыбам Шантарского моря : Изв. ТОНС. — 1929. — Т. 3, вып. 1. — 139 с.

Марченко С.Л., Волобуев В.В., Макаров Д.В. Биологическая структура кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2013. — Вып. 29. — С. 70–83.

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

Охотско-Камчатский край: Естественно-историческое описание : в 2 Т. / сост. Н.В. Слюнин. — СПб. : Мин. фин., 1900. — Т. 1. — 690 с. Т. 2: Приложения. — 167 с.

Правдин И.Ф. Обзор исследований дальневосточных лососевых : Изв. ТИНРО. — 1940. — Т. 18. — 108 с.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.

Рогатных А.Ю. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря (особенности распространения, структура популяций, экология и промысел) : автореф. дис. … канд. биол. наук. — М. : МГУ, 1990. — 24 с.

Рогатных А.Ю. Результаты зимних наблюдений за воспроизводством кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в бассейне р. Тауй // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. — С. 49–54.

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

Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : МГУ, 1975. — 335 с.

Таранец А.Я. Исследование нерестилищ кеты и горбуши в р. Иски // Рыб. хоз-во. — 1939. — № 12. — С. 14–18.

Чеботарев А.И. Общая гидрология (воды суши) : учеб. пособие. — Л. : Гидрометеоиздат, 1975. — 544 с.

Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря : моногр. — М. ; Л. : АН СССР, 1950. — 370 с.

Яржомбек А.А. Динамика жира и астаксантина в гонадах лососей // Вопр. ихтиол. — 1966. — Т. 6, вып. 1(38). — С. 171–176.

Яржомбек А.А. Каротиноиды лососевых и их связь с воспроизводством этих рыб // Тр. ВНИРО. — 1970. — Т. 69. — С. 234–267.

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

Clutter R.I., Whitesel L.E. Collection and interpretation of sockeye salmon scales : Int. Pacif. Salmon Fish. Comm. — 1956. —Vol. 9. — 159 p.

Conte F.P., Wagner H.H., Fessler J., Gnose C. Development of osmotic and ionic regulation in juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* // Comparative Biochemistry and Physiology. — 1966. — Vol. 18, Iss. 1. — P. 1–15. DOI: 10.1016/0010-406X(66)90327-6.

Dong J.N. Thermal tolerance and rate of development of coho salmon embryos : M.S. Thesis. — Seattle : Univ. of Washington, 1981. — 51 p.

Erickson T.R., Stefan H.G. Linear air/water temperature correlations for streams during open water periods // J. Hydrologic Engineering. — 2000. — Vol. 5, № 3. — P. 317–321. DOI: 10.1061/(ASCE)1084-0699(2000)5:3(317).

Koski K.V. The survival of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) from egg deposition to emergence in three Oregon coastal streams : M. Sc. Thesis. — Corvalis : Oregon State Univ., 1966. — 84 p.

Mason J.C., Chapman D.W. Significance of early emergence, environmental rearing capacity, and behavioral ecology of juvenile coho salmon in stream channels // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1965. — Vol. 22, № 1. — P. 173–190. DOI: 10.1139/f65-015.

Murray C.B., Beacham T.D., McPhail J.D. Influence of parental stock and incubation temperature on the early development of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in British Columbia // Can. J. Zool. — 1990. — Vol. 68, № 2. — P. 347–358. DOI: 10.1139/z90-050.

Piccolo J.J., Hughes N.F., Bryant M.D. Water velocity influences prey detection and capture by drift-feeding juvenile Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss irideus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2008. — Vol. 65, № 2. — P. 266–275. DOI: 10.1139/f07-172.

Sandercock F.K. Life history of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Pacific Salmon Life Histories / eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 395–446.

Tang J., Bryant M.D., Brannon E.L. Effect of temperature extremes on the mortality and development rates of coho salmon embryos and alevins // Prog. Fish. Cult. — 1987. — Vol. 49, Iss. 3. — P. 167–174. DOI: 10.1577/1548-8640(1987)49<167:EOTEOT>2.0.CO;2.

References

Vazhnov, A.N., *Gidrologiya rek* (Hydrology of rivers), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1976.

Volobuev, V.V., On the dwarf form of *Salvelinus neiva* (Salmoniformes, Salmonidae) from the Korral Like (Okhota river basin), *Zool. Zh.*, 1977, vol. 56, no. 3, pp. 405–411.

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.

Volobuev, V.V. and Rogatnykh, A.Yu., Some data on the population structure of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) on the mainland coast of the Sea of Okhotsk, *Biologiya presnovodnykh zhivotnykh Dal'nego Vostoka*, Vladivostok: Dal'nevos. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1982, pp. 64–68.

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

Gritsenko, O.F., *Prokhodnye ryby ostrova Sakhalin (sistematika, ekologiya, promysel)* (Diadromous Fishes of Sakhalin (Systematics, Ecology, Fisheries)), Moscow: VNIRO, 2002.

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

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

Zorbidi, Z.H., Long-term trends in spawning run abundance dynamics and structure of kamchatkan coho salmon stock, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2010, vol. 16, pp. 68–83.

Zorbidi, Z.H. and Polyntsev, Ya.V., Biological and morphometric characteristics of juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) Kamchatka, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2000, vol. 5, pp. 80–93.

Zorbidi, Z.H., Tolstyak, T.I., and Maslov, A.V., Characterization of intraspecific morphs of Asian coho salmon *Oncorhynchus kisutch* Walbaum (Salmonidae), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2006, vol. 8, pp. 126–141.

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

Kirillova, E.A., Downstream migration of juveniles of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (regularities and mechanisms), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: IPEE RAN,, 2009.

Kirillova, E.A., Kirillov, P.I., Kuzishchin, K.V., Pavlov, D.S., Malyutina, A.M., and Gruzdeva, M.A., Resident coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the asian part of range. Revisiting the freshwater component in the structure of the species, *J. Ichthyol.*, 2021, vol. 61, no. 5, pp. 709–730. doi 10.1134/S003294522105009X

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

Koval, M.V., Esin, E.V., Bugaev, A.V., Karas, V.A., Gorin, S.L., Shatilo, I.V., Pogodaev, E.G., Shubkin, S.V., Zavarina, L.O., Frolov, O.V., Zharavin, M.V., and Koptev, S.V., Freshwater ichthyofauna of the Penzhina and Talovka rivers (north-west Kamchatka), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2015, vol. 37, pp. 53–145. doi 10.15853/2072-8212.2015.37.53-145

Koval, M.V., Galyamov, R.S., Esin, E.V., Gorin, S.L., and Koshel, V.E., Fish Species Diversity, Distribution, and Dispersal in the Rivers of the Penzhina Bay Catchment Area, *J. Ichthyol.*, 2018, vol. 58, no. 6, pp. 795–807. doi 10.1134/S0032945218050119

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

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

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

Lindberg, G.U. and Dulcate, G.D., Materials on the fish of the Shantar Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, 1929, vol. 3, no. 1.

Marchenko, S.L., Volobuev, V.V., and Makarov, D.V., Biological structure of coho Oncorhynchus kisutch (Walbaum) of the continental sea-shore of the Sea of Okhotsk, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2013, vol. 29, pp. 70–83.

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

Slyunin, N.V., *Okhotsko-Kamchat·skiy kray: Yestestvenno-istoricheskoye opisaniye : v 2 T.* (Okhotsk-Kamchatka Territory: Natural-historical description: in 2 Vol.), St. Petersburg : Min. Fin., 1900, vol. 1; vol. 2: *Prilozheniya* (Applications).

Pravdin, I.F., Review of Research on Far Eastern Salmonids, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1940, vol. 18.

Pravdin, I.F., *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* (Guide to the Study of Fish), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.

Rogatnykh, A.Yu., Coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) of the mainland coast of the Sea of Okhotsk (distribution features, population structure, ecology and fishing), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1990.

Rogatnykh, A.Yu., The results of winter observations of the reproduction of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) in the basin of the river Taui, in *Biologiya presnovodnykh ryb Dal'nego Vostoka* (Biology of freshwater fish of the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1987, pp. 49–54.

Semko, R.S., Stocks of West Kamchatka salmon and their commercial use, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1954, vol. 41, pp. 3–109.

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

Taranets, A.Ya., A study of spawning grounds of chum and pink salmon in the Iski River, *Rybn. Khoz.*, 1939, no. 12, pp. 14–18.

Chebotarev, A.I., *Obshchaya gidrologiya (vody sushi)* (General hydrology (land waters)), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1975.

Schmidt, P.Yu., *Ryby Okhotskogo morya* (Fishes of the Sea of Okhotsk), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1950.

Yarzhombek, A.A., Dynamics of fat and astaxanthin in salmon gonads, *Vopr. Ikhtiol.*, 1966, vol. 6, no. 1(38), pp. 171–176.

Yarzhombek, A.A., Salmon carotenoids and their relationship with the reproduction of these fish, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 69, pp. 234–267.

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

Clutter, R.I. and Whitesel, L.E., Collection and interpretation of sockeye salmon scales, *Int. Pac. Salmon Fish. Comm.*, 1956, vol. 9.

Conte, F.P., Wagner, H.H., Fessler, J., and Gnose, C., Development of osmotic and ionic regulation in juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch*, *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1966, vol. 18, no. 1, pp. 1–15. doi 10.1016/0010-406X(66)90327-6

Dong, J.N., *Thermal tolerance and rate of development of coho salmon embryos: M.S. thesis*, Seattle: Univ. of Washington, 1981.

Erickson, T.R. and Stefan, H.G., Linear air/water temperature correlations for streams during open water periods, *J. Hydrologic Engineering*, 2000, vol. 5, pp. 317–321. doi 10.1061/(ASCE)1084-0699(2000)5:3(317)

Koski, K.V., *The survival of coho salmon (Oncorhynchus kisutch) from egg deposition to emergence in three Oregon coastal streams: M. Sc. Thesis*, Corvalis: Oregon State Univ., 1966.

Mason, J.C. and Chapman, D.W., Significance of early emergence, environmental rearing capacity, and behavioral ecology of juvenile coho salmon in stream channels, *J. Fish. Res. Bd Canada*, 1965, vol. 22, no. 1, pp. 173–190. doi 10.1139/f65-015

Murray, C.B., Beacham, T.D., and McPhail, J.D., Influence of parental stock and incubation temperature on the early development of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in British Columbia, *Can. J. Zool.*, 1990, vol. 68, no. 2, pp. 347–358. doi 10.1139/z90-050

Piccolo, J.J., Hughes, N.F., and Bryant, M.D., Water velocity influences prey detection and capture by drift-feeding juvenile Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss irideus*), *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2008, vol. 65, no. 2, pp. 266–275. doi 10.1139/f07-172

Sandercock, F.K., Life history of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 395–446.

Tang, J., Bryant, M.D., and Brannon, E.L., Effect of temperature extremes on the mortality and development rates of coho salmon embryos and alevins, *Prog. Fish. Cult.*, 1987, vol. 49, no. 3, pp. 167–174. doi 10.1577/1548-8640(1987)49<167:EOTEOT>2.0.CO;2

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

Поступила в редакцию 21.06.2022 г.

После доработки 30.06.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

The article was submitted 21.06.2022; approved after reviewing 30.06.2022; accepted for publication 1.09.2022

Известия ТИНРО

2022 **Том 202, вып. 3. С. 580–600.**

Izvestiya TINRO, 2022, Vol. 202, No. 3, pp. 580–600.

Научная статья
УДК [639.2.081.7:681.883.4](268.56)
DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-580-600
EDN: FMKCOF

АКУСТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ САЙКИ *BOREOGADUS SAIDA* (GADIDAE) В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧУКОТСКОГО МОРЯ В 2003–2020 ГГ.

М.Ю. Кузнецов, В.И. Поляничко, Е.В. Сыроваткин*
Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. На основе гидроакустических данных и траловых проб, полученных в ходе рейсов ТИНРО в Арктические моря, рассматриваются особенности пространственного распределения и обилия сайки *Boreogadus saida* в юго-западной части Чукотского моря (зона России) в 2003–2020 гг. Самые высокие показатели обилия сайки в виде измеряемого эхоинтеграционным методом коэффициента обратного поверхностного рассеяния s_A (м^2/миля^2), оценки плотности рыб по численности (тыс. экз./миля^2) и биомассе (т/миля^2) были зарегистрированы в августе 2003 г. В 2007–2008 гг. оценки плотности рыб, как акустические, так и биологические, существенно снизились и в 2010 г. были минимальны. В 2014 г. показатели обилия заметно выросли за счет высокой доли молоди в скоплениях. Однако в последующие годы акустические оценки плотности сайки продолжили снижение, достигнув минимальных значений в 2020 г. Снижение концентрации сайки в юго-западной части Чукотского моря происходит на фоне общего потепления в Арктике и роста численности минтая. Сайка распределена преимущественно в северо-восточной и юго-западной частях учетного полигона, где образует обширные поля, состоящие из мелких косячков или разреженных слоев рыб. Характерной является двухслойная вертикальная структура скоплений в приповерхностном и придонном слое. К востоку от 174° з.д. скопления, как правило, образованы более крупными особями. Типичными для этого района являются протяженные агрегации сайки в придонной области. В западном секторе полигона рыбы обитают в подповерхностных горизонтах 10–20 м (слой термоклина) или имеют двухслойную структуру скоплений с преобладанием молоди в верхнем слое. Характерны также эхограммы в виде плотных косяков высотой до 30 м и горизонтальной протяженностью 120–400 м предположительно мигрирующих рыб. Вертикальные перемещения сайки в зависимости от времени суток не выражены. Ночью структура агрегаций, как правило, более рыхлая, однако встречаются локальные скопления рыб, состоящие из плотных косяков как в дневное, так и в ночное время суток.

Ключевые слова: Чукотское море, акустические измерения, сайка, полигон, скопления, распределение, вертикальная структура, плотность, обилие

* *Кузнецов Михаил Юрьевич, кандидат технических наук, заведующий лабораторией, mikhail.kuznetsov@tinro-center.ru, ORCID 0000-0001-6917-9959; Поляничко Владимир Ильич, ведущий специалист, vladimir.polyanichko@tinro-center.ru, ORCID 0000-0002-8813-3494; Сыроваткин Евгений Владимирович, ведущий специалист, evgeniy.syrovatkin@tinro-center.ru, ORCID 0000-0003-3502-5753.*

© Кузнецов М.Ю., Поляничко В.И., Сыроваткин Е.В., 2022

Для цитирования: Кузнецов М.Ю., Поляничко В.И., Сыроваткин Е.В. Акустические исследования сайки *Boreogadus saida* (Gadidae) в юго-западной части Чукотского моря в 2003–2020 гг. // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 580–600. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-580-600. EDN: FMKCOF.

Original article

Acoustic researches of arctic cod *Boreogadus saida* (Gadidae) in the southwestern Chukchi Sea in 2003–2020

Mikhail Yu. Kuznetsov*, Vladimir I. Polyanichko, Evgeny V. Syrovatkin*****
*, **, *** Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia
* Ph.D., head of laboratory, mikhail.kuznetsov@tinro-center.ru
** leading specialist, vladimir.polyanichko@tinro-center.ru
*** leading specialist, evgeniy.syrovatkin@tinro-center.ru

Abstract. Spatial distribution patterns and abundance of arctic cod *Boreogadus saida* are considered for the southwestern Chukchi Sea on the data of acoustic surveys and trawl samples obtained by TINRO research vessels in 2003–2020. The highest abundance and biomass of this species indicated by the echosounder–measured backscattering coefficient s_A (m^2 per sq.n.mile) were observed in August 2003, decreased significantly in 2007–2008 and later, with the minimum in 2010, increased in 2014 due to the high portion of juveniles, but continued to decrease in recent years and reached the lowest value in 2020. This negative tendency for arctic cod contradicts to the walleye pollock abundance increasing in the southwestern Chukchi Sea on the background of warming in the Arctic. The arctic cod were distributed mainly in the northeastern and southwestern parts of the surveyed area, usually as vast fields of small schools or sparse layers. To the east from 174°W, the aggregations were formed by large-sized fish distributed mostly at the bottom. In the western area, the aggregations were formed within thermocline at the depth of 10–20 m or had two–layer structure with the juveniles dominated in the upper layer and larger fish at the bottom. Typical echograms showed dense schools of arctic cod with the height up to 30 m and horizontal size of 120–400 m, presumably formed by migrating fish. Diurnal vertical migrations were not expressed for this species, though the aggregations of lower density were observed at night, in general, with some local aggregations of permanently dense schools, both in the daytime and at night.

Keywords: Chukchi Sea, acoustic measurement, arctic cod, survey, fish aggregation, fish distribution, vertical structure, school density, fish abundance

For citation: Kuznetsov M.Yu., Polyanichko V.I., Syrovatkin E.V. Acoustic researches of arctic cod *Boreogadus saida* (Gadidae) in the southwestern Chukchi Sea in 2003–2020, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr*., 2022, vol. 202, no. 3, pp. 580–600. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-580-600. EDN: FMKCOF.

Введение

На фоне активной эксплуатации водных биологических ресурсов в традиционных районах промысла в последние годы все больше исследований посвящается оценке состояния и возможности промыслового освоения массовых видов нектона, обитающих в более отдаленных и труднодоступных местах, в частности в водах Арктики.

Сайка (полярная тресочка) — холодноводный, преимущественно планктоноядный вид семейства тресковых (Gadidae). Распространена на всей акватории Северного Ледовитого океана и является наиболее многочисленным представителем ихтиофауны в арктических морях России. Благодаря большой суммарной биомассе сайка играет ключевую роль в трофической сети морской экосистемы Арктики, поскольку входит в рацион многих млекопитающих и птиц [Bradstreet et al., 1986; Welch et al., 1993].

В восточной части Арктики сайка, помимо Чукотского моря, встречается также в северной части Берингова моря, где обычно наблюдается в Беринговом проливе, заливах Нортон и Анадырском. В отдельные годы проникает вдоль азиатского побережья

на юг вплоть до южной части Карагинского залива. Наиболее широкое распространение сайки в ИЭЗ России было зарегистрировано в аномально холодном 1999 г. Сайка встречалась не только в северо-западной части Берингова моря, а также почти на всей обследованной акватории шельфа от Чукотского полуострова до Олюторского залива [Борец и др., 2001]. Характерными являются значительные межгодовые колебания численности и пространственная неоднородность ее скоплений [Николаев и др., 2008]. Кроме этого, являясь одним из наиболее холодолюбивых представителей тресковых, нагульные миграции сайки сильно ограничены температурным режимом вод. Был сделан вывод, что массового распространения сайки в южную часть Чукотского моря можно ожидать спустя 1–2 года после появления высокоурожайного поколения и при условии относительно холодного типа года [Николаев и др., 2008].

Организация специализированного промысла сайки сдерживается экономическими причинами, связанными прежде всего с кратковременной доступностью акватории арктических морей для работы промыслового флота, а также многочисленными рисками по причине слабой изученности мест локализации, закономерностей образования промысловых скоплений и влияния на них абиотических и биотических факторов, т.е. сложностью прогнозирования запаса этого объекта, относящегося к группе высокофлюктуирующих видов.

Целью работы является обобщение данных акустических измерений, выполненных при проведении учетных съемок ТИНРО в юго-западной части Чукотского моря, выявление особенностей пространственного распределения, вертикальной структуры и плотности скоплений сайки, их межгодовой динамики.

Материалы и методы

При подготовке статьи были использованы акустические и биологические материалы рейсов ТИНРО-центра и Тихоокеанского филиала ВНИРО (ТИНРО) в арктические моря в 2003–2020 гг. В Чукотском море съемки выполнялись в юго-западной его части, в пределах примерно одного и того же участка между мысом Дежнева и о. Врангеля, выбранного в качестве полигона, примерно в одни и те же сроки (август-сентябрь). Акустические измерения выполнялись по схеме траловых станций, по результатам которых производилась видовая и размерная идентификация эхограмм. Соответственно этим схемам формировались галсовые маршруты акустических съемок (рис. 1). Границы и площади обследованных акваторий варьировали в различные годы. Тем не менее общее расположение полигона было достаточно стабильно, что позволяет оценить динамику распределения и плотности сайки в этом секторе Чукотского моря в межгодовом аспекте.

В качестве основной гидроакустической измерительной системы использовался калиброванный исследовательский эхолот SIMRAD EK–60 с рабочими частотами 38 и 120 кГц. Регистрация акустических данных производилась программой SIMRAD ER–60 круглосуточно на обеих частотах. Для количественной оценки плотности и обилия рыб использовалась частота 38 кГц, распределения зоопланктона — частота 120 кГц. Навигационное сопровождение акустического комплекса осуществлялось с использованием системы спутникового позиционирования GPS. Для визуализации и постпроцессорной обработки акустических данных использовался программный комплекс, включающий интегрированную базу данных в среде Access и программу многовидовой обработки эхограмм SALTSE [Кузнецов и др., 2021]. Акустические измерения сопровождались регистрацией в интегрированной базе данных результатов контрольных тралений, биологических, навигационных и других данных.

Технология обработки акустических данных строилась на принципе детальной стратификации района работ с учетом размерно-частотной композиции регистрируемых скоплений, выявляемой по результатам тралений. При интегрировании устанавливался порог по уровню объемного рассеяния –70 дБ, порог по TS –65 дБ. Для перехода к абсолютным оценкам

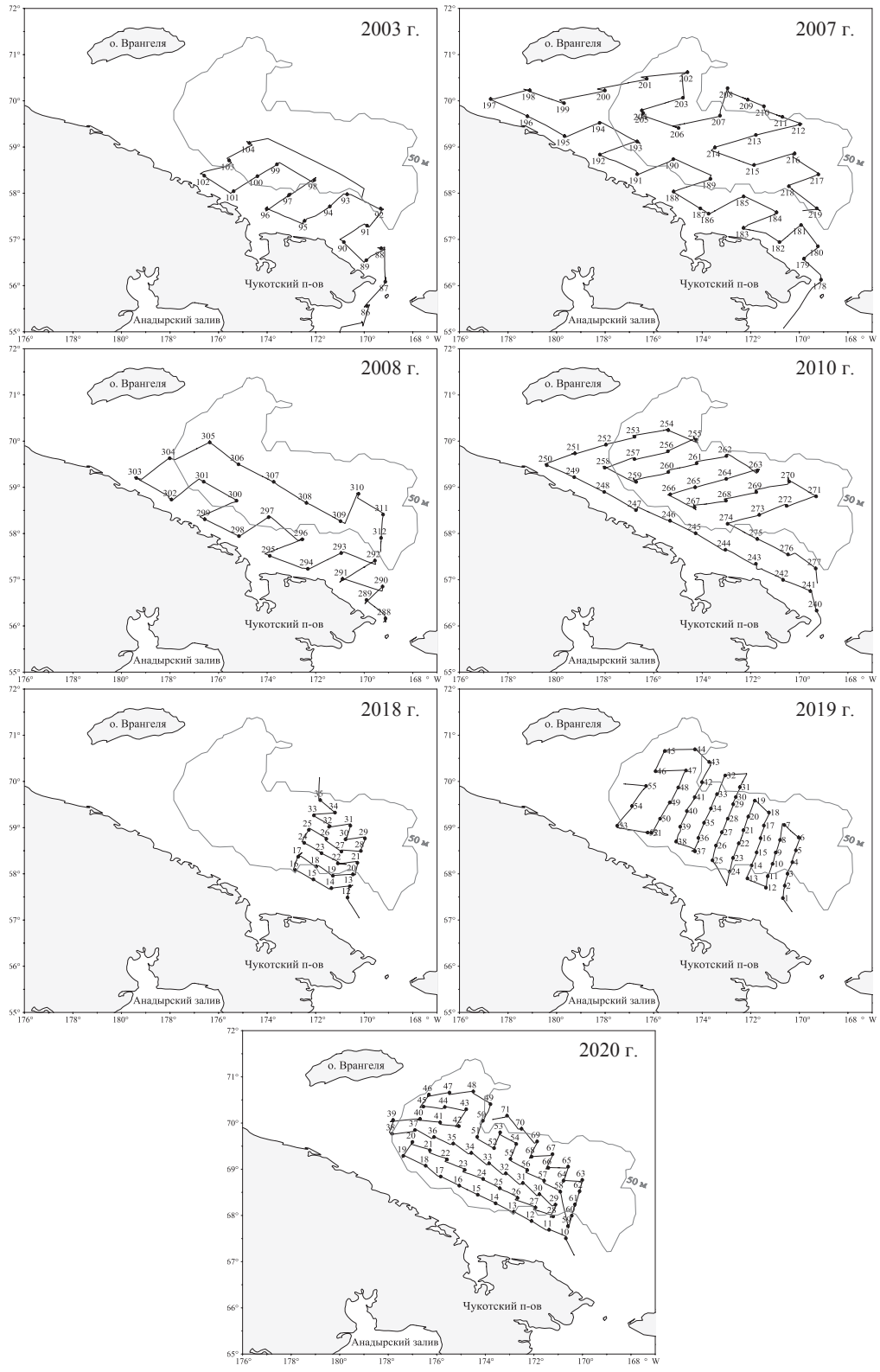


Рис. 1. Схема акустических галсов и траловых станций в юго-западной части Чукотского моря (2003–2020 гг.)

Fig. 1. Scheme of acoustic transects and trawl stations in the southwestern Chukchi Sea (2003–2020)

численности использовались уравнения, связывающие силу цели сайки и ее зоологическую длину: TS = 12,8log(L) – 64,3 (L < 15 см), TS = 21,8log(L) – 74,9 (L ≥ 15 см) [Мамылов, 1999].

В результате последовательной обработки эхограмм формировались оценки акустической плотности рыб вдоль галсов с размером отдельного элемента 0,5 мили по дистанции и 1 м по глубине в пределах выделенных для обработки слоев. Для расчета средневзвешенной глубины обитания сайки на каждой i-той миле пути создавались два ряда данных: f_i (x, y, z_j, t) — плотность рыб (усредненная по 5-метровым интервалам глубины численность сайки на квадратную милю) и H_i (z_j) — глубина, где x, y — координаты, z_j — интервал глубины, j = 1,…, n_i, n_i — число интервалов глубины, t — время. Средневзвешенная по численности глубина местоположения рыб на i-той миле пути определялась как

$$H_{i\,AVG} = \frac{\sum_{j=1}^{n_i}\left(f_j \cdot H_j\right)}{\sum_{j=1}^{n_i} f_j}.$$

Поскольку границы и площади обследованных акваторий варьировали в разные годы, для представления межгодовой динамики обилия использовались не абсолютные оценки численности и биомассы сайки, а значения ее плотности на единицу горизонтальной площади в виде измеряемого эхолотом коэффициента обратного поверхностного рассеяния s_A (м^2/миля^2), а также плотности рыб по численности Q_N (тыс. экз./миля^2) и по биомассе Q_B (т/миля^2).

Результаты и их обсуждение

Гидроакустические исследования в восточном секторе Арктики были впервые предприняты в августе 2003 г. при проведении пелагической траловой съемки юго-западной части Чукотского моря на НИС «ТИНРО». Тогда акустические оценки численности и биомассы скоплений сайки в этом секторе Чукотского моря были самыми высокими за весь период последующих наблюдений.

Рассмотрим результаты акустических исследований на выделенном участке Чукотского моря в 2003–2020 гг. в сравнительном аспекте. Распределение сайки представлено на рис. 2, обобщенные оценки обилия — в таблице и на рис. 3.

Оценки обилия сайки в юго-западной части Чукотского моря
в августе-сентябре 2003–2020 гг.
Estimates of arctic cod abundance in the southwestern Chukchi Sea
in August-September of 2003–2020

Год	Районы									
	Восточнее 174° W					Западнее 174° W				
	A, миля^2	s_A, м^2/миля^2	Q_N, тыс. экз./миля^2	Q_B, т/миля^2	$L_{ср}$, см	A, миля^2	s_A, м^2/миля^2	Q_N, тыс. экз./миля^2	Q_B, т/миля^2	$L_{ср}$, см
2003	16494	1145	16005	216	12,5	6611	671	6389	110	12,4
2007	21600	70	941	5	7,8	17810	252	3336	21	8,6
2008	19082	180	4100	9	5,6	14894	173	4814	4	4,7
2010	20914	17	130	2	12,9	15964	7	72	1	10,3
2014	1952	588	7254	29	7,3	1519	246	6072	11	5,4
2015	402	41 (93)	–	–	–	835	378 (207)	–	–	–
2018	10562	110	932	13	10,8	–	–	–	–	–
2019	17620	76	498	13	13,3	11903	78	449	13	13,1
2020	16931	45	375	4	11,2	12563	48	497	4	11,0

Примечание. A — обследованная площадь; $L_{ср}$ — средневзвешенная длина рыб.

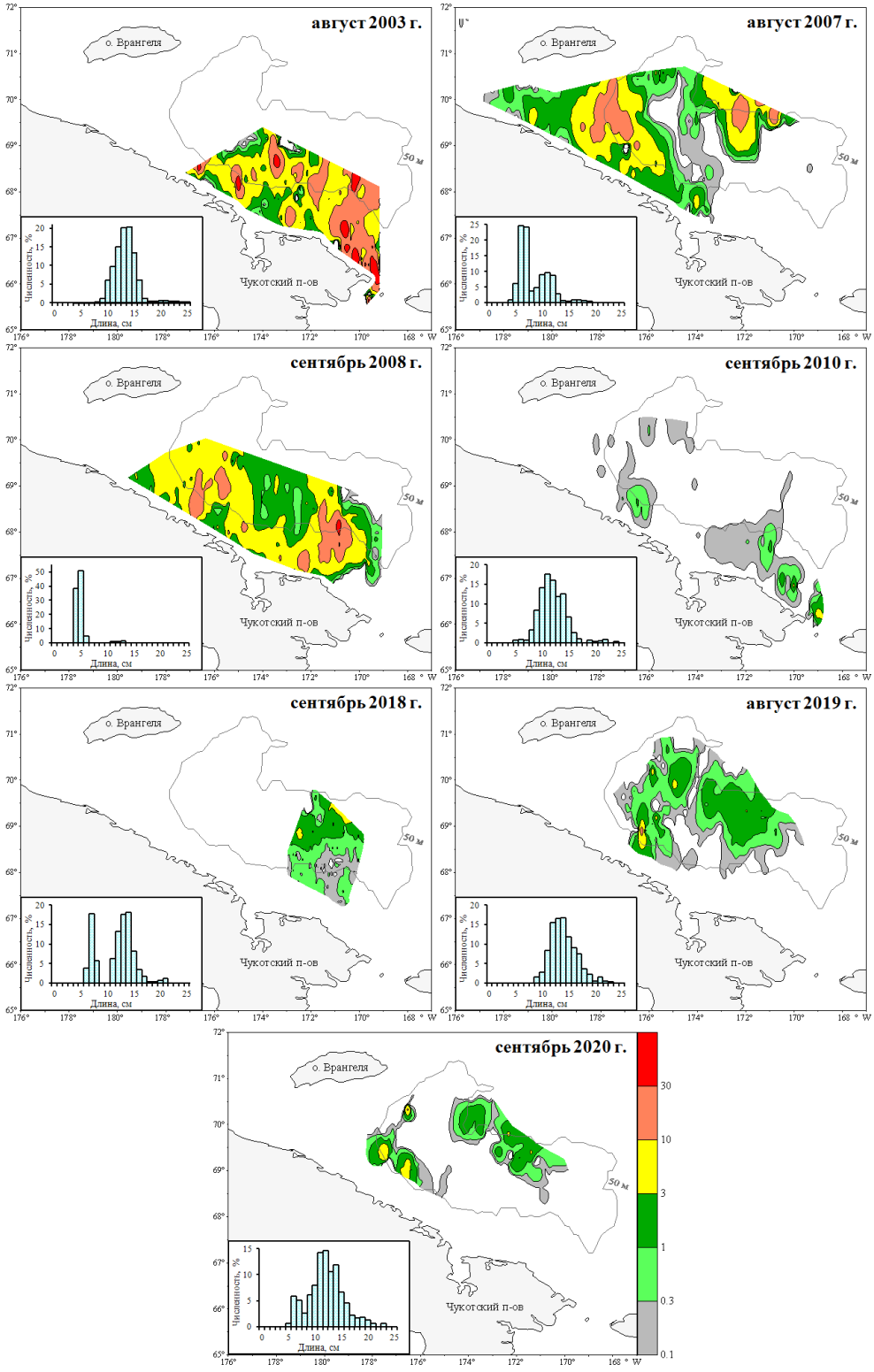


Рис. 2. Пространственное распределение сайки (млн экз./миля^2) в юго-западной части Чукотского моря по результатам акустических измерений в 2003–2020 гг. (на врезке — размерный состав сайки по траловым уловам)

Fig. 2. Spatial distribution of arctic cod ($\times 10^6$ ind./nmi^2) in the southwestern Chukchi Sea by results of acoustic surveys in 2003–2020 (Insert: size composition of arctic cod in trawl catches)

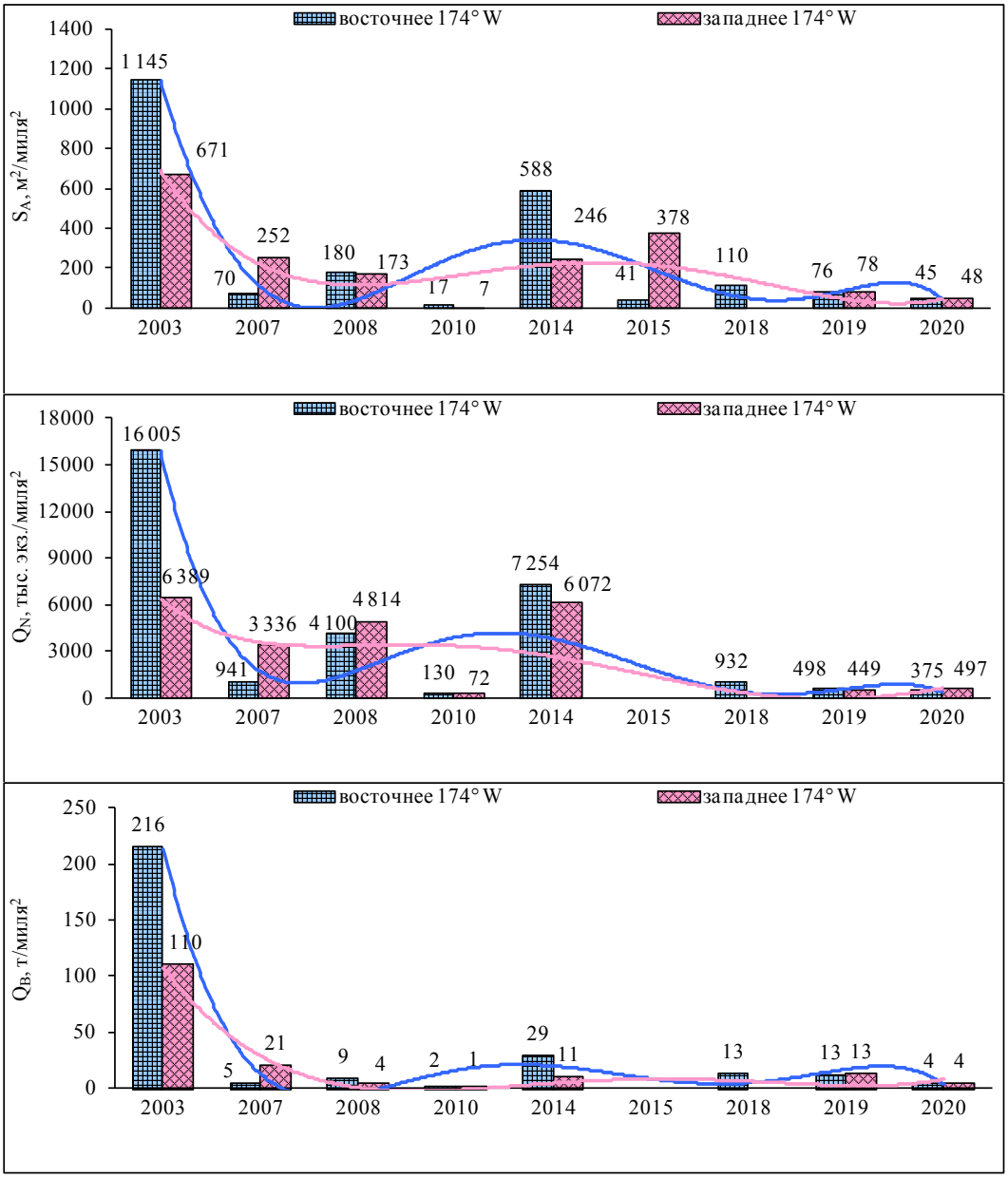


Рис. 3. Межгодовая динамика плотности скоплений сайки (*B. saida*) в юго-западной части Чукотского моря в единицах коэффициента обратного рассеяния s_A (м²/миля²), Q_N (тыс. экз./миля²) и Q_B (т/миля²)

Fig. 3. Interannual dynamics of the arctic cod aggregations density in the southwestern Chukchi Sea in the units of backscattering coefficient s_A (m²/nmi²), abundance Q_N ($\times 10^3$ ind./nmi²) and biomass Q_B (t/nmi²)

В августе 2003 г. плотные скопления сайки были зарегистрированы еще в Беринговом проливе и далее встречались на всем полигоне в юго-западной части Чукотского моря практически повсеместно. Наибольшие концентрации сайки, где плотность в скоплениях достигала значений свыше 30 млн экз./миля² (> 500 т/миля²), были сосредоточены в восточной части обследованной акватории Чукотского моря, примыкающей к Берингову проливу. Здесь сайка обитала преимущественно в нижней части диапазона глубин, придерживаясь придонных горизонтов (рис. 4, А). В западной части

полигона пространственная структура скоплений была более пятнистой, при этом плотные скопления сайки были распределены как в нижних, так и в средних горизонтах глубин (рис. 4, Б). В результате на суммарном вертикальном распределении (по всему району) наблюдалось явно выраженное тяготение сайки к придонным горизонтам: частота встречаемости сайки в августе 2003 г. составила 22 в верхней (0–25 м) и 78 % в нижней (25–50 м) частях водного слоя (рис. 5). Размерный состав сайки в восточной и западной частях обследованного района существенно не различался (см. таблицу). Скопления были образованы в основном особями длиной 10–16 см и небольшим количеством крупных рыб до 27 см (см. рис. 2). Средняя длина сайки составила 12,5 см, средняя масса — 16,6 г.

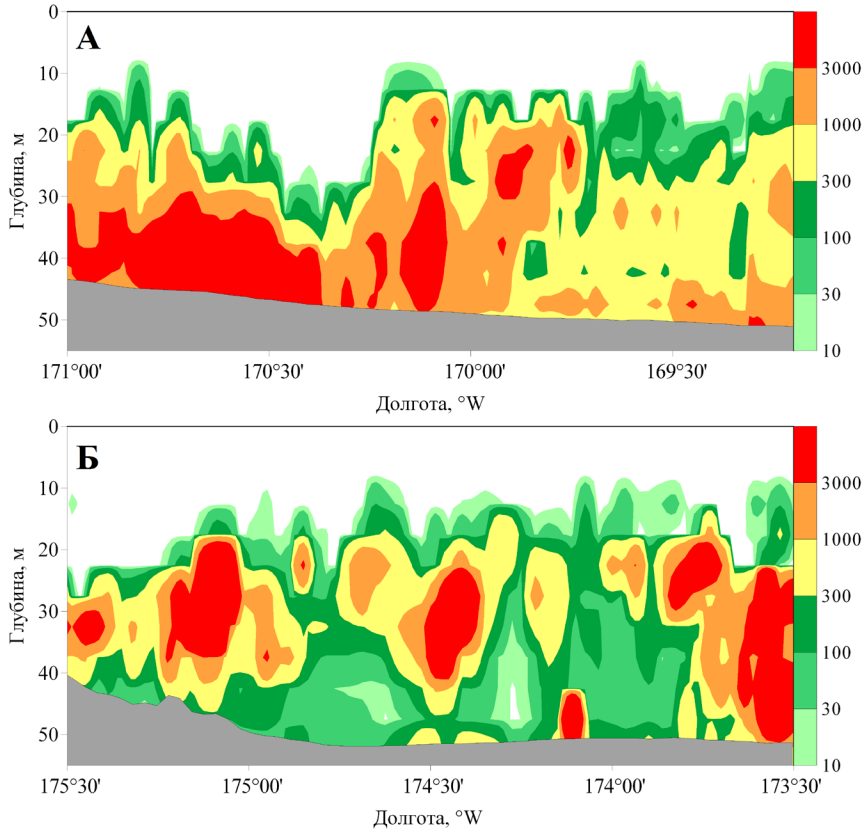


Рис. 4. Вертикальное распределение обилия сайки (тыс. экз./миля^2) по слоям глубины с шагом 5 м вдоль разрезов в юго-западной части Чукотского моря в августе 2003 г.: **А** — к востоку от 174° з.д. (67–68° с.ш.); **Б** — к западу от 174° з.д. (68–69° с.ш.)

Fig. 4. Vertical distribution of arctic cod abundance, by strata (×10^3 ind./nmi^2 per 5 m stratum) along the transects in the southwestern Chukchi Sea in August 2003: **А** — east of 174°W (67°–68°N); **Б** — west of 174°W (68°–69°N)

В аналогичный период 2007 г. район исследований был расширен в северном направлении до о. Геральда и в северо-западном — до прол. Лонга и о. Врангеля (см. рис. 1). В отличие от 2003 г., не наблюдалось эхозаписей сайки в Беринговом проливе и на примыкающей к проливу акватории Чукотского моря. Первые скопления сайки были зафиксированы только на траверзе Колюченской губы. При этом скопления имели значительно меньшую плотность в обследованном районе в сравнении с 2003 г. (рис. 3).

Максимальные концентрации как пелагических, так и придонных скоплений сайки с плотностью свыше 10 млн экз./миля^2 были зарегистрированы в западной и северо-восточной частях обследованной акватории (см. рис. 2). На пространственном распределении эти агрегации разделены областью с низкой плотностью скоплений, где

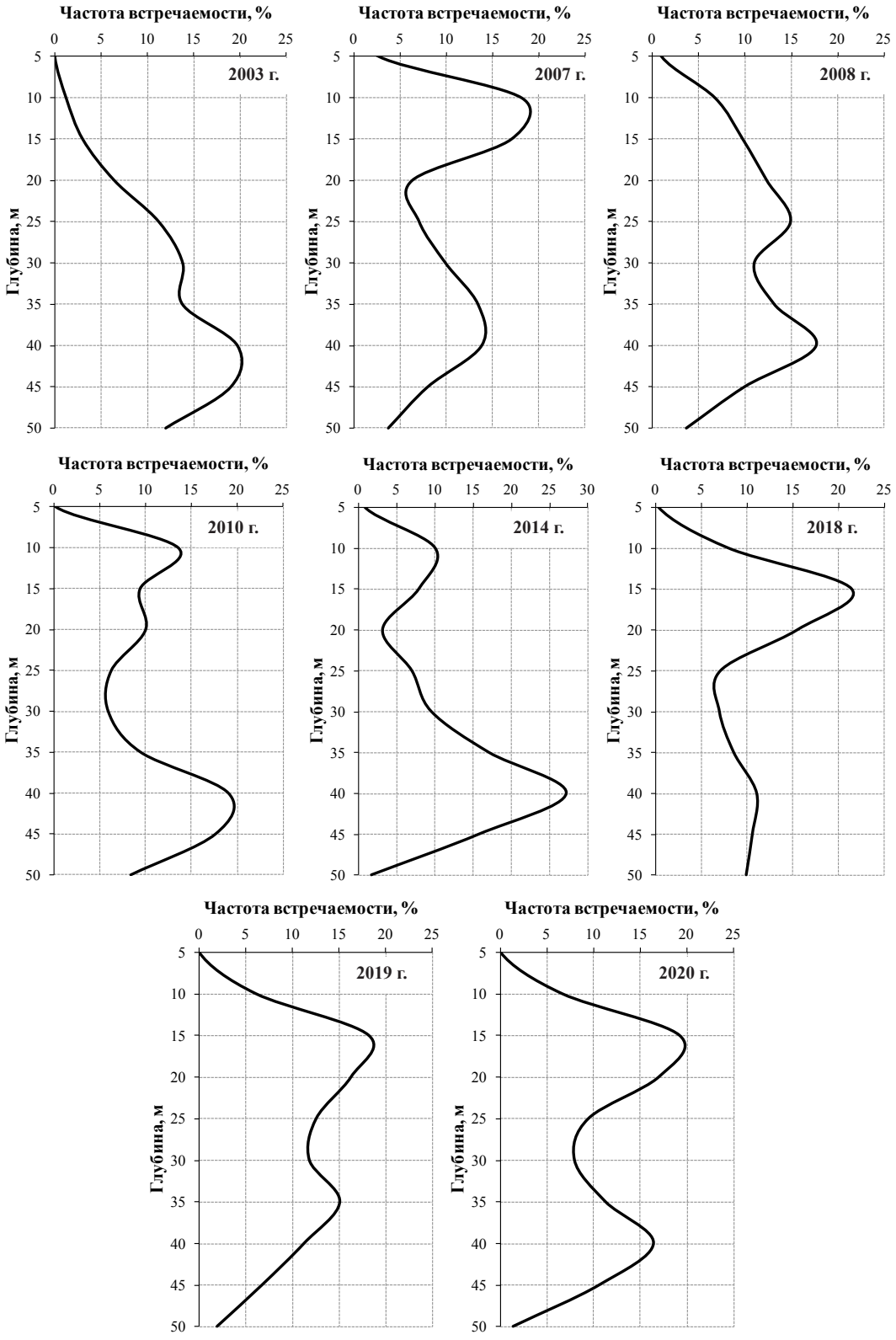


Рис. 5. Вертикальное распределение сайки в юго-западной части Чукотского моря в августе-сентябре 2003–2020 гг.

Fig. 5. Vertical distribution of arctic cod in the southwestern Chukchi Sea in August-September of 2003–2020

через исследуемую акваторию в северо-западном направлении проходили воды теплого беринговоморского течения. Особенно заметно в 2007 г. «размытие» беринговоморскими водами придонных скоплений сайки и их концентрация в богатых зоопланктоном антициклонических вихрях на западе и на севере района съемки (рис. 6).

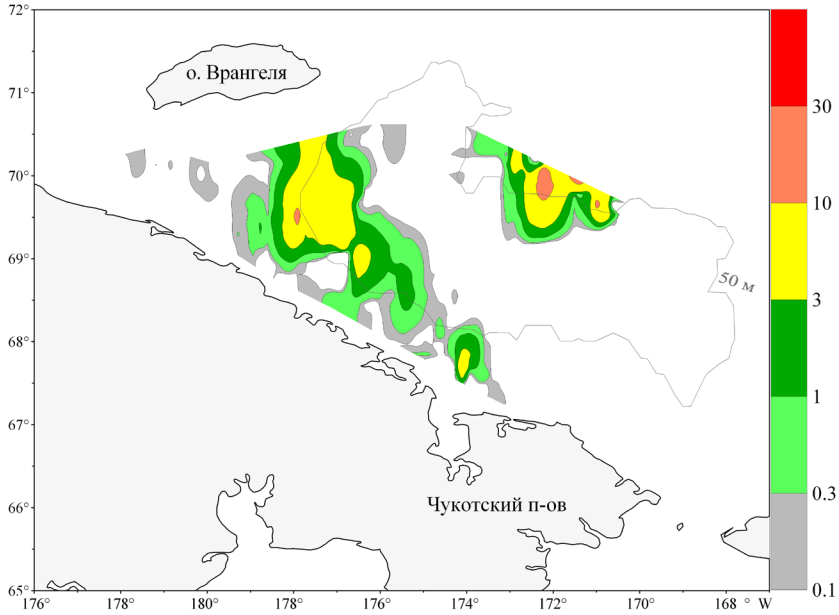


Рис. 6. Распределение придонных скоплений сайки в юго-западной части Чукотского моря в августе 2007 г. (млн экз./миля^2, слой 0–10 м от грунта)

Fig. 6. Distribution of near-bottom concentrations of arctic cod in the southwestern part of the Chukchi Sea, August 2007 ($\times 10^6$ ind./nmi^2, layer 0–10 m from the bottom)

Сайка в скоплениях была представлена в основном сеголетками длиной 5–8 см и особями 9–13 см с преобладанием молоди 6–7 см (см. рис. 2). Основные скопления сайки были зарегистрированы как в верхней, так и в нижней частях диапазона глубин (рис. 7, А). Нередко встречалась двухслойная структура скоплений, особенно в западной части обследованной акватории (рис. 7, Б). Вертикальное распределение сайки было двухмодальным и, в отличие от 2003 г., соотношение рыб в верхней (0–25 м) и нижней (25–50 м) частях водного столба было примерно равным: соответственно 52 и 48 % (см. рис. 5). Достаточно плотные агрегации в приповерхностном слое были образованы большей частью сеголетками сайки, в то время как более крупные особи обитали преимущественно в придонной области, что подтвердили результаты контрольных тралений. Судя по размерному составу скоплений, урожайность сайки в 2004 г. и в последующие годы, видимо, была невысока, что привело к многократному сокращению средних и крупных рыб на обследованной акватории Чукотского моря в 2007 г. по сравнению с 2003 г.

В 2008 г. сайка была распределена на акватории съемки повсеместно, но пространственная структура скоплений была неоднородна. На пространственном распределении выделялись две области скоплений. Один участок скоплений повышенной плотности (более 10 млн экз./миля^2) был расположен в западной части обследованного прибрежного шельфа. Другой участок, где были зарегистрированы наиболее плотные концентрации сайки (свыше 30 млн шт./миля^2), находился в восточной части района исследований на траверзе мыса Сердце-Камень (см. рис. 2). На вертикальном распределении скопления в западной части полигона размещались выше грунта на 5–10 м в слое 10–30 м (рис. 8, А). В восточной части полигона скопления также держались преимущественно в средней части диапазона глубин (рис. 8, Б), но встречались достаточно плотные придонные агрегации этих рыб (рис. 9), образующие участки максимальной

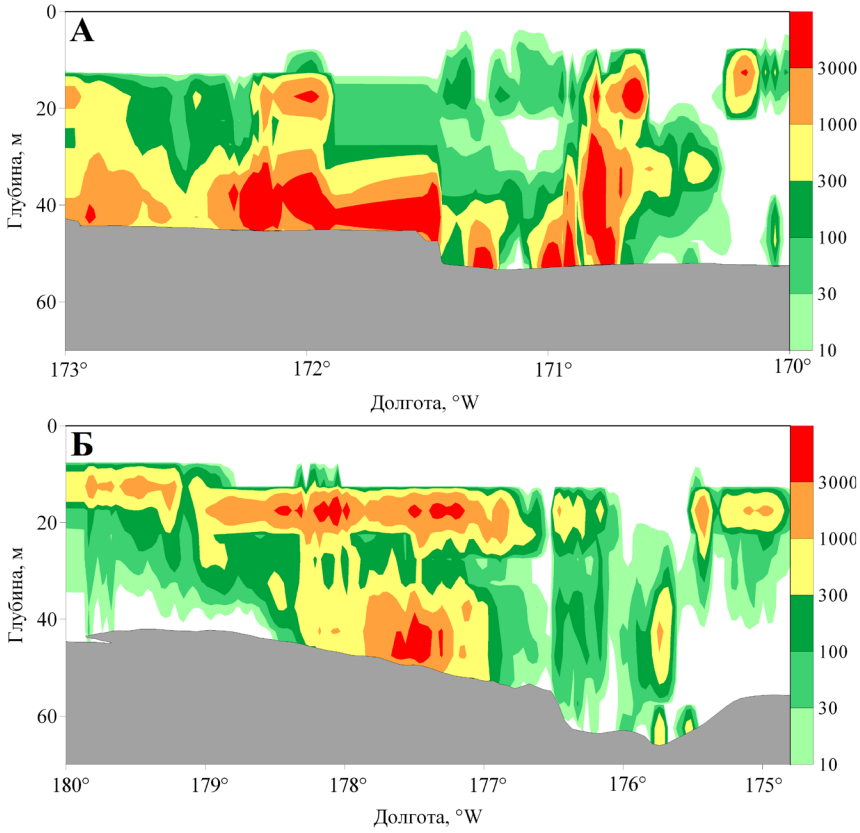


Рис. 7. Вертикальное распределение обилия сайки (тыс. экз./миля^2) по слоям глубины с шагом 5 м вдоль разрезов в юго-западной части Чукотского моря в августе 2007 г.: **А** — к востоку от 174° з.д. (69°30′–70°00′ с.ш.); **Б** — к западу от 174° з.д. (70°00′–70°30′ с.ш.)

Fig. 7. Vertical distribution of arctic cod abundance, by strata (×10^3 ind./nmi^2 per 5 m stratum) along transects in the southwestern Chukchi Sea in August 2007: **А** — east of 174°W (69°30′–70°00′N); **Б** — west of 174°W (70°00′–70°30′N)

плотности на горизонтальном распределении. В результате соотношение суммарной плотности по вертикали составило 45 % в слое 0–25 м и 55 % — в слое 25–50 м (см. рис. 5). Скопления сайки в 2008 г. были образованы в подавляющем большинстве (95 %) сеголетками размером 3–6 см. Более крупные особи длиной 10–17 см составили немногим более 4 % от суммарной численности сайки и обитали преимущественно в придонном слое в восточном секторе съемки. Этим обусловлена разница средних размеров сайки восточнее и западнее 174° з.д. (см. таблицу).

В 2010 г. в южной части Чукотского моря зарегистрирована аномально низкая плотность сайки. Оценки обилия сайки в виде измеряемого эхолотом обратного поверхностного рассеяния s_A и плотности рыб по численности Q_N и биомассе Q_B были минимальными за весь период наблюдений (см. таблицу, рис. 3). Более-менее устойчивые агрегации сайки с плотностью 1–3 млн экз./миля^2 располагались вдоль прибрежного шельфа в восточной части обследованного полигона между мысами Сердце-Камень и Дежнева (см. рис. 2), в зоне влияния Сибирского прибрежного течения и беринговоморских вод. В западном секторе съемки наблюдалось рассеянное состояние скоплений (0,3 млн экз./миля^2 и менее).

В период исследований размеры сайки варьировали от 5 до 24 см. Средняя ее длина по району исследований также несколько различалась, что определило вертикальное распределение скоплений. В восточной части съемки обитали более крупные особи

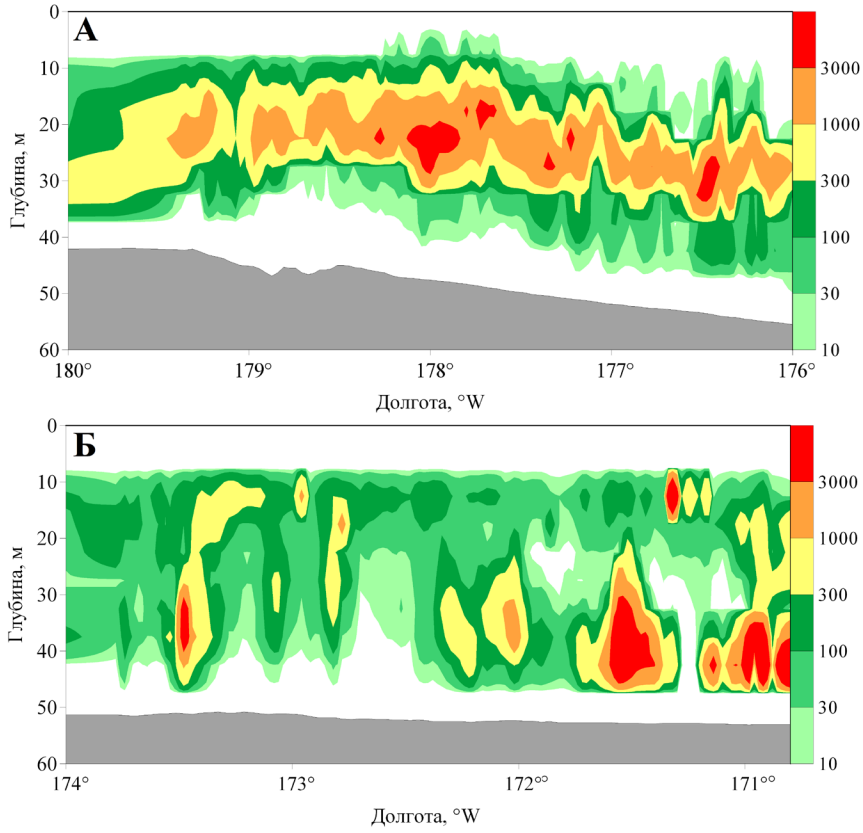


Рис. 8. Вертикальное распределение обилия сайки (тыс. экз./миля^2) по слоям глубины с шагом 5 м вдоль разрезов в юго-западной части Чукотского моря в сентябре 2008 г.: **А** — к западу 174° з.д. (69–70° с.ш.); **Б** — к востоку от 174° з.д. (68–69° с.ш.)

Fig. 8. Vertical distribution of arctic cod abundance, by strata (×10^3 ind./nmi^2 per 5 m stratum) in the southwestern Chukchi Sea in September 2008: **А** — west of 174°W (69–70° N); **Б** — east of 174°W (68–69°N)

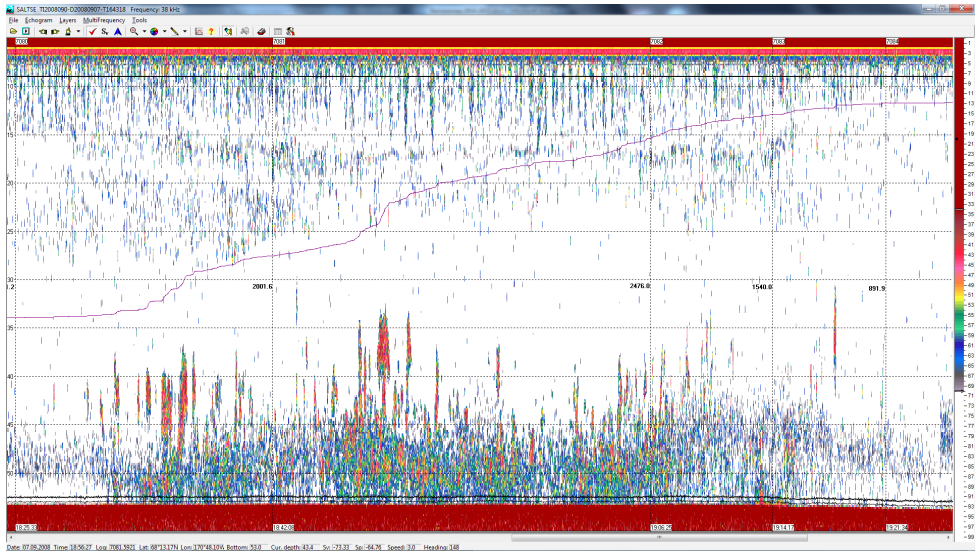


Рис. 9. Акустические изображения скоплений сайки в юго-западной части Чукотского моря к востоку от 174° з.д. (сентябрь 2008 г.)

Fig. 9. Acoustic images of arctic cod aggregations obtained in the southwestern Chukchi Sea eastward from 174°W in September 2008

($L_{ср}$ = 12,9 см), которые предпочитали глубины свыше 30 м и придонные горизонты: 60 % суммарной численности рыб зарегистрировано в слое 25–50 м (см. рис. 5). В западном секторе скопления формировали особи меньшего размера ($L_{ср}$ = 10,3 см), обитающие рассеянно преимущественно в приповерхностных горизонтах 10–20 м (40 % численности).

Спустя 4 года, в 2014 г., из-за технических ограничений акустические данные о пространственном распределении и обилии сайки были получены лишь частично с небольшого участка обследованной акватории Чукотского моря (рис. 10). Такие данные не способны отразить картину распределения объекта на всем полигоне, поэтому эта информация не приводится. Однако из имеющихся данных можно получить значения плотностей скоплений сайки в акустических единицах s_A ($м^2$/миля^2), а также, используя промеры уловов учетных тралений, значения плотности рыб по численности (тыс. экз./миля^2) и биомассе (т/миля^2), которые приведены в таблице и на рис. 3.

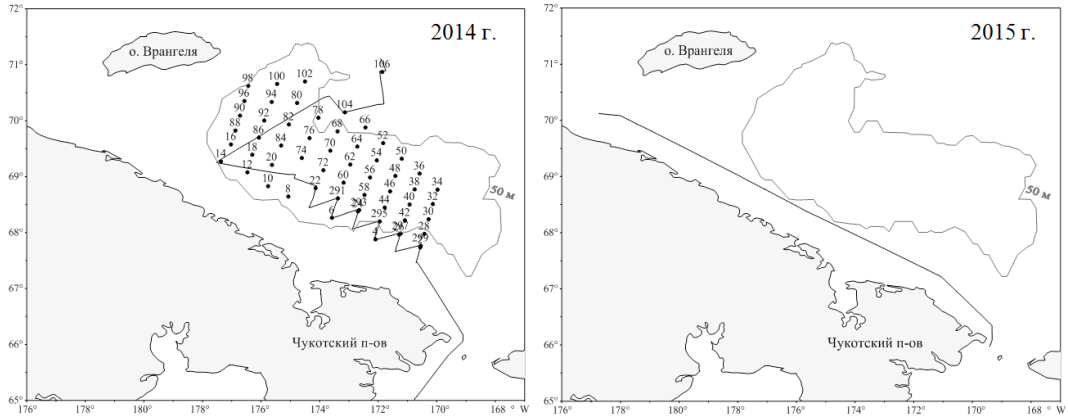


Рис. 10. Схема акустических галсов в юго-западной части Чукотского моря в 2014–2015 гг.
Fig. 10. Scheme of acoustic transects in the southwestern Chukchi Sea in 2014–2015

Результаты измерений показали значительный рост характеристик обилия сайки в виде акустической плотности рыб s_A, особенно в восточной части обследованной акватории. За счет высокой доли молоди в уловах в 2014 г. оценки плотности по численности рыб Q_N заметно выросли и были сравнимы с таковыми 2003 г. (рис. 3). Высокую плотность скоплений сайки в юго-западной части Чукотского моря в сентябре 2014 г. демонстрируют эхограммы на рис. 11. Мойва, которая была вторым по численности объектом и встречалась в донных и пелагических уловах повсеместно, образовывала характерные акустические изображения в виде плотных косяков на фоне протяженных скоплений сайки (рис. 12).

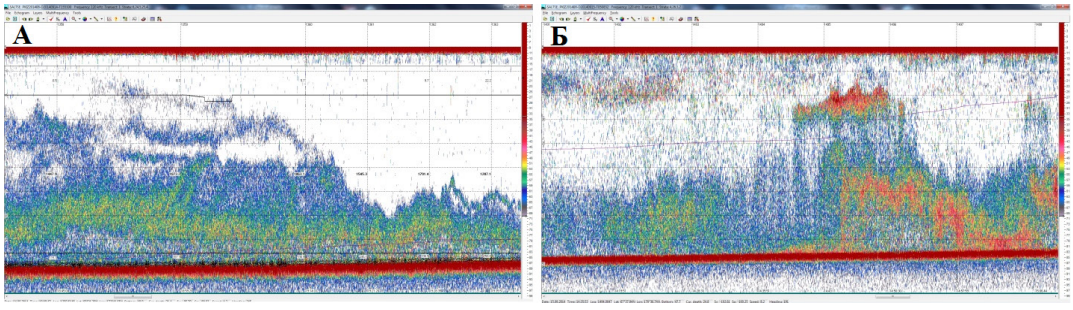


Рис. 11. Акустическое изображение скоплений сайки в Чукотском море в сентябре 2014 г.: **А** — день; **Б** — ночь
Fig. 11. Acoustic image of arctic cod aggregations obtained in the Chukchi Sea in September 2014: **А** — day; **Б** — night

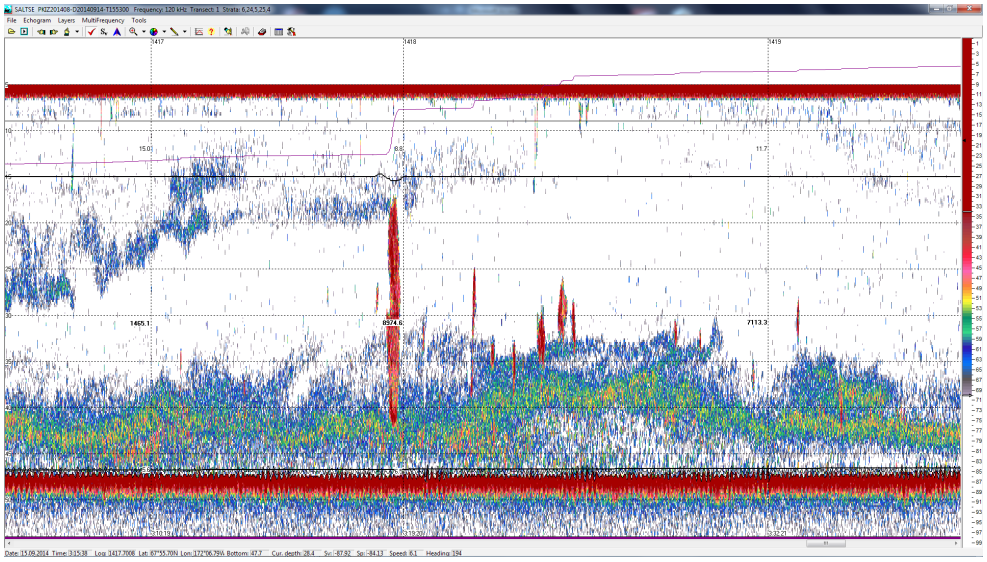


Рис. 12. Акустическое изображение косяков мойвы на фоне скоплений сайки в Чукотском море в сентябре 2014 г.

Fig. 12. Acoustic image of capelin shoals on the background of arctic cod aggregations obtained in the Chukchi Sea in September 2014

Размеры сайки менялись от 3 до 26 см, при этом средняя длина ее особей в восточной части съемки была почти на 2 см больше, чем в западной (см. таблицу). Вообще для выделенного полигона типичным является тяготение сайки к придонным горизонтам, где обитают более крупные особи, в восточной его части и двухслойная структура скоплений — в западной с преобладанием молоди в пелагиали. Поскольку в 2014 г. плотность сайки к востоку от 174° з.д. была намного выше, чем к западу (см. таблицу), распределение рыб по вертикали составило суммарно 70 % в нижней части диапазона глубин 25–50 м и 30 % в слое 0–25 м (см. рис. 5).

В комплексной съемке 2015 г. Чукотское море не исследовалось. Судно прошло через акваторию полигона в море Лаптевых сквозным галсом вдоль прибрежного шельфа без учетных тралений (см. рис. 10). Причем данный проход был выполнен дважды: в августе 2015 г. (прямой) и в сентябре (обратный). Так как траления не производились, нет информации по видовому и размерному составу улова, которая нужна для вычисления численности и биомассы гидробионтов эхоинтеграционным методом. Поэтому мы можем оперировать только акустическими данными — информацией о плотностях скоплений сайки вдоль галса в условных акустических единицах s_A ($м^2$/миля^2), представленных в таблице и на рис. 3.

В августе 2015 г. плотность рыб в западной части полигона была на порядок выше, чем в восточной. Поэтому подавляющее большинство сайки (90 %) было зарегистрировано в верхней части водного слоя с максимальной плотностью на глубине около 20 м (рис. 13, А). В сентябре соотношение обилия сайки к востоку и к западу от 174° з.д. изменилось. Плотность рыб в западной части ослабла, в восточной — наоборот, увеличилась (см. таблицу, значения в скобках). Изменилось и вертикальное распределение скоплений: в пределах верхнего 25-метрового слоя обитало 40 % сайки, а 60 % — в более глубоких горизонтах (рис. 13, Б). Суммарные оценки плотности скоплений сайки в восточной и западной частях съемки были значительно ниже, чем в 2014 г. (прямой галс — в 1,8 раза, обратный галс — в 3,0 раза), определив дальнейшую тенденцию снижения ее запаса (см. рис. 3).

Следующая съемка в Чукотском море состоялась в сентябре 2018 г. и охватывала участок акватории в восточной части полигона (см. рис. 1). Локальность обследованного участка исключает возможность суждения о пространственном распределении

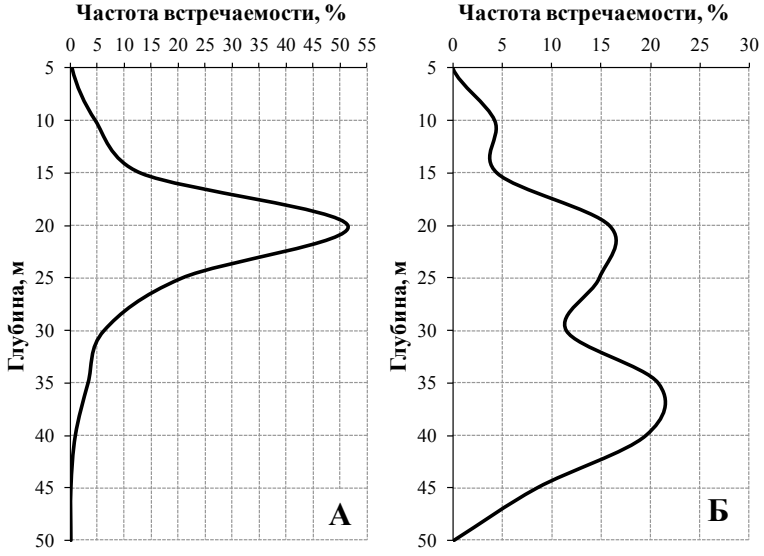


Рис. 13. Вертикальное распределение сайки в юго-западной части Чукотского моря: **А** — август 2015 г.; **Б** — сентябрь 2015 г.

Fig. 13. Vertical distribution of arctic cod in the southwestern Chukchi Sea: **А** — August 2015; **Б** — September 2015

рыб на всей акватории полигона. Можно лишь отметить усиление концентрации сайки в северном направлении, где плотность скоплений достигала 1–3 млн экз./миля^2 (рис. 2). По вертикали сайка доминировала в подповерхностном слое на глубинах 15–20 м в северной части съемки (в основном молодь 6–8 см) и в придонных горизонтах на юге (более 10 см). В результате в слое 0–25 м обитало суммарно 52 % скоплений, в слое 25–50 м — 48 % сайки (рис. 5). Средняя плотность рыб в пределах обследованного участка была невысокой, поддерживая таким образом тенденцию ее снижения в межгодовом плане (см. таблицу, рис. 3).

В августе 2019 г., как и в 2007 г., в Беринговом проливе и на примыкающей к проливу акватории скопления сайки отсутствовали. Первые скопления были зафиксированы только на траверзе мыса Сердце-Камень, но имели гораздо меньшую степень локализации в обследованном районе в сравнении с 2007 г. (см. рис. 2). На распределении максимальные концентрации сайки в восточной части полигона не превышали 3 млн экз./миля^2 и 5 — в западной, за исключением локального скопления вблизи южной границы района между мысами Шмидта и Ванкарем с плотностью до 30 млн экз./миля^2 (рис. 14). При этом, как и в 2007 г., прослеживается снижение плотности (т.н. «размытие» поля скоплений сайки) в районе 174^o з.д. под воздействием северо-западного потока теплых беринговоморских вод (см. рис. 2).

Вертикальное распределение демонстрирует приуроченность сайки к слою термоклина в западной части полигона (рис. 15, А). К востоку от 174^o з.д. сайка обитала более широко, захватывая придонные горизонты (рис. 15, Б). Суммарно 53 % рыб на обследованной акватории зарегистрировано в пределах слоя 0–25 м и 47 % — в нижней части диапазона глубин (в слое 25–50 м) (см. рис. 5).

В сентябре 2020 г. тенденция снижения средней плотности и площади распространения сайки в юго-западной части Чукотского моря продолжилась (см. таблицу), а избегание ею беринговоморских водных масс стало еще более ощутимо. Сайка не была зарегистрирована эхолотом в Беринговом проливе и на прилегающей акватории моря. Скопления отсутствовали также в центральной части обследованного района, где проходил поток беринговоморских вод, и были обнаружены только в более холодных антициклонических вихрях в северо-восточном и юго-западном секторах съемки с уси-

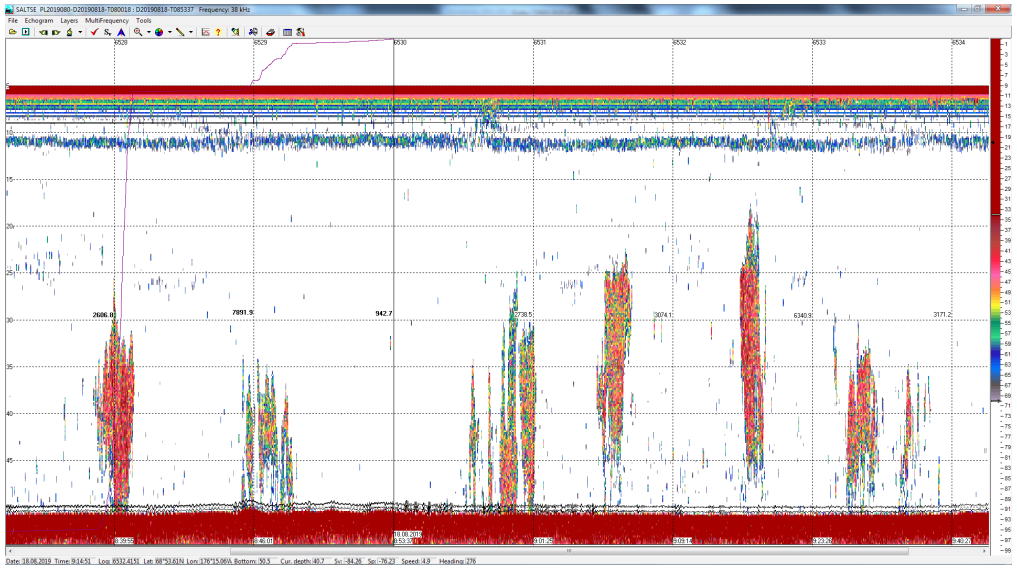


Рис. 14. Акустическое изображение скоплений сайки в южной части полигона (68°54′ с.ш. 176°15′ з.д.) в августе 2019 г. (темное время суток)

Fig. 14. Acoustic image of arctic cod aggregations in the southern part of the surveyed polygon (68°54′N 176°15′W) in August 2019 (nighttime)

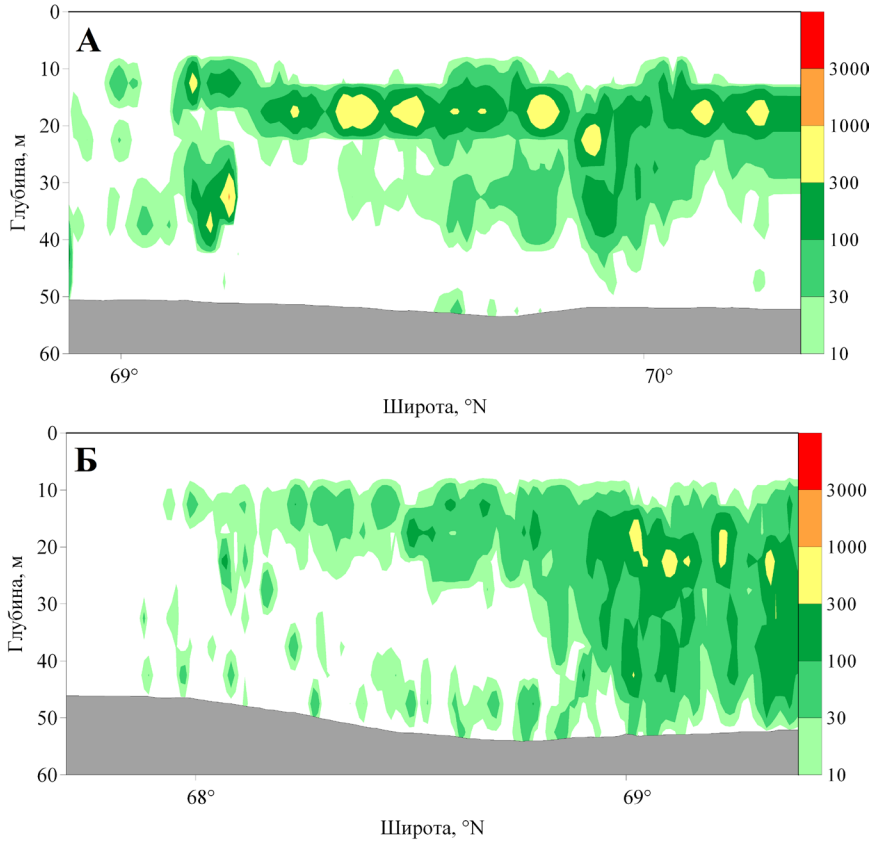


Рис. 15. Вертикальное распределение обилия сайки (тыс. экз./миля^2) по слоям глубины с шагом 5 м вдоль разрезов в юго-западной части Чукотского моря в августе 2019 г.: **А** — к западу от 174° з.д.; **Б** — к востоку от 174° з.д.

Fig. 15. Vertical distribution of arctic cod abundance, by strata (×10^3 ind./nmi^2 per 5 m stratum) in the southwestern Chukchi Sea in August 2019: **А** — west of 174°W; **Б** — east of 174°W

лением концентрации к внешним границам полигона (см. рис. 2). Акустические оценки обилия (т.е. плотности по s_A, Q_N и Q_B) были минимальны с 2010 г. (см. таблицу, рис. 3).

Вертикальное распределение сайки имело выраженную двухслойную структуру (рис. 16) соответственно вертикальной структуре вод в этой части моря — разделенные термоклином поверхностный и придонный слои. Устойчивые скопления в верхней части водного столба 0–25 м (52 % численности рыб) были приурочены к глубинам 15–20 м, где залегал слой скачка температур. В нижней части диапазона глубин 25–50 м (48 % учтенных особей) глубина максимальной концентрации рыб составила около 40 м (см. рис. 5).

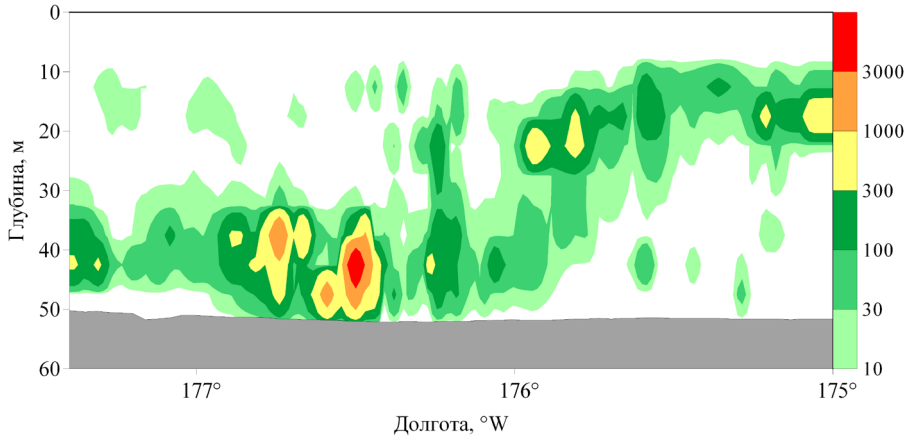


Рис. 16. Вертикальное распределение обилия сайки (тыс. экз./миля^2) по слоям глубины в сентябре 2020 г. (68°30′–69°00′ с.ш.)

Fig. 16. Vertical distribution of arctic cod abundance, by strata (×10^3 ind./nmi^2 per 5 m stratum) in September 2020 (68°30′–69°00′N)

Активных вертикальных перемещений сайки в зависимости от времени суток в периоды съемок не наблюдалось, в отличие от кормовых организмов, совершающих на обследованной акватории суточные миграции по глубине (рис. 17). Как правило, скопления сайки регистрировались эхолотом в виде протяженных агрегаций перемен-

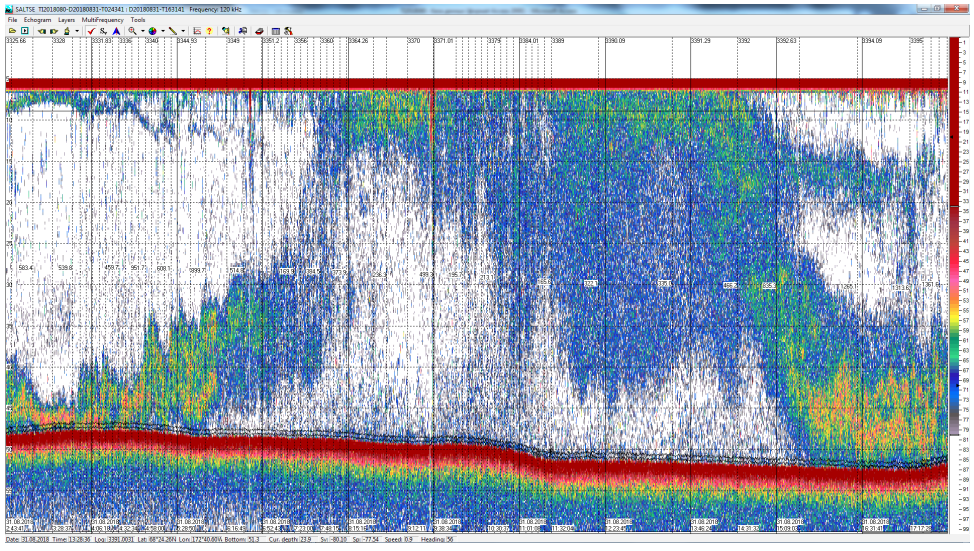


Рис. 17. Акустическое изображение суточных вертикальных миграций зоопланктона в Чукотском море (частота 120 кГц)

Fig. 17. Acoustic image of diurnal vertical migrations of zooplankton in the Chukchi Sea (frequency 120 kHz)

ной плотности, расположенных в подповерхностном и (или) придонном слоях. Однако встречались локальные концентрации сайки в виде плотных косяков с вертикальным развитием до 30 м и горизонтальной протяженностью 120–400 м. Возможно, это были мигрирующие стаи, поскольку плотное состояние является признаком синхронизированного движения скопления и поведенческой стратегией рыб, повышающей эффективность плавания и уменьшающей риск хищничества [Pitcher, Parrish, 1993]. На остальной акватории чаще всего сайка образовывала обширные поля, состоящие из мелких косячков или разреженных слоев, видимо, свободно плавающих и активно питающихся рыб.

Структура скоплений сайки и их протяженность на доступной для обзора акватории полигона в течение суток также заметно не изменялись. Ночью структура агрегаций была, как правило, менее плотной, вплоть до дисперсной. Однако при этом сайка часто встречалась в разреженном состоянии днем и, наоборот, образовывала плотные концентрации в темное время суток (см. рис. 14).

Межгодовая динамика величин плотности сайки на выделенном полигоне, оцененных эхоинтеграционным методом, представлена на рис. 3. Из имеющегося ряда наблюдений съемка 2003 г. показала самые высокие оценки обилия сайки. Во время следующей съемки, в 2007 г., плотность рыб существенно снизилась, особенно в восточном секторе полигона, где в 2003 г. были зарегистрированы максимальные концентрации сайки. Скопления (в основном в западной части района) формировали сеголетки и небольшое количество более крупных рыб. Можно предполагать, что за 3 года, прошедшие между съемками, урожайного пополнения сайки не было и численность более крупных особей в результате выедания хищниками и естественной смертности постепенно сокращалась. Возможно, отсутствию скоплений в юго-восточной части обследованной акватории в 2007 г. способствовал высокий температурный фон, создаваемый затоком вод беринговоморского течения.

От 2003 к 2008 г. прослеживается увеличение доли молоди. Однако относительно высокая численность сеголеток в 2008 г. не дала видимого увеличения обилия сайки в последующие годы. В 2010 г. обследованная акватория была самой большой, а акустические оценки плотности были самыми низкими за весь ряд наблюдений. Значимых пелагических скоплений на акватории полигона в сентябре 2010 г. гидроакустическими приборами обнаружено не было, а донными тралами учтено то небольшое количество сайки, которое обитает в непосредственной близости от грунта.

Результаты гидроакустических измерений на акватории съемки в 2014 г. показали заметный рост запасов сайки. Показатели ее обилия как акустические, так и биологические в межгодовом аспекте были значительно выше, чем в 2007–2008 гг. и тем более в 2010 г. (см. рис. 3). Рост был вызван появлением на обследованной акватории достаточно плотных и протяженных пелагических и придонных скоплений молоди. В 2015 г. акустические оценки плотности скоплений сайки в восточной части полигона опять заметно снизились. В последующие три года (2018–2020 гг.) показатели обилия и уровень учтенных запасов сайки на выделенном полигоне продолжали снижаться, достигнув минимума в 2020 г. При этом влияние беринговоморских водных масс на ее распределение стало особенно заметным.

Снижение запасов сайки в южной части Чукотского моря происходит на фоне повышенного теплосодержания вод. В 2018 г. в донных тралах стал встречаться минтай, численность которого в последние годы растет*. Причиной этого, видимо, является конкуренция за кормовые ресурсы и вытеснение (замещение) сайки другим представителем семейства тресковых — минтаем, для которого условия обитания в этой части моря стали более благоприятными.

* Шейбак А.Ю., Грицай Е.В., Бомко С.П. О результатах научно-исследовательских работ по оценке биологических ресурсов в Беринговом и Чукотском морях на НИС «ТИНРО» с 7 августа по 31 октября 2020 г.: рейсовый отчет. Владивосток: ТИНРО, 2020. № 28402. 291 с.

Заключение

Выявлены особенности пространственного распределения сайки на учетном полигоне в южной части Чукотского моря между мысами Дежнева и о. Врангеля. Характерна двухслойная вертикальная структура скоплений соответственно вертикальной термической структуре вод в этой части моря. Скопления к востоку от 174° з.д. образованы, как правило, более крупными особями. Для этого района типичными являются протяженные агрегации сайки в нижней части диапазона глубин, преимущественно в придонной области. Для западного сектора полигона свойственно обитание рыб в подповерхностных горизонтах 10–20 м (слой термоклина) или двухслойная структура скоплений с преобладанием молоди в верхнем слое. Встречаются также акустические изображения сайки в виде серий косяков, высокая плотность которых указывает на их миграционное поведение.

Существенных вертикальных миграций сайки в зависимости от времени суток не обнаружено. Небольшая часть скоплений (обычно двух- и трехлетки) ночью может перемещаться в приповерхностные горизонты вслед за планктонными организмами. Но при глубинах на акватории полигона менее 50 м это происходит нерегулярно и не так масштабно, как, например, у минтая Охотского моря на изобатах свыше 200 м [Кузнецов, 2011]. Ночью структура скоплений, как правило, более рыхлая, однако встречаются локальные скопления рыб, состоящие из плотных косяков как в дневное, так и в ночное время суток.

За период наблюдений с 2003 г. отмечаются значительные межгодовые колебания показателей обилия сайки в пределах полигона при общем снижении ее запасов в последние 5 лет. Резкие межгодовые колебания численности являются характерными для этого короткоциклового вида. Кроме этого, следует учитывать, что обследуемая на протяжении ряда лет акватория Чукотского моря является лишь частью ареала сайки. Часть рыб, возможно и большая, оставалась во время съемок за пределами полигона.

Снижение концентрации сайки в юго-западной части Чукотского моря происходит на фоне общего потепления в Арктике и сокращения площади льда, что, конечно же, сказывается на масштабе распространения сайки в южном направлении. Снижению обилия сайки, видимо, способствует высокий температурный фон, который создается на исследуемой акватории в последние годы под влиянием тихоокеанских водных масс, поступающих через Берингов пролив, и который одновременно является благоприятным для проникновения в эту часть Чукотского моря беринговоморского нагульного минтая.

По имеющемуся ряду наблюдений очередного увеличения численности сайки в южной части Чукотского моря можно ожидать лишь в 2023–2024 гг., при условии появления высокоурожайного поколения и холодного термического состояния вод Берингова моря. Хотя с учетом общего потепления в арктических морях этот подъем, вряд ли, может быть столь значительным, как в 2003 и даже в 2014 гг. Поэтому о перспективах промышленного освоения сайки в этом секторе российской Арктики в ближайшие годы говорить пока рано.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность своим коллегам-ихтиологам, участвовавшим в рейсах ТИНРО в арктические моря, за предоставленные биологические данные, которые были использованы при подготовке настоящей статьи.

The authors express their acknowledgement to their colleagues-ichthyologists, members of scientific crews in the research cruises the Arctic Seas conducted by TINRO for their kindly delivered biological data used in this study.

Финансирование работы (FUNDING)

Результаты настоящего исследования были получены в рамках выполнения государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» (Работа 2 «Регулярные наблюдения за

распределением, численностью, качеством и воспроизводством водных биоресурсов, являющихся объектами рыболовства, а также средой их обитания») Минобрнауки России (номер для публикаций: 5.9510.2017/8.9).

The study was conducted within implementation of the state task to TINRO № 2 (Regular monitoring on distribution, abundance, quality and reproduction of aquatic biological resources that are objects for fishery, as well as on their environments) from the Ministry of Education and Science of Russia (code 5.9510.2017/8.9).

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.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Концепция исследования — М.Ю. Кузнецов; сбор и обработка материала — Е.В. Сыроваткин, В.И. Поляничко; написание текста — М.Ю. Кузнецов.

Concept of the study — M.Yu. Kuznetsov; collection and processing of the material — E.V. Syrovatkin, V.I. Polyanichko; writing the text — M.Yu. Kuznetsov.

Список литературы

Борец Л.А., Савин А.Б., Бомко С.П., Пальм С.А. Состояние донных ихтиоценов в северо-западной части Берингова моря в конце 90-х годов // Вопр. рыб-ва. — 2001. — Т. 2, № 2(6). — С. 242–257.

Кузнецов М.Ю. Гидроакустические исследования распределения и вертикальных миграций минтая *Theragra chalcogramma* в северной части Охотского моря в весенний период // Науч. тр. Дальрыбвтуза. — 2011. — Т. 23. — С. 44–53.

Кузнецов М.Ю., Убарчук И.А., Поляничко В.И., Сыроваткин Е.В. Программный комплекс для визуализации, многовидовой обработки и хранения данных гидроакустических ресурсных съемок // Тр. ВНИРО. — 2021. — Т. 183. — С. 174–190. DOI: 10.36038/2307-3497-2021-183-174-190.

Мамылов В.С. Некоторые аспекты оценки плотности рыбных скоплений тралово-акустическими методами // Развитие технических методов рыбохозяйственных исследований : сб. науч. тр. — Мурманск : ПИНРО, 1999. — С. 147–163.

Николаев А.В., Кузнецов М.Ю., Сыроваткин Е.В. Акустические исследования сайки (*Boreogadus saida*) в российских водах Берингова и Чукотского морей в 1999–2007 гг. // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 155. — С. 131–143.

Bradstreet M.S.W., Finley K.J., Sekerak A.D. et al. Aspects of the feeding biology of Arctic cod (*Boreogudus saida*) and its importance in Arctic marine food chains : Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. — Winnipeg, 1986. — № 1491. — 193 p.

Pitcher T.J., Parrish J.K. Functions of shoaling behaviour in teleosts // The behaviour of teleost fishes. — L., 1993. — P. 363–440.

Welch H.E., Crawford R.E., Hop H. Occurrence of Arctic Cod (*Boreogadus saida*) schools and their vulnerability to predation in the Canadian High Arctic // Arctic. — 1993. — Vol. 46, № 4. — P. 331–339. DOI: 10.14430/arctic1361.

References

Borets, L.A., Savin, A.B., Bomko, S.P., and Pal'm, S.A., The state of bottom ichthyocenes in the northwestern Bering sea in the late 1990s, *Vopr. Rybolov.*, 2001, vol. 2, no. 2(6), pp. 242–257.

Kuznetsov, M.Yu., Hydroacoustic researches of distribution and vertical migrations of wall-eye pollock *Theragra chalcogramma* in northern part of Okhotsk Sea in springtime, *Nauchn. Tr. Dal'rybvtuza,* 2011, vol. 23, pp. 44–53.

Kuznetsov, M.Yu., Ubarchuk, I.A., Polyanichko, V.I., and Syrovatkin, E.V., The software complex for visualization, multiple-view processing and data storage of hydroacoustic resource

surveys, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 183, pp. 174−190. doi 10.36038/2307-3497-2021-183-174-190

Mamylov, V.S., Some aspects of estimating the density of fish accumulations by trawl-acoustic methods, in *Sb. nauchn. tr. "Razvitiye tekhnicheskikh metodov rybokhozyaystvennykh issledovaniy"* (Collect. Sci. Works " Development of technical methods of fisheries research"), Murmansk: PINRO, 1999, pp. 147–163.

Nikolaev, A.V., Kuznetsov, M.Yu., and Syrovatkin, E.V., Acoustic research of arctic cod (*Boreogadus saida*) in the Bering and Chuckchee Seas (Russian EEZ) in 1999–2007, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 155, pp. 131–143.

Bradstreet, M.S.W., Finley, K.J., Sekerak, A.D., Griffiths, W.B., Evans, C.R., Fabigan, M.F., and Stallard, H.E., Aspects of the feeding biology of Arctic cod (*Boreogudus saida*) and its importance in Arctic marine food chains, *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, Winnipeg, 1986, no. 1491.

Pitcher, T.J. and Parrish, J.K., Functions of shoaling behaviour in teleosts, *The behaviour of teleost fishes*, London, 1993, pp. 363–440.

Welch, H.E., Crawford, R.E., Hop, H., Occurrence of Arctic Cod (*Boreogadus saida*) schools and their vulnerability to predation in the Canadian High Arctic, *Arctic*, 1993, vol. 46, no. 4, pp. 331–339. doi 10.14430/arctic1361

Bomko, S.P., Ksenofontov, M.M., Bel'dy, M.V., Borilko, O.Yu., Gostrenko, L.M., Chul'chekov, D.N., Polyanichko, V.I., and Lysenko, A.V., *O rezul'tatakh nauchno-issledovatel'skikh rabot po otsenke biologicheskikh resursov v Beringovom i Chukotskom moryakh na NIS «TINRO» s 7 avgusta po 31 oktyabrya 2020 g.* (On the results of research work on the assessment of biological resources in the Bering and Chukchi Seas on the R/V TINRO from August 7 to October 31, 2020), *Reysovyy otchet*, Vladivostok: TINRO, 2020, № 28402.

Поступила в печать 28.04.2022 г.

После доработки 18.05.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

The article was submitted 28.04.2022; approved after reviewing 18.05.2022; accepted for publication 1.09.2022

Известия ТИНРО

2022 **Том 202, вып. 3. С. 601–622.**

Izvestiya TINRO, 2022, Vol. 202, No. 3, pp. 601–622.

Научная статья
УДК 639.2.053.7
DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-601-622
EDN: FWGTMH

О ПРИМЕНЕНИИ ФИЛЬТРОВ КАЛМАНА В КОГОРТНЫХ МОДЕЛЯХ

О.И. Ильин*
Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

Аннотация. На примере восточнокамчатского минтая рассматривается один из возможных подходов к оценке состояния запасов морских промысловых гидробионтов по данным о возрастной структуре уловов. Представлены алгоритмы субоптимальной фильтрации и интерполяции (сглаживающий расширенный фильтр Калмана и сглаживающий сигма-точечный фильтр Калмана) для когортной модели эксплуатируемого запаса при наличии неопределенности относительно истинного значения вектора параметров системы.

Ключевые слова: оценка запасов, когортная модель, фильтр Калмана, восточнокамчатский минтай

Для цитирования: Ильин О.И. О применении фильтров Калмана в когортных моделях // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 601–622. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-601-622. EDN: FWGTMH.

Original article

On application of Kalman filters in cohort models

Oleg I. Ilin
Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO),
18, Naberezhnaya Street, Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia
Ph.D., leading researcher, ilin.o.i@kamniro.ru, ORCID 0000-0003-3581-5333

Abstract. On example of walleye pollock at East Kamchatka, one of possible approaches is considered to assess the state of stocks for marine commercial species with usage of the data on age structure in catches. Algorithms for suboptimal filtering and interpolation (extended Kalman smoother and unscented Kalman smoother) are presented for a cohort model of an exploited stock, in presence of uncertainty about true value of the vector of the system parameters.

Keywords: stock assessment, cohort model, Kalman filter, East Kamchatka, walleye pollock

For citation: Ilin O.I. On application of Kalman filters in cohort models, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 601–622. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-601-622. EDN: FWGTMH.

* *Ильин Олег Игоревич, кандидат физико-математических наук, ведущий научный сотрудник, ilin.o.i@kamniro.ru, ORCID 0000-0003-3581-5333.*

© Ильин О.И., 2022

Введение

Методы оценки запасов, основанные на представлении популяции в виде совокупности отдельных поколений (когорт), численность каждого из которых убывает во времени под воздействием промысла и от естественных причин, принято называть когортными. С 60-х гг. прошлого века они широко используются для оценки запасов промысловых гидробионтов по всему миру. Сначала были разработаны детерминистские модели [Gulland, 1969; Pope, 1972; Pope, Shepherd, 1982; Laurec, Shepherd, 1983], основанные на анализе виртуальной популяции. С 1980-х гг. развитие когортных методов шло в направлении статистических методов и настроечных процедур, в которых используется и модель динамики популяции, и модель ошибки наблюдений [Doubleday, 1976; Fournier and Archibald, 1982; Deriso et al., 1985; Methot, 1990; Patterson, 1994; McAllister, Ianelli, 1997; Fournier et al., 1998; Hilborn et al., 2000; Bull et al., 2012; Methot, Wetzel, 2013]. Из отечественных разработок выделяется оригинальный метод «ISVPA» Д.А. Васильева [Vasilyev, Kizner, 1997]. С развитием статистических методов стало возможным привлечение для оценки запасов различной дополнительной информации — данных промысловой статистики и съемок, результатов мечения, индексов численности и зависимости «запас–пополнение», — а также учет корреляций и избыточной дисперсии, присущих данным по возрастному (размерному) составу [Aanes, Pennington, 2003; Hrafnkelsson, Stefánsson, 2004; Francis, 2014]. Полнота оценок эксплуатируемых запасов и количество используемых источников данных продолжают расти [Maunder, Punt, 2013].

Когортные модели, которые учитывают как ошибки наблюдения в данных, используемых для оценки параметров модели, так и ошибки процесса в уравнениях динамики запаса, все чаще используются в рыбохозяйственной науке. Такие модели обычно называют моделями в пространстве состояний, поскольку они сочетают в себе стохастические предположения как о наблюдаемых величинах, так и о ненаблюдаемых состояниях изучаемой динамической системы (например, рыбного запаса). Подход моделирования в пространстве состояний на основе данных об уловах по возрастам был введен Гудмундссоном [Gudmundsson, 1994]. В последнее время интерес к нему возрастает [Gudmundsson, Gunnlaugsson, 2012; Berg et al., 2013; Nielsen, Berg, 2014; Ильин и др., 2016; Berg, Nielsen, 2016; Cadigan, 2016; Perreault et al., 2020; Nielsen et al., 2021]. Связано это, в том числе, и с разработкой сложных программных пакетов (ADMB, TMB), которые могут эффективно оценивать состояние и параметры модели в пространстве состояний [Fournier et al., 2012; Kristensen et al., 2016]. Сегодня становится очевидным, что модели в пространстве состояний являются лучшими для практики оценки рыбных запасов.

В работе Гудмундссона и Гуннлаугссона [Gudmundsson, Gunnlaugsson, 2012] показано, что методы, основанные на аппроксимации Лапласа для маргинального распределения, реализованные в пакетах ADMB, TMB, и расширенный фильтр Калмана обеспечивают приближение к истинной функции правдоподобия и, в общем, дают смещенные оценки параметров и переменных состояния для когортных моделей. Степень смещения зависит от модели, но это смещение значительно меньше среднеквадратической ошибки модели (RMSE). При этом оценки и разброс параметров и переменных состояния, полученные с помощью двух указанных подходов, мало различаются. В обзорной статье Эберхарда [Aeberhard et al., 2018] отмечается, что запуск MCMC (Markov chain Monte Carlo) процедур с неинформативными априорными распределениями дает апостериорные распределения, моды которых согласуются с точечными оценками, которые получены методами, основанными на аппроксимации Лапласа и реализованными в пакете TMB.

Для моделей в пространстве состояний эффективным рекурсивным алгоритмом оценивания ненаблюдаемого состояния системы в реальном времени является фильтр Калмана. Непосредственная задача калмановской фильтрации состоит в том, чтобы найти несмещенную оценку вектора состояния системы, являющуюся функцией измерений и минимизирующую дисперсию ошибки оценивания.

Основным методом практического решения задач нелинейной фильтрации вплоть до середины 90-х гг. прошлого века являлся так называемый обобщенный фильтр Калмана [Сейдж, Мелс, 1976]. Он основан на разложении нелинейной переходной функции в ряд Тейлора в окрестности оптимальной оценки неизвестного вектора состояния на каждом шаге алгоритма. Таким образом, обобщенный фильтр Калмана обеспечивает первый порядок аппроксимации математического ожидания и матрицы ковариации неизвестного вектора состояния системы. Из современных методов нелинейной калмановской фильтрации выделяется впервые предложенный в 1995 г. сигма-точечный фильтр Калмана [Julier et al., 1995]. На каждом этапе его алгоритма вокруг оценки вектора состояния выбирается набор сигма-точек, используемых затем для аппроксимации первых двух моментов распределения случайного вектора состояния системы. В отличие от обобщенного фильтра Калмана, в сигма-точечном фильтре нелинейная функция не линеаризуется, и он не требует вычисления матриц Якоби. Доказано, что для достаточно гладких функций системы сигма-точечный фильтр Калмана обеспечивает второй порядок аппроксимации математического ожидания неизвестного вектора состояния.

Целью настоящей работы является, во-первых, практическая оценка точности двух алгоритмов субоптимальной фильтрации и интерполяции (сглаживающий расширенный фильтр Калмана и сглаживающий сигма-точечный фильтр Калмана) на задачах оценки состояния запасов морских промысловых гидробионтов по данным о возрастной структуре уловов, а во-вторых, применение сглаживающего сигма-точечного фильтра Калмана для оценки запасов и популяционных параметров восточнокамчатского минтая. Для этого была проведена серия численных экспериментов.

Материалы и методы

Рассматриваемая в настоящей работе стохастическая когортная модель имеет вид

$$\ln N_{t,1} = \ln N_{t-1,1} + \varepsilon^R_{t-1}, t = 1, \dots, n_y; \quad (1)$$

$$\ln N_{t,a} = \ln N_{t-1,a-1} - Z_{t-1,a-1} + \varepsilon^N_{t-1,a-1}, t = 1, \dots, n_y; a = 2, \dots, n_a;$$

$$Z_{t,a} = F_{t,a} + M_{t,a}; \quad (2)$$

$$F_{t,a} = F_t \cdot s_{t,a}, t = 0, \dots, n_y; a = 1, \dots, n_a,$$

где $N_{t,a}$ — численность рыб; $Z_{t,a}$, $F_{t,a}$ и $M_{t,a}$ — мгновенные коэффициенты общей, промысловой и естественной смертности в возрасте a в год t; ε^R_{1t}, ε^N_{2t} — нормально распределенные некоррелированные во времени (белые) шумы.

Коэффициенты интенсивности промысла F_t изменяются в соответствии с моделью гауссовского случайного блуждания:

$$\ln F_t = \ln F_{t-1} + \varepsilon^F_{t-1}, t = 1, \dots, n_y, \quad (3)$$

где ε^F_t — белый шум. Коэффициент селективности $s_{t,a}$ имеет следующую функциональную форму:

$$s_{t,a} = s\left(a, r_{1t}, \dots, r_{n_s t}\right), t = 0, \dots, n_y; a = 1, \dots, n_a,$$

где s — достаточно гладкая функция; r_{kt}, $k = 1, \dots, n_s$ — некоторые изменяющиеся во времени параметры. Имеется ряд довольно часто используемых в когортных моделях «шаблонов» для коэффициентов селективности [см., например, Bull et al., 2012]. Логистическая функция селективности будет иметь вид

$$s_{t,a} = \frac{1}{1 + \exp(-r_{1t}(a - r_{2t}))}.$$

Для параметров r_{kt}, $k = 1, \dots, n_s$ используется модель гауссовского случайного блуждания:

$$\ln r_{kt} = \ln r_{kt-1} + \varepsilon_{rk,t-1}, t = 1, \dots, n_y, \quad (4)$$

где $\varepsilon_{rk,t}$ — нормально распределенные некоррелированные во времени белые шумы.

Уравнения наблюдения для уловов по возрастным группам $C_{t,a}$ и индексов запаса I^k_t, $k = 1, \ldots, N_I$ записываются в виде

$$\ln C_{t,a} = \ln N_{t,a} + \ln F_{t,a} - \ln Z_{t,a} + \ln(1 - \exp(-Z_{t,a})) + \varepsilon^C_{t,a}, \quad t = 1, \ldots, n_y; a = 1, \ldots, n_a; \tag{5}$$

$$\ln I^k_t = \ln\left[q_k \sum_a (w^k_{t,a} N_{t,a} \exp(-\Delta_k Z_{t,a}))\right] + \varepsilon^{Ik}_t; t = 1, \ldots, n_y, \tag{6}$$

где q_k — коэффициенты улавливаемости; $w^k_{t,a}$ — коэффициенты, характеризующие k-й индекс запаса I^k_t. Так, $w^k_{t,a} = m_{t,a}$, $m_{t,a}\rho_{t,a}$ или $m_{t,a}s_{t,a}$, если I^k_t — индекс биомассы соответственно общего, нерестового или промыслового запаса; Δ_k — доля года от его начала до времени проведения наблюдения I^k_t. Здесь $m_{t,a}$ обозначает массу рыб, а $\rho_{t,a}$ — долю зрелых рыб в возрасте a в год t. Для индекса численности с возрастной структурой используется следующее уравнение наблюдения:

$$\ln I^*_{t,a} = \ln Q_a + \ln N_{t,a} - \Delta \; Z_{t,a} + \varepsilon^{I*}_{t,a}; \quad t = 1, \ldots, n_y; a = a_1, \ldots, a_l; 1 \le a_1 \le a_l \le n_a, \tag{7}$$

где Δ — доля от его начала до времени проведения наблюдения; Q_a — возрастные коэффициенты улавливаемости, зависящие от вектора подлежащих оценке параметров Θ_Q. Предполагается, что $\varepsilon^C_{t,a}$, ε^I_t, $\varepsilon^{I*}_{t,a}$ — нормально распределенные некоррелированные во времени шумы. Кроме этого, предполагается, что шумы процессов и наблюдений не коррелированны между собой.

Не может вызвать затруднений использование информации об уловах по возрастным группам для нескольких типов орудий лова или флотов и нескольких возрастных индексов [Nielsen et al., 2021]. При этом расширится вектор состояния (каждый флот имеет свою интенсивность промысла и параметры селективности) и вектор оцениваемых параметров. Здесь для упрощения записи используется один флот и один возрастной индекс численности.

Определим вектор состояния

$$X_t = \left[\ln N_{t,1}, \ldots, \ln N_{t,n_a}, \ln F_t, \ln r_{1t}, \ldots, \ln r_{n_s t}\right]^T$$

и вектор наблюдения

$$y_t = \left[\ln C_{t,1}, \ldots, \ln C_{t,n_a}, \ln I^1_t, \ldots, \ln I^{N_I}_t, \ln I^*_{t,a_1}, \ldots, \ln I^*_{t,a_l}\right]^T.$$

Обозначим через N_x и N_y размерности векторов состояния X_t и наблюдения y_t. Тогда рассматриваемая нами когортная модель в пространстве состояний в эквивалентном матричном виде записывается следующим образом:

$$X_t = A_{t-1}(X_{t-1}) + \varepsilon^X_{t-1}; \tag{8}$$

$$y_t = B_t(X_t) + \varepsilon^Y_t, t = 1, \ldots, n_y, \tag{9}$$

где A_t — переходная функция, которая представляет собой вектор-столбец, элементами которого являются функции от X_{t-1}, входящие в правые части уравнений (1)–(4), т.е.

$$A_{t-1} = \begin{bmatrix} X_{t-1,1} \\ X_{t-1,1} - Z_{t-1,1} \\ \ldots \\ X_{t-1,n_a-1} - Z_{t-1,n_a-1} \\ X_{t-1,n_a+1} \\ \ldots \\ X_{t-1,n_a+n_s+1} \end{bmatrix}, \varepsilon^X_t = \begin{bmatrix} \varepsilon^R_t \\ \varepsilon^N_{t,1} \\ \ldots \\ \varepsilon^N_{t,n_a-1} \\ \varepsilon^F_t \\ \varepsilon_{r1,t} \\ \ldots \\ \varepsilon_{rn_s,t} \end{bmatrix}, \varepsilon^Y_t = \begin{bmatrix} \varepsilon^C_{t,1} \\ \ldots \\ \varepsilon^C_{t,n_a} \\ \varepsilon^{I1}_t \\ \ldots \\ \varepsilon^{IN_I}_t \\ \varepsilon^{I*}_{t,a_1} \\ \ldots \\ \varepsilon^{I*}_{t,a_l} \end{bmatrix};$$

$$B_t = \begin{bmatrix} \left.\begin{matrix} X_{t,1} + X_{t,n_a+1} + \ln s_{t,1} - \ln Z_{t,1} + \ln(1 - \exp(-Z_{t,1})) \\ \dots \\ X_{t,n_a} + X_{t,n_a+1} + \ln s_{t,n_a} - \ln Z_{t,n_a} + \ln(1 - \exp(-Z_{t,n_a})) \end{matrix}\right\} n_a \\ \left.\begin{matrix} \ln(q_1) + \ln\left(\sum_a w_{t,a}^1 \exp(X_{t,a}) \exp(-\Delta_1 Z_{t,1})\right) \\ \dots \\ \ln(q_{N_I}) + \ln\left(\sum_a w_{t,a}^{N_I} \exp(X_{t,a}) \exp(-\Delta_{N_I} Z_{t,1})\right) \end{matrix}\right\} N_I \\ \left.\begin{matrix} \ln Q_1 + X_{t,1} - \Delta\ Z_{t,1} \\ \dots \\ \ln Q_l + X_{t,l} - \Delta\ Z_{t,l} \end{matrix}\right\} l \end{bmatrix},$$

где Z и s выражаются через элементы вектора состояния следующим образом:

$$Z_{t,a} = \exp\left(X_{t,n_a+1}\right) s_{t,a} + M_{t,a};$$

$$s_{t,a} = \mathrm{s}\left(a, \exp(X_{t,n_a+2}), \dots, \exp(X_{t,n_a+n_s+1})\right).$$

Относительно шумов процесса ε^X_{t-1} и наблюдения ε^Y_t будем также предполагать, что их ковариационные матрицы ν_{xt-1} и ν_{yt} положительно определены.

Вектор параметров θ в общем случае включает в себя коэффициенты улавливаемости q_k, $k = 1, ..., N_I$, вектор параметров Θ_Q, определяющий возрастные коэффициенты улавливаемости, параметры распределений шумов процесса и наблюдения, а также, возможно, параметры, определяющие начальные оценку и ковариацию вектора состояния. Кроме того, в общем случае, функция перехода A_t также может зависеть от некоторых подлежащих оценке параметров. Для уменьшения размерности вектора θ коэффициенты q_k и Θ_Q можно включить в расширенный вектор состояния, при этом отвечающие им элементы ковариационной матрицы шума процесса принять равными нулю.

Сфокусируемся на задаче оценки вектора состояния в условиях неопределенности относительно действительного значения вектора параметров в системе (8) и наблюдениях (9). В теории дискретной субоптимальной фильтрации используются замкнутые уравнения для среднеквадратической оценки фильтрации $X_{t|t}(\theta) = E(x_t|Y_t, \theta)$ и ковариационной матрицы погрешности оценивания состояния $R_{t|t}(\theta)$. Фильтрационную плотность $p(x_t|Y_t, \theta)$ будем аппроксимировать нормальной плотностью $N(X_{t|t}(\theta), R_{t|t}(\theta))$. Уравнения расширенного фильтра Калмана (EKF) в форме «предиктор-корректор» при фиксированном векторе оцениваемых параметров θ имеют вид [Сейдж, Мелс, 1976]:

предиктор:

$$X_{t|t-1}(\theta) = A_{t-1}\left(X_{t-1|t-1}(\theta)\right);$$

$$R_{t|t-1}(\theta) = L_{t-1} R_{t-1|t-1}(\theta) L_{t-1}^T + \nu_{xt-1};$$

$$L_t = \left\|l_{kj}^t\right\|, l_{kj}^t = \left.\frac{\partial A_{t,k}}{\partial X_{t,j}}\right|_{X_t = X_{t-1|t-1}(\theta)};$$

корректор:

$$X_{t|t}(\theta) = X_{t|t-1}(\theta) + \beta_t\left[y_t - B_t(X_{t|t-1}(\theta))\right];$$

$$R_{t|t}(\theta) = (I - \beta_t H_t)\, R_{t|t-1}(\theta);$$

$$\beta_t = R_{t|t-1}(\theta) H_t^T \left[H_t R_{t|t-1}(\theta) H_t^T + \nu_{yt}\right]^{-1};$$

$$H_t = \left\|h_{kj}^t\right\|, h_{kj}^t = \left.\frac{\partial B_{t,k}}{\partial X_{t,j}}\right|_{X_t = X_{t|t-1}(\theta)},$$

где $R_{t|t-1}(\theta)$ — ковариационная матрица прогноза $X_{t|t-1}(\theta) = E(x_t|Y_{t-1}, \theta)$; $R_{t|t}(\theta) = R_t(\theta)$ — матрица, аппроксимирующая ковариационную матрицу оценок $X_{t|t}(\theta)$ при фиксированном θ.

Уравнения сигма-точечного фильтра Калмана (UKF) при фиксированном векторе оцениваемых параметров θ имеют вид:

предиктор:

$$X_{t|t-1}(\theta) = \sum_{k=0}^{2N_x} \omega_k \, A_{t-1}\left(\chi^k_{t-1|t-1}\right), \chi^0_{t-1|t-1} = X_{t-1|t-1}(\theta);$$

$$\chi^k_{t-1|t-1} = X_{t-1|t-1}(\theta) + \sqrt{N_x + \lambda}\left[S_{t-1|t-1}(\theta)\right]^k, k = 1, \dots, N_x;$$

$$\chi^k_{t-1|t-1} = X_{t-1|t-1}(\theta) - \sqrt{N_x + \lambda}\left[S_{t-1|t-1}(\theta)\right]^{k-N_x}, k = N_x + 1, \dots, 2N_x;$$

$$\omega_0 = \frac{\lambda}{N_x + \lambda};\ \omega_k = \frac{1}{2(N_x + \lambda)};$$

$$R_{t|t-1}(\theta) = \sum_{k=0}^{2N_x} \overline{\omega_k} \left(A_{t-1}\left(\chi^k_{t-1|t-1}\right) - X_{t|t-1}(\theta)\right) \times$$

$$\times \left(A_{t-1}\left(\chi^k_{t-1|t-1}\right) - X_{t|t-1}(\theta)\right)^T + \nu_{xt-1};$$

$$\overline{\omega_0} = \omega_0 + 1 - \alpha^2 + \beta\ ;\ \overline{\omega_k} = \omega_k,$$

где $\chi^k_{t-1|t-1}$, $k = 0, \dots, 2N_x$ — набор сигма-точек; ω_k и $\overline{\omega_k}$ — соответствующие им веса, $[S_{t-1|t-1}(\theta)]^k$ — k-й столбец нижней треугольной матрицы $S_{t-1|t-1}(\theta)$ в разложении Холецкого $R_{t-1|t-1}(\theta) = S_{t-1|t-1}(\theta)\, S_{t-1|t-1}(\theta)^T$,

и корректор:

$$X_{t|t}(\theta) = X_{t|t-1}(\theta) + \beta_t\left(y_t - \hat{Y}_{t|t-1}\right), \hat{Y}_{t|t-1} = \sum_{k=0}^{2N_x} \omega_k \, B_t\left(\chi^k_{t|t-1}\right);$$

$$\chi^0_{t|t-1} = X_{t|t-1}(\theta);\ \chi^k_{t|t-1} = X_{t|t-1}(\theta) + \sqrt{N_x + \lambda}\left[S_{t|t-1}(\theta)\right]^k, k = 1, \dots, N_x;$$

$$\chi^k_{t|t-1} = X_{t|t-1}(\theta) - \sqrt{N_x + \lambda}\left[S_{t|t-1}(\theta)\right]^{k-N_x}, k = N_x + 1, \dots, 2N_x;$$

$$R_{t|t}(\theta) = R_{t|t-1}(\theta) - \beta_t \, J_t \beta_t^T;\ \beta_t = \ W_t \, {J_t}^{-1};$$

$$J_t = \sum_{k=0}^{2N_x} \overline{\omega_k} \left(B_t\left(\chi^k_{t|t-1}\right) - \hat{Y}_{t|t-1}\right) \cdot \left(B_t\left(\chi^k_{t|t-1}\right) - \hat{Y}_{t|t-1}\right)^T + \nu_{yt};$$

$$W_t = \sum_{k=0}^{2N_x} \overline{\omega_k} \left(\chi^k_{t|t-1} - X_{t|t-1}(\theta)\right) \cdot \left(B_t\left(\chi^k_{t|t-1}\right) - \hat{Y}_{t|t-1}\right)^T.$$

Здесь $\chi^k_{t|t-1}$, $k = 0, \dots, 2N_x$ — набор сигма-точек; $[S_{t|t-1}(\theta)]^k$ — k-й столбец нижней треугольной матрицы $S_{t|t-1}(\theta)$ из разложения Холецкого $R_{t|t-1}(\theta) = S_{t|t-1}(\theta) S_{t|t-1}(\theta)^T$.

Совместную плотность распределения вероятности $p(Y, \theta)$ можно представить в виде произведения априорной плотности распределения $p(\theta)$ и правдоподобия $p(Y|\theta)$. Здесь $Y = (y_1, \dots, y_{ny})$. Априорная плотность распределения содержит информацию о параметрах до проведения наблюдений, в том числе и экспертное мнение. После проведения наблюдения апостериорная плотность распределения находится по формуле Байеса:

$$p(\theta|Y) = \frac{p(Y|\theta)p(\theta)}{p(Y)}, \tag{10}$$

где $p(Y) = \int p(Y|\theta)p(\theta)d\,\theta$ — маргинальная плотность распределения y. Исходя из предположений о временной структуре наблюдений, мы можем записать

$$p(Y|\theta) = p(y_1|\theta) \prod_{t=2}^{n_y} p(y_t|Y_{t-1}, \theta),$$

где $Y_{t-1} = (y_1, \dots, y_{t-1})$ несет информацию до момента времени $t - 1$.

Условная плотность $p(y_t|Y_{t-1},\theta)$ и фильтрационная плотность $p(x_t|Y_{t-1},\theta)$ при фиксированном θ удовлетворяют следующим рекуррентным уравнениям [Аоки, 1971]:

$$p(x_t|Y_t,\theta) = \frac{p(y_t|x_t,\theta)}{p(y_t|Y_{t-1},\theta)}\, p(x_t|Y_{t-1},\theta);$$

$$p(x_t|Y_{t-1},\theta) = \int p(x_t|x_{t-1},\theta)p(x_{t-1}|Y_{t-1},\theta)\, dx_{t-1};$$

$$p(y_t|Y_{t-1},\theta) = \int p(y_t|x_t,\theta)p(x_t|Y_{t-1},\theta)\, dx_t.$$

В рассматриваемой задаче, кроме нормальной аппроксимации фильтрационной плотности, мы также будем при фиксированном значении вектора параметров θ осуществлять нормальную аппроксимацию и условной плотности $p(y_t|Y_{t-1},\theta)$, от которой зависят условные плотности $p(\theta|Y)$ в формуле (10):

$$p(y_t|Y_{t-1},\theta) \sim N\left(\hat{Y}_{t|t-1}(\theta), J_t(\theta)\right), \hat{Y}_{t|t-1}(\theta) = E(y_t|Y_{t-1},\theta);$$

$$J_t(\theta) = E\left[\left(y_t - \hat{Y}_{t|t-1}\right)\left(y_t - \hat{Y}_{t|t-1}\right)^T|Y_{t-1},\theta\right].$$

В случае EKF из уравнения (9) получаем для $\hat{Y}_{t|t-1}(\theta)$ и ковариационной матрицы обновляющего процесса $J_t(\theta)$ следующие соотношения [см., например, Синицын, 2006]:

$$\hat{Y}_{t|t-1}(\theta) = E(B_t(X_t) + \varepsilon_t^Y|Y_{t-1},\theta) = B_t\left(X_{t|t-1}(\theta)\right);$$

$$J_t(\theta) = H_t R_{t|t-1}(\theta) H_t^T + \nu_{yt},$$

а в случае UKF $\hat{Y}_{t|t-1}(\theta)$ и $J_t(\theta)$ определяются на этапе коррекции.

Таким образом, условная плотность $p(Y|\theta)$ аппроксимируется произведением:

$$p(Y|\theta) \approx \prod_{t=1}^{n_y}\left\{\frac{1}{\sqrt{(2\pi)^{N_y}\det J_t(\theta)}}\exp\left[-\frac{1}{2}(y_t - \hat{Y}_{t|t-1})^T J_t^{-1}(\theta)(y_t - \hat{Y}_{t|t-1})\right]\right\}.$$

Из формулы (10) получаем приближенное выражение для апостериорной плотности с точностью до константы:

$$p(\theta|Y) \propto p(\theta) \times$$

$$\times \prod_{t=1}^{n_y}\left\{\frac{1}{\sqrt{(2\pi)^{N_y}\det J_t(\theta)}}\exp\left[-\frac{1}{2}(y_t - \hat{Y}_{t|t-1})^T J_t^{-1}(\theta)(y_t - \hat{Y}_{t|t-1})\right]\right\}. \qquad (11)$$

Оценки неизвестного вектора параметров $\hat{\theta}$ находятся из условия максимума апостериорной плотности вероятности:

$$\hat{\theta} = \operatorname{Arg}\max_{\theta}(\, p(\theta|Y)).$$

Начальные условия

$$E(X_0) = \hat{X}_0, E\left[\left(X_0 - \hat{X}_0\right)\left(X_0 - \hat{X}_0\right)^T\right] = R_0$$

задают начальную оценку расширенного вектора состояния и его ковариационную матрицу ошибок оценивания R_0. Эти величины могут быть как оцениваемыми параметрами модели, так и заданы приближенно, с большой начальной дисперсией ошибки оценивания, например экспертно, исходя из предыдущих оценок запаса или по результатам простейшего сепарабельного когортного анализа или ВПА [Gudmundsson, Gunnlaugsson, 2012; Ильин и др., 2016]. Это относится и к параметрам априорного распределения оцениваемого вектора $p(\theta)$.

В калмановской фильтрации для оценки состояния системы в момент времени t используются наблюдения $Y_t = (y_1, ..., y_t)$ до момента времени t включительно. Практическое применение теории оптимальной фильтрации имеет смысл только в тех случаях, когда оценки можно вычислять в реальном масштабе времени по мере получения результатов наблюдений. Если эти оценки не могут быть вычислены в тот же момент времени t или хотя бы с фиксированным приемлемым запаздыванием и их вычисление

приходится откладывать на будущее, то нет никакого смысла отказываться от использования наблюдений, получаемых после момента *t*, для оценивания состояния системы в момент времени *t* [Синицын, 2006]. Для того чтобы учесть все наблюдения $Y = (y_1, ..., y_{ny})$, применяется оптимальный в среднеквадратическом смысле интерполятор с фиксированным интервалом времени [Grewal, Andrews, 1993; Särkkä and Hartikainen, 2010], т.е. сглаживающий фильтр Калмана:

$$X_{t-1|n_y}(\theta) = X_{t-1|t-1}(\theta) + G_{t-1}\left[X_{t|n_y}(\theta) - X_{t|t-1}(\theta)\right];$$

$$R_{t-1|n_y}(\theta) = R_{t-1|t-1}(\theta) + G_{t-1}\left[R_{t|n_y}(\theta) - R_{t|t-1}(\theta)\right]G_{t-1}^{T};$$

$$G_{t-1} = C_{t-1,t}R_{t|t-1}^{-1}(\theta),$$

где $C_{t-1,t}$ находится по формуле

$$C_{t-1,t} = R_{t-1|t-1}(\theta)L_{t-1}^{-1}$$

для сглаживающего расширенного фильтра Калмана (EKS) и

$$C_{t-1,t} = \sum_{k=0}^{2N_x} \overline{\omega_k}\left(\chi_{t-1|t-1}^{k} - X_{t-1|t-1}(\theta)\right)\left(A_{t-1}\left(\chi_{t-1|t-1}^{k}\right) - X_{t|t-1}(\theta)\right)^{T}$$

для сглаживающего сигма-точечного фильтра Калмана (UKS).

В формулировке модели пространства состояний и формулах алгоритмов фильтрации и сглаживания (интерполяции) матрицы могут иметь переменную размерность, что позволяет без проблем учитывать пропущенные наблюдения.

При сделанных предположениях относительно ошибок в модели процесса и наблюдения выражения для оптимальной среднеквадратической оценки $E(X_t|Y)$ вектора состояния X_t и ее ковариационной матрицы R_t имеют вид

$$E(X_t|Y) = \int E(X_t|Y,\theta)p(\theta|Y)\,d\theta = \int X_{t|n_y}(\theta)p(\theta|Y)\,d\theta;$$

$$R_t = E\left[\left(X_t - E(X_t|Y)\right)\left(X_t - E(X_t|Y)\right)^{T}|Y\right] =$$

$$= \int\left[R_{t|n_y}(\theta) + \left(X_{t|n_y}(\theta) - E(X_t|Y)\right)\left(X_{t|n_y}(\theta) - E(X_t|Y)\right)^{T}\right]p(\theta|Y)d\theta. \qquad (12)$$

При расчетах величин в последних двух формулах в настоящей работе $p(\theta|Y)$ аппроксимировали нормальным распределением с математическим ожиданием $\hat{\theta}$ и ковариационной матрицей, равной обратной к матрице Гессе в точке максимума апостериорной вероятности.

Результаты и их обсуждение

Тестовый пример

В вычислительном эксперименте мы сравнили качество оценок состояния запаса, полученных с использованием сглаживающих фильтров Калмана, EKS и UKS, а также модели «Синтез» [Ильин и др., 2014]. В тестовом примере «истинная» динамика эксплуатируемого запаса и наблюдения моделировались по уравнениям (1–6) со следующими параметрами:

— число лет $n_y = 20$, диапазон возрастных групп $a = 2, ..., 10$, $n_a = 9$;

— начальная численность пополнения $N_{0,2} = 2000$, шум процесса для пополнения $\varepsilon_t^R \sim N(0, \sigma_R^2)$, $\sigma_R = 0{,}3$;

— начальное значение коэффициента промысловой смертности $F_0 = 0{,}2$, шум процесса $\varepsilon_t^F \sim N(0, \sigma_F^2)$, $\sigma_F = 0{,}3$;

— начальные значения и соответствующие шумы процесса для параметров логистической функции селективности

$$r_{10} = 1, \varepsilon_{r1,t} \sim N(0, \sigma_{r1}^2), \sigma_{r1} = 0{,}1, r_{20} = 4, \varepsilon_{r2,t} \sim N(0, \sigma_{r2}^2), \sigma_{r2} = 0{,}1;$$

— начальное распределение численности по возрастным группам

$$N_{0,a} = 2000\exp\left(-M_{0,a-1} - F_{0,a-1}\right), a = 3, \ldots, 10;$$

— шум процесса $\varepsilon_{t,a}^{N} \sim N(0, \sigma_N^2)$;

— масса, доля зрелых особей и мгновенные коэффициенты естественной смертности

$$m_{t,a} = 2(1 - \exp(-0{,}3a))^3;\ \rho_{t,a} = \frac{1}{1 + \exp\left(-2(a-4)\right)};\ M_{t,a} = 0{,}3;$$

— шум наблюдений для уловов по возрастным группам $\varepsilon_{t,a}^{C} \sim N(0, \sigma_C^2)$;

— шум наблюдений для индекса промысловой биомассы I_t^1 (улов на единицу промыслового усилия) $\varepsilon_t^{I1} \sim N\left(0, \sigma_{I_1}^2\right)$;

— шум наблюдений для индекса I_t^2 (нерестовой биомассы) $\varepsilon_t^{I2} \sim N\left(0, \sigma_{I_2}^2\right)$, для простоты приняли $\sigma_C = \sigma_{I_1} = \sigma_{I_2}$;

— коэффициенты улавливаемости $q_1 = 0{,}013$, $q_2 = 1{,}0$.

Априорная оценка вектора состояния при расчетах была выбрана существенно отличной от «истинного» состояния:

$$\hat{X}_0 = E(X_0) = \left[\ln\left(\hat{N}_{0,2}\right), \ldots, \ln\left(\hat{N}_{0,10}\right), \ln\left(\hat{F}_0\right), \ln(\hat{r}_{10}), \ln(\hat{r}_{20})\right];$$

$$N_{0,2} = 1000, N_{0,a} = 1000\exp\left(-M_{0,a-1} - \hat{F}_0 s_{0,a-1}\right), a = 3, \ldots, 10;$$

$$s_{0,a} = \frac{1}{1 + \exp\left(-\hat{r}_{10}(a - \hat{r}_{20})\right)};\ \hat{F}_0 = 0{,}35;\ \hat{r}_{10} = 1{,}4;\ \hat{r}_{20} = 6,$$

а априорную ковариационную матрицу ошибки оценивания задали в виде диагональной матрицы:

$$R_0 = \mathrm{diag}\left[\underbrace{0{,}5, \ldots, 0{,}5}_{n_a}, 0{,}5, 0{,}25, 0{,}25\right].$$

Оцениваемыми по данным наблюдений параметрами являлись натуральные логарифмы дисперсий шумов $\sigma_C^2, \sigma_{I_1}^2, \sigma_{I_2}^2$ и коэффициентов улавливаемости q_1, q_2. В качестве априорного распределения для оцениваемых параметров взяли равномерное распределение на широком интервале, т.е. чтобы оно не влияло на положение максимума апостериорной вероятности.

Расчеты проводились для нескольких пар значений (σ_C, σ_N), причем $\sigma_C > \sigma_N$. Методом Монте-Карло получили 100 реализаций шумов процесса и наблюдения, для каждой из которых по формулам (1)–(6) нашли «истинную» динамику состояния запаса и наблюдений. По полученным таким образом наблюдениям тремя методами (EKS, UKS, «Синтез») оценивались состояние запаса и неизвестные параметры модели. На рис. 1–4 представлены одна из реализаций для индексов запаса при $\sigma_C = 0{,}2$ и $\sigma_N = 0{,}1$ и некоторые соответствующие ей результаты оценивания.

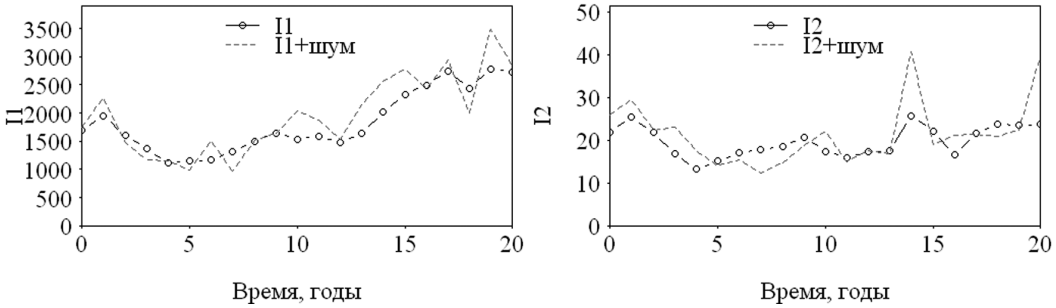


Рис. 1. Динамика индексов на 1-й реализации при $\sigma_C = 0{,}2$ и $\sigma_N = 0{,}1$

Fig. 1. Dynamics of indices, the 1st realization with $\sigma_C = 0.2$ и $\sigma_N = 0.1$

На представленных рисунках видно, что оценки терминальной численности запаса, пополнения и коэффициента промысловой смертности, полученные методами субоптимальной интерполяции (EKS, UKS), лучше соответствуют «истинной» динами-

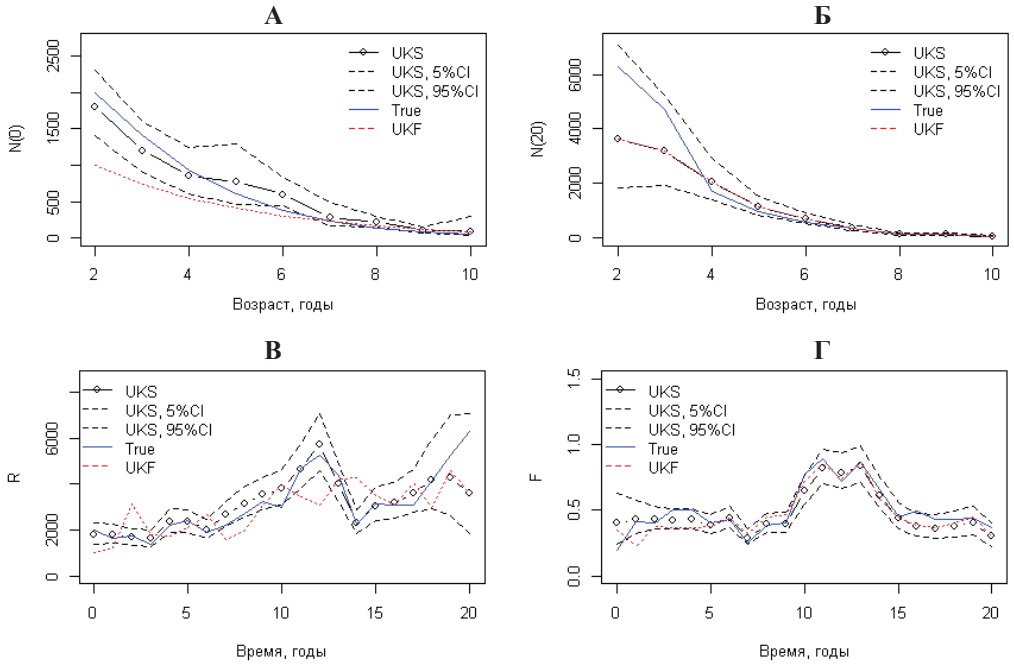


Рис. 2. Начальная (**А**) и терминальная (**Б**) численность запаса, динамика пополнения (**В**) и коэффициента промысловой смертности (**Г**) по результатам применения сигма-точечного фильтра Калмана UKF и сигма-точечного сглаживающего фильтра Калмана UKS на 1-й реализации ($\sigma_C = 0{,}2$ и $\sigma_N = 0{,}1$)

Fig. 2. Initial (**А**) and terminal (**Б**) abundance of the stock and dynamics of recruitment (**В**) and fishing mortality rate (**Г**) estimated with the unscented Kalman filter (UKF) and unscented Kalman smoother (UKS) application, in the 1st realization ($\sigma_C = 0.2$ и $\sigma_N = 0.1$)

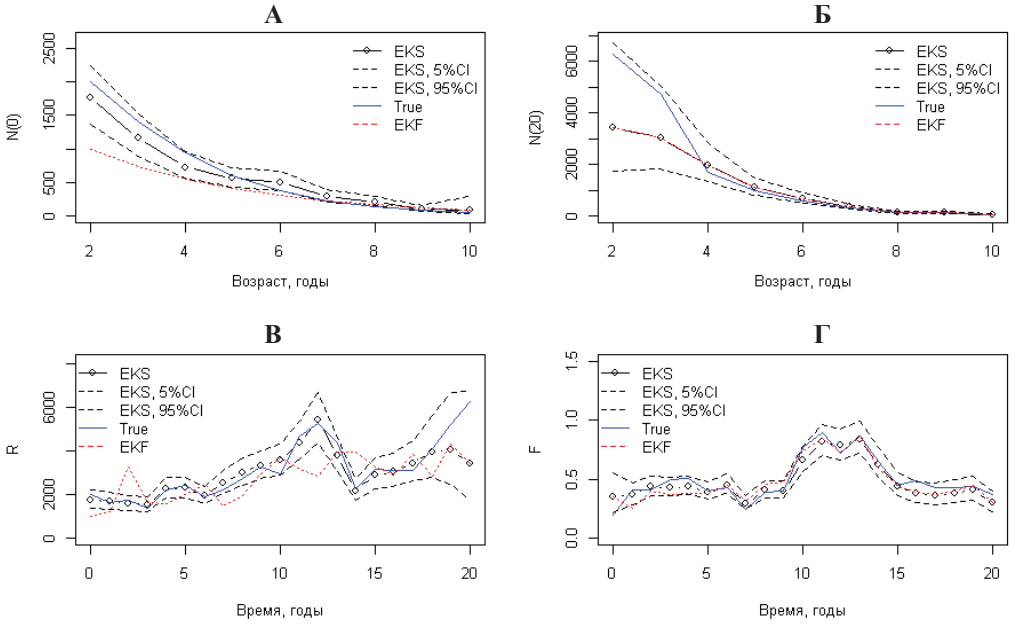


Рис. 3. Начальная (**А**) и терминальная (**Б**) численность запаса, динамика пополнения (**В**) и коэффициента промысловой смертности (**Г**) по результатам применения расширенного фильтра Калмана EKF и расширенного сглаживающего фильтра Калмана EKS на 1-й реализации ($\sigma_C = 0{,}2$ и $\sigma_N = 0{,}1$)

Fig. 3. Initial (**А**) and terminal (**Б**) abundance of the stock and dynamics of recruitment (**В**) and fishing mortality rate (**Г**) estimated with the extended Kalman filter (EKF) and extended Kalman smoother (EKS) application, in the 1st realization ($\sigma_C = 0.2$ и $\sigma_N = 0.1$)

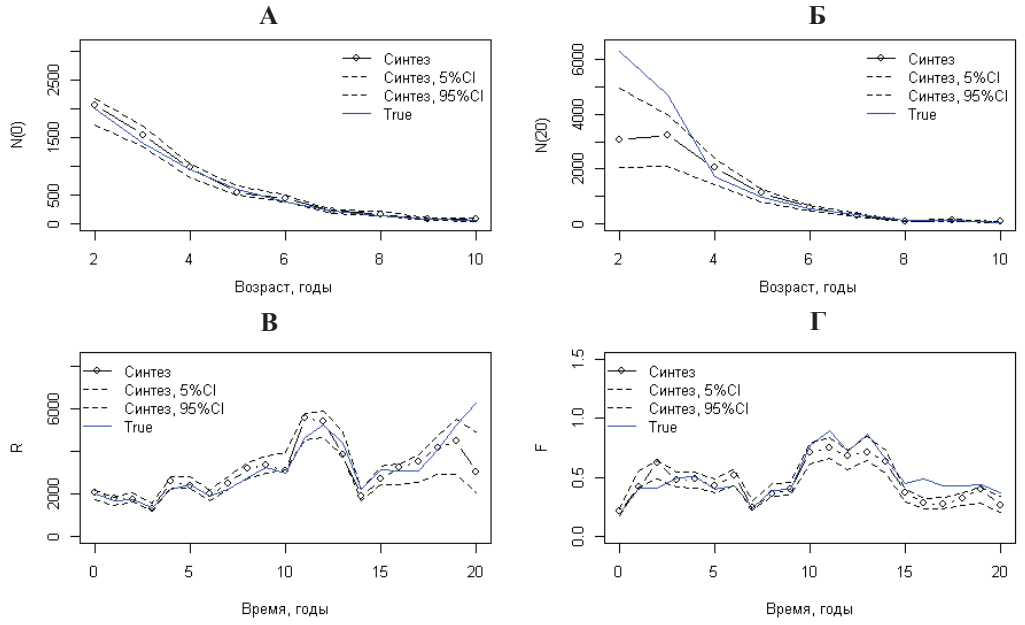


Рис. 4. Начальная (**А**) и терминальная (**Б**) численность запаса, динамика пополнения (**В**) и коэффициента промысловой смертности (**Г**) по результатам применения когортной модели «Синтез» на 1-й реализации (σ_C = 0,2 и σ_N = 0,1)

Fig. 4. Initial (**А**) and terminal (**Б**) abundance of the stock and dynamics of recruitment (**В**) and fishing mortality rate (**Г**) estimated with the Sintez cohort model, in the 1st realization (σ_C = 0.2 и σ_N = 0.1)

ке запаса, чем оценки, найденные в когортной модели «Синтез». Оценки, полученные с помощью фильтров EKF и UKF (т.е. без сглаживания), кроме оценок терминального состояния, очевидно, хуже, чем по модели «Синтез». Разброс оценок у последней оказался уже, и в ряде случаев 90 %-ные доверительные интервалы оценок по модели «Синтез» не покрывали «истинных» значений.

В качестве критерия при сравнении оценок, найденных указанными выше тремя методами, использовали накопленную среднюю квадратическую ошибку (*ARMSE*) для вектора оцениваемых параметров:

$$ARMSE(\theta) = \sqrt{\frac{1}{Nn}\sum_k\sum_i(\theta_k - \hat{\theta}_k^i)^2}$$

и состояния запаса:

$$ARMSE(X) = \sqrt{\frac{1}{Nn_y n_a}\sum_i\sum_t\sum_{a=1\ldots n_a}(X_{t,a}^i - \hat{X}_{t,a}^i)^2}.$$

В последних формулах N — число реализаций; $n = 5$ — число компонент вектора θ; θ_k и $\hat{\theta}_k^i$ — соответственно «истинная» и оцененная на i-й реализации k-я компонента вектора θ; $X_{t,a}^i$ и $\hat{X}_{t,a}^i$ — соответственно «истинная» и оцененная на i-й реализации a-я компонента вектора состояния запаса в момент времени t.

В табл. 1 представлены значения ARMSE в тестовом примере для разных пар значений (σ_C, σ_N). Они свидетельствуют о том, что в целом в условиях присутствия шума процесса представленные сглаживающие фильтры Калмана EKS и UKS превосходят «Синтез» по точности оценивания. В представленном тестовом примере UKS немного лучше оценивает состояние запаса, чем EKS. В свою очередь, EKS немного лучше, чем UKS, оценивает неизвестный вектор параметров θ.

Таблица 1

Значения накопленной средней квадратической ошибки *ARMSE* в тестовом примере

Table 1

Average root mean square error (*ARMSE*) values in the test example

Метод	$\sigma_C = 0{,}1$, $\sigma_N = 0{,}01$		$\sigma_C = 0{,}2$, $\sigma_N = 0{,}1$	
	ARMSE(θ)	*ARMSE(X)*	*ARMSE(θ)*	*ARMSE(X)*
EKF	0,322	0,094	0,274	0,160
UKF	0,340	0,088	0,284	0,155
Синтез	0,754	0,142	0,327	0,192
Метод	$\sigma_C = 0{,}5$, $\sigma_N = 0{,}1$		$\sigma_C = 0{,}5$, $\sigma_N = 0{,}2$	
	ARMSE(θ)	*ARMSE(X)*	*ARMSE(θ)*	*ARMSE(X)*
EKF	0,277	0,256	0,283	0,301
UKF	0,278	0,249	0,289	0,295
Синтез	0,279	0,292	0,270	0,327

Как известно, преимущество UKF перед EKF заключается в более высоком порядке аппроксимации оценки математического ожидания неизвестного вектора состояния системы при сравнимой вычислительной сложности. В данном тестовом примере это преимущество слабо проявляется. Близость значений *ARMSE(X)* для двух фильтров можно объяснить близостью переходной функции A_t к линейной.

В представленном тестовом примере на одно вычисление значения апостериорной плотности с алгоритмом EKS затрачивалось в среднем примерно в 2,25 раза меньше времени, чем с UKS. Вычисление значений целевой функции в модели «Синтез» в среднем в 65 раз быстрее вычисления значения апостериорной плотности с UKS, а при больших шумах процесса и наблюдения точность оценок может быть сравнимой (табл. 1).

Восточнокамчатский минтай Gadus chalcogrammus

Проиллюстрируем применение сглаживающего сигма-точечного фильтра Калмана (UKS) для оценки состояния запасов восточнокамчатского минтая *Gadus chalcogrammus*. В расчетах были использованы следующие данные наблюдений:

— вылов $C_{t,a}$ (млн экз.) восточнокамчатского минтая по возрастам (2–14 лет) и годам (1975–2021 гг.);

— стандартизированный с помощью обобщенной линейной модели индекс улова на единицу промыслового усилия (I_1);

— оценки продукции икры восточнокамчатского минтая в эпицентре нереста — «северном» каньоне в 2003–2020 гг. [Ильин и др., 2014] (I_2);

— оценки биомассы нерестового запаса по данным ихтиопланктонных съемок в 2003–2011, 2013 и 2018 гг. (I_3).

Данные по среднемноголетней массе и доле половозрелых рыб представлены на рис. 5.

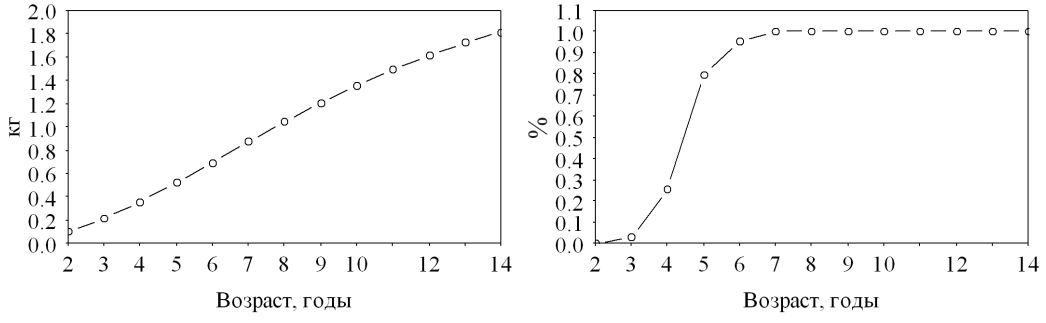


Рис. 5. Средняя масса (**слева**) и доля половозрелых рыб (**справа**) у восточнокамчатского минтая

Fig. 5. Mean weight (**left panel**) and portion of mature fish (**right panel**) for walleye pollock at East Kamchatka

Вид функции селективности — экспоненциально-логистический:

$$s_{t,a} = \frac{\exp\left(r_{1t} r_{2t} (r_{3t} - a)\right)}{1 - r_{2t}[1 - \exp(r_{1t}(r_{3t} - a))]},$$

где r_{1t}, r_{2t}, r_{3t} — параметры; a — возраст.

Таким образом, вектор состояния имеет вид

$$X_t = \left[\ln N_{t,2}, \ldots, \ln N_{t,14}, \ln F_t, \ln r_{1t}, \ln r_{2t}, \ln r_{3t}\right]^T,$$

а вектор наблюдения:

$$y_t = \left[\ln C_{t,2}, \ldots, \ln C_{t,14}, \ln I_t^1, \ln I_t^2, \ln I_t^3\right]^T.$$

Предполагается, что:

— шум процесса для пополнения $\varepsilon_t^R \sim N(0, \sigma_R^2)$;

— шум процесса для коэффициента промысловой смертности $\varepsilon_t^F \sim N(0, \sigma_F^2)$;

— шумы процесса для параметров экспоненциально-логистической функции селективности:

$$\varepsilon_{r1,t} \sim N(0, \sigma_{r1}^2), \qquad \varepsilon_{r2,t} \sim N(0, \sigma_{r2}^2), \qquad \varepsilon_{r3,t} \sim N(0, \sigma_{r3}^2);$$

— шум процесса $\varepsilon_{t,a}^N \sim N(0, \sigma_N^2)$, $\sigma_N = 0{,}01$;

— мгновенные коэффициенты естественной смертности $M_{t,a} = M = \text{const}$;

— шум наблюдений для уловов по возрастным группам $\varepsilon_{t,a}^{N^{t,a}} \sim N(0, \sum_C)$;

— шум наблюдений для индекса промысловой биомассы I_t^1 (улов на единицу промыслового усилия) $\varepsilon_t^{I1} \sim N\left(0, \sigma_{I_1}^2\right)$;

— шумы наблюдений для индексов нерестовой биомассы $\varepsilon_t^{I2} \sim N\left(0, \sigma_{I_2}^2\right)$ и $\varepsilon_t^{I3} \sim N(0, \sigma_{I3}^2)$;

— коэффициент улавливаемости $q_3 = 1{,}0$.

Априорная оценка вектора состояния основывается на предыдущих оценках состояния запаса этого объекта:

$$\hat{X}_0 = E(X_0) = \left[\ln\left(\hat{N}_{0,2}\right), \ldots, \ln\left(\hat{N}_{0,14}\right), \ln\left(\hat{F}_0\right), \ln(\hat{r}_{10}), \ln(\hat{r}_{20}), \ln(\hat{r}_{30})\right];$$

$$N_{0,a} = 10300 \exp(-0{,}55a), a = 2, \ldots, 14;$$

$$\hat{F}_0 = 0{,}25; \hat{r}_{10} = 1{,}4;\ \hat{r}_{20} = 0{,}05;\ \hat{r}_{30} = 6.$$

Априорную ковариационную матрицу ошибки оценивания задали в виде диагональной матрицы:

$$R_0 = \operatorname{diag}\left[\underbrace{0{,}5, \ldots, 0{,}5}_{n_a}, 0{,}25, 0{,}25, 0{,}1, 0{,}25\right].$$

Для коэффициента естественной смертности восточнокамчатского минтая выбрано априорное распределение $\ln M \sim N(\ln(0{,}25), 0{,}2^2)$, априорные распределения остальных оцениваемых параметров принимались неинформативными.

Рассмотрены четыре варианта параметризации ковариационной матрицы $\sum_C$ (табл. 2). В первом варианте ковариационная матрица $\sum_C$ является диагональной, все элементы одинаковы, т.е. дисперсия ошибки наблюдения в данных об уловах по возрастам одинаковая, корреляция между данными по разным возрастам отсутствует. Во втором варианте диагональные элементы матрицы $\sum_C$ зависят от возраста рыб кусочно-линейно, корреляция отсутствует. В третьем варианте присутствует корреляционная структура типа авторегрессии первого порядка AR(1) при одинаковых диагональных элементах. И наконец, четвертый вариант учитывает и корреляционную структуру (типа AR(1)), и кусочно-линейную зависимость от возраста диагональных элементов ковариационной матрицы $\sum_C$. Можно задать и более сложную корреляционную структуру ковариационных матриц ошибок процесса и наблюдения, но мы здесь ограничиваемся только представленными вариантами.

Таблица 2

Значения максимума логарифма апостериорной плотности вероятности при различных вариантах параметризации ковариационной матрицы $\sum_C$

Table 2

Values of the maximum logarithm a posterior probability for various parameterization of the covariance matrix $\sum_C$

№	Вид ковариационной матрицы $\sum_C$	Оцениваемые параметры и их число n	Максимум логарифма апостериорной плотности вероятности (с точностью до постоянного слагаемого)
1	$\sum_C = \sigma_C^2 I$, I — единичная матрица $n_a \cdot n_a, n_a = 13$	$\theta = (q_1, q_2, \sigma_F^2, \sigma_{r1}^2, \sigma_{r2}^2, \sigma_{r3}^2, \sigma_R^2, \sigma_C^2, \sigma_{I1}^2, \sigma_{I2}^2, \sigma_{I3}^2, M)^T$, n = 12	55,504
2	$\sum_C = \mathrm{diag}[\sigma_C^2(2), \ldots, \sigma_C^2(14)]$, $\sigma_C(a) = \begin{cases} A(a_0 - a) + \sigma_{C0}, a < a_0 \\ B(a - a_0) + \sigma_{C0}, a > a_0 \end{cases}$	$\theta = (q_1, q_2, \sigma_F^2, \sigma_{r1}^2, \sigma_{r2}^2, \sigma_{r3}^2, \sigma_R^2, \sigma_{C0}, A, B, a_0, \sigma_{I1}^2, \sigma_{I2}^2, \sigma_{I3}^2, M)^T$, n = 15	100,589
3	$\sum_C = \sigma_C^2 R_C$, где R_C — матрица с элементами $R_C^{i,j} = \bar{\rho}^{\lvert i-j \rvert}$, $\bar{\rho} = \frac{\rho}{1+\rho}$,	$\theta = (q_1, q_2, \sigma_F^2, \sigma_{r1}^2, \sigma_{r2}^2, \sigma_{r3}^2, \sigma_R^2, \sigma_C^2, \rho, \sigma_{I1}^2, \sigma_{I2}^2, \sigma_{I3}^2, M)^T$, n = 13	156,204
4	$\sum_C = \mathrm{diag}[\sigma_C(2), \ldots, \sigma_C(14)] \times \times R_C \cdot \mathrm{diag}[\sigma_C(2), \ldots, \sigma_C(14)]$, где R_C — матрица с элементами $R_C^{i,j} = \bar{\rho}^{\lvert i-j \rvert}$, $\bar{\rho} = \frac{\rho}{1+\rho}$, а $\sigma_C(a) = \begin{cases} A(a_0 - a) + \sigma_{C0}, a < a_0 \\ B(a - a_0) + \sigma_{C0}, a > a_0 \end{cases}$	$\theta = (q_1, q_2, \sigma_F^2, \sigma_{r1}^2, \sigma_{r2}^2, \sigma_{r3}^2, \sigma_R^2, \sigma_{C0}, A, B, a_0, \rho, \sigma_{I1}^2, \sigma_{I2}^2, \sigma_{I3}^2, M)^T$, n = 16	209,942

Как видно из данных табл. 2, учет корреляции и зависимости от возраста в ковариационной матрице шума наблюдения может существенно улучшить подгонку модели. Из рассмотренных вариантов модели наибольшее значение максимума логарифма апостериорной плотности имеет вариант № 4. Основные результаты оценки состояния запасов восточнокамчатского минтая в соответствии с этим вариантом представлены на рис. 6–9.

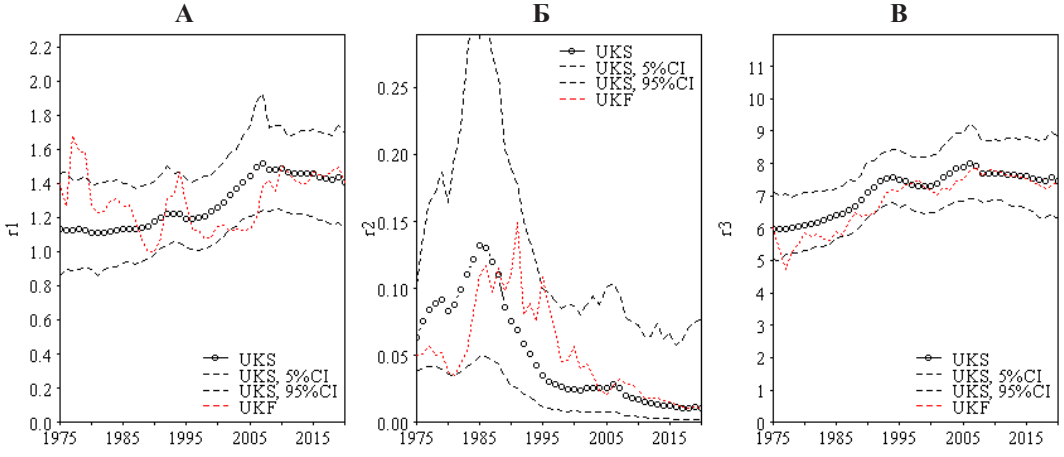
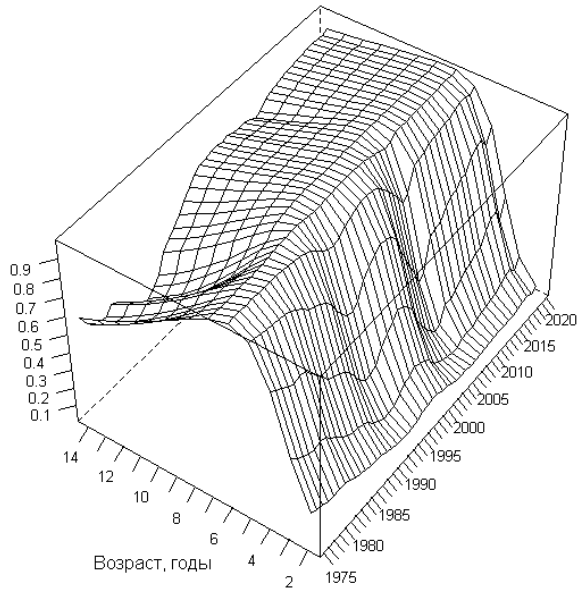


Рис. 6. Динамика параметров r_1 (**А**), r_2 (**Б**), r_3 (**В**) функции селективности восточнокамчатского минтая

Fig. 6. Dynamics of parameters r_1 (**А**), r_2 (**Б**), r_3 (**В**) for the selectivity function of walleye Pollock at East Kamchatka

Рис. 7. Изменение коэффициента селективности восточнокамчатского минтая в зависимости от возраста и времени

Fig. 7. Coefficient of selectivity for walleye pollock at East Kamchatka in dependence on age and time



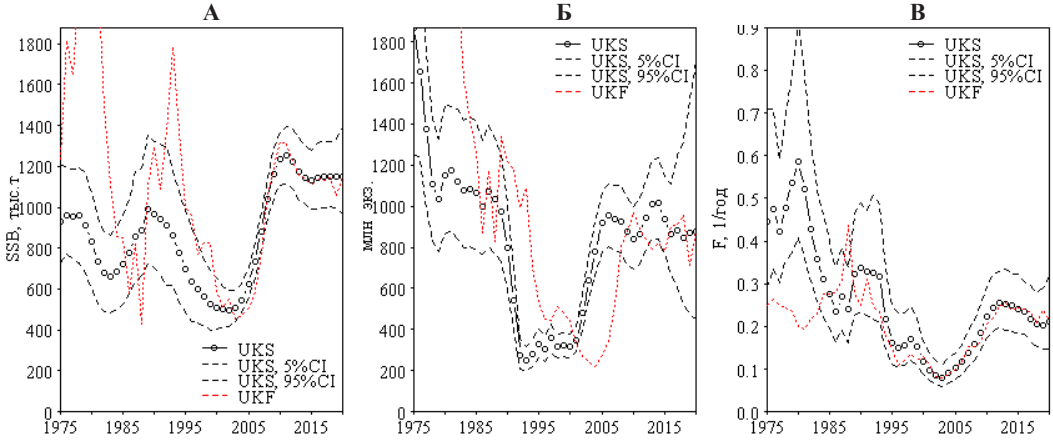


Рис. 8. Оценки биомассы нерестового запаса (**А**), численности пополнения (**Б**) и коэффициента промысловой смертности (**В**) восточнокамчатского минтая

Fig. 8. Estimates of the spawning stock biomass (**А**), recruitment abundance (**Б**), and fishing mortality rate (**В**) for walleye pollock at East Kamchatka

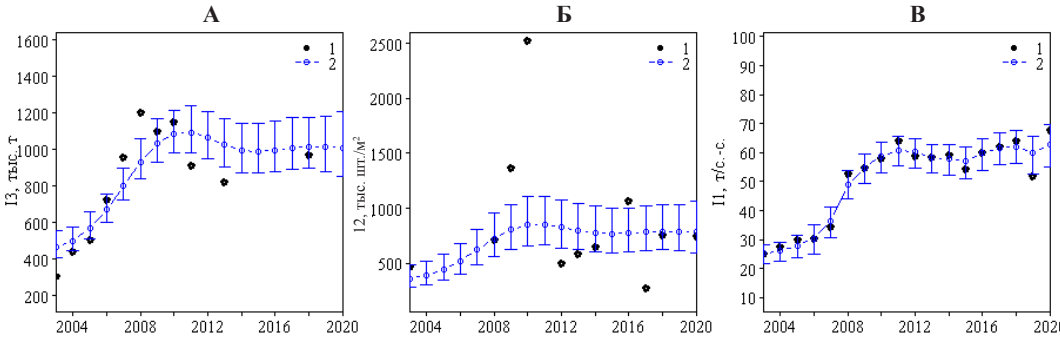


Рис. 9. Исходные (*1*) и отфильтрованные (*2*) с 90 %-ными доверительными границами индексы нерестового запаса (**А**), продукции икры (**Б**) и улова на усилие (**В**) для восточнокамчатского минтая

Fig. 9. Initial (*1*) and filtered (*2*) indices of the spawning stock (**А**), egg production (**Б**), and catch per unite effort (**В**) for walleye pollock at East Kamchatka. Limits of 90 % confidence are shown

Оценки, полученные в реальном времени с помощью сигма-точечного фильтра UKF, и оценки сглаженного фильтра UKS в начале моделируемого отрезка времени различаются существенно. Связано это с тем, что наблюдения I_t^k, $k = 1, 2, 3$, приходятся на конец моделируемого отрезка времени и UKF о них не «знает». То же самое касается любых пропусков в данных. Исходя из этого, фильтры EKF и UKF можно рекомендовать только для оценки терминального состояния запаса. Однако при прогнозировании состояния запаса и планировании стратегии его рационального использования важно восстановить динамику запаса в ретроспективе. Ретроспективная динамика во многом определяет значения ориентиров управления для зональных правил регулирования промысла. Таким образом, целесообразно применение сглаженных фильтров UKS (или EKS).

На рис. 6, 7 можно увидеть изменения в селективности, связанные с последствиями введения в 2001 г. для Дальневосточного бассейна запрета (п. 18.3 в современной редакции Правил рыболовства) на использование при специализированном промысле минтая во всех районах его добычи разноглубинных тралов без селективной вставки с квадратным расположением ячеи, устанавливаемой между мотенной частью трала и траловым мешком (кутцом). В последние годы можно увидеть увеличение селективности в отношении мелкоразмерного минтая, которое обусловлено ростом начиная с 2016 г. числа судов на промысле минтая, оснащенных тралами нового типа, в основном иностранного производства («Атлантика» (несколько модификаций), «Egersund», «Gloria» (несколько модификаций) и др.) [Варкентин и др., 2021а].

Результаты расчетов (рис. 8) свидетельствуют о стабилизации запаса восточнокамчатского минтая в последние годы на высоком уровне — около 1,1 млн т нерестовой биомассы. Качественно представленные ретроспективные оценки запаса восточнокамчатского минтая схожи с представленными в материалах обоснований ОДУ этого вида оценками по модели «Синтез» [Варкентин и др., 2021б]. Количественные различия в оценках связаны в основном с существенной разницей в коэффициентах естественной смертности и настройках используемых моделей.

Для диагностики использовались так называемые «нормированные обновления», входящие в уравнение (11):

$$L_t^{-1}\left(\hat{\theta}\right)\left(y_t - \hat{Y}_{t|t-1}\right), L_t\left(\hat{\theta}\right) \cdot {L_t}^T\left(\hat{\theta}\right) = J_t\ \left(\hat{\theta}\right)$$

и «сглаженные» остатки:

$$\varepsilon_{t|n_y}^Y = y_t - B_t\left(X_{t|n_y}\right).$$

Проверка нулевых гипотез о нормальности распределения и равенстве нулю математических ожиданий этих величин осуществлялась с помощью тестов Шапиро-Уилка и Стьюдента. Для индексов запаса I_t^1, I_t^2, I_t^3 на уровне значимости $p < 0{,}05$ нет оснований отвергнуть эти гипотезы.

След ковариационной матрицы вектора состояния является скалярным выражением его дисперсии. На рис. 10 представлено изменение во времени следа ковариационной матрицы среднеквадратической оценки вектора состояния при оптимальном $\hat{\theta}$:

$$D\left(X\middle|Y,\hat{\theta}\right) = \mathrm{Tr}\left(R_{t|n_y}\left(\hat{\theta}\right)\right) = \sum_i \left(R_{t|n_y}\left(\hat{\theta}\right)\right)_{i,i}$$

и следа ковариационной матрицы оптимальной среднеквадратической оценки уравнения (12),

$$D(X|Y) = \mathrm{Tr}(R_t).$$

Чем меньше неопределенность в оценке параметров, тем меньше разница между этими двумя величинами. Для восточнокамчатского минтая эта разница оказалась существенной. При этом наибольший разброс оценок — у параметров дисперсий шумов процесса и наблюдения (табл. 3).

Кусочно-линейную зависимость от возраста диагональных элементов ковариационной матрицы иллюстрирует рис. 11. Наименьший разброс ошибок наблюдения приходится на возрастные группы со значениями коэффициента селективности, близкими к максимальному.

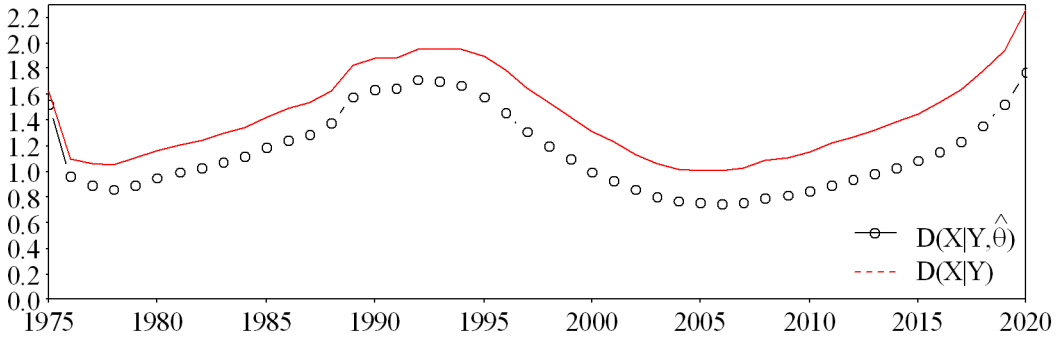


Рис. 10. Динамика следов ковариационных матриц $D(X|Y,\hat{\theta})$ и $D(X|Y)$
Fig. 10. Dynamics of traces of covariance matrices $D(X|Y,\hat{\theta})$ and $D(X|Y)$

Таблица 3

Оценки параметров модели и их коэффициенты вариации (CV)

Table 3

Estimated model parameters and their coefficients of variation (CV)

Параметр	Оценка	CV	Параметр	Оценка	CV
q_1	0,0591	0,077	σ_0	0,3169	0,119
q_2	0,7756	0,176	A	0,2119	0,119
σ_F^2	0,0491	0,350	B	0,0346	0,230
σ_{r1}^2	0,0022	1,170	σ_{I1}^2	0,0053	0,563
σ_{r2}^2	0,0765	0,607	σ_{I2}^2	0,2922	0,431
σ_{r3}^2	0,0010	0,576	σ_{I3}^2	0,0437	0,514
σ_R^2	0,0401	0,244	ρ	2,4280	0,175
a_0	6,0008	0,008	M	0,1949	0,090

Рис. 11. Изменение стандартного отклонения ошибки наблюдения в уловах в зависимости от возраста рыб
Fig. 11. Standard deviation of observation error in catches in dependence on age of fish

При оценке запаса восточнокамчатского минтая начальная догадка о векторе состояния и ковариационной матрице ошибки оценивания основывалась на предыдущих ретроспективных оценках (начальная догадка «0»). Дополнительно были проведены расчеты при следующих вариантах априорных данных:

начальная догадка «1»: $\hat{N}_{0,a} = 3000\exp(-0.4a), a = 2, \ldots, 14$;

$\hat{F}_0 = 0{,}35; \hat{r}_{10} = 1{,}2;\ \hat{r}_{20} = 0{,}08;\ \hat{r}_{30} = 7,$

начальная догадка «2»: $\hat{N}_{0,a} = 15000\,exp(-0{,}8a), a = 2, \ldots, 14$;

$\hat{F}_0 = 0{,}15; \hat{r}_{10} = 1{,}6;\ \hat{r}_{20} = 0{,}03;\ \hat{r}_{30} = 5.$

Во всех вариантах априорная ковариационная матрица ошибки оценивания оставалась неизменной. Результаты расчетов демонстрируют, что изменение априорной догадки в широких пределах слабо влияет на оценку состояния запаса восточнокамчатского минтая в терминальный год (рис. 12). Это свидетельствует об устойчивости по начальным данным представленных алгоритмов субоптимальной фильтрации и интерполяции в когортной модели оценки запасов.

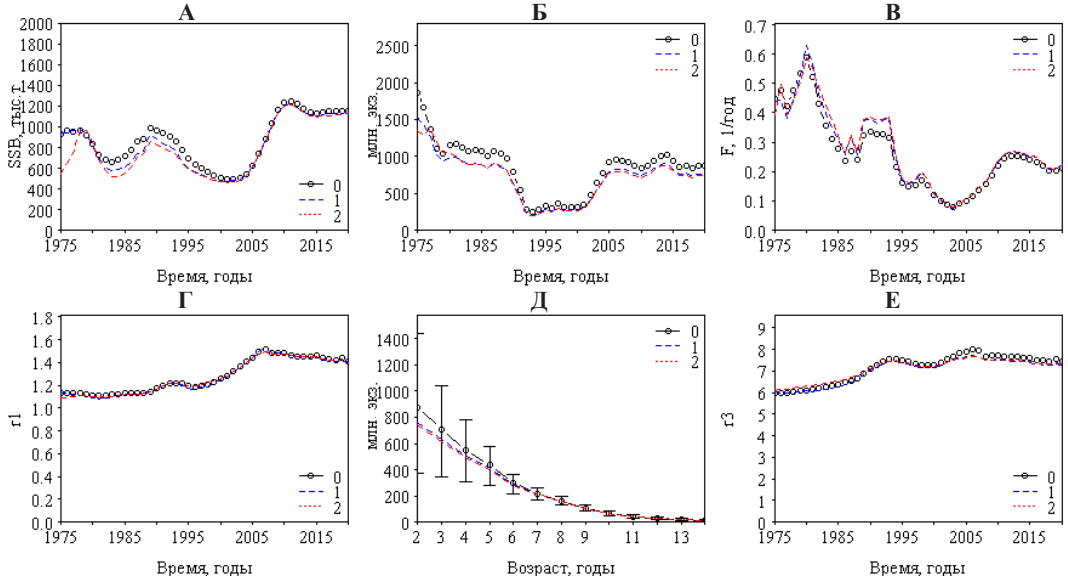


Рис. 12. Оценки биомассы нерестового запаса (**А**), численности пополнения (**Б**), коэффициента промысловой смертности (**В**), параметров функции селективности (**Г**, **Е**), терминальной численности (**Д**) восточнокамчатского минтая при различных априорных оценках вектора состояния «0», «1» и «2» (описание в тексте)

Fig. 12. Estimates of the spawning stock biomass (**А**), recruitment abundance (**Б**), fishing mortality rate (**В**), selectivity function parameters (**Г**, **Е**), and terminal abundance (**Д**) for walleye pollock at East Kamchatka in cases of various a priori estimates of the state vector «0», «1» and «2» (see description in the text)

Заключение

В настоящей работе оценка состояния запаса и неизвестных параметров когортной модели в пространстве состояний сводится к решению совместной задачи субоптимальной фильтрации и параметрической идентификации. Рассмотрены два алгоритма субоптимальной фильтрации и интерполяции для когортной модели — сглаживающий расширенный фильтр Калмана и сглаживающий сигма-точечный фильтр Калмана.

Полученные в тестовом примере результаты показывают, что по критерию накопленной средней квадратической ошибки UKS несколько лучше оценивает состояние запаса, чем EKS. В свою очередь, EKS немного лучше, чем UKS, оценивает неизвестный вектор параметров модели. Близость значений ARMSE для двух фильтров можно объяснить близостью переходной функции системы к линейной. Оценки, полученные с помощью фильтров EKF и UKF (т.е. без сглаживания), хуже, чем оценки EKS и UKS. Фильтры EKF и UKF можно рекомендовать только для оценки терминального состояния запаса.

На основе представленной когортной модели с применением сглаживающего сигма-точечного фильтра Калмана получены оценки запасов и популяционных параметров восточнокамчатского минтая. Они говорят о стабилизации запаса восточнокамчатского минтая на высоком уровне в последние годы. Учет корреляции и зависимости от возраста в ковариационной матрице шума наблюдения может существенно улучшить подгонку модели. Результаты расчетов показывают, что представленные в настоящей работе алгоритмы субоптимальной фильтрации и интерполяции для когортной модели оценки запасов устойчивы по начальным данным.

Предложенный подход может быть применен для оценки запасов других рыбопромысловых объектов, если данные наблюдений позволяют использование структурированных по возрасту моделей в пространстве состояний.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает искреннюю признательность всем сотрудникам Камчатского филиала ВНИРО, в разное время принимавшим участие в ихтиопланктонных съемках и в научно-исследовательских работах на промысловых судах, а также двум анонимным рецензентам за внимание, уделенное настоящей статье, ценные замечания и предложения.

The author expresses his sincere gratitude to all colleagues of the Kamchatka branch of VNIRO who at various times took part in the ichthyoplankton surveys and in researches aboard fishing vessels, as well as to two anonymous reviewers for their kind attention to the manuscript, valuable comments and suggestions.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not sponsored.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Библиографические ссылки на все данные других авторов, использованные в статье, оформлены в соответствии с ГОСТом.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for the care and use of animals have been followed. Bibliographic references to all data of other authors used in the article are made in accordance with the Russian state standards (GOST).

Список литературы

Аоки М. Оптимизация стохастических систем : моногр. — М. : ФИЗМАТЛИТ, 1971. — 424 с.

Варкентин А.И., Малых К.М., Ильин О.И. Некоторые данные о селективности промысла минтая разноглубинными тралами в северо-восточной части Охотского моря, в тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке и северным Курильским островам // Вопр. рыб-ва. — 2021а. — Т. 22, № 2. — С. 93–109. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-2-93-109.

Варкентин А.И., Сергеева Н.П., Ильин О.И., Овсянников Е.Е. Промысел, размерно-возрастной состав, состояние запасов и перспективы вылова минтая (*Gadus chalcogrammus*, Pallas, 1814) на акватории, прилегающей к Камчатскому полуострову и Северным Курильским островам // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2021б. — Вып. 60. — С. 5–42. DOI: 10.15853/2072-8212.2021.60.5-42.

Ильин О.И., Варкентин А.И., Смирнов А.В. Об одном модельном подходе к оценке запасов минтая *Theragra chalcogramma* в северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 186. — С. 107–117. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-186-107-117.

Ильин О.И., Сергеева Н.П., Варкентин А.И. Оценка запасов и прогнозирование ОДУ восточно-камчатского минтая (*Theragra chalcogramma*) на основе предосторожного подхода // Тр. ВНИРО. — 2014. — Т. 151. — С. 62–74.

Сейдж Э., Мелс Дж. Теория оценивания и ее применение в связи и управлении : моногр. : пер. с англ. — М. : Связь, 1976. — 496 с.

Синицын И.Н. Фильтры Калмана и Пугачева : учеб. пособие. — М. : Университетская книга, Логос, 2006. — 640 с.

Aanes S., Pennington M. On estimating the age composition of the commercial catch of Northeast Arctic cod from a sample of clusters // ICES J. Mar. Sci. — 2003. — Vol. 60, Iss. 2. — P. 297–303. DOI: 10.1016/s1054-3139(03)00008-0.

Aeberhard W.H., Flemming J.M., Nielsen A. Review of State-Space Models for Fisheries Science // Annual Review of Statistics and Its Application. — 2018. — Vol. 5, Iss. 1. — P. 215–235. DOI: 10.1146/annurev-statistics-031017-100427.

Berg C.W., Nielsen A. Accounting for correlated observations in an age-based state-space stock assessment model // ICES J. Mar. Sci. — 2016. — Vol. 73, Iss. 7. — P. 1788–1797. DOI: 10.1093/icesjms/fsw046.

Berg C.W., Nielsen A., Kristensen K. Evaluation of alternative age-based method for estimating relative abundance from survey data in relation to assessment models // Fish. Res. — 2013. — Vol. 151. — P. 91–99. DOI: 10.1016/j.fishres.2013.10.005.

Bull B., Francis R.I.C.C., Dunn A. et al. CASAL (C++ algorithmic stock assessment laboratory): CASAL User Manual v2.30-2012/03/21 : NIWA Tech. Rep. 135. — Wellington, 2012. — 280 p.

Cadigan N.G. A state-space stock assessment model for northern cod, including under-reported catches and variable natural mortality rates // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2016. — Vol. 73, № 2. — P. 296–308. DOI: 10.1139/cjfas-2015-0047.

Deriso R.B., Quinn T.J., Neal P.R. Catch-age analysis with auxiliary information // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1985. — Vol. 42. — P. 815–824.

Doubleday W.G. A Least Squares Approach to analyzing catch at age data // ICNAF, Res. Bull. — 1976. — № 12. — P. 69–81.

Fournier D. and Archibald C.P. A general theory for analyzing catch at age data // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1982. — Vol. 39. — P. 1195–1203.

Fournier D.A., Hampton J., Sibert J.R. MULTIFAN-CL: a length-based, age-structured model for fisheries stock assessment, with application to South Pacific albacore, *Thunnus alalunga* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1998. — Vol. 55, № 9. — P. 2105–2116.

Fournier D.A., Skaug H.J., Ancheta J. et al. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models // Optimization Methods and Software. — 2012. — Vol. 27, № 2. — P. 233–249. DOI: 10.1080/10556788.2011.597854.

Francis R.C. Replacing the multinomial in stock assessment models: A first step // Fish. Res. — 2014. — Vol. 151. — P. 70–84. DOI: 10.1016/j.fishres.2013.12.015.

Grewal M.S., Andrews A.P. Kalman Filtering: Theory and Practice. — NewJersey : Prentice-Hall, 1993. — 401 p.

Gudmundsson G. Time series analysis of catch-at-age observations // J. Royal Statist. Society: Ser. C (Applied Statistics). — 1994. — Vol. 43, № 1. — P. 117–126. DOI: 10.2307/2986116.

Gudmundsson G., Gunnlaugsson T. Selection and estimation of sequential catch-at-age models // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2012. — Vol. 69, № 11. — P. 1760–1772.

Gulland J.A. Manual of methods for fish assessment. Part. 1. Fish population analysis : FAO Man. Fish. Sci. — 1969. — № 4. — 154 p.

Hilborn R., Maunder M.N., Parma A. et al. Documentation for a general age-structured Bayesian stock assessment model: code named Coleraine. — Seattle, Washington : Fisheries Research Institute, University of Washington, 2000. (FRI/UW 00/01).

Hrafnkelsson B., Stefánsson G. A model for categorical length data from groundfish surveys // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2004. — Vol. 61, № 7. — P. 1135–1142. DOI: 10.1139/f04-049.

Julier S.J., Uhlmann J.K., Durrant-Whyte H. A new approach for filtering nonlinear systems // Proc. of the "American Control Conference". — Seattle, 1995. — P. 1628–1632.

Kristensen K., Nielsen A., Berg C.W. et al. TMB: automatic differentiation and laplace approximation // Journal of Statistical Software. — 2016. — Vol. 70, Iss. 5. — P. 1–21. DOI: 10.18637/jss.v070.i05.

Laurec A., Shepherd J.G. On the analysis of catch and effort data // J. Cons. Int. Explor. Mer. — 1983. — Vol. 41. — P. 81–84.

Maunder M.N., Punt A.E. A review of integrated analysis in fisheries stock assessment // Fish. Res. — 2013. — Vol. 142. — P. 61–74. DOI: 10.1016/j.fishres.2012.07.025.

McAllister M.K., Ianelli J.N. Bayesian stock assessment using catch-age data and the sampling/importance resampling algorithm // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1997. — Vol. 54, № 2. — P. 284–300. DOI: 10.1139/f96-285.

Methot R.D. Synthesis model: an adaptable framework for analysis of diverse stock assessment data // International North Pacific Fisheries commission. — 1990. — Vol. 50. — P. 259–277.

Methot R.D., Wetzel C.R. Stock synthesis: a biological and statistical frame-work for fish stock assessment and fishery management // Fish. Res. — 2013. — Vol. 142. — P. 86–99.

Nielsen A., Berg C.W. Estimation of time-varying selectivity in stock assessments using state-space models // Fish. Res. — 2014. — Vol. 158. — P. 96–101.

Nielsen A., Hintzen N.T., Mosegaard H. et al. Multi-fleet state-space assessment model strengthens confidence in single-fleet SAM and provides fleet-specific forecast options // ICES J. Mar. Sci. — 2021. — Vol. 78, Iss. 6. — P. 2043–2052. DOI: 10.1093/icesjms/fsab078.

Patterson K.R. Technical reference for the Integrated Catch-at-Age Programmes, Version 1.2 : SOAFD Marine Laboratory. — Aberdeen, 1994. — 13 p.

Perreault A.M.J., Wheeland L.J., Morgan M.J., Cadigan N.G. A state-space stock assessment model for American plaice on the Grand Bank of Newfoundland // J. Northw. Atl. Fish. Sci. — 2020. — Vol. 51. — P. 45–104. DOI: 10.2960/J.v51.m727.

Pope J.G. An investigation of the accuracy of Virtual Population Analysis using cohort analysis // ICNAF Res. Bull. — 1972.— № 9. — P. 65–74.

Pope J.G., Shepherd J.G. A simple method for consistent interpretation of catch-at-age data // J. Cons. Cons. Int. Explor. Mer. — 1982. — Vol. 40. — P. 176–184.

Särkkä S. and Hartikainen J. On Gaussian Optimal Smoothing of Non-Linear State Space Models // IEEE Transactions on Automatic Control. — 2010. — Vol. 55, № 8. — P. 1938–1941. DOI: 10.1109/TAC.2010.2050017.

Vasilyev D.A., Kizner Z.I. Instantaneous Separable VPA (ISVPA) // ICES J. Mar. Sci. — 1997. — Vol. 54, № 3. — P. 399–411.

References

Aoki, M., *Optimizatsiya stokhasticheskikh sistem* (Optimization of stochastic systems), Moscow: FIZMATLIT, 1971.

Varkentin, A.I., Malykh, K.M., and Ilyin, O.I., Some data on the selectivity of the fishery walleye pollock in mid-water trawls in the north-eastern part of the Sea of Okhotsk, pacific waters adjacent to Kamchatka and the northern Kuril Islands, *Vopr. Rybolov.*, 2021, vol. 22, no. 2, pp. 93–109. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-2-93-109

Varkentin, A.I., Sergeeva, N.P., Ilyin O.I., and Ovsyannikov E.E., Walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*, Pallas, 1814) fishery, size and age composition, state of stocks and catch prospects in the waters adjacent to Kamchatka peninsula and Northern Kuril Islands, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2021, vol. 60, pp. 5–42. doi 10.15853/2072-8212.2021.60.5-42

Ilyin, O.I., Varkentin, A.I., and Smirnov, A.V., On one model approach to assessment of state for the stock of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the northern Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 186, pp. 107–117. doi 10.26428/1606-9919-2016-186-107-117

Ilyin, O.I., Sergeeva, N.P., and Varkentin, A.I., Estimation of reserves and forecasting of TAC of East Kamchatka pollock (*Theragra chalcogramma*) based on a precautionary approach, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 151, pp. 62–74.

Sage, E. and Mels, J., *Teoriya otsenki i yeye primeneniye v svyazi i upravlenii* (Theory of evaluation and its application in communication and management), Moscow: Svyaz′, 1976.

Sinitsyn, I.N., *Fil'try Kalmana i Pugacheva* (Kalman and Pugachev Filters), Moscow: Universitetskaya kniga, Logos, 2006.

Aanes, S. and Pennington, M., On estimating the age composition of the commercial catch of Northeast Arctic cod from a sample of clusters, *ICES J. Mar. Sci.*, 2003, vol. 60, no. 2, pp. 297–303. doi 10.1016/s1054-3139(03)00008-0

Aeberhard, W.H., Flemming, J.M., and Nielsen, A., Review of State-Space Models for Fisheries Science, *Annual Review of Statistics and Its Application*, 2018, vol. 5, no. 1, pp.215–235. doi 10.1146/annurev-statistics-031017-100427

Berg, C.W. and Nielsen, A., Accounting for correlated observations in an age-based state-space stock assessment model, *ICES J. Mar. Sci.*, 2016, vol. 73, no. 7, pp. 1788–1797. doi 10.1093/icesjms/fsw046

Berg, C.W., Nielsen, A., and Kristensen, K., Evaluation of alternative age-based method for estimating relative abundance from survey data in relation to assessment models, *Fish. Res.*, 2013, vol. 151, pp. 91–99. doi 10.1016/j.fishres.2013.10.005

Bull, B., Francis, R.I.C.C., Dunn, A., McKenzie, A., Gilbert, D.J., Smith, M.H., Bian, R., and Fu, D., CASAL (C++ algorithmic stock assessment laboratory): CASAL User Manual v2.30-2012/03/21, *NIWA Tech. Rep. 135*, Wellington, 2012.

Cadigan, N.G., A state-space stock assessment model for northern cod, including under-reported catches and variable natural mortality rates, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2016, vol. 73, no. 2, pp. 296–308. doi 10.1139/cjfas-2015-0047

Deriso, R.B., Quinn, T.J., and Neal, P.R., Catch-age analysis with auxiliary information, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1985, vol. 42, pp. 815–824.

Doubleday, W.G., A Least Squares Approach to analyzing catch at age data, *ICNAF, Res. Bull.*, 1976, no. 12, pp. 69–81.

Fournier, D. and Archibald, C.P., A general theory for analyzing catch at age data, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1982, vol. 39, pp. 1195–1203.

Fournier, D.A., Hampton, J., and Sibert, J.R., MULTIFAN-CL: a length-based, age-structured model for fisheries stock assessment, with application to South Pacific albacore, *Thunnus alalunga*, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1998, vol. 55, no. 9, pp. 2105–2116.

Fournier, D.A., Skaug, H.J., Ancheta, J., Sibert, J., Ianelli, J., Magnusson, A., Maunder, M.N., and Nielsen, A., AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of

highly parameterized complex nonlinear models, *Optimization Methods and Software*, 2012, vol. 27, no. 2, pp. 233–249. doi 10.1080/10556788.2011.597854

Francis, R.C., Replacing the multinomial in stock assessment models: A first step, *Fish. Res*., 2014, vol. 151, pp. 70–84. doi 10.1016/j.fishres.2013.12.015

Grewal, M.S. and Andrews, A.P., Kalman Filtering: Theory and Practice, NewJersey: Prentice-Hall, 1993.

Gudmundsson, G. Time series analysis of catch-at-age observations, *J. Royal Statis. Society: Ser. C (Applied Statistics)*, 1994, vol. 43, no. 1, pp. 117–126. doi 10.2307/2986116

Gudmundsson, G. and Gunnlaugsson, T., Selection and estimation of sequential catch-at-age models, *Can. J. Fish. Aquat. Sci*., 2012, vol. 69, no. 11, pp. 1760–1772.

Gulland, J.A., Manual of methods for fish assessment. Part. 1. Fish population analysis, *FAO Man. Fish. Sci.*, 1969, no. 4.

Hilborn, R., Maunder, M.N., Parma, A., Ernst, B., Paynes, J., and Starr, P.J., *Documentation for a general age-structured Bayesian stock assessment model: code named Coleraine*, Seattle, Washington: Fisheries Research Institute, University of Washington, 2000. (FRI/UW 00/01).

Hrafnkelsson, B. and Stefánsson, G., A model for categorical length data from groundfish surveys, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2004, vol. 61, no. 7, pp. 1135–1142. doi 10.1139/f04-049

Julier, S.J., Uhlmann, J.K., and Durrant-Whyte, H., A new approach for filtering nonlinear systems, in *Proc. of the "American Control Conference"*, Seattle, 1995, pp. 1628–1632.

Kristensen, K., Nielsen, A., Berg, C.W., Skaug, H., and Bell, B.M., TMB: automatic differentiation and laplace approximation, *Journal of Statistical Software*, 2016, vol. 70, no. 5, pp. 1–21. doi 10.18637/jss.v070.i05

Laurec, A. and Shepherd, J.G., On the analysis of catch and effort data, *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 1983, vol. 41, pp. 81–84.

Maunder, M.N. and Punt A.E., A review of integrated analysis in fisheries stock assessment, *Fish. Res.*, 2013, vol. 142, pp. 61–4. doi 10.1016/j.fishres.2012.07.025

McAllister, M.K. and Ianelli, J.N., Bayesian stock assessment using catch-age data and the sampling/importance resampling algorithm, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1997, vol. 54, no. 2, pp. 284–300. doi 10.1139/f96-285

Methot, R.D., Synthesis model: an adaptable framework for analysis of diverse stock assessment data, *International North Pacific Fisheries commission*, 1990, vol. 50, pp. 259–277.

Methot, R.D. and Wetzel, C.R., Stock synthesis: a biological and statistical frame-work for fish stock assessment and fishery management, *Fish. Res*., 2013, vol. 142, pp. 86–99.

Nielsen, A. and Berg, C.W., Estimation of time-varying selectivity in stock assessments using state-space models, *Fish. Res*., 2014, vol. 158, pp. 96–101.

Nielsen, A., Hintzen, N.T., Mosegaard, H., Trijoulet, V., and Berg, C.W., Multi-fleet state-space assessment model strengthens confidence in single-fleet SAM and provides fleet-specific forecast options, *ICES J. Mar. Sci.*, 2021, vol. 78, no. 6, pp. 2043–2052. doi10.1093/icesjms/fsab078

Patterson, K.R., Technical reference for the Integrated Catch-at-Age Programmes, Version 1.2, *SOAFD Marine Laboratory*, Aberdeen, 1994.

Perreault, A.M.J., Wheeland, L.J., Morgan, M.J., and Cadigan, N.G., A state-space stock assessment model for American plaice on the Grand Bank of Newfoundlan, *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 2020, vol. 51, pp. 45–104. doi 10.2960/J.v51.m727

Pope, J.G., An investigation of the accuracy of Virtual Population Analysis using cohort analysis, *ICNAF Res. Bull.*, 1972, no. 9, pp. 65–74.

Pope, J.G. and Shepherd, J.G., A simple method for consistent interpretation of catch-at-age data, *J. Cons. Cons. Int. Explor. Mer.*, 1982, vol. 40, pp. 176–184.

Särkkä, S. and Hartikainen, J., On Gaussian Optimal Smoothing of Non-Linear State Space Models, *IEEE Transactions on Automatic Control*, 2010, vol. 55, no. 8, pp. 1938–1941. doi 10.1109/TAC.2010.2050017

Vasilyev, D.A. and Kizner, Z.I., Instantaneous Separable VPA (ISVPA), *ICES J. Mar. Sci*., 1997, vol. 54, no. 3, pp. 399–411.

Поступила в редакцию 13.05.2022 г.

После доработки 26.07.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

The article was submitted 13.05.2022; approved after reviewing 26.07.2022; accepted for publication 1.09.2022

Известия ТИНРО

2022 **Том 202, вып. 3. С. 623–639.**

Izvestiya TINRO, 2022, Vol. 202, No. 3, pp. 623–639.

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ
ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES

Научная статья
УДК [574.587:504.5](265.54)
DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-623-639
EDN: FZIAEB

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ МАКРОЗООБЕНТОСА ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ ПО ОТНОШЕНИЮ К ЗАГРЯЗНЕНИЮ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ

А.В. Мощенко, Т.А. Белан, Б.М. Борисов*
Дальневосточный региональный научно-исследовательский
гидрометеорологический институт,
690091, г. Владивосток, ул. Фонтанная, 24

Аннотация. На основе результатов многолетних наблюдений (1992–2019 гг.) при помощи иерархических моделей логистической регрессии Хаусмана-Олфа-Фреско изучено распределение 211 видов и более крупных таксонов донных животных вдоль градиента химического загрязнения грунтов (индекса *TPF*) с использованием частоты встречаемости и плотности поселения представителей макрозообентоса. Это позволило получить параметры, необходимые для классификации исследованных организмов по отношению к данному фактору: координату среднего значения кривых отклика, положение оптимума, ширину внешней и центральной ниш. С применением указанных показателей и алгоритма нечетких множеств разработана классификация, подразделяющая макрозообентос на 5 групп — крайне и сильно чувствительных, а также умеренно толерантных, толерантных и экстремально толерантных к загрязнению (соответственно ES, S, MT, T и ET). Все они по отношению к контаминации могут быть стенобионтами, стено-эврибионтами и эврибионтами. В группах ES и S преобладают стенобионты, в группах T и ET — эврибионты (оппортунисты II и I порядка), в группе MT доля разных по биотности организмов примерно одинакова. Полученная классификация облегчает интерпретацию изменений состава и структуры донного населения на акваториях, подверженных антропогенному стрессу.

Ключевые слова: градиент загрязнения, донные отложения, залив Петра Великого, макрозообентос, кривая отклика, нечеткие множества, классификация

Для цитирования: Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М. Распределение и классификация макрозообентоса залива Петра Великого Японского моря по отношению к загрязнению донных отложений // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 623–639. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-623-639. EDN: FZIAEB.

* *Мощенко Александр Владимирович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, avmoshchenko@mail.ru, ORCID 0000-0001-6600-5654; Белан Татьяна Алексеевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, tbelan@ferhri.ru; Борисов Борис Михайлович, научный сотрудник, boris-borisov-54@mail.ru.*

© Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М., 2022

Original article

Distribution and classification of macrozoobenthos in Peter the Great Bay of Japan Sea in relation to contamination of bottom sediments

Alexander V. Moshchenko*, Tatyana A. Belan, Boris M. Borisov*****
*, **, *** Far-Eastern Regional Hydrometeorological Research Institute,
24, Fontannaya St., Vladivostok, 690091, Russia
* D.Biol., leading researcher, avmoshchenko@mail.ru, ORCID 0000-0001-6600-5654
** Ph.D., leading researcher, tbelan@ferhri.ru
*** researcher, boris-borisov-54@mail.ru

Abstract. Distribution of 211 species and larger taxa of benthic animals is considered along the gradient of chemical contamination in bottom sediments (by *TPF* index) on the data of long-term observations (1992–2019), using hierarchical Hausman-Olf-Fresco logistic regression models. Frequency of occurrence and density in settlements are used as the quantitative measures of the macrozoobenthos distribution. Parameters of the species relation to contamination are determined, as mean coordinate of the response curves, position of the optimum, and width of the outer and central niches. By these parameters, using the fuzzy sets algorithm, the taxa are classified to five groups: i) extremely sensitive; ii) highly sensitive; iii) moderately tolerant; iv) tolerant; and v) extremely tolerant to pollution (ES, S, MT, T and ET, respectively). Both stenobionts, steno-eurybionts and eurybionts are presented in each group, but the stenobionts dominate in ES and S groups and the eurybionts prevail in T and ET groups, being the opportunists of the II and I order, while the taxa of different biontity are equally presented in MT group. The classification could be used for interpretation of changes in composition and structure of macrozoobenthos in the areas subjected to anthropogenic pollution.

Keywords: gradient of contamination, bottom sediments, Peter the Great Bay, macrozoobenthos, response curve, fuzzy sets, classification

For citation: Moshchenko A.V., Belan T.A., Borisov B.M. Distribution and classification of macrozoobenthos in Peter the Great Bay of Japan Sea in relation to contamination of bottom sediments, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr*., 2022, vol. 202, no. 3, pp. 623–639. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-623-639. EDN: FMKCOF.

Введение

Высокий уровень контаминации прибрежных акваторий зал. Петра Великого и отсутствие выраженных тенденций к ее снижению в последнее десятилетие требуют применения эффективных методов мониторинга морской среды, позволяющих оперативно получать наглядные и легко интерпретируемые данные о ее статусе [Мощенко и др., 2019, 2021а]. В этом отношении приоритетным является контроль гидробиологических показателей (параметров макрозообентоса в нашем случае), поскольку он обеспечивает возможность прямой оценки состояния водных экосистем, испытывающих вредное влияние антропогенных факторов [Израэль, 1979]. Для разработки таких методов необходимо знать индивидуальные отклики видов на воздействие загрязнения и, соответственно, иметь классификацию животных относительно этого фактора.

М. Глемарек и С. Хайли [Glémarec, Hily, 1981; Hily, 1984; Glémarec, 1986; Hily et al., 1986; Grall, Glémarec, 1997] предложили разделять макрофауну рыхлых грунтов на 5 групп, представители которых различаются между собой по распределению вдоль градиента стрессового фактора, например концентрации органического углерода ($C_{орг}$). Первая группа включает виды, которые очень чувствительны к содержанию $C_{орг}$ и встречаются только в чистых биотопах, вторая — виды, индифферентные к росту $C_{орг}$ (в небольших количествах они всегда присутствуют без заметных изменений во времени). К третьей группе относят виды, толерантные к повышению содержания органического вещества; они встречаются и при нормальных условиях, но могут давать «вспышки» плотности при умеренном увеличении $C_{орг}$. В четвертую группу входят виды-оппортунисты 2-го порядка, в пятую — виды-оппортунисты 1-го порядка.

Данная классификация лежит в основе многих методов оценки состояния морской среды с позиций деградации и восстановления [Majeed, 1987]. В частности, на ней основано определение индексов *AMBI* и *M-AMBI* — одних из основных «инструментов», с помощью которых в ЕС оценивается экологический статус донного населения [2000/60/EC, 2000*; 2008/56/EC, 2008**; Mee et al., 2008; Van Hoey et al., 2010]. Первый из этих индексов определяется по сумме удельных плотностей указанных групп видов по отношению к содержанию $C_{орг}$ в донных отложениях, второй — на основе процедуры факторного анализа с использованием *AMBI*, индексов видового богатства Маргалефа и разнообразия Шеннона-Винера [Borja et al., 2000, 2004; Muxika et al., 2007]. В то же время авторы этих параметров считают градиенты эвтрофикации и загрязнения идентичными, хотя нигде не акцентируют на этом внимания. Кроме того, отнесение видов к той или иной группе часто основано лишь на экспертных оценках. Адаптация этих индексов к условиям зал. Петра Великого выполнена ранее [Мощенко и др., 2021б].

Наши многочисленные наблюдения показывают, что схемы распределения величин показателей, характеризующих эвтрофикацию и химическое загрязнение, похожи, но отнюдь не тождественны. Например, коэффициент детерминации у содержания $C_{орг}$ в грунтах и уровня их химического загрязнения (индекс *TPF*) составляет всего около 58 % [Отчет…, 2021***]. Более того, в настоящее время эвтрофикация и загрязнение обусловлены действием разных факторов: для первой это терригенный сток, для второго — сток индустриальный, включая эоловый разнос и прочее, что статистически доказано применением конфирматорного факторного анализа [Мощенко и др., 2019, 2021а].

Для характеристики общего уровня загрязнения грунтов ранее [Belan, Moshchenko, 2005] был предложен индекс *TPF*, представляющий собой среднюю величину суммы ранжированных концентраций углеводородов, фенолов, свинца, меди и ДДТ. Эти элементы и соединения относятся к приоритетным загрязняющим веществам, а их набор для зал. Петра Великого был определен методами факторного анализа. Вдоль градиента *TPF* представители макрофауны постепенно сменяют друг друга, образуя своеобразный ряд, в котором каждый из них максимально обилен при конкретном уровне загрязнения; заканчивают этот ряд виды-оппортунисты 1-го порядка (самые «грязные» акватории) [Мощенко, Белан, 2007]. Однако к настоящему времени нами накоплен гораздо более обширный материал, включающий результаты измерений концентраций приоритетных загрязняющих веществ и наблюдений над видовым составом донной фауны, что позволяет произвести более экстенсивное исследование.

Цель работы — оценить распределение видов и более крупных таксонов макрозообентоса вдоль градиента загрязнения и на этой основе классифицировать его представителей по отношению к данному фактору, причем на максимально формализованной основе, что исключало бы привлечение субъективных оценок.

Материалы и методы

Отбор и обработка проб. В работе использованы результаты съемок ДВНИГМИ и ННЦМБ ДВО РАН (1992–2019 гг.) в зал. Петра Великого (заливы Посьета, Стрелок, Амурский и Уссурийский, акватория к северу от устья р. Туманной, прол. Босфор Восточный, бухты Рифовая, Золотой Рог и Диомид), а также данные для отдельных станций, опробованных в этом районе до 1990 г., всего 271 станция (рис. 1). Пробы

* 2000/60/EC. Water Framework Directive. 2000. https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=celex:32000L0060 (дата обращения 10.11.2020).

** 2008/56/EC. Marine Strategy Framework Directive. 2008. https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX%3A32008L0056 (дата обращения 10.11.2020).

*** Отчет ФГБУ «ДВНИГМИ» Систематизированные данные по факторам среды и общим характеристикам сообществ макрозообентоса. 2021. 110 с. http://ferhri.ru/images/stories/FERHRI/NIR/Otchety/otchet_4.6.2_2021_moschenko.pdf.

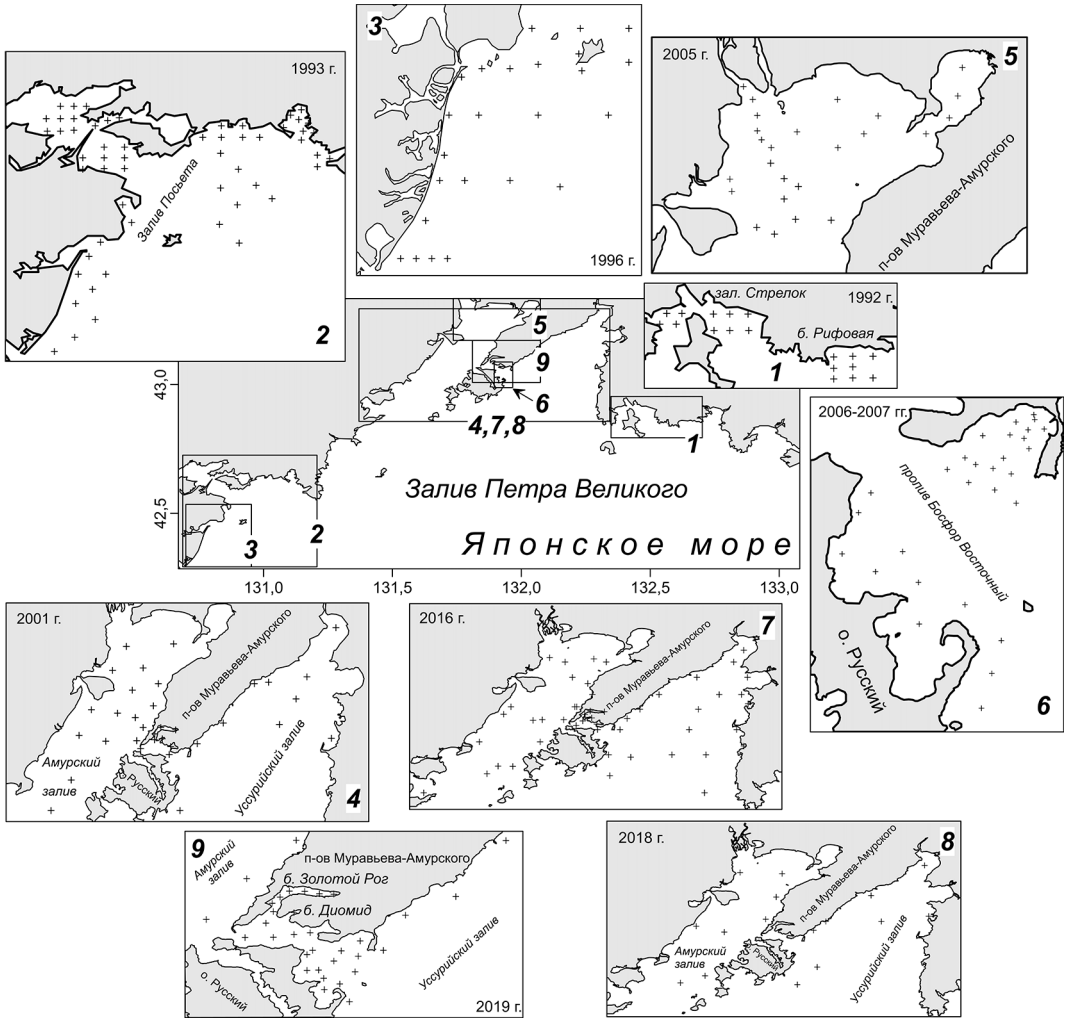


Рис. 1. Районы работ на акватории зал. Петра Великого в разные годы: *цифры* — полигоны, *крестики* — станции

Fig. 1. Areas of sampling in Peter the Great Bay in certain years: *numerals* — polygons, *crosses* — stations

грунта отбирали дночерпателем Ван-Вина (0,11 м^2, 1–4 пробы, всего 727 проб); на каждой станции часть верхнего слоя осадков (2–3 см) одной из проб замораживали для последующего измерения концентраций загрязняющих веществ. Для биологического анализа грунт промывали на сите с ячеей 1 мм и фиксировали остатки 4 %-ным буферным раствором формальдегида.

Концентрации Cu, Pb, углеводородов, фенолов и пестицидов — суммы ДДТ и его метаболитов ДДД и ДДЭ — измеряли в лаборатории мониторинга загрязнения морских вод Приморского УГМС по стандартным методикам Росгидромета*. Таксономическая принадлежность макрозообентоса установлена сотрудниками ДВНИГМИ и ННЦМБ ДВО РАН. Животных, определенных до вида или более высокого таксономического ранга, подсчитывали и взвешивали с точностью до 0,01 г после обсушивания. Данные пересчитывали на 1 м^2 площади дна; в работе использованы абсолютная частота

* Определение загрязняющих веществ в пробах морских донных отложений и взвеси: методические указания. РД 52.10.556-95. М.: Федер. служба России по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, 1996. 56 с.

встречаемости и плотность поселения представителей макрозообентоса (далее — встречаемость и плотность, F_q и A).

Анализ данных. Общий уровень загрязнения характеризовали индексом *TPF* = (УВ + ФЕ + Pb + Cu + ΣДДТ)/5, где УВ, ФЕ, Pb, Cu и ΣДДТ — 5-ранговые оценки (*ln*-масштаб) содержания углеводородов, фенолов, свинца, меди, суммы ДДТ и его метаболитов [Belan, Moshchenko, 2005]. Степень антропогенного нарушения бентоса оценивали методом, основанным на зависимости индекса Шеннона-Винера для двустворчатых моллюсков (H_b') от *TPF* [Мощенко, Белан, 2007, 2008]. Показатели этих нарушений — величины ERL_q и ERM_q (*TPF* = 2,8 и 3,2) — ограничивают область прогрессивной деградации — почти линейного падения H_b'.

Статистический анализ. Для описания распределения макрозообентоса вдоль градиента *TPF* использовали иерархические модели логистической регрессии Хаусмана-Олфа-Фреско, реализованные в модуле eHOF [https://cran.r-project.org/web/packages/eHOF/eHOF.pdf] среды R [Huisman et al., 1993; Jansen, Oksanen, 2013; Jansen, 2022]. Считается, что эти модели позволяют наиболее гибко учитывать всю совокупность априорных ограничений и теоретических предположений, традиционно связываемых с характером кривых отклика, и, вероятно, предоставляют наилучший результат с экологической точки зрения [Шитиков, Розенберг, 2013].

Всего существует 7 типов моделей (кривых отклика — КО) возрастающей сложности. Модель I типа представляет собой «плоский ответ», означающий отсутствие тренда в обилии вида вдоль градиента фактора. КО II типа представлена монотонным сигмоидом с вершиной на одном из концов градиента, III типа — также является монотонным сигмоидом, но имеет плато ниже максимального значения обилия. Кривая IV типа обладает классической формой видового отклика — одновершинной симметричной моделью, V — унимодальной асимметричной моделью, а КО VI и VII типов характеризуются наличием двух оптимумов, причем у шестого они одинаковы. Выбор модели, описывающей распределение вида вдоль градиента фактора в наилучшей степени, производится на основе оценок стандартных отклонений и информационных критериев Акаике и Байеса. К сожалению, у этих моделей есть существенный недостаток — в выборке должно присутствовать как минимум 10 ненулевых значений. В нашем случае такое ограничение ведет к почти четырехкратному сокращению числа видов (примерно 25 %), чей отклик было бы возможно смоделировать. Поэтому для видов, найденных на 5–9 станциях, в выборку плотностей с помощью генератора случайных чисел были добавлены значения 0,1 (для F_q — 1) внутри диапазона встречаемости. Это увеличило число охваченных моделированием видов до 40 %.

Для классификации представителей макрозообентоса по отношению к загрязнению применяли процедуру, основанную на теории нечетких множеств (далее — НМ, метрика — эвклидово расстояние)*. Этот метод использует коэффициент разделения Данна и предполагает, что каждый объект принадлежит к нескольким кластерам сразу, но «притягивается» к ним с разной силой [Шитиков, Розенберг, 2013]. Предварительно для определения приблизительного количества групп использовали различные варианты кластерного анализа [Ким и др., 1989]. Статистическую значимость разбиения на группы оценивали на основе пермутационного теста ANOSIM с вычислением общей статистики *R* (нулевая гипотеза H_0 — агломерация отсутствует)**.

Кроме того, в работе использованы линейный регрессионный анализ с вычислением коэффициента корреляции (r), параметров регрессии (b_i) и их статистической оценкой (ANOVA и проверка нулевой гипотезы H_0: $r = 0$ — влияние фактора «модель» отсутствует, $b_i = 0$) [Боровиков, Боровиков, 1998]. Для проверки данных на соответствие

* Шипунов А.Б., Коробейников А.И., Балдин Е.М. Анализ данных с R (II). https://www.inp.nsk.su/~baldin/DataAnalysis/R/R-07-datamining.pdf.

** Statistical analysis and interpretation of marine community data: reference methods for marine pollution studies. UNEP, 1995. № 64. 75 p.

нормальному распределению и гомоскедастичности применяли тесты Шапиро-Уилка и Левене (H_0: распределение соответствует нормальному и внутригрупповые дисперсии равны), а для трансформации результатов наблюдений — алгоритм Бокса-Кокса, реализованный в пакете 'AID' среды R [Мастицкий, Шитиков, 2014].

Результаты и их обсуждение

В период работ на изученных акваториях обнаружено 557 видов и таксонов более высокого ранга макрозообентоса. Абсолютная встречаемость в 5 раз и более наблюдалась у 211 его представителей. Для встречаемости и плотности этих животных были получены 422 кривых отклика, причем в обоих случаях преобладали модели IV типа (рис. 2). Для плотности вторыми по частоте появления были асимметричные КО V типа, третьими — двухвершинные VII типа, затем — по убывающей — модели III, II, I и VI типов. У встречаемости КО II, III и V типов наблюдались примерно с равной частотой, за ними следовали I и VII модели, КО VI типа отмечены не были. Модели I типа были обнаружены у 20 таксонов донных животных (у 5 по плотности и у 18 — по встречаемости; по обоим показателям — у полихеты *Ampharete acutifrons* и гребешка *Mizuhopecten yessoensis*). Таким образом, непригодными для дальнейшего анализа оказались 22 модели, и в результате далее рассматриваются КО 206 таксонов макрозообентоса по плотности и 193 — по встречаемости. Кривые отклика всех изученных таксонов, а также основные параметры моделей приведены в приложении (рис. 1–29, табл. 1, 2*).

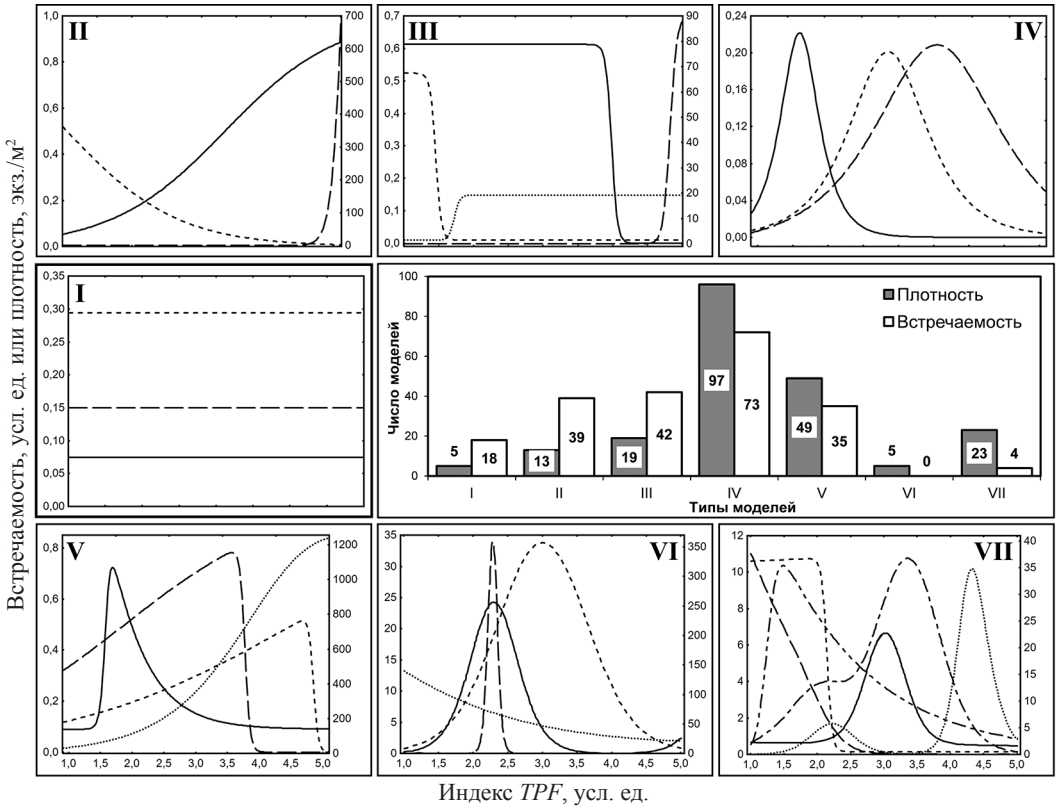


Рис. 2. Доля и количество полученных моделей — кривых отклика — для плотности поселения и встречаемости таксонов макрозообентоса: *римские цифры* — типы моделей

Fig. 2. Portion and number of the models (response curves) obtained for population density and occurrence of macrozoobenthic taxa: *Roman numerals* — types of models

* Приложение размещено на странице статьи на сайте журнала [http://izvestiya.tinro-center.ru] как дополнительный файл.

Кривые отклика II–VII типов весьма разнообразны. Даже КО IV типа могут быть сильно лево- или правоасимметричными, причем до такой степени, что точка, отделяющая области оптимума и субоптимума (левая или правая), отсутствует (рис. 2). У моделей III и V типов смещение точки оптимума вдоль градиента *TPF* иногда приводит к такой КО, которая могла бы быть описана моделью II типа. Самыми разнообразными являются модели VI и особенно VII типа; среди них можно выделить следующие варианты:

1 — выражен только один пик, как у моделей IV и V типов;

2 — дополнительный пик имеется, но, скорее всего, он возникает из-за специфики данных;

3 — модель имеет форму КО II типа и, соответственно, одну вершину;

4 — модель близка по форме к КО III типа;

5 — слабый дополнительный пик или он «слит» с основным;

6 — отчетливый дополнительный пик, хотя и существенно менее выраженный, чем основной.

Распределение морской звезды *Asterias amurensis* и амфиподы *Protomedeia* sp. (по F_q) вдоль градиента загрязнения представлено вторым вариантом КО, полихет *Phyllodoce groenlandica* и *Dipolydora cardalia* — четвертым и пятым. Среди КО по плотности наиболее часто встречается второй вариант, причем чаще всего дополнительный пик приходится либо на начало, либо на конец диапазона *TPF*, что делает эти модели почти идентичными таковым первого варианта. Это КО все того же *A. amurensis*, представителей семейств многощетинковых червей Capitellidae и Phyllodocidae и других полихет — *D. cardalia*, *Eteone bistriata*, *Eulalia bilineata*, *Harmothoe* sp., *Magelona pacifica*, *Nephtys caeca*, *Pherusa plumosa*, — двустворчатых моллюсков *Ennucula tenuis* и *Theora lubrica*, приапулиды *Priapulus caudatus*.

К чисто первому варианту (по *A*) относятся КО двустворчатых моллюсков *Acila insignis* (VII тип модели) и *Arcuatula senhousia* (VI), кумовых раков *Diastylis alaskensis* (VII), полихет *Lumbrineris japonica* (VI), *Magelona longicornis*, *Melinna elisabethae* (VII тип), форониды *Phoronopsis harmeri* (VI). К третьему — КО двустворки *Axinopsida subquadrata* (VI), многощетинковых червей *Glycera* sp. и *Nephtys* sp., к четвертому — бивалвии *Mya arenaria*, змеехвостки *Ophiura sarsii* и полихет *Pectinaria* sp., к пятому — гастроподы *Philinopsis giglioli*, к шестому — полихет *Nereis* sp. (у всех VII тип модели). Лишь у последнего вида КО имеет отчетливый дополнительный экстремум, причем его появлению имеется четкое объяснение.

Крупная, более 10 см в длину и около сантиметра в диаметре полихета *Nereis* sp. — постоянный обитатель (несколько десятков лет) бухты Золотой Рог, наиболее загрязненной и эвтрофированной среди изученных акваторий. Однако наши материалы включают сборы и из других, гораздо более чистых районов зал. Петра Великого, причем разных лет и обработанных специалистами разных учреждений. Нереисы весьма представительны в районе исследований и не исключено, что под видом *Nereis* sp. были идентифицированы другие представители этого рода, по-иному откликающиеся на загрязнение. Например, это может быть *Nereis zonata*, оптимум КО которого явно близок таковому дополнительного пика модели *Nereis* sp. (прил. рис. 9).

Основные параметры кривых отклика, которые характеризуют распределение таксона вдоль градиента фактора среды, — это ширина внешней и центральной ниш, положение оптимума и субоптимумов (рис. 3).

Для классификации наиболее важными являются:

— среднее значение — среднее от измеренных величин *TPF* в пределах диапазона встречаемости таксона по этому параметру;

— координата оптимума, т.е. наивысшего отклика вида (максимума модели) в диапазоне *TPF*;

— координаты точек перегиба — границ между оптимумом и субоптимумом (точки, в которой выпуклая часть функции отделяется от вогнутой).

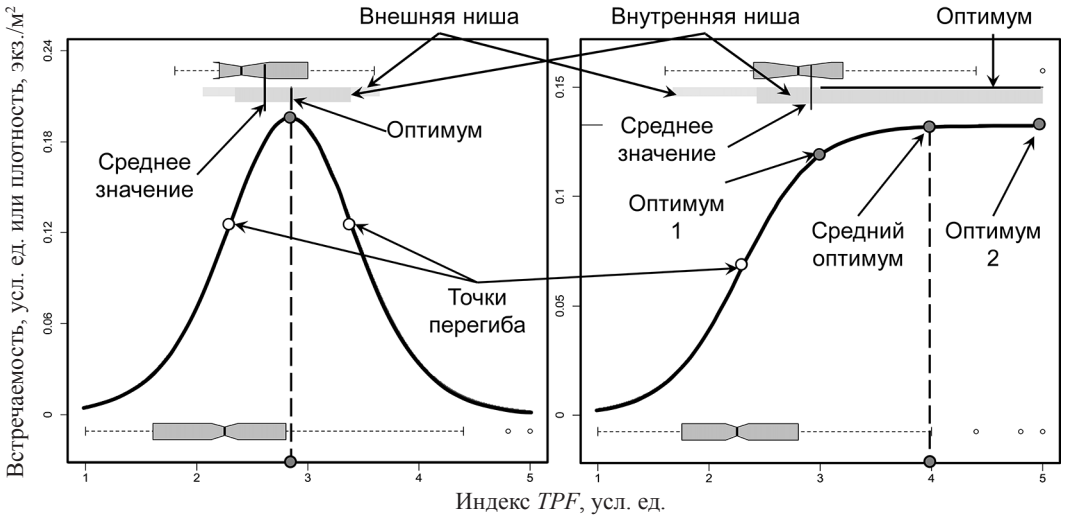


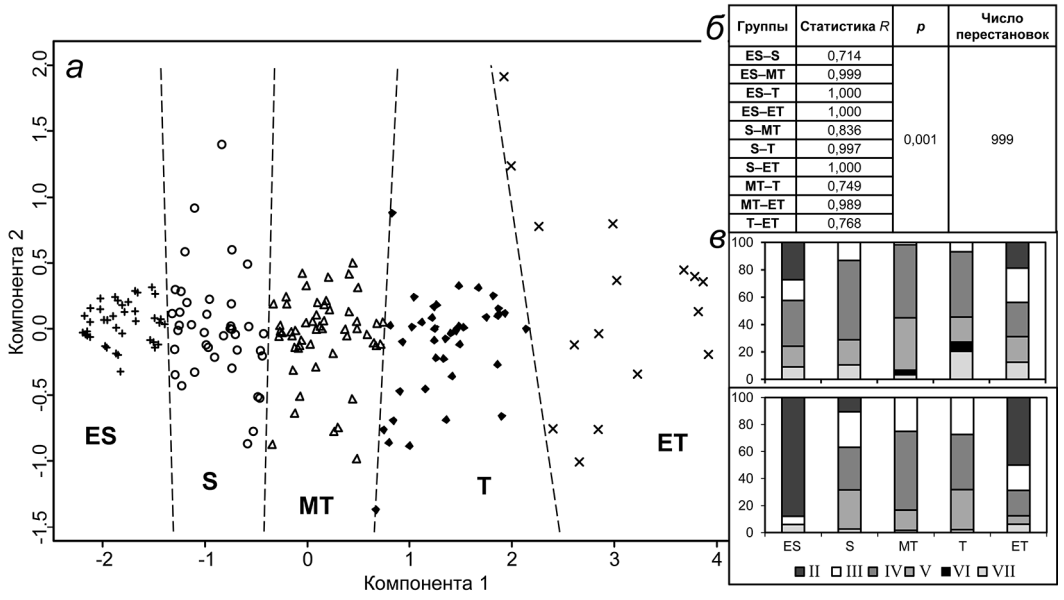
Рис. 3. Схема анализа кривых отклика и наиболее перспективные показатели
Fig. 3. Scheme of the response curve analysis and the most perspective parameters

К сожалению, обе точки перегиба нельзя определить у сильно асимметричных моделей, причем даже IV и V типов — когда одна из них выпадает из области определения *TPF*. У моделей II и III типов такая точка вообще одна, а у VI и VII их должно быть по четыре (теоретически). Поэтому сформулировать правило выбора этого параметра для дальнейшего анализа не представляется возможным. Диапазон изменений положения точки среднего значения существенно уже, чем у оптимума, что также снижает ценность первого показателя по сравнению со вторым.

Для классификационных построений используем координаты положения средних значений и оптимумов для КО встречаемости и плотности (для моделей III типа — средний оптимум) (рис. 3). Результаты предварительного кластерного анализа указывают на наличие примерно 5 групп гидробионтов (не показано). Применение алгоритма НМ позволяет объединить животных именно в 5 кластеров, причем такое разбиение подтверждается общими и частными результатами процедуры ANOSIM (рис. 4, прил. табл. 3). В группы ES, S, MT, T и ET вошли соответственно 41, 39, 53, 41 и 16 таксонов и, таким образом, всего было расклассифицировано 190 представителей макрозообентоса; из процедуры классификации были исключены таксоны, у которых КО описываются моделью I типа. Естественно, в группах ES и ET преобладают соответственно сильно лево- и правоасимметричные модели; в кластерах S, MT и T степень смещения точки оптимума в ту или другую сторону снижается, доминируют модели IV и V типов (для F_q весьма часты и КО III типа).

На рис. 4 показаны так называемые дискриминантные линии, проведенные от руки. К сожалению, трансформация данных не позволила достигнуть соответствия нормальному распределению и гомоскедастичности, что исключило возможность применения дискриминантного анализа (результаты тестов Шапиро-Уилка и Левене после трансформации: вероятность справедливости H_0 p = 0,000 во всех случаях). Кроме еще одного подтверждения полученной ординации, последняя процедура дала бы возможность получить математическое выражение для классификации других таксонов при поступлении новых данных и выполнить статистическую оценку вероятности их вхождения в тот или иной кластер.

Кривые отклика, полученные на основе объединенных внутри групп данных по встречаемости и плотности (в последнем случае данные были предварительно нормализованы по наибольшим значениям), представлены II–VI типами моделей (рис. 5). Модель II типа описывает оба параметра в кластере ET, сильно асимметричные КО VI



Группы	Статистика *R*	*p*	Число перестановок
ES–S	0,714	0,001	999
ES–MT	0,999		
ES–T	1,000		
ES–ET	1,000		
S–MT	0,836		
S–T	0,997		
S–ET	1,000		
MT–T	0,749		
MT–ET	0,989		
T–ET	0,768		

Рис. 4. Нечеткая классификация представителей макрозообентоса (**а**), частные результаты процедуры ANOSIM (**б**) и состав групп по типам моделей (**в**). Типы моделей обозначены римскими цифрами; компоненты объясняют 96,3 % дисперсии точек; ANOSIM: глобальная статистика $R = 0{,}881$, $p = 0{,}001$; диаграмма **в**: вверху — по плотности, внизу — по встречаемости

Fig. 4. Fuzzy classification of macrozoobenthic taxa (**а**), partial results of ANOSIM (**б**), and composition of the groups, by types of models (**в**; roman numerals — types of models, upper panel — for population density, bottom panel — for occurrence). The components explain 96.3 % of variability. ANOSIM: global statistics $R = 0.881$, $p = 0.001$

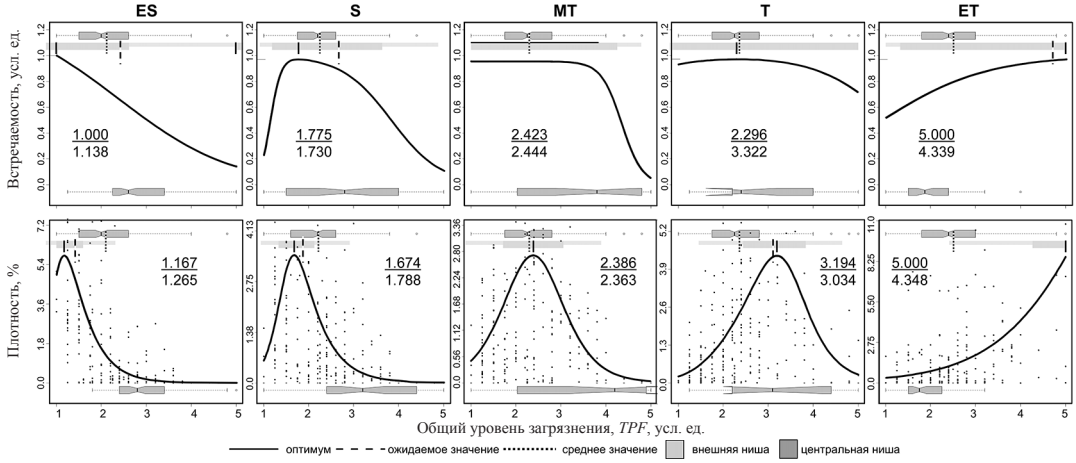


Рис. 5. Результаты классификации таксонов макрозообентоса (группы ES–ET): верхний и нижний ряды — кривые отклика, полученные на основе объединенных внутри групп данных соответственно по встречаемости и плотности. Цифры внутри диаграмм — координаты точек оптимума вдоль градиента *TPF*, усл. ед.: над чертой — для модели, под чертой — среднее для таксонов, включенных в группу

Fig. 5. Results of macrozoobenthic taxa classification (groups ES–ET): the top and bottom rows — response curves obtained for the data on occurrence and population density combined within groups, respectively. Numbers within diagrams — coordinates of optimum points along *TPF* gradient (conv. units): numerator — for model, denominator — mean value in group

и V типов наблюдаются в группе ES соответственно у встречаемости и плотности. КО кластеров S, MT и T представлены моделями IV и V типов, кроме F_q группы MT (III

тип). КО у групп ES, S и ET для F_q и A имеют близкие координаты точек оптимума. Однако у групп MT и T кривые отклика существенно различаются по форме, а у T — еще и по положению оптимумов: у F_q оно почти на единицу меньше, чем у A (даже ниже, чем его координата в группе MT). Следует отметить, что положение оптимума плотности группы T почти точно совпадает с границей окончания прогрессивной деградации донного населения — ERM_q ($TPF \approx 3{,}2$).

Размер ниш характеризует степень биотности таксона: чем они уже, тем он более стенобионтен и наоборот. Ширина внешней и ширина центральной ниш, как для плотности, так и для встречаемости, заметно коррелируют друг с другом (коэффициент детерминации $r^2 = 0{,}762$ и $0{,}657$, $p = 0{,}000$), но форма зависимостей и наклон линий регрессии явно определяются типом модели (рис. 6). Так, соотношение ширины ниш у модели III типа в большинстве случаев близко к единице, а линия регрессии — к таковой для равенства их размеров; зависимости для КО III, IV, V и VII типов явно линейные, а для II и VI — полиномиальные или экспоненциальные. Коррелированность размеров ниш отдельно взятых типов моделей обычно больше общей: для моделей II типа r^2 составляет 0,740 и 0,761 соответственно для плотности и встречаемости, у III типа — 0,935 и 0,977, у IV — 0,974 и 0,855, у V — 0,795 и 0,760, у VI — 0,931 (только плотность), у VII — 0,644 и 0,976 ($p < 0{,}000$). Следует подчеркнуть, что ширина ниш слабо, хотя и статистически значимо, коррелирует с абсолютной встречаемостью ($r^2 = 0{,}108$–$0{,}197$, $p < 0{,}000$), что свидетельствует о принципиальной корректности интерполяции значений перед построением КО редких таксонов.

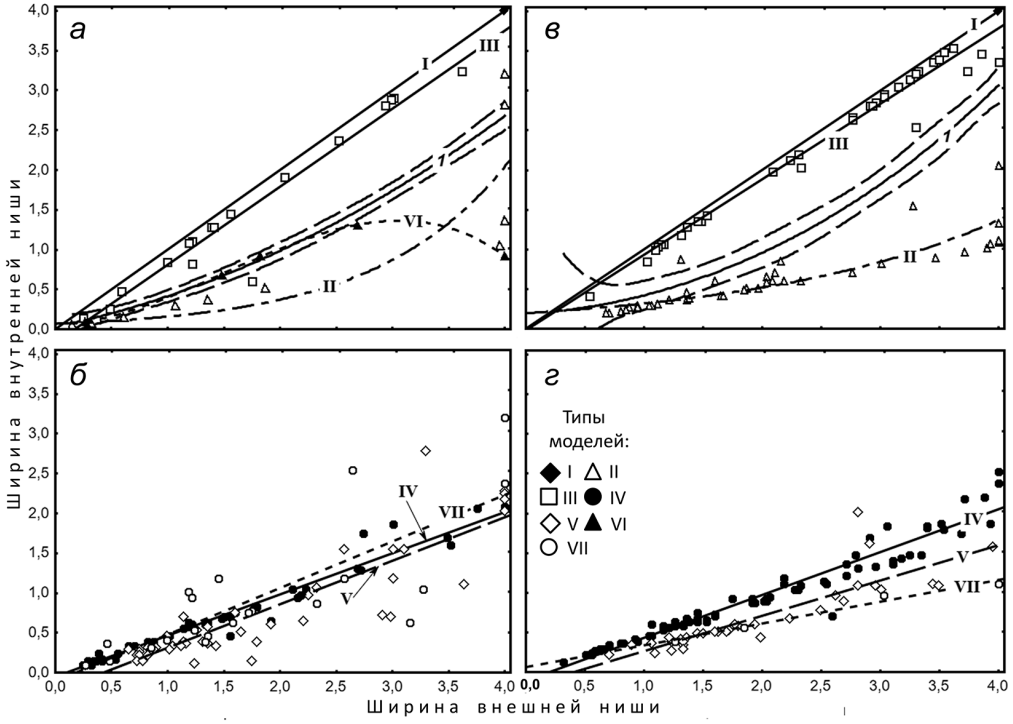


Рис. 6. Связь ширины центральной и внешней ниши, ед. *TPF*: **а**, **б** — плотность; **в**, **г** — встречаемость; *1* — все данные

Fig. 6. Relationship between widths of the central and outer niches (*TPF* units): **а**, **б** — population density; **в**, **г** — frequency of occurrence; *1* — all data pooled

Поскольку связь размеров внешней и центральной ниш велика, достаточно оставить один показатель, при этом первый из них выглядит предпочтительнее, поскольку полнее отражает встречаемость того или иного таксона вдоль градиента *TPF*. По размеру внешней ниши для плотности всех 211 таксонов макрозообентоса (включая КО,

описываемые моделью I типа), проранжировав ее значения на три класса, получаем 137 явных стенобионтов и по 37 — эври- и стено-эврибионтов (рис. 7). Распределение встречаемости по этим классам более равномерное — соответственно 77, 53 и 81 таксон. Такие различия связаны в основном со способностью исследованных гидробионтов давать так называемые «вспышки численности», и очень часто кривые отклика по *A* характеризуются наличием узкого пика, тогда как у КО по F_q он слабее выражен или отсутствует (прил. рис. 1–29). Поэтому лучше использовать градацию, основанную на ширине внешней ниши КО встречаемости.

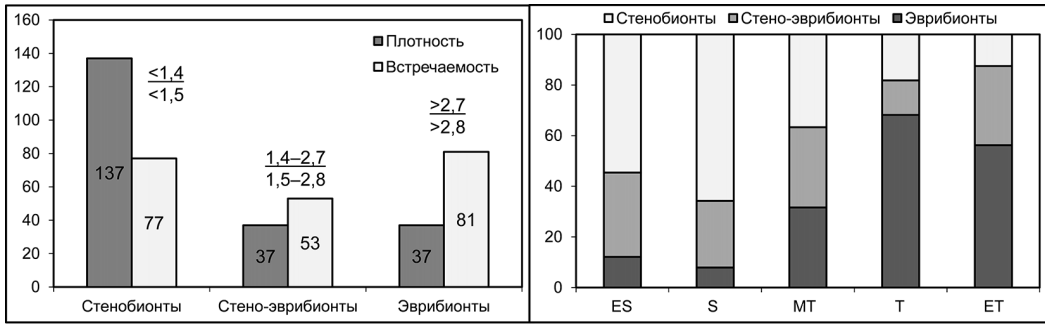


Рис. 7. Градации таксонов макрозообентоса по ширине внешней ниши (**а**) и состав групп по биотности (**б**): над чертой — для плотности, под чертой — для встречаемости, ед. *TPF*

Fig. 7. Gradation of macrozoobenthic taxa by width of outer niche (**а**) and composition of groups by biontity (**б**): numerator — for population density, denominator — for frequency of occurrence (*TPF* units)

Стенобионтные по отношению к загрязнению животные преобладают в группах ES и S, стено-эврибионты занимают второе место, а доля эврибионтов здесь невелика (рис. 7). В кластере MT количество разных по биотности представителей макрозообентоса примерно одинаково; эврибионты доминируют в группах T и ET. Таким образом, кластеры ES и S объединяют чистолюбивых (чувствительных к загрязнению), в основном стенобионтных и стено-эврибионтных животных, группа MT — умеренно толерантных к загрязнению гидробионтов, T и ET — толерантных и экстремально толерантных к загрязнению, большей частью эврибионтных, представителей донной фауны (соответственно оппортунистов II и I порядков). Большинство последних встречаются почти во всем диапазоне *TPF*, но получают преимущество на умеренно и сильно загрязненных участках акваторий, т.е. на фоне вырождения бентосного населения, причем оппортунисты II порядка заменяют «нормальную» фауну главным образом в пределах области прогрессивной деградации (между ERL_q и ERM_q, в диапазоне *TPF* 2,8–3,2).

Итак, с экологической точки зрения выполненный анализ позволяет описать выделенные группы гидробионтов следующим образом (приведены наиболее часто встречающиеся таксоны).

ES. Экстремально чувствительные (абсолютно не толерантные) к загрязнению, обычно стенобионтные, реже стено-эврибионтные, изредка эврибионтные животные. Среди первых чаще всех встречаются кумовый рак *Diastylis* sp., морской еж *Echinocardium cordatum* и полихета *Ampharete sibirica*, среди вторых — офиура *Amphiodia fissa*, полихеты *Glycera* sp. и *Praxillella* sp., среди третьих — многощетинковые черви *Spiophanes bombyx*, *Praxillella gracilis* и не определенные до вида полихеты семейства мальданид.

S. Чувствительные (слабо толерантные), обычно стенобионтные, реже стено-эврибионтные, изредка эврибионтные представители макрозообентоса. К первым относятся двустворчатый моллюск *Yoldia johanni*, полихеты *Paranaitis polynoides* и амфиподы *Protomedeia* sp., ко вторым — *A. insignis*, не определенные до вида разноногие и десятиногие раки, к третьим — двустворчатый моллюск *Raeta pulchella* и гастропода *Philine* sp.

MT. Умеренно толерантные (умеренно чувствительные), стенобионтные, стено-эврибионтные и эврибионтные организмы. Первые представлены амфиподой *Crassicorophium crassicorne* и кумовым раком *Diastylopsis dawsoni*, вторые — немертиной *Cerebratulus marginatus*, полихетой *Pholoe minuta* и капителлидами, третьи — змеехвосткой *O. sarsii*, полихетами *Scoloplos armiger* и *Goniada maculata*.

T. Толерантные, обычно эврибионтные, реже стенобионтные и стено-эврибионтные животные (оппортунисты II порядка). Первые включают многощетинковых червей *Lumbrineris longifolia*, *Sigambra bassi*, *Scalibregma inflatum*, *Glycera capitata*, *D. cardalia*, а также *Maldane sarsi* и *E. tenuis*, вторые — *D. alaskensis*, полихету *Asabellides sibirica* и двустворчатого моллюска *Mya uzenensis*, третьи — полихет *Eumida sanguinea* и *Heteromastus giganteus*.

ET. Экстремально толерантные, обычно эврибионтные, реже — стено-эврибионтные, изредка — стенобионтные организмы (оппортунисты I порядка). Среди первых чаще всего встречаются полихеты *Aphelochaeta pacifica*, *Schistomeringos japonica*, *Chaetozone setosa*, *Notomastus latericeus*, *Capitella capitata*, среди вторых — *A. amurensis*, многощетинковый червь *Cheilonereis cyclurus*, двустворчатый моллюск *Macoma scarlatoi*, среди третьих — полихеты *Chone cincta* и *Pseudopotamilla* sp.

Следует подчеркнуть, что наличие стенобионтов в группах T и ET является, скорее всего, результатом недостатка данных: очень трудно представить себе таких «любителей» загрязненной среды обитания. Вся имеющаяся информация о встречаемости и биотности отдельных таксонов макрозообентоса суммирована в приложении (табл. 3). Полученная классификация может быть полезна для экспресс-анализа уровня загрязнения среды, причем для опытного специалиста по макрозообентосу — даже в полевых условиях. Кроме того, она отражает закономерную, последовательную и постепенную смену донной фауны вдоль градиента загрязнения: начинают его чистолюбивые стенобионты, а заканчивают — оппортунистические эврибионтные виды. Последнее, несомненно, является важным для интерпретации пространственно-временной изменчивости сообществ донных животных. Необходимо подчеркнуть, что такая реакция, причем довольно тонкая, не может быть объяснена только с позиции чувствительности и толерантности животных к загрязнению (например, наличие эврибионтов в группах ES и S), большую роль здесь должны играть внутривидовые взаимодействия, например эдафические. Понять или хотя бы слегка прояснить эту систему координаций можно только на основе выявления сообществ бентоса и анализа структуры взаимосвязей внутри такого рода агломераций*.

Проиллюстрируем использование полученной классификации примером изменений сообществ макрозообентоса в прибрежной зоне Владивостока (прил. рис. 30).

В сильно поврежденных местообитаниях — бухтах Золотой Рог и Диомид — сообщество донных животных весьма стабильно, но представлено только экстремально толерантными по отношению к загрязнению эврибионтными видами-оппортунистами I порядка. Данная ассоциация находится в экологически плохом или обедненном состоянии и является «физически контролируемой»* на фоне крайне высокой концентрации $C_{орг}$ и «закритических» значениях *TPF* (>> ERM_q; прил. рис. 30). Это группировка полихет *A. pacifica* + *C. capitata*, к которым в разные годы добавляются другие многощетинковые черви — *Sch. japonica*, *Nereis* sp., *C. cincta*, *C. cyclurus.*

По соседству, в прол. Босфор Восточный, обитает сообщество, практически не имеющее постоянного состава доминантных (титульных) видов, среди которых облигат-

* Отчет ФГБУ «ДВНИГМИ» Предложения по установлению граничных критериев для оценки классов состояния морской среды на базе одного или комплекса биологических параметров с учетом передового международного опыта. 2020. 167 с. http://ferhri.ru/images/stories/FERHRI/NIR/Otchety/otchet_462_moschenko.pdf.; Отчет ФГБУ «ДВНИГМИ» Систематизированные данные по факторам среды и общим характеристикам сообществ макрозообентоса. 2021. 110 с. http://ferhri.ru/images/stories/FERHRI/NIR/Otchety/otchet_4.6.2_2021_moschenko.pdf.

ным является только толерантный по отношению к загрязнению оппортунистический (II порядка) многощетинковый червь *L. longifolia*. В разные годы пролив населяли группировки гастропод и двустворчатых моллюсков *Philine argentata* + *M. scarlatoi* (2001 г.), *O. sarsii* + *A. pacifica* (2016 г.), *L. longifolia* + *O. sarsii* + *M. sarsi* и *L. longifolia* + *M. scarlatoi* (2019 г.). Большинство из них являются эврибионтными животными, а их отношение к уровню загрязнения обычно не ниже толерантного (кроме *O. sarsii*). Показатель экологического стресса этих сообществ заметно меняется из года в год, отражая их «разбалансированное», или переходное, состояние. Развитие той или иной группировки, судя по изменению комплекса факторов, «провоцируется» изменениями в эвтрофикации (содержании $C_{орг}$), а увеличение уровня загрязнения ответственно за добавление к доминантам видов-оппортунистов I порядка — *A. pacifica*, *Sch. japonica*, — других многощетинковых червей — *N. latericeus* — и иных животных сходной экологической валентности.

В этом отношении интересно массовое развитие *S. armiger*, отмеченное на этой акватории в 2016 и 2019 гг., в период наибольшей эвтрофикации, который был малозаметен в начале тысячелетия. Этот вид дает вспышки плотности при умеренном повышении содержания $C_{орг}$, но по отношению к загрязнению относится к умеренно-толерантным эврибионтным организмам. Вспышка численности другого массового вида — *O. sarsii*, такого же, как и *S. armiger*, по отношению к загрязнению, но индифферентного в отношении $C_{орг}$ — наблюдалась в 2016 г., но к 2019 г. его обилие снизилось в разы, и он исчез из группы видов, доминантных по плотности. Судя по всему, изменения обилия перечисленных и многих других видов демонстрируют так называемые волны жизни, причиной которых являются главным образом изменения факторов среды, в данном случае — загрязнения и эвтрофикации.

Относительно стабильные «биологически сбалансированные» сообщества с хорошим экологическим статусом формируются при докритических *TPF* ($< ERL_q$), невысоких концентрациях $C_{орг}$ в слегка нарушенных биотопах Амурского и Уссурийского заливов. Облигатные доминанты здесь представлены все теми же *L. longifolia* и *O. sarsii*, дважды в число таких видов входили *S. armiger* и *M. sarsi*. При этом на фоне последовательного снижения содержания $C_{орг}$ появлялись все более чистолюбивые таксоны — *A. insignis* и немертины (последние — по кривой отклика для плотности, по встречаемости отклик отсутствует — прил. рис. 9, 23).

В период 2001–2019 гг. в бухтах Золотой Рог и Диомид, судя по снижению индекса *AMBI* и увеличению *M-AMBI*, было отмечено некоторое улучшение экологического состояния среды обитания и статуса самого донного населения [Мощенко и др., 2021б]. Однако о реальном начале очищения этой акватории можно будет говорить лишь при появлении и массовом развитии оппортунистов II порядка, и прежде всего, *L. longifolia*, встречаемость которого в настоящее время ограничена акваторией прол. Босфор Восточный.

Таким образом, изменение содержания $C_{орг}$, скорее всего, является своего рода «сигналом» к изменению состава доминантов, а химическое загрязнение ограничивает пределы этих вариаций в соответствии с толерантностью животных к этому фактору. Естественно, первыми на изменения среды обитания откликаются наиболее эврибионтные животные, способные в короткий период времени «освоить» пригодные для них новые экологические ниши.

Заключение

Исследование распределений встречаемости и плотности поселения 211 видов и таксонов более высокого ранга макрозообентоса вдоль градиента *TPF* при помощи моделей eHOF позволило получить параметры, необходимые для классификации донных животных по отношению к фактору общего загрязнения. Данными параметрами являются координаты среднего значения кривых отклика и положение оптимума,

ширина внешней и центральной ниш. На основе перечисленных показателей и с использованием алгоритма нечетких множеств была разработана классификация, которая подразделяет макрозообентос на 5 групп — крайне и сильно чувствительных, а также умеренно толерантных, толерантных и экстремально толерантных к загрязнению (соответственно ES, S, MT, T и ET). Все они по отношению к контаминации могут быть стенобионтами, стено-эврибионтами и эврибионтами. В группах ES и S преобладают стенобионты, в группах T и ET — эврибионты (оппортунисты II и I порядка), в группе MT доля разных по бионтности организмов примерно одинакова. Полученная классификация облегчает интерпретацию изменений состава и структуры донного населения на акваториях, подверженных антропогенному стрессу. Методика, использованная при ее получении, может быть применена для ординации любых организмов по отношению к любым факторам среды — глубине, содержанию алевропелитов, концентрациям растворенного кислорода и другими.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы благодарны рецензентам за ценные замечания, которые были учтены при подготовке настоящей рукописи к печати.

The authors are grateful to the reviewers for valuable comments, which were taken into account when preparing this manuscript for publication.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsor funding.

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.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Все авторы принимали участие в получении и первичной обработке данных, обсуждении полученных результатов и редактировании текста рукописи; статистическая обработка и написание текста — А.В. Мощенко.

All authors took part in data collection and primary processing and discussed results of the study; statistical processing of the data and writing of the text were done by A.V. Moshchenko.

Список литературы

Боровиков В.П., Боровиков И.П. STATISTICA® — Статистический анализ и обработка данных в среде Windows® : моногр. — М. : Инф.-издат. дом «Филинъ», 1998. — 608 с.

Израэль Ю.А. Экология и контроль состояния природной среды : моногр. — Л. : Гидрометеоиздат. 1979. — 375 с.

Ким Дж.-О., Мьюллер Ч.У., Клекка У.Р. и др. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ : пер. с англ. : моногр. — М. : Финансы и статистика, 1989. — 215 с.

Мастицкий С.Э., Шитиков В.К. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R : моногр. — Хайдельберг ; Лондон ; Тольятти : 2014. — 401 с. http://r-analytics.blogspot.com.

Мощенко А.В., Белан Т.А. Метод оценки антропогенного нарушения сообществ макрозообентоса рыхлых грунтов // Биол. моря. — 2008. — Т. 34, № 4. — С. 279–292.

Мощенко А.В., Белан Т.А. Новые методы оценки экологического состояния природной среды Дальневосточных морей России // Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России. — Владивосток : Дальнаука, 2007. — С. 276–313.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М. и др. Основные тенденции временного хода концентраций приоритетных поллютантов в осадках прибрежных акваторий Владивостока (залив Петра Великого Японского моря) // Изв. ТИНРО. — 2021а. — Т. 201, вып. 2. — С. 440–457. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-440-457.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М. и др. Адаптация метода оценки качества морской среды по данным биологического анализа на основе индексов AMBI и M-AMBI для залива Петра Великого Японского моря // Тр. ДВНИГМИ. — 2021б. — Вып. 156. — С. 142–181.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М. и др. Современное загрязнение донных отложений и экологическое состояние макрозообентоса в прибрежной зоне Владивостока (залив Петра Великого Японского моря) // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 196. — С. 155−181. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-155-181.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R : моногр. — Тольятти : Кассандра, 2013. — 314 с.

Belan T.A., Moshchenko A.V. Polychaete taxocenes variability associated with sediment pollution loading in the Peter the Great Bay (the East Sea/Japan Sea) // Ocean Science J. — 2005. — Vol. 40, № 1. — P. 1–10.

Borja Á., Franco J., Muxika I. The biotic indices and the Water Framework Directive: the required consensus in the new benthic monitoring tools // Mar. Pollut. Bull. — 2004. — Vol. 48, № 3–4. — P. 405–408.

Borja Á., Franco J., Perez V. A Marine Biotic Index to Establish the Ecological Quality of Soft-Bottom Benthos Within European Estuarine and Coastal Environments // Mar. Pollut. Bull. — 2000. — Vol. 40, № 12. — P. 1100–1114.

Glémarec M. Ecological impact of an oil-spill: utilization of biological indicators // Water Sci. Technol. — 1986. — Vol. 18, Iss. 4–5. — P. 203–211.

Glémarec M., Hily C. Perturbations apportées à la macrofaune benthique de la baie de Concarneau par les effluents urbains et portuaires // Acta Oecologica Oecologia Applicata. — 1981. — Vol. 2. — P. 139–150.

Grall J., Glémarec M. Using Biotic Indices to Estimate Macrobenthic Community Perturbations in the Bay of Brest // Estuarine, Coastal and Shelf Science. — 1997. — Vol. 44 (Supplement A). — P. 43–53. DOI: 10.1016/S0272-7714(97)80006-6.

Hily C. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la Rade de Brest. These de Doctorat d'Etat, Univ. Bretagne Occidentale. — 1984. — Vol. 1–2.

Hily C., Le Bris H., Glemarec M. Impacts biologiques des emissaires urbains sur les ecosystemes benthiques // Oceanis. — 1986. — Vol. 12. — P. 419–426.

Huisman J., Olff H., Fresco L.F.M. A hierarchical set of models for species response analysis // J. Vegetation Science. — 1993. — Vol. 4, Iss. 1. — P. 37–46. DOI: 10.2307/3235732.

Jansen F. Hierarchical species response curves in package eHOF. — 2022. — 7 p. https://cran.r-project.org/web/packages/eHOF/vignettes/eHOF.pdf.

Jansen F., Oksanen J. How to model species responses along ecological gradients — Huisman–Olff–Fresco models revisited // J. Vegetation Science. — 2013. — Vol. 24, Iss. 6. — P. 1108—1117. DOI: 10.1111/jvs.12050.

Majeed S.A. Organic matter and biotic indices on the beaches of north Brittany // Mar. Pollut. Bull. — 1987. — Vol. 18, № 9. — P. 490–495. DOI: 10.1016/0025-326X(87)90360-2.

Mee L.D., Jefferson R.L., Laffoley D.d'A., Elliott M. How good is good? Human values and Europe's proposed Marine Strategy Directive // Mar. Pollut. Bull. — 2008. — Vol. 56, № 2. — P. 187–204. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2007.09.038.

Muxika I., Borja Á., Bald J. Using historical data, expert judgement and multivariate analysis in assessing reference conditions and benthic ecological status, according to the European Water Framework Directive // Mar. Pollut. Bull. — 2007. — Vol. 55, № 1–6. — P. 16–29.

Van Hoey G., Borja A., Birchenough S. et al. The use of benthic indicators in Europe: From the Water Framework Directive to the Marine Strategy Framework Directive // Mar. Pollut. Bull. — 2010. — Vol. 60, Iss. 12. — P. 2187–2196. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2010.09.015.

References

Borovikov, V.P. and Borovikov, I.P., *STATISTICA. Statisticheskii analiz i obrabotka dannykh v srede Windows* (STATISTICA. Statistical Analysis and Data Processing in the Windows Environment), Moscow: Filin, 1998.

Israel, Yu.A., *Ekologiya i kontrol sostoyaniya prirodnoy sredy* (Ecology and control of the state of the natural environment), Leningrad: Hydrometeoizdat, 1979.

Kim, J.-O., Mueller, C.W., Klekka, W.R., Oldenderfer, M.S., and Blashfield, R.K., *Faktornyy, diskriminantnyy i klasternyy analiz* (Factor, discriminant and cluster analysis: trans. from English), Moscow: Finansy i statistika, 1989.

Mastitsky, S.E. and Shitikov, V.K., *Statisticheskii analiz i visualizatsiya dannykx s pomoshch'yu R* (Statistical Analysis and Data Visualization with R), Khaidelberg; London; Tolyatti: 2014. http://r-analytics.blogspot.com. Cited January, 25, 2022.

Moshchenko, A.V. and Belan, T.A., Method for the appraisal of anthropogenic disturbance of macrozoobenthic communities of soft substrata, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2008, vol. 34, no. 4, pp. 235–248.

Moshchenko, A.V. and Belan, T.A., New methods of assessment of ecological condition of the natural environment in the Far Eastern seas of Russia, in *Dinamika morskikh ekosistem i sovremennye problemy sokhraneniya biologicheskogo potentsiala morei Rossii* (Dynamics of Marine Ecosystems and the Current Problems of Conservation of the Biological Potential of the Russian Seas), Vladivostok: Dal'nauka, 2007, pp. 276–313.

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., Lishavskaya, T.S., Sevastianov, A.V., and Borisov, B.M., Main tendencies of temporal changes for concentration of priority pollutants in sediments of the coastal areas at Vladivostok (Peter the Great Bay, Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 2, pp. 440–457. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-440-457

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., Borisov, B.M., Lishavskaya, T.S., and Sevastyanov, A.V., Adaptation of the method of appraisal of marine environment quality using biological data analysis at the base of *AMBI* and *M-AMBI* indices for Peter the Great Bay (Sea of Japan), *Tr. Dal'nevost. Nauchno-Issled. Gidrometeorol. Inst.*, 2021, vol. 156, pp. 142–181.

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., Borisov, B.M., Lishavskaya, T.S. and Sevastianov, A.V., Modern contamination of bottom sediments and ecological state of macrozoobenthos in the coastal zone at Vladivostok (Peter the Great Bay, Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 196, pp. 155–181. doi 10.26428/1606-9919-2019-196-155-181

Shitikov, V.K. and Rozenberg, G.S., *Randomizatsiya i butstrep: statisticheskii analiz v biologii i ekologii s ispol'zovaniem R* (Randomization and Bootstrap: Statistical Analysis in Biology and Ecology Using R), Tolyatti: Kassandra, 2013.

Belan, T.A. and Moshchenko, A.V., Polychaete taxocenes variability associated with sediment pollution loading in the Peter the Great Bay (the East Sea/Japan Sea), *Ocean Sci. J.*, 2005, vol. 40, no. 1, pp. 1–10.

Borja, Á., Franco, J., and Muxika, I., The biotic indices and the Water Framework Directive: the required consensus in the new benthic monitoring tools, *Mar. Pollut. Bull.*, 2004, vol. 48, no. 3–4, pp. 405–408.

Borja, Á., Franco, J., and Perez, V., A Marine Biotic Index to Establish the Ecological Quality of Soft-Bottom Benthos Within European Estuarine and Coastal Environments, *Mar. Pollut. Bull.*, 2000, vol. 40, no. 12, pp. 1100–1114.

Glémarec, M., Ecological impact of an oil-spill: utilization of biological indicators, *Water Sci. Technol.*, 1986, vol. 18, no. 4–5, pp. 203–211.

Glémarec, M. and Hily, C., Perturbations apportées à la macrofaune benthique de la baie de Concarneau par les effluents urbains et portuaires, *Acta Oecologica Oecologia Applicata*, 1981, vol. 2, pp. 139–150.

Grall, J. and Glémarec, M., Using Biotic Indices to Estimate Macrobenthic Community Perturbations in the Bay of Brest, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1997, vol. 44, Supplement A, pp. 43–53. doi 10.1016/S0272-7714(97)80006-6

Hily, C., *Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la Rade de Brest, These de Doctorat d'Etat*, Univ. Bretagne Occidentale, 1984, vol. 1-2.

Hily, C., Le Bris, H., and Glemarec, M., Impacts biologiques des emissaires urbains sur les ecosystemes benthiques, *Oceanis*, 1986, vol. 12, pp. 419–426.

Huisman, J., Olff, H., and Fresco, L.F.M., A hierarchical set of models for species response analysis, *J. Vegetation Science*, 1993, vol. 4, no. 1, pp. 37–46. doi 10.2307/3235732

Jansen, F., *Hierarchical species response curves in package eHOF*, 2022. https://cran.r-project.org/web/packages/eHOF/vignettes/eHOF.pdf. Cited January, 25, 2022.

Jansen, F. and Oksanen, J., How to model species responses along ecological gradients — Huisman–Olff–Fresco models revisited, *J. Vegetation Science*, 2013, vol. 24, no. 6, pp. 1108—1117. doi 10.1111/jvs.12050

Majeed, S.A., Organic matter and biotic indices on the beaches of north Brittany, *Mar. Pollut. Bull.*, 1987, vol. 18, no. 9, pp. 490–495. doi 10.1016/0025-326X(87)90360-2

Mee, L.D., Jefferson, R.L., Laffoley, D.d'A., and Elliott, M., How good is good? Human values and Europe's proposed Marine Strategy Directive, *Mar. Pollut. Bull.*, 2008, vol. 56, no. 2, pp. 187–204. doi 10.1016/j.marpolbul.2007.09.038

Muxika, I., Borja, Á., and Bald, J., Using historical data, expert judgement and multivariate analysis in assessing reference conditions and benthic ecological status, according to the European Water Framework Directive, *Mar. Pollut. Bull.*, 2007, vol. 55, nos. 1–6, pp. 16–29.

Van Hoey, G., Borja, A., Birchenough, S., Buhl-Mortensen, L., Degraer, S., Fleischer, D., Kerckhof, F., Magni, P., Muxika, I., Reiss, H., Schröder, A. and Zettler, M.L., The use of benthic indicators in Europe: From the Water Framework Directive to the Marine Strategy Framework Directive, *Mar. Pollut. Bull*., 2010, vol. 60, no. 12, pp. 2187–2196. doi 10.1016/j.marpolbul.2010.09.015

2000/60/EC. Water Framework Directive, 2000, https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=celex:32000L0060. Cited January, 25, 2022.

2008/56/EC. Marine Strategy Framework Directive, 2008, https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX%3A32008L0056. Cited January, 25, 2022.

Otchet FGBU "DVNIGMI" Sistematizirovannye dannye po faktoram sredy i obshchim kharakteristikam soobshchestv makrozoobentosa" (Report of FGBU "FERING MIR" Systematized data on environmental factors and general characteristics of macrozoobenthos communities), 2021, http://ferhri.ru/images/stories/FERHRI/NIR/Otchety/otchet_4.6.2_2021_moschenko.pdf. Cited January, 25, 2022.

Opredeleniye zagryaznyayushchikh veshchestv v probakh morskikh donnykh otlozheniy i vzvesi : metodicheskiye ukazaniya. RD 52.10.556-95 (Determination of pollutants in samples of marine bottom sediments and suspended matter: guidelines. RD 52.10.556-95), Moscow: Federal Service of Russia for Hydrometeorology and Environmental Monitoring, 1996.

Shipunov, A.B., Korobeinikov, A.I., and Baldin, E.M., *Analiz dannykh s R (II)* (Data analysis with R(II)), https://www.inp.nsk.su/~baldin/DataAnalysis/R/R-07-datamining.pdf. Cited January, 25, 2022.

Statistical analysis and interpretation of marine community data: reference methods for marine pollution studies, Nairobi: UNEP, 1995, no. 64.

Otchet FGBU «DVNIGMI» Predlozheniya po ustanovleniyu granichnykh kriteriyev dlya otsenki klassov sostoyaniya morskoy sredy na baze odnogo ili kompleksa biologicheskikh parametrov s uchetom peredovogo mezhdunarodnogo opyta (Report of FGBU "FERNIGMI" Proposals for establishing boundary criteria for assessing the state of the marine environment on the basis of one or a set of biological parameters, taking into account international best practices), 2020, http://ferhri.ru/images/stories/FERHRI/NIR/Otchety/otchet_462_moschenko.pdf. Cited January, 25, 2022.

Поступила в редакцию 7.06.2022 г.

После доработки 27.07.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

The article was submitted 7.06.2022; approved after reviewing 27.07.2022; accepted for publication 1.09.2022

Известия ТИНРО

2022 **Том 202, вып. 3. С. 640–660.**

Izvestiya TINRO, 2022, Vol. 202, No. 3, pp. 640–660.

Научная статья
УДК 574.587(282.257.6)
DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-640-660
EDN: FNQCDV

МАКРОБЕНТОС ЭСТУАРИЯ ТИПИЧНОЙ «ЛОСОСЕВОЙ» РЕКИ ОСТРОВА САХАЛИН (НА ПРИМЕРЕ Р. МАНУЙ)

В.С. Лабай, Е.С. Корнеев, Е.В. Абрамова, А.А. Ушаков, Е.С. Ахмадеева*
Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),
693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196

Аннотация. Описаны видовой состав, структура, количественные показатели, особенности распределения вдоль русла реки, основные сообщества, трофическая характеристика и продукция макробентоса эстуария р. Мануй (о. Сахалин). По гидрологическим характеристикам и показателям макробентоса выделены основные биотопические зоны эстуария: устье, нижнеэстуарная и верхнеэстуарная зоны. Приведены основные закономерности распределения макрозообентоса, его сообществ, трофических группировок и продукции в эстуарии р. Мануй.

Ключевые слова: эстуарий, макрозообентос, донное сообщество, трофическая характеристика, продукция, Сахалин

Для цитирования: Лабай В.С., Корнеев Е.С., Абрамова Е.В. и др. Макробентос эстуария типичной «лососевой» реки острова Сахалин (на примере р. Мануй) // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 640–660. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-640-660. EDN: FNQCDV.

Original article

Macrobenthos in the estuary of a typical «salmon» river of Sakhalin Island (on example of the Manuy River)

Vyacheslav S. Labay*, Egor S. Korneev, Eugenia V. Abramova***, Alexander A. Ushakov****, Ekaterina S. Akhmadeeva*****
*, **, ***, ****, ***** Sakhalin branch of VNIRO (SakhNIRO),
196, Komsomolskaya Str., Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia
* D.Biol., leading researcher, v.labaj@yandex.ru
** chief specialist, egorich96052@mail.ru
*** senior specialist, evgesha.abramova.76@mail.ru
**** boat captain, Ax0751382gmail.com
***** specialist, katerina1894@bk.ru

Abstract. Species composition, structure, density and biomass of macrobenthos in the estuary of the Manuy River are described, its main communities are defined and their trophic

* *Лабай Вячеслав Степанович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, v.labaj@yandex.ru, ORCID 0000-0002-0845-6059; Корнеев Егор Сергеевич, главный специалист, egorich96052@mail.ru, ORCID 0000-0002-7701-9979; Абрамова Евгения Владимировна, старший специалист, evgesha.abramova.76@mail.ru, ORCID 0000-0002-7095-4980; Ушаков Александр Александрович, капитан моторного катера, Ax0751382gmail.com, ORCID 0000-0001-8085-2788; Ахмадеева Екатерина Сергеевна, специалист, katerina1894@bk.ru, ORCID 0000-0001-7274-1826.*

© Лабай В.С., Корнеев Е.С., Абрамова Е.В., Ушаков А.А., Ахмадеева Е.С., 2022

characteristics, production, and distribution along the river channel are determined on the materials collected in July 2021. Three main biotopic zones of the estuary are identified by their hydrological features and parameters of macrobenthos: the river mouth, the lower estuary, and the upper estuary. Bilateral structure of salinity with 0.8–5.0 psu in the upper layer and > 27 psu near the bottom was observed in the lower estuary, whereas the upper estuarine zone was filled mostly by oligohaline water (0.8–1.6 psu), with only a thin refugial layer of the seawater (23.1 psu) at the depth of 0.9 m. In total, 24 species of benthic invertebrates and cyclostomes were presented in the macrobenthos. The species richness varied insignificantly across the estuary, from 4 species/section in its upper part to 9 species/section in the lower part, with lowered richness at the border between the lower and the upper estuarine zones, that corresponded to the theory of critical salinity. The density of macrobenthos distribution decreased from the river mouth to the boundary between the lower and upper zones (from 808.0 ± 162.0 ind./m^2 to 16.0±2.8 ind./m^2), then increased sharply in the upper estuary (up to 1384 ± 160 ind./m^2). The total biomass had two peaks: in the lower estuary (4.381 ± 0.589 g/m^2) and in the upper estuary (up to 28.950 g/m^2), with the minimum of 0.076 ± 0.015 g/m^2 between. The boundary between the meso-, polyhaline lower estuary and the oligohaline upper estuary had the width of several hundred meters. Four benthic communities were identified by various methods of cluster and ordination analysis, regardless of the method: two communities in the upper estuary (communities of *Eogammarus kygi* and *Neomysis awatschensis*), one community in the lower estuary (community of *Hediste japonica*) and the community of Haustorioides at the river mouth. Gathering detritivores formed the basis of biomass and macrobenthic production at the river mouth; collecting detritophages — sestonophages were the most significant in the lower estuary; while three key trophic groups were presented in the upper estuary: 1) collecting detritivores — macrogrinders — scavengers, 2) collecting detritivores, and 3) ground feeders — collecting detritivores. Daily production of macrobenthos was low at the river mouth and in the lower part of the lower estuary but increased in its upper part and in the upper estuary.

Keywords: estuary, macrozoobenthos, bottom community, trophic characteristic, production, Sakhalin

For citation: Labay V.S., Korneev E.S., Abramova E.V., Ushakov A.A., Akhmadeeva E.S. Macrobenthos in the estuary of a typical «salmon» river of Sakhalin Island (on example of the Manuy River), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 640–660. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-640-660. EDN: FNQCDV.

Введение

Эстуарий — это полузамкнутый водный объект, являющийся частью устьевой области реки и характеризующийся активными процессами смешения речных и морских вод [Pritchard, 1952; Михайлов и др., 2009]. С биологической точки зрения эстуарии являются экосистемами повышенной продуктивности, местами нагула, нереста и развития многих беспозвоночных и рыб [Сафьянов, 1987; Колпаков, 2018]. Эстуарные экосистемы «лососевых» рек о. Сахалин, как и многих других «лососевых» рек, играют важную роль в жизни анадромных рыб и катадромных беспозвоночных, в первую очередь тихоокеанских лососей. Именно в эстуариях происходит адаптация рыб к пресной воде во время нерестового хода. Здесь же покатники лососей проходят процесс привыкания к морской воде и питанию морскими гидробионтами.

Макрозообентос эстуариев рек о. Сахалин, состав и структура донных сообществ, их количественные характеристики практически не изучены и описаны в небольшом количестве работ [Сафронов и др., 2000; Водотоки..., 2015]. В то же время отмечается рост востребованности знаний о макробентосе эстуариев водотоков о. Сахалин в системе мониторинга речных экосистем и при описании кормовой базы речных ихтиоценов.

Цель работы — описание состава, структуры, количественных характеристик, трофической структуры и продукции, выявление основных закономерностей изменчивости макробентоса в эстуарии типичной «лососевой» реки о. Сахалин.

Материалы и методы

Исследования проводились в эстуарии р. Мануй в июле 2021 г. (рис. 1, табл. 1). Бентосная съемка на каждом из 8 разрезов включала 5 станций (у берегов близ уреза

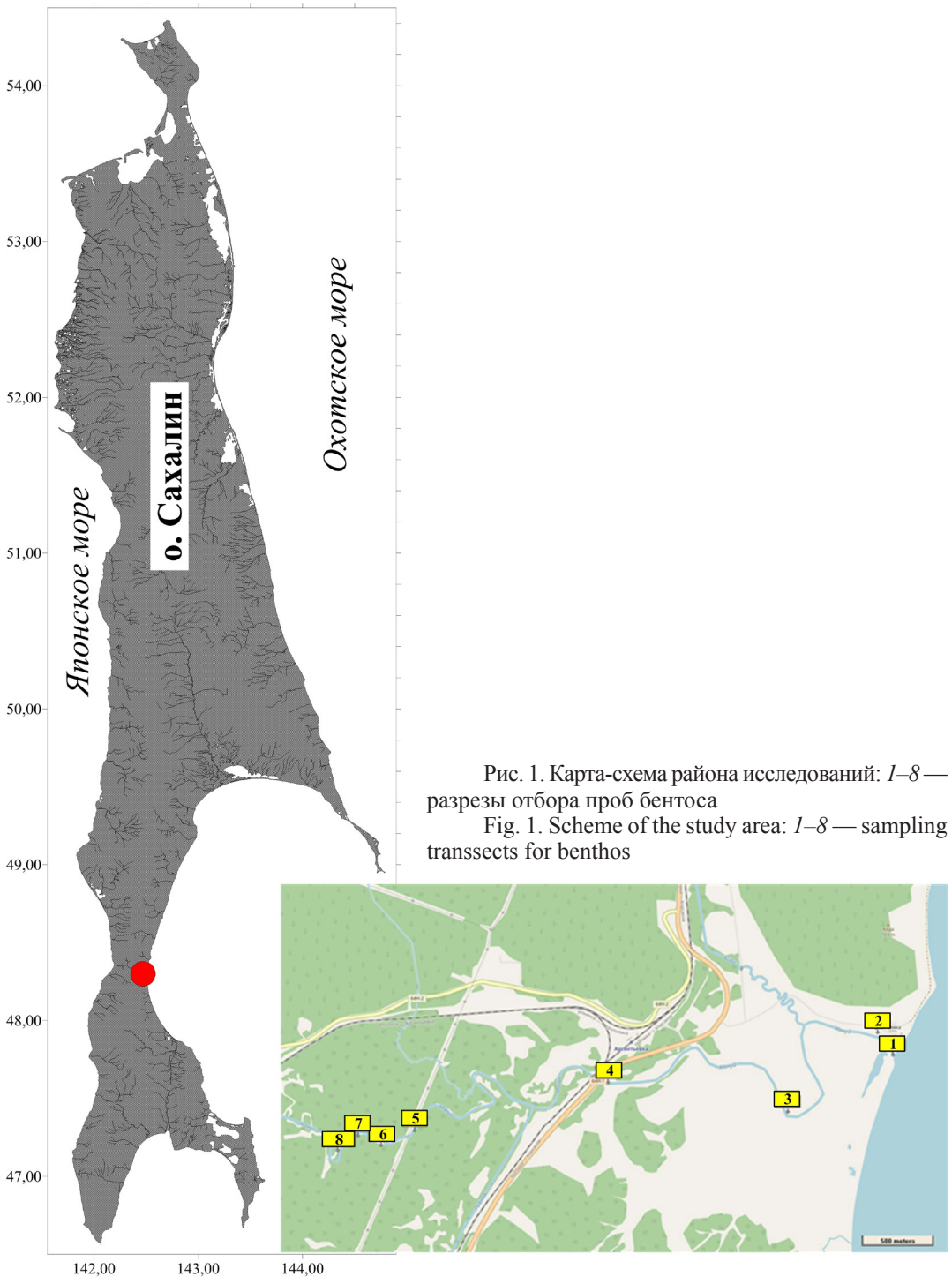


Рис. 1. Карта-схема района исследований: *1–8* — разрезы отбора проб бентоса

Fig. 1. Scheme of the study area: *1–8* — sampling transsects for benthos

воды, на фарватере и по сторонам у фарватера). На каждой станции отбирали по 3 пробы. Всего собрано 120 проб макробентоса.

Пробы макробентоса отбирали малым дночерпателем Ван-Вина (0,025 м^2) [Руководство…, 1983], промывали и фиксировали 4 %-ным формалином и этикетировали.

Параллельно со сбором бентоса мультипараметрическим зондом Horiba U 5000G производили измерение солености (psu) и температуры (^{o}C) по всему водному слою.

Таблица 1

Характеристика реки в местах отбора проб макрозообентоса

Table 1

Characteristics of the river in the places of macrozoobenthos sampling

№ разреза	Удаление от устья, км	Глубина, м	Элемент русла
1	0	0,70	Устье
2	0,19	1,60	Эстуарный плес
3	1,56	2,00	
4	3,14	2,50	
5	5,33	0,75	
6	5,60	0,70	Перекат
7	5,80	0,90	Плес
8	5,98	0,55	Перекат

Так как лето 2021 г. на Сахалине было экстремально жарким и безосадочным, что могло вызвать нетипичное проникновение морских вод в эстуарий р. Мануй, в октябре (15.10.2021 г.) произвели повторное измерение солености воды на тех же станциях.

Названия донных гидробионтов приведены в соответствии с сайтом World Register of Marine Species [https://www.marinespecies.org/index.php, дата обращения 16.03.2022 г.].

Для классификационных и ординационных процедур в качестве меры обилия видов использован показатель Q (кал/м^2 · час), эквивалентный энергетическим затратам на дыхание всех особей i-го вида на удельной площади, или поток энергии через особей i-го вида: $Q = k \cdot B_i^{0,75} \cdot N_i^{0,25}$ [Кучерук, Савилова, 1985; Azovsky et al., 2000], где B_i (г/м^2) и N_i (экз./м^2) — соответственно удельные биомасса и плотность i-го вида на 1 м^2. Из обобщенных данных коэффициент k принимается для Polychaeta равным 0,178; для Amphipoda — 0,302; для Cumacea, Isopoda, Mysida, Decapoda — 0,133; для Diptera — 0,189; для Agnatha — 0,115 [Голубков, 2000; Алимов и др., 2013].

Выделение сообществ донных гидробионтов производилось с использованием индекса сходства (C), впервые предложенного Я. Чекановским [Максимович, Погребов, 1986]: $C_{1,2} = 2\sum(\min x_{1i}, x_{2i}) / (\sum x_{1i} + \sum x_{2i})$, где x_i — относительный поток энергии через особей i-го вида (Q, % от общего Q) на условных станциях соответственно 1 и 2. Бентосные станции относились к единому сообществу при превышении значения индекса 40 %. При этом значении индекса сохраняется условие, когда биомасса или Q доминирующего вида составляет не менее 10 % от общей при частоте встречаемости не менее 100 %. Кластеризация исходных матриц осуществлялась по методу невзвешенных парно-групповых средних (unweighted pair-group average) [Дюран, Оделл, 1977].

Структура донных сообществ описывалась с использованием ряда параметров: число видов (S); удельная численность (плотность) (N, экз./м^2); биомасса (B, г/м^2); относительная численность вида (N, % от общей численности макрозообентоса); относительная биомасса вида (B, % от общей биомассы); относительный поток энергии через особей вида (Q, % от общего обилия), частота встречаемости (*ЧВ*, %). Структуризацию сообществ выполняли по коэффициенту относительности (*КО*) — произведение относительной средней B (%) или показателя Q (%) каждого вида на частоту его встречаемости ЧВ (%) [Палий, 1961]. Соответственно, значения *КО* доминирующих видов находились в интервале 1000–10000. Названия сообществ приведены по доминирующим видам.

Для выявления основных закономерностей в распределении бентоса применялось построение ординационного графа методом главных компонент [Калинина, Соловьев, 2003] в программе STATISTICA version 8.

Видовое разнообразие водных сообществ оценивалось с использованием индекса видового разнообразия (энтропийного индекса) Шеннона-Винера (I_{BP}, бит/экз.) [Shannon, 1948].

Размерная структура сообществ (соотношение представленности крупно- и мелкоразмерных организмов) и степени ее нарушенности оценивались ABC-методом (abundance-biomass comparison method) [Warwick, 1986] по ABC-индексу [Meire and Dereu, 1990]: $I_{ABC} = \frac{\sum_{1}^{n} Bc_i - \sum_{1}^{n} Nc_i}{10000}$, где Bc_i — кумулятивная биомасса *i*-го вида, %; Nc_i — кумулятивная плотность *i*-го вида, %.

Для определения типа питания отдельных видов макрозообентоса использованы способы, описанные ранее [Константинов, 1959; Извекова, 1980; Riisgård, 1991; Vedel, Riisgård, 1993; Nielsen et al., 1995; Kanaya et al., 2008; Macdonald et al., 2010; Toba, Sato, 2013]. Применялась следующая номенклатура трофических группировок по типу питания: Br — макроизмельчитель, De — грунтофаг, Dt — собирающий детритофаг, Pr — хищник, Sc — падальщик, Su — сестонофаг (фильтратор). Для некоторых видов характерно совмещение нескольких типов питания, что выражалось в смешанной характеристике, например De, Dt или Dt, Su или Dt, Br, Sc.

Продукцию макробентоса (*Рб*) рассчитывали по уравнению *Рб = Рм + Рх – Сх*, где *Рм* — суммарная продукция популяций нехищных животных; *Рх* — суммарная продукция популяций хищников; *Сх* — суммарный рацион популяций хищников [Методы…, 1968; Заика, 1983].

Продукция отдельных видов макробентоса оценивалась по физиологическому методу расчета [Методы…, 1968; Заика, 1983]. Количество потребленной пищи, или физиологический рацион (*C*), определялось по балансовому уравнению Г.Г. Винберга [1956]. При оценке физиологического рациона использовали коэффициент *u*, равный 0,6 для нехищного зообентоса, для облигатных хищников — 0,8 [Комендантов, Орлова, 1990, 2003]. Продукция (*P*) рассчитывалась по формуле $P = R\frac{K_2}{1-K_2}$, где *R* — энергетические траты популяции на 1 м^2; K_2 — коэффициент утилизации пищи на рост [Методические рекомендации…, 1984; Алимов и др., 2013]. K_2 для изопод и амфипод принимался равным 0,5 [Хмелева, 1973], для мизид и креветок — 0,44 [Пастернак, 1972], для водных насекомых — 0,5 [Алимов и др., 2013], для всех остальных организмов — 0,26 [Умнов, Алимов, 1979; Методические рекомендации…, 1984]. $R = aW^b \cdot n \cdot 24$, где *W* — средняя масса особи в популяции, г; *b* — показатель степени; *a* — коэффициент интенсивности дыхания, мгO_2/ч·г; *n* — средняя плотность популяции; 24 — количество часов в сутках.

Для перевода единиц кислорода и массы в единицы энергии использовали переходные коэффициенты: 3,48 ккал/гO^2, 3,15 мгO^2/мгС, 44,77 Дж/мгС [Алимов и др., 2013].

Результаты и их обсуждение

Параметры среды. Река Мануй впадает в зал. Терпения Охотского моря, имеет длину 37 км, площадь водосбора — 173 км^2 [Ресурсы…, 1963]. По классификации В.Н. Михайлова с соавторами [2009] эстуарий р. Мануй относится к речным русловым эстуариям с устьевым расширением. Эстуарий реки до участка с пресной водой имеет протяженность почти 6 км (по нашим данным).

Судя по вертикальному распределению солености и температуры воды в эстуарии (рис. 2), морские воды с соленостью более 27 psu проникают через мелководное устье в эстуарный плес, где распространяются вдоль дна, почти не меняя солености, до последнего речного переката. Этот перекат, выложенный по дну крупными аммонитами (так называемый «аммонитовый» перекат), служит физическим барьером, отграничивающим мезо- (солоноватоводная) и полигалинную часть эстуария от олигогалинной. Ниже «аммонитового» переката по всей акватории эстуарного плеса отмечается вертикальный градиент солености и температуры. Нижний слой с измененной морской водой (полигалинный), узкий верхний — солоноватоводный (мезогалинный). α-хорогалинная граница (5–7 psu) горизонтальная, проходит по изобате около 0,5 м, β-хорогалинная

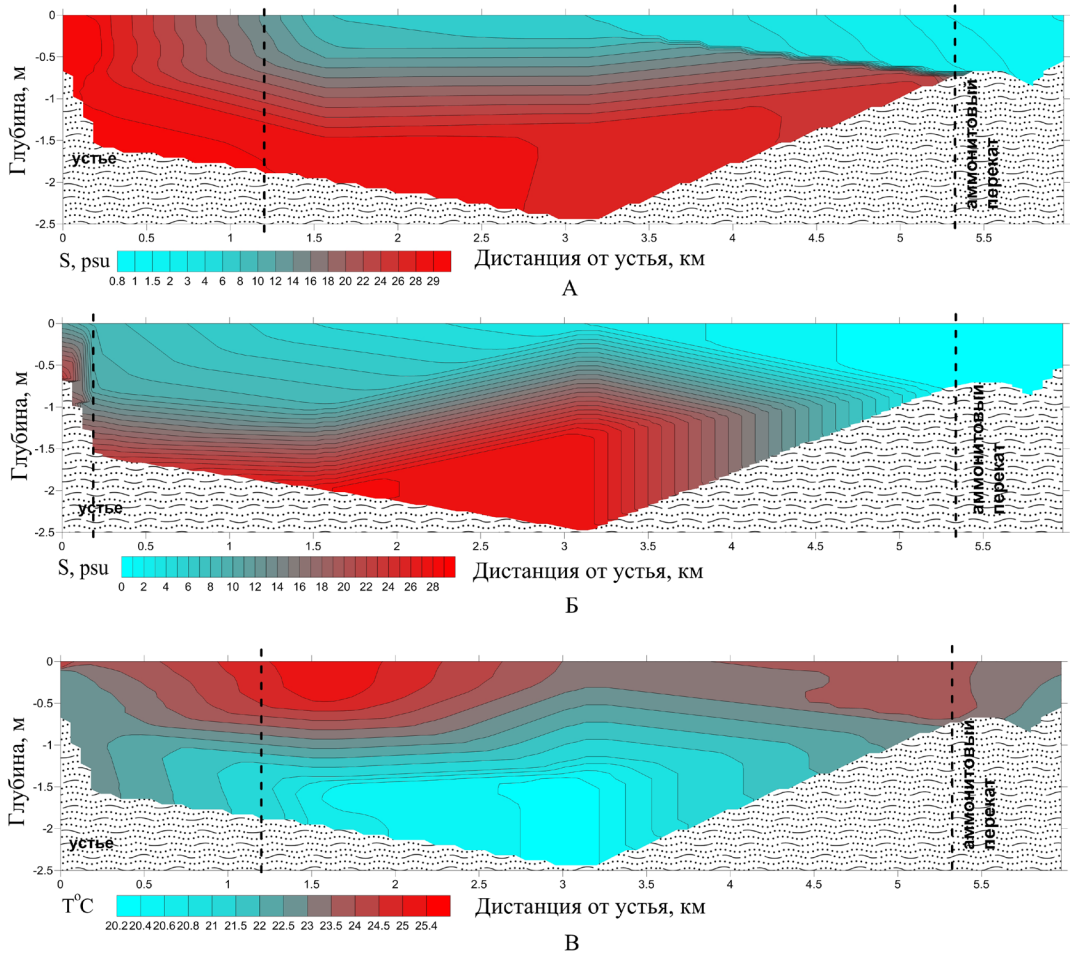


Рис. 2. Вертикальное распределение солености 24.07.2021 г. (**А**), 15.10.2021 г. (**Б**) и температуры воды 24.07.2021 г. (**В**) вдоль эстуария р. Мануй

Fig. 2. Distribution of salinity on July 24, 2021 (**А**) and October 15, 2021 (**Б**); distribution of water temperature on July 24, 2021 (**В**) along the Manuy River estuary

граница (22–26 psu) нечеткая, локализована в пределах изобат 1,0–1,5 м (границы вод различной солености приведены по В.В. Хлебовичу [1974]).

От «аммонитового» переката вверх по течению примерно на 400 м до предпоследнего речного переката простирается олигогалинная зона. В период летней межени соленость воды на этом участке речного русла варьировала в пределах 0,8–1,6 psu. На плесе на глубине 0,9 м отмечен тонкий слой морской воды с соленостью 23,1 psu. В октябре весь верхнеэстуарный участок русла заполняли воды с соленостью не выше 0,1 psu.

В целом по солености воды в эстуарии р. Мануй выделяются три участка: устьевой полигалинный, нижнеэстуарный с выраженным вертикальным градиентом солености и верхнеэстуарный олигогалинный. Нижнеэстуарный участок простирается вдоль русла реки почти на 5 км, устьевой и верхнеэстуарный участки имеют длину по несколько сот метров. Полученная схема частично соответствует типизации речных эстуариев, разработанной Н.В. Колпаковым [2018], поскольку сходство с ней по режиму солености прослеживается только для верхнеэстуарной олигогалинной и устьевой полигалинной зон, а собственно мезогалинной зоны в эстуарии р. Мануй нет из-за выраженного градиента солености.

Распределение температуры в летний период подтверждает выделение трех участков эстуария. На нижнеэстуарном участке с градиентом солености отмечается также

вертикальный градиент температуры воды. Наличие двух ядер тепла свидетельствует о влиянии приливо-отливной динамики (рис. 2, В).

Грунт дна в районе устья представлен мелким и средним, на фарватере — крупным песком. В нижнеэстуарной зоне берега реки глинистые или песчано-алевритовые, на фарватере представлены пески различной крупности, реже — дресва. В верхней части эстуария перекаты сложены валунами (аммонитами) либо типичные гравийно-галечные. На плесе берега алевритовые, с увеличением глубины сменяются на мелкие и далее на крупные пески.

Во время съемки в летнюю межень течение было выражено только в устье реки (до 0,3 м/с) и на перекатах в верхней части эстуария (до 0,1 м/с).

Распределение макробентоса. В составе макробентоса эстуария р. Мануй встречено всего 23 вида донных беспозвоночных и личинки ручьевой миноги (табл. 2). Основу видового состава формируют высшие раки (16 видов), из них по разнообразию выделяются амфиподы (12 видов). Моллюски, значимые в эстуариях крупных и среднеразмерных рек Дальнего Востока России [Комендантов, Орлова, 2003; Водотоки..., 2015; Колпаков, 2018], в эстуарии р. Мануй не отмечены вовсе.

Таблица 2

Видовой состав макробентоса эстуария р. Мануй

Table 2

Species composition of macrobenthos in the Manuy River estuary

Таксон	№ разреза							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Тип Annelida								
Класс Polychaeta								
Инфракласс Scolecida								
Capitellidae indet.	–	+	+	–	–	–	+	–
Отряд Phyllodocida								
agg. *Eteone flava* (Fabricius, 1780)	–	+	+	–	–	–	–	–
Hediste japonica (Izuka, 1908)	+	+	+	+	–	+	+	+
Nephtys neopolybranchia Imajima & Takeda, 1987	–	+	+	–	–	–	–	–
Тип Arthropoda								
Подтип Crustacea								
Класс Malacostraca								
Отряд Cumacea								
Lamprops korroensis Derzhavin, 1923	–	–	–	–	–	–	+	+
Отряд Amphipoda								
Allorchestes malleola Stebbing, 1899	+	–	–	–	–	–	–	–
Bulychevia ochotensis (Brandt, 1851)	+	–	–	+	+	–	–	–
Cryptodius kelleri (Brüggen, 1907)	–	+	–	–	–	–	–	–
Dogielinotus moskvitini (Derzhavin, 1930)	–	–	–	–	+	–	–	–
Eogammarus kygi (Derzhavin, 1923)	–	–	–	–	+	+	–	+
Eogammarus possjeticus (Tzvetkova, 1967)	+	–	–	–	–	–	–	–
Haustorioides indet. (juv.)	+	–	–	–	–	–	–	–
Ischyrocerus indet.	+	–	–	–	–	–	–	–
Jesogammarus (*Annanogammarus*) *annandalei* (Tattersall, 1922)	–	–	+	–	–	–	–	–
Kamaka derzhavini Gurjanova, 1951	+	+	+	–	–	–	–	–
Paramoera indet.	–	–	+	–	–	–	–	–
Wecomedon minusculus (Gurjanova, 1938)	–	–	+	–	–	–	–	–
Отряд Isopoda								
Ianiropsis derjugini Gurjanova, 1933	–	–	–	+	–	–	–	–
Отряд Mysida								
Neomysis awatschensis (Brandt, 1851)	–	–	–	+	+	+	+	+

Окончание табл. 2
Table 2 finished

Таксон	№ разреза							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Отряд Decapoda								
Crangon amurensis Bražnikov, 1907	–	–	+	+	–	+	–	–
Класс Insecta								
Отряд Diptera								
Monodiamesa bathyphila Kieffer (larv.)	–	–	–	–	–	–	+	+
Paratanytarsus austriacus (Kieffer, 1924) (larv.)	–	–	–	–	–	–	–	+
Dicrotendipes indet. (larv.)	–	–	–	–	–	–	–	+
Тип Chordata								
Класс Petromyzonti								
Отряд Petromyzontiformes								
Lethenteron reissneri (Dybowski, 1869)	–	–	–	–	–	–	+	–
Всего видов	7	6	9	5	4	4	6	7

Видовое богатство изменяется по разрезам незначительно — от 4 видов на разрезах 5 и 6 до 7 видов в верхней части эстуария на разрезе 8 и до 9 видов в нижней части эстуария на разрезе 3. Снижение видового богатства отмечено на границе верхне- и нижнеэстуарного участков нижней и верхней эстуарных зон, что соответствует положениям теории критической солености [Хлебович, 1974, 1989].

В устьевой и приустьевой акватории эстуария отмечены как специфические устьевые виды беспозвоночных, так и морские прибрежные виды, занесенные с приливными водами. К первым относятся амфиподы *Haustorioides* indet., *Kamaka derzhavini* [Labay, 2021], ко вторым — полихеты *Eteone flava*, *Nephtys neopolybranchia*, амфиподы *Allorchestes malleola*, *Cryptodius kelleri*, *Eogammarus possjeticus*, *Wecomedon minusculus* и изоподы *Ianiropsis derjugini*.

Типичные представители солоноватоводной фауны Сахалина в нижней части эстуария р. Мануй — полихеты *Hediste japonica*, амфиподы *Dogielinotus moskvitini*, *Jesogammarus annandalei* [Лабай и др., 2014; Водотоки..., 2015; Labay, 2021].

Индикаторами олигогалинной части эстуария являются хирономиды *Monodiamesa bathyphila*, бокоплавы *Eogammarus kygi* и мизиды *Neomysis awatschensis* [Водотоки..., 2015; Labay, 2021], последние также встречаются в солоноватоводной части эстуария.

Отмечается снижение плотности макробентоса от разреза 1 в устье реки к разрезу 5, являющемуся границей между нижним и верхним эстуарием, с 808 ± 162 до 16,0 ± 2,8 экз./м^2 (рис. 3, А). В верхнеэстуарной зоне показатель резко возрастает, достигая максимума (1384 ± 160 экз./м^2) на разрезе 8. В устье реки основу показателя (99,0 %) формируют амфиподы. Уже в 190 м выше по течению происходит смена доминирующих групп, основной вклад в общую плотность вносят полихеты (63,9 %), а на долю амфипод приходится 36,1 %. На разрезах нижней части акватории по плотности наиболее значимы полихеты (92,5–96,5 %). Начиная с разреза 5 в верхней олигогалинной части эстуария основу численности формируют ракообразные — амфиподы и мизиды (совместно от 90,6 до 100 %), доля бокоплавов варьирует от 50,9 до 81,5 %. Только на разрезе 7 на плесе с остаточным слоем морской солености вдоль дна наибольший вклад (81,0 %) принадлежит полихетам.

В распределении общей биомассы вдоль эстуария также отмечаются два пика (рис. 3, Б). Первый приурочен к области нижнего эстуария на разрезе 4 (4,381 ± 0,589 г/м^2), второй отмечен в верхнеэстуарной зоне (до 28,950 г/м^2 на разрезе 7). Область критически низкой биомассы 0,076 ± 0,015 г/м^2 приходится на разрез 5. В устье реки по биомассе наиболее значимы амфиподы (98,1 %). Выше по течению происходит смена доминирующих групп, и в нижнем эстуарии на разрезах 2–4 основной вклад в общую плотность вносят полихеты (82,5–90,3 %). Начиная с разреза 5 в верхней олигогалинной

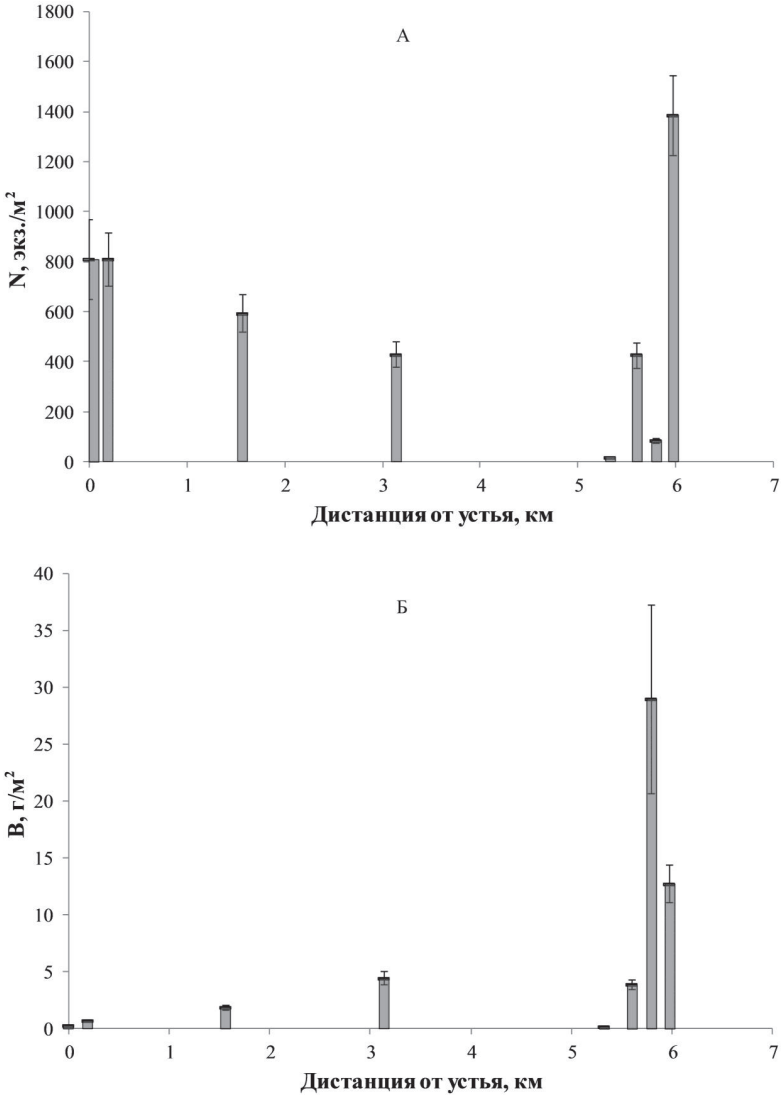


Рис. 3. Изменчивость плотности (**А**) и биомассы (**Б**) макробентоса вдоль эстуария р. Мануй
Fig. 3. Distribution of macrobenthos density (**А**) and biomass (**Б**) along the Manuy River estuary

части эстуария основу показателя формируют ракообразные — амфиподы и мизиды (совместно от 77,5 до 100 %), на разрезе 7 на песчано-илистых грунтах плеса — личинки миног (99,2 %).

Расположение критических для макробентоса участков эстуария оценивается по распределению вдоль оси эстуария значений индекса Шеннона-Винера (рис. 4, А). При типичной структуре донных сообществ с высокой концентрацией биомассы в нескольких ключевых видах значения I_{BP} по плотности всегда выше, чем по биомассе. В критических точках, являющихся граничными при переходе от одного типа сообществ к другому, соотношение значений I_{BP} меняется на противоположное. В эстуарии р. Мануй отклонения от стандартного соотношения индексов характеризуют устье (разрез 1) и разрез 6 («аммонитовый» перекат). Аналогичная картина отмечается в распределении значений *ABC*-индекса (рис. 4, Б): на разрезах 1 и 6 значения индекса имеют отрицательные величины.

Если положение нижней критической (граничной) точки по разрезу 1 закономерно и показывает границу между нижнеэстуарной зоной и морским прибре-

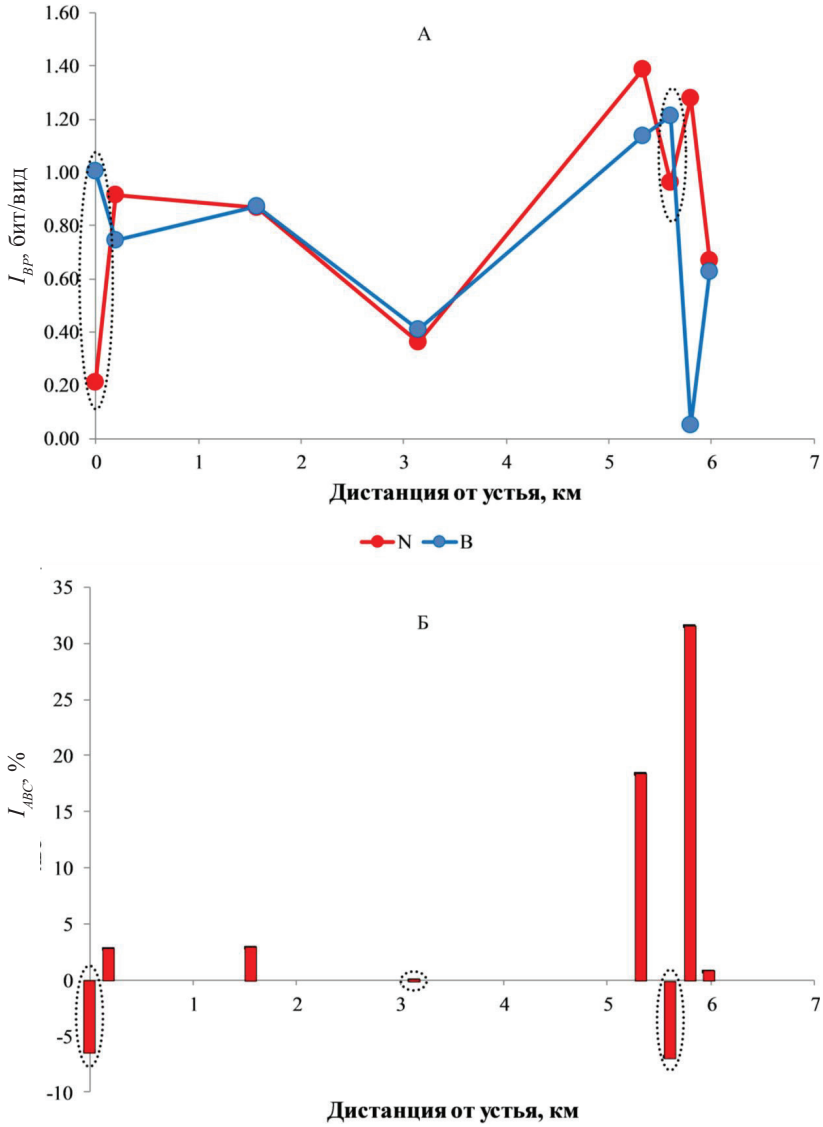


Рис. 4. Изменчивость индекса видового разнообразия I_{BP} (**А**) и *ABC*-индекса I_{ABC} (**Б**) вдоль эстуария р. Мануй, *пунктиром* выделены случаи нетипичного соотношения (**А**) или отрицательных значений (**Б**) индексов

Fig. 4. Variations of the Shannon-Wiener diversity index I_{BP} (**А**) and *ABC*-index I_{ABC} (**Б**) along the estuary of Manuy River; cases of atypical ratio (**А**) or negative values (**Б**) of the indices are shown by *dotted ovals*

жьем, то верхняя критическая точка (разрез 6) расположена на 200 м выше, чем она индексируется по значениям общей плотности и биомассы (разрез 5). Таким образом, граница между мезо-, полигалинной нижнеэстуарной зоной и олигогалинной верхнеэстуарной зоной по биологическим показателям растянута на несколько сот метров.

Основные сообщества. На дендрограмме сходства станций по структуре макробентоса на уровне более 40 % выделено 5 кластеров, соответствующих основным донным сообществам эстуария (рис. 5). Кластер, объединяющий станции 2 и 26, можно исключить из анализа, так как на этих станциях доминировали крупные наземные бокоплавы *Bulychevia ochotensis*, случайно оказавшиеся в воде.

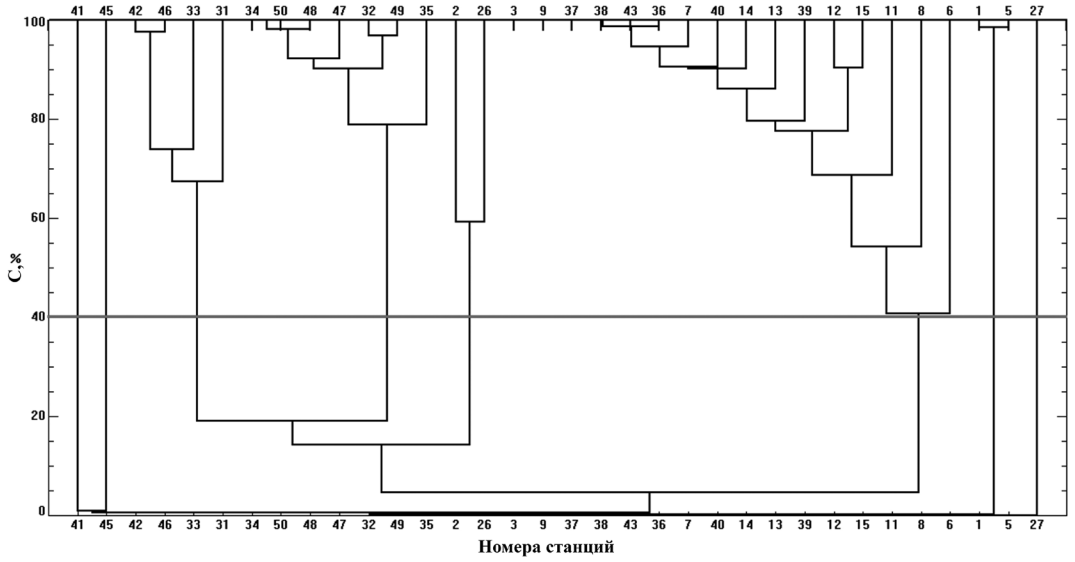


Рис. 5. Дендрограмма ценотического сходства станций макрозообентоса
Fig. 5. Dendrogram of cenotic similarity between the macrozoobenthos stations

Первый кластер (42–31) соответствует донному сообществу с доминированием мизид *N. awatschensis* (84,2 % от общей биомассы бентоса). Выделенное сообщество приурочено к олигогалинной верхнеэстуарной зоне (табл. 3, рис. 6). Этой же зоне соответствует второй кластер (34–35), идентифицированный как сообщество *E. kygi*, в котором на долю доминанта приходится 88,9 % общей биомассы. Оба сообщества характеризуются довольно близкими условиями среды (табл. 3). Первое сообщество приурочено к прибрежью вдоль размывного обрывистого берега и к зоне фарватера, второе оккупирует мелководья с преимущественно жесткими грунтами. Сообщество *E. kygi* типично для нижней ритрали и верхнеэстуарной зоны малых и средних рек о. Сахалин [Живоглядова и др., 2012; Водотоки..., 2015].

Третий кластер (3–6) объединяет станции, локализованные в нижнеэстуарной зоне, частично отмечен в верхнеэстуарной зоне на плесе в слое высокой солености воды и в устье реки (рис. 5, 6). На этих станциях доминировали полихеты *H. japonica*, формировавшие 84,8 % от общей биомассы бентоса (табл. 3). Данное сообщество отмечено во всем диапазоне обследованных глубин — от литорали до фарватера, преимущественно на мелкозернистых грунтах. Определяющим фактором в распространении данного сообщества выступает соленость воды, которая должна быть выше α-хорогалинной границы в мезо- и полигалинных водах. Данное сообщество является основным в эстуариях рек о. Сахалин [Сафронов и др., 2000; Водотоки..., 2015].

Только в устье реки на литорали обнаружено сообщество с преобладанием неидентифицированной молоди амфипод рода Haustorioides (кластер 1, 5). Сообщество отмечалось на небольшой глубине — до 0,15 м, на промывных песках устьевого переката в зоне действия высоких (до 0,3 м/с) скоростей течения, с одной стороны, и значительного волнового воздействия прибоя — с другой. Доля доминирующего вида от общей биомассы составляла 97,8 % (табл. 3, рис. 6). Особенность данного сообщества — крайне скудный видовой состав, который включал всего 3 вида донных гидробионтов.

Таким образом, в пределах эстуарной зоны р. Мануй выделяются три типа донных сообществ: сообщества верхнеэстуарной зоны (*N. awatschensis, E. kygi*), единое сообщество нижнеэстуарной зоны (*H. japonica*) и сообщество литорали устья реки (Haustorioides). Факторами, лимитирующими локализацию выделенных сообществ, являются режим солености (для сообществ верхнеэстуарной и нижнеэстуарной зон) и высокая гидродинамическая активность (для сообщества устья реки).

Таблица 3

Количественные характеристики донных сообществ эстуария р. Мануй

Table 3

Abundance of macrobenthos in bottom communities of the Manuy River estuary

Сообщество (по доминанту)		*Haustorioides* indet.	*Hediste japonica*	*Eogammarus kygi*	*Neomysis awatschensis*
Глубина, м		0,10–0,15	0,2–2,5	0,2–0,7	0,15–0,90
Тип грунта		Крупный и мелкий песок	От алеврита до крупного песка	От мелкого песка до валунов	От мелкого песка с глиной до валунов
Соленость, psu		28,4–30,1	5,9–29,8	0,8–1,6	1,2–1,6
Биотоп		Устье, у берега	Преимущественно нижний эстуарий, с заходом в устье и в верхний эстуарий	Верхний эстуарий	Верхний эстуарий
S, видов		3	13	7	5
N, экз./м^2		1970 ± 268	580 ± 74	1080 ± 135	375 ± 47
B, г/м^2		0,362 ± 0,047	2,220 ± 0,344	9,476 ± 1,344	4,077 ± 0,576
$B_{доминанты}$, %		97,8	84,8	88,9	84,2
B отдельных групп, %	Amphipoda	98,6	2,5	88,9	2,0
	Cumacea	0	0	0,02	0
	Decapoda	0	8,2	0	10,6
	Isopoda	0	0,2	0	0
	Mysida	0	1,0	3,8	84,2
	Diptera	0	0	0,3	0,9
	Polychaeta	1,4	88,1	7,0	2,4
I_{BO}, бит/вид	N	0,06	0,99	0,52	0,47
	B	0,12	0,66	0,43	0,66
I_{ABC}, %		–0,5	4,6	1,1	–1,5

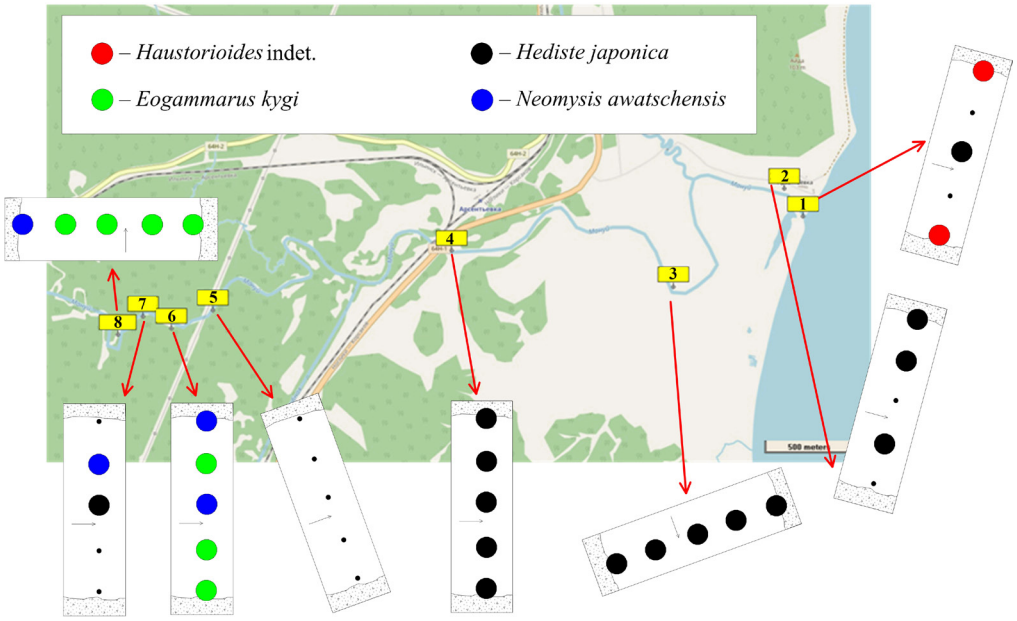


Рис. 6. Распределение основных сообществ макробентоса в эстуарии р. Мануй (*точками* обозначены станции, не вошедшие в выделенные сообщества)

Fig. 6. Distribution of the main macrobenthos communities in the Manuy River estuary (*dots* indicate the stations outside the selected communities)

При ординационном анализе структуры макробентоса на станциях методом главных компонент (рис. 7) выделяются 4 основных совокупности станций. Первая из них, объединяющая станции 31, 33, 42, 46, отличается доминированием мизид

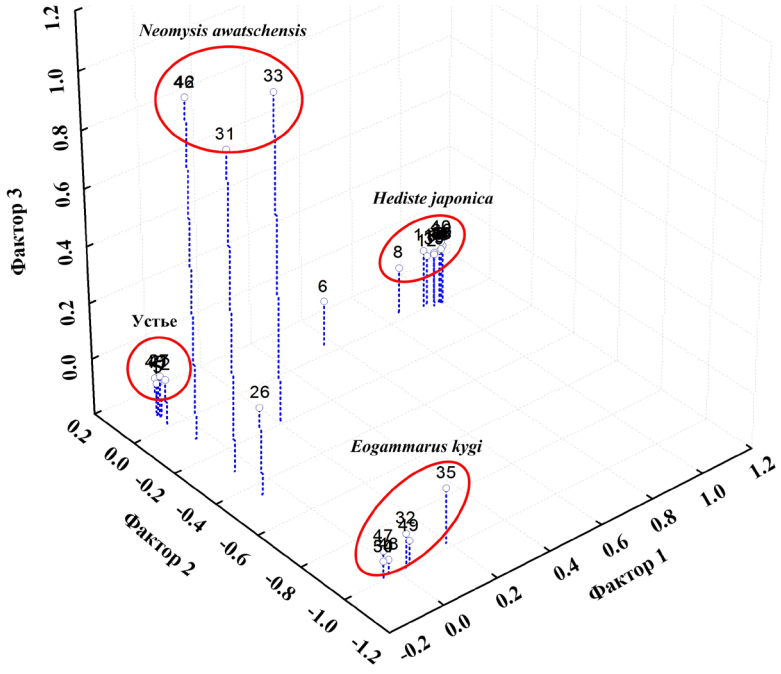


Рис. 7. Ординационный плот сходства станций бентоса, полученный методом главных компонент: *цифры* — номера станций

Fig. 7. Ordination plot of similarity between the benthic stations determined by the main components method: *numbers* — station numbers

N. awatschensis и ассоциируется с донным сообществом *N. awatschensis*, описанным выше. Вторая совокупность, включающая станции 32, 34, 35, 47, 48, 49, 50, соответствует донному сообществу *E. kygi*. К третьей выделенной совокупности относятся все оставшиеся станции, кроме станций устьевого разреза и станций 2 и 26. Эта совокупность станций соответствует донному сообществу *H. japonica*. Станции устьевого разреза обособлены в единую совокупность, не соответствующую оставшемуся сообществу Haustorioides. Прочие станции являются переходными между обособленными выделами. Таким образом, полученная картина в целом подтверждает разделение сообществ бентоса на верхнеэстуарные, нижнеэстуарные и устьевые.

На ординационном плоте, показывающем сходство в распространении массовых видов бентоса, показателей обилия макробентоса в целом и известных абиотических факторов, все виды объединяются в две группы: 1) группа видов нижнеэстуарной зоны и устья и 2) группа видов верхнеэстуарной зоны (рис. 8). Обособлен от остальных видов песчаный шримс *Crangon amurensis*, представленный в пробах

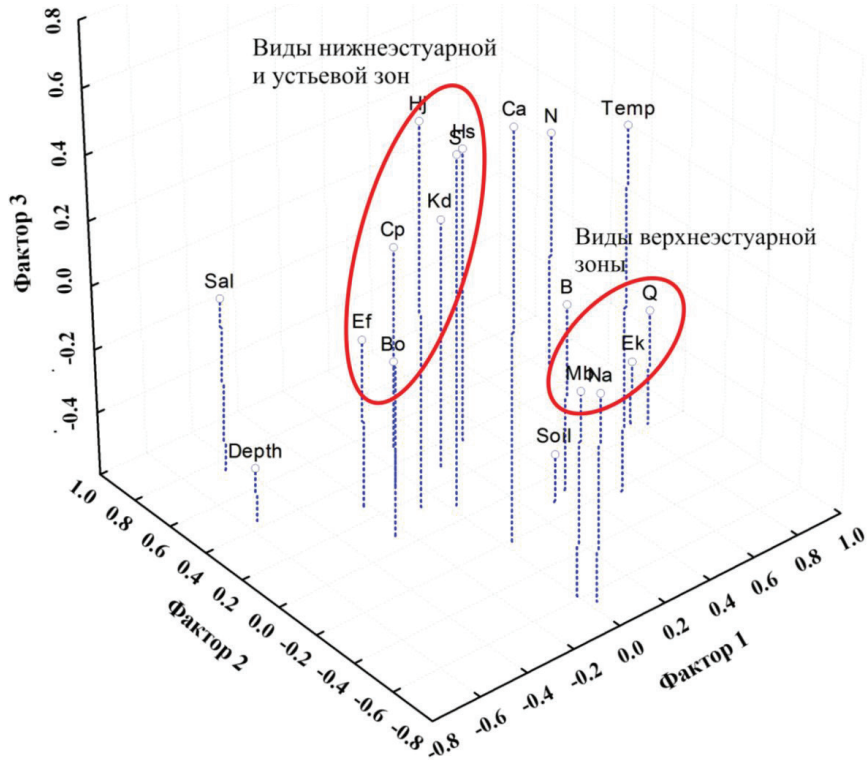


Рис. 8. Ординационный плот сходства массовых видов макробентоса, показателей обилия макробентоса и известных факторов среды, полученный методом главных компонент: *Bo — Bulychevia ochotensis*, *Ek — Eogammarus kygi*, *Hs — Haustorioides* indet., *Kd — Kamaka derzhavini*, *Ca — Crangon amurensis*, *Na — Neomysis awatschensis*, *Mb — Monodiamesa bathyphila*, *Cp* — Capitellidae, *Ef — Eteone flava*, *Hj — Hediste japonica*, *Sal* — соленость воды, *Temp* — температура воды, *Depth* — глубина, *Soil* — тип грунта, *S* — количество видов, *N* — плотность, *B* — биомасса, *Q* — эквивалент энергетических затрат бентоса на дыхание

Fig. 8. Ordination plot of similarity between the benthic stations with accounting of the mass species similarity, macrobenthos abundance, and environmental factors determined by the main components method: *Bo — Bulychevia ochotensis*, *Ek — Eogammarus kygi*, *Hs — Haustorioides* indet., *Kd — Kamaka derzhavini*, *Ca — Crangon amurensis*, *Na — Neomysis awatschensis*, *Mb — Monodiamesa bathyphila*, *Cp* — Capitellidae, *Ef — Eteone flava*, *Hj — Hediste japonica*, *Sal* — salinity, *Temp* — water temperature, *S* — number of species, *N* — density, *B* — biomass, *Q* — equivalent of the energy costs of benthos for respiration

как в нижней, так и в верхней частях эстуария. Несмотря на такое разделение по эстуарным зонам, обусловленное наличием α-хорогалинной границы, ни один из видов не оказался сопряженным с фактором солености, так как не был отмечен во всем диапазоне солености. Такое же отсутствие сопряженности отмечено для остальных факторов среды.

Трофическая характеристика. Из 10 трофических групп основу биомассы макрозообентоса по отдельным разрезам формируют всего несколько групп (рис. 9). Макроизмельчители представлены почти исключительно амфиподами *B. ochotensis*, которые были значимы на устьевом разрезе (29,0 % от общей биомассы) и на разрезе 5 в 5,33 км выше устья (53,9 %). Более обширной трофической группой являлись собирающие детритофаги, к которым относились полихеты Capitellidae, различные виды бокоплавов, мизида *N. awatschensis*, изопода *I. derjugini*, песчаный шримс *C. amurensis* и личинки хирономид. Значение детритофагов было большим по всем участкам реки: в устье реки (61,2 %), в нижнеэстуарной зоне (8,4–26,2 %), в верхнеэстуарной зоне (16,2–41,7 % без учета миног). Группа со смешанным типом питания собирающие детритофаги — сестонофаги (Dt, Su) включает единственный вид — полихету *H. japonica*, которая создавала основу биомассы макробентоса в нижнеэстуарной зоне (72,8–90,3 %), где по типу донных отложений отмечаются активные седиментационные процессы. Еще одна группа со смешанным типом питания, собирающие детритофаги — макроизмельчители — падальщики (Dt, Br, Sc), также представлена единственным видом — амфиподой *E. kygi*, наиболее значима в верхнеэстуарной зоне на перекатах (44,9–77,9 %). К грунтофагам — собирающим детритофагам (De, Dt) — относятся только миноги *Lethenteron reissneri*, которые на плесе в верхнеэстуарной зоне формировали 99,2 % общей биомассы макробентоса. Все остальные трофические группы были малозначимы. Среди них группу хищников формировали заносимые с приливом из морского прибрежья амфиподы *Cr. kelleri* и частично полихеты *N. neopolybranchia* со смешанной характеристикой Dt, Pr.

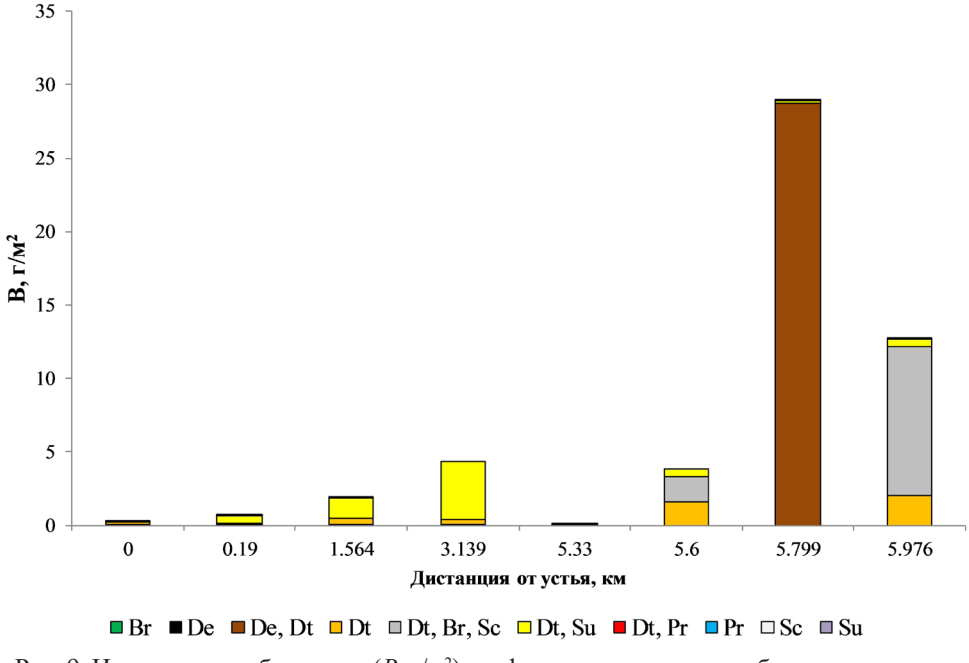


Рис. 9. Изменчивость биомассы (*B*, г/м^2) трофических групп макробентоса вдоль эстуария р. Мануй

Fig. 9. Variations of biomass for macrobenthos trophic groups (*B*, g/m^2) along the Manuy River estuary

По распределению биомассы трофических групп четко выделяется устье реки, где наиболее значимы собирающие детритофаги и макроизмельчители, нижнеэстуарная зона с преобладанием смешанной группы собирающие детритофаги — сестонофаги и верхнеэстуарная зона, где на перекатах превалировали представители смешанной группы собирающие детритофаги — макроизмельчители — падальщики и собирающие детритофаги, а на плесах — грунтофаги — собирающие детритофаги (см. рис. 9).

Закономерно, что вклад перечисленных трофических групп макробентоса наиболее значим при формировании общей суточной продукции макробентоса вдоль речного эстуария (рис. 10). По значениям продукции речной эстуарий также разделяется на две зоны: нижнеэстуарную (включая устье реки) и верхнеэстуарную. В каждой из выделенных зон наблюдается рост продукции от станций, расположенных ниже по течению, к станциям верхнего течения. Максимум суточной продукции в нижнеэстуарной зоне приходится на разрез 4 — 247,6 кал/м^2; в верхнеэстуарной зоне — на разрез 8 — 453,2 кал/м^2. Граница между выделенными зонами приходится на разрез 5 в 5,33 км выше устья с минимальной суточной продукцией макробентоса — 2,9 кал/м^2.

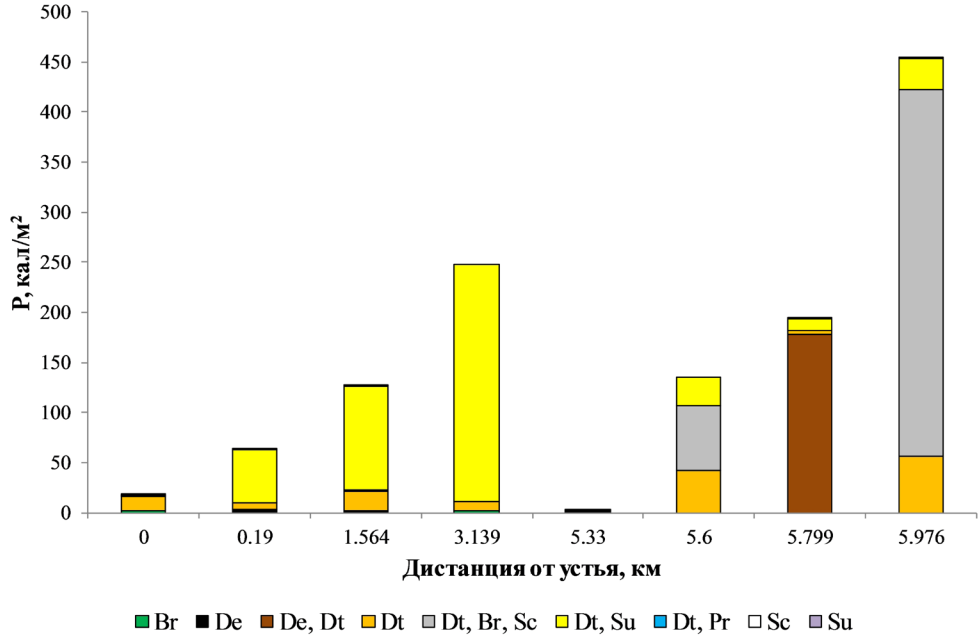


Рис. 10. Изменчивость продукции (*P*, кал/м^2) макробентоса и составляющих его трофических групп вдоль эстуария р. Мануй

Fig. 10. Variations of production for macrobenthos and its trophic groups (*P*, cal/m^2) along the Manuy River estuary

В устье реки основу суточной продукции (79,9 %) формируют собирающие детритофаги, в нижнеэстуарной зоне — собирающие детритофаги — сестонофаги (81,8–95,5 %), на перекатах верхнеэстуарной зоны — собирающие детритофаги — макроизмельчители — падальщики (47,3–80,8 %) и собирающие детритофаги (12,5–31,6 %), на плесе — грунтофаги — собирающие детритофаги (91,9 %).

Заключение

В эстуарии типичной для юго-восточного Сахалина р. Мануй по гидрологическим характеристикам, распределению макробентоса и донных сообществ по руслу водотока четко выделяются три зоны: устьевая, нижнеэстуарная и верхнеэстуарная. В нижнеэстуарной зоне на всем ее протяжении отмечается вертикальный градиент солености от 0,8–5,0 psu в верхнем слое воды до более 27 psu у дна. Верхнеэстуарная

зона заполнена олигогалинными водами с соленостью 0,8–1,6 psu, только на плесе на глубине 0,9 м отмечен тонкий слой морской воды с соленостью 23,1 psu.

Видовой состав макробентоса ограничен — 23 вида беспозвоночных и личинки миноги. Отмечено снижение общей плотности макробентоса в устье и нижнеэстуарной зоне от станций, расположенных ниже по течению, к верхним и обратная изменчивость биомассы. В верхнеэстуарной зоне на плесах наблюдалось увеличение плотности при снижении биомассы.

Выявленная зональность эстуарной зоны проявляется в смене ключевых групп и видов макробентоса. В устье реки главной группой являются амфиподы, в нижнеэстуарной зоне — полихеты с доминантой *H. japonica*, в верхнеэстуарной — амфиподы *E. kygi*, мизиды *N. awatschensis* и миноги *L. reissneri*. Граница между верхне- и нижнеэстуарной зонами по показателям обилия макробентоса и структурным индексам имеет протяженность несколько сот метров.

Влияние солености лимитирует разнообразие донных сообществ, их всего четыре. К верхнеэстуарной зоне приурочены сообщество *E. kygi* и сообщество *N. awatschensis*. На всем протяжении нижнеэстуарной зоны отмечено одно сообщество *H. japonica*, которое в устье реки сменяется сообществом Haustorioides.

Разделение эстуария на три зоны проявляется и при анализе распределения трофических групп макробентоса вдоль русла по биомассе и по продукции. Основу биомассы и продукции в устье реки формируют собирающие детритофаги, в нижнеэстуарной зоне — собирающие детритофаги — сестонофаги, а в верхнеэстуарной зоне значимы три группы: собирающие детритофаги, собирающие детритофаги — макроизмельчители — падальщики, а также грунтофаги — собирающие детритофаги.

Особенностью распределения суточной продукции макробентоса вдоль русла является приуроченность ее максимальных значений к верхней части каждой из выделенных эстуарных зон.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы благодарны коллегам, участвовавшим в сборе материала. Также выражают искреннюю благодарность анонимным рецензентам за их конструктивную критику, позволившую улучшить эту статью.

The authors are grateful to the colleagues who collected the materials for the paper and sincerely gratitude anonymous reviewers for their constructive criticism that improved the manuscript.

Финансирование работы (FUNDING)

Государственное задание № 076-00002-21-00 на 2021 г. и на плановый период 2022 и 2023 гг.

State task № 076-00002-21-00 for 2021 and for the planning period of 2022 and 2023.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Отсутствует потенциальный кофликт интересов в принадлежности данных.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented. No potential conflict of interest was reported by the authors.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

В.С. Лабай, Е.С. Корнеев — сбор и анализ данных, написание статьи; Е.В. Абрамова — анализ данных; А.А. Ушаков, Е.С. Ахмадеева — сбор данных.

V.S. Labay and E.S. Korneev — data collection and analysis, text writing; E.V. Abramova — data analysis; A.A. Ushakov and E.S. Akhmadeeva — data collection.

Список литературы

Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология : моногр. — СПб. : Наука, 2013. — 342 с.

Винберг Г.Г. О зависимости интенсивности обмена у членистоногих от величины тела // Уч. зап. Белорус. ун-та. — 1956. — Вып. 26, сер. биол. — С. 243–254.

Водотоки острова Сахалин: жизнь в текучей воде : моногр. / В.С. Лабай, Л.А. Живоглядова, А.В. Полтева и др. — Южно-Сахалинск : Сахалин. обл. краевед. музей, 2015. — 236 с.

Голубков С.М. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых : моногр. — СПб. : ЗИН РАН, 2000. — 294 с. (Тр. ЗИН РАН, т. 284.)

Дюран Б., Оделл П. Кластерный анализ : моногр. : пер. с англ. — М. : Статистика, 1977. — 128 с.

Живоглядова Л.А., Даирова Д.С., Лабай В.С. Состав, структура и сезонная динамика макрозообентоса рек восточного Сахалина // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 171. — С. 199–209.

Заика В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов : моногр. — Киев : Наук. думка, 1983. — 209 с.

Извекова Э.И. Питание // Бентос Учинского водохранилища. — М. : Наука, 1980. — С. 72–101. (Тр. ВГБО АН СССР, т. 23.)

Калинина В.Н., Соловьев В.И. Введение в многомерный статистический анализ : учеб. пособие. — М. : ГУУ, 2003. — 66 с.

Колпаков Н.В. Эстуарные экосистемы северо-западной части Японского моря: структурно-функциональная организация и биоресурсы : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — 428 с.

Комендантов А.Ю., Орлова М.И. Дальнейшее изучение макрозообентоса реки Гладкой (залив Посьета, Японское море) // Тр. ЗИН АН СССР. — 1990. — Т. 218. — С. 161–174.

Комендантов А.Ю., Орлова М.И. Экология эстуарных двустворчатых моллюсков и полихет южного Приморья : Тр. ЗИН РАН. Сер. Исследования фауны морей. — 2003. — Вып. 52(60). — 164 с.

Константинов А.С. Питание личинок хирономид и некоторые пути повышения кормности водоемов // Тр. 6-го совещ. по проблемам биологии внутренних вод. — М. ; Л., 1959. — С. 260–269.

Кучерук Н.В., Савилова Т.А. Количественная и экологическая характеристика донной фауны шельфа и верхнего района североперуанского апвеллинга // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1985. — Т. 90, вып. 6. — С. 70–79.

Лабай В.С., Атаманова И.А., Заварзин Д.С. и др. Водоемы острова Сахалин: от лагун к озерам : моногр. — Южно-Сахалинск : Сахалин. обл. краевед. музей, 2014. — 208 с.

Максимович Н.В., Погребов В.Б. Анализ количественных гидробиологических материалов : учеб. пособие. — Л. : ЛГУ, 1986. — 97 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / ред. Г.Г. Винберг и Г.М. Лаврентьева. — Л. : ГОСНИОРХ, 1984. — 33 с.

Методы определения продукции водных животных (методическое руководство и материалы) / под ред. Г.Г. Винберга. — Минск : Выш. шк., 1968. — 248 с.

Михайлов В.Н., Горин С.Л., Михайлова М.В. Новый подход к выделению и типизации эстуариев // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. — 2009. — № 5. — С. 3–12.

Палий В.Ф. О количественных показателях при обработке фаунистических материалов // Зоол. журн. — 1961. — Т. 40, вып. 1. — С. 3–6.

Пастернак А.Ф. Усвояемость пищи и коэффициент использования энергии усвоенной пищи на рост япономорской мизиды *Neomysis mirabilis* (Czerniavsky) // Энергетические аспекты роста и обмена водных животных : мат-лы симпоз. — Киев : Наук. думка, 1972. — С. 169.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность / под ред. И.С. Быкадорова. — Т. 18 : Дальний Восток, вып. 2[3] : Приморье. — Л. : Гидрометеоиздат, 1963. — 83 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / под ред. В.А. Абакумова. — Л. : Гидрометеоиздат, 1983. — 239 с.

Сафронов С.Н., Литенко Н.Л., Пешеходько В.М. и др. Эколого-биоценотическая характеристика и качество вод внутренних водоемов острова Сахалин // Чтения памяти В.В. Станчинского. — Смоленск : Смоленск. гос. пед. ун-т, 2000. — Вып. 3. — С. 321–328.

Сафьянов Г.А. Эстуарии : моногр. — М. : Мысль, 1987. — 189 с.

Умнов А.А., Алимов А.Ф. Соотношение продукции с общим потоком энергии через популяцию // Общие основы изучения водных экосистем. — Л. : Наука, 1979. — С. 133–139.

Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов : моногр. — Л. : Наука, 1974. — 235 с.

Хлебович В.В. Критическая соленость и хорогалиникум: современный анализ понятий // Биология солоноватых и гипергалинных вод. — Л. : ЗИН АН СССР, 1989. — С. 5–11.

Хмелева Н.Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных : моногр. — Киев : Наук. думка, 1973. — 183 с.

Azovsky A.I., Chertoprud M.V., Kucheruk N.V. et al. Fractal properties of spatial distribution of intertidal benthic communities // Mar. Biol. — 2000. — Vol. 136(3). — P. 581–590. DOI: 10.1007/s002270050718.

Kanaya G., Takagi Sh., Kikuchi E. Spatial dietary variations in *Laternula marilina* (Bivalvia) and *Hediste* spp. (Polychaeta) along environmental gradients in two brackish lagoons // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2008. — Vol. 359. — P. 133–144. DOI: 10.3354/meps07356.

Labay V.S. Malacostraca (Arthropoda: Crustacea) of fresh and brackish waters of Sakhalin Island: The interaction of faunas of different origins // Recent Advances in Freshwater Crustacean Biodiversity and Conservation. — CRC Press, 2021. — P. 19–66.

Macdonald T.A., Burd B.J., Macdonald V.I., van Roodselaar A. Taxonomic and feeding guild classification for the marine benthic macroinvertebrates of the Strait of Georgia, British Columbia : Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. — 2010. — № 2874. — 62 p.

Meire P.M. and Dereu J. Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities // J. Appl. Ecol. — 1990. — Vol. 27, № 1. — P. 210–223.

Nielsen A.M., Eriksen N.T., Lonsmann Iversen J.J., Riisgård H.U. Feeding, growth and respiration in the polychaetes *Nereis diversicolor* (facultative filter-feeder) and *N. virens* (omnivorous) — a comparative study // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1995. — Vol. 125. — P. 149–158.

Pritchard D.W. Estuarine Hydrography // Advances in Geophysics. — 1952. — Vol. 1. — P. 243–280.

Riisgård H.U. Suspension feeding in the polychaete *Nereis diversicolor* // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1991. — Vol. 70. — P. 29–37. DOI: 10.3354/meps070029.

Shannon C.E. A Mathematical Theory of Communication // The Bell System Technical Journal. — 1948. — Vol. 27. — P. 379–423, 623–656.

Toba Y., Sato M. Filter-feeding behavior of three Asian *Hediste* species (Polychaeta: Nereididae) // Plankton and Benthos Research. — 2013. — Vol. 8, Iss. 4. — P. 159–165. DOI: 10.3800/pbr.8.159.

Vedel A., Riisgård H.U. Filter-feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*: growth and bioenergetics // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1993. — Vol. 100. — P. 145–152.

Warwick R.M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // Mar. Biol. — 1986. — Vol. 92, Iss. 4. — P. 557–562. DOI: 10.1007/BF00392515.

References

Alimov, A.F., Bogatov, V.V., and Golubkov, S.M., *Produktsionnaya gidrobiologiya* (Production Hydrobiology), St. Petersburg, 2013.

Vinberg, G.G., On the dependence of the intensity of metabolism in arthropods on the size of the body, *Uch. Zap. Belorus. Univ.*, 1956, no. 26, Ser. Biol., pp. 243–254.

Labay, V.S., Zhivoglyadova, L.A., Polteva, A.V., Motyl'kova, I.V., Konovalova, N.V., Zavarzin, D.S., Baranchuk-Chervonnyi, L.N., Kordyukov, A.V., Dairova, D.S., Nikitin, V.D., Zavarzina, N.K., and Safronov, S.N., *Vodotoki ostrova Sakhalin: zhizn' v tekuchei vode* (Watercourses of Sakhalin Island: Life in the Running Water), Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalin. Obl. Kraevedcheskii Muz., 2015.

Golubkov, S.M., *Funktsional'naya ekologiya lichinok amfibioticheskikh nasekomykh* (Functional Ecology of Larvae of Amphibiotic Insects), St. Petersburg: Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk, 2000.

Duran, B. and Odell, P., *Cluster Analysis: A Survey*, Berlin: Springer-Verlag, 1974.

Zhivoglyadova, L.A., Dairova, D.S., and Labay, V.S., Composition, structure, and seasonal dynamics of macrozoobenthos from the rivers of east Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 171, pp. 199–209.

Zaika, V.E., *Sravnitel'naya produktivnost' gidrobiontov* (Comparative Productivity of Aquatic Organisms), Kiev: Naukova Dumka, 1983.

Izvekova, E.I., Nutrition, in *Bentos Uchinskogo vodokhranilishcha*, Moskva: Nauka, 1980, pp. 72–101.

Kalinina, V.N. and Solovyev, V.I., *Vvedenie v mnogomernyi statisticheskii analiz* (Introduction to Multivariate Statistical Snalysis), Moscow: Gos. Univ. Upr., 2003.

Kolpakov, N.V., *Estuarnye ekosistemy severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya: strukturno-funktsional'naya organizatsiya i bioresursy* (Estuarine Ecosystems of the Northwestern Sea of Japan: Structural and Functional Organization and Bioresources), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018.

Komendantov, A.Yu. and Orlova, M.I., Further study of the macrozoobenthos of the Gladkaya River (Posyet Bay, Sea of Japan), *Tr. Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR*, 1990, vol. 218, pp. 161–174.

Komendantov, A.Yu. and Orlova, M.I., Ecology of estuary bivalves and polychaetes of southern Primorye, *Tr. Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk, Ser. Issledovaniya fauny morey*, 2003, no. 52(60).

Konstantinov, A.S., Nutrition of Chironomid larvae and some ways of the increase of food animals in water bodies, in *Tr. 6-go soveshch. po problemam biologii vnutrennikh vod* (Tr. 6th meeting. on problems of biology of inland waters), Moskva; Leningrad, 1959, pp. 260–269.

Kucheruk, N.V. and Savilova, T.A., Quantitative and ecological characteristics of the benthic fauna of the shelf and upper area of the North Peruvian upwelling, *Byull. Mosk. O-va. Ispyt. Prir., Otd. Biol.*, 1985, vol. 90, no. 6, pp. 70–79.

Labay, V.S., Atamanova, I.A., Zavarzin, D.S., Motylkova, I.V., Moukhametova, O.N., and Nikitin, V.D., *Vodoyemy ostrova Sakhalin: ot lagun k ozeram* (Reservoirs of Sakhalin Island: from lagoons to lakes), Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalin. Obl. Kraevedcheskii Muz., 2014.

Maksimovich, N.V. and Pogrebov, V.B., *Analiz kolichestvennykh gidrobiologicheskikh materialov* (Analysis of Quantitative Hydrobiological Materials), Leningrad: Leningrad. Gos. Univ., 1986.

Metodicheskiye rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoyemakh. Zooplankton i yego produktsiya (Methodical recommendations for the collection and processing of materials for hydrobiological research in freshwater reservoirs. Zooplankton and its products), Vinberg, G.G., Lavrentieva, G.M., eds, Leningrad: GosNIORKh, 1984.

Metody opredeleniya produktsii vodnykh zhivotnykh (metodicheskoye rukovodstvo i materialy) (Methods for determining the production of aquatic animals (methodological guidance and materials)), Vinberg, G.G., ed., Minsk: Vysshaya Shkola, 1968.

Mikhailov, V.N., Gorin, S.L., and Mikhailova, M.V., A new approach to the identification and typification of estuaries, *Vestn. Mosk. Gos. Univ., Ser. 5. Geografiya*, 2009, no. 5, pp. 3–12.

Palii, V.F., On quantitative indicators in processing of faunistic materials, *Zool. Zh.*, 1961, vol. 40, no. 1, pp. 3–6.

Pasternak, A.F., Digestibility of food and the coefficient of use of the energy of digested food on the growth of the Japanese mysid *Neomysis mirabilis* (Czerniavsky), in *Mater. simpoz. "Energeticheskiye aspekty rosta i obmena vodnykh zhivotnykh"* (Mater. Symp. "Energy aspects of growth and metabolism of aquatic animals: materials of the symposium"), Kiev: Naukova Dumka, 1972, p. 169.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Gidrologicheskaya izuchennost'. T. 18: Dal'niy Vostok, vyp. 2(3): Primor'ye (Surface Water Resources of the USSR, Hydrological study, vol. 18: Far East, Iss. 2(3): Primorye), Bykadorova, I.S., ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1963.

Rukovodstvo po metodam gidrobiologicheskogo analiza poverhnostnyh vod i donnyh otlozhenij (Guide to methods of hydrobiological analysis of surface water and bottom sediments), Abakumov, V.A., ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1983.

Safronov, S.N., Litenko, N.L., Peshekhod'ko, V.M., Labay, V.S., Stepanova, T.G., and Kalganova, T.N., Ecological and biocenotic characteristics and water quality of inland waters on Sakhalin Island, in *Chteniya pamyati professora V.V. Stanchinskogo* (Readings in the Memory of Professor V.V. Stanchinsky), Smolensk: Smolenst. Gos. Pedagog. Univ., 2000, vol. 3, pp. 321–328.

Safyanov, G.A., *Estuarii* **(**Estuaries), Moscow: Mysl', 1987.

Umnov, A.A. and Alimov, A.F., Correlation of production with the total energy flow through the population, in *Obshchiye osnovy izucheniya vodnykh ekosistem* (General Bases for the Study of Aquatic Ecosystems), Leningrad: Nauka, 1979, pp. 133–139.

Khlebovich, V.V., *Kriticheskaya solenost' biologicheskikh protsessov* (Critical Salinity of Biological Processes), Leningrad: Nauka, 1974.

Khlebovich, V.V., Critical salinity and horohalinicum: modern analysis of concepts, in *Biologiya solonovatykh i gipergalinnykh vod* (Biology of brackish and hyperhaline waters), Leningrad: Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR, 1989, pp. 5–11.

Khmeleva, N.N., *Biologiya i energeticheskiy balans morskikh ravnonogikh rakoobraznykh* (Biology and energy balance of marine isopods), Kiev: Naukova Dumka, 1973.

Azovsky, A.I., Chertoprud, M.V., Kucheruk, N.V. Rybnikov, P.V., and Sapozhnikov, F.V., Fractal properties of spatial distribution of intertidal benthic communities, *Mar. Biol.*, 2000, vol. 136, no. 3, pp. 581-590. doi 10.1007/s002270050718

Kanaya, G., Takagi, Sh., and Kikuchi, E., Spatial dietary variations in *Laternula marilina* (Bivalva) and *Hediste* spp. (Polychaeta) along environmental gradients in two brackish lagoons, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2008, vol. 359, pp. 133–144. doi 10.3354/meps07356

Labay, V.S., Malacostraca (Arthropoda: Crustacea) of fresh and brackish waters of Sakhalin Island: The interaction of faunas of different origins, *Recent Advances in Freshwater Crustacean Biodiversity and Conservation*, CRC Press, 2021, pp. 19–66.

Macdonald, T.A., Burd B.J., Macdonald V.I. and van Roodselaar A., Taxonomic and feeding guild classification for the marine benthic macroinvertebrates of the Strait of Georgia, British Columbia, *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 2010, no. 2874.

Meire, P.M., and Dereu, J., Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities, *J. Appl. Ecol.*, 1990, vol. *27*, no. 1, pp. 210–223.

Nielsen, A.M., Eriksen, N.T., Lonsmann Iversen, J.J., and Riisgård, H.U., Feeding, growth and respiration in the polychaetes *Nereis diversicolor* (facultative filter-feeder) and *N. virens* (omnivorous) — a comparative study, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1995, vol. 125, pp. 149–158.

Pritchard, D.W., Estuarine Hydrography, *Advances in Geophysics*, 1952, vol. 1, pp. 243–280.

Riisgård, H.U., Suspension feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1991, vol. 70, pp. 29–37. doi 10.3354/meps070029

Shannon, C.E., A Mathematical Theory of Communication, *The Bell System Technical Journal*, 1948, vol. 27, pp. 379–423, 623–656.

Toba, Y. and Sato, M., Filter-feeding behavior of three Asian *Hediste* species (Polychaeta: Nereididae), *Plankton and Benthos Research*, 2013, vol. 8, no. 4, pp. 159–165. doi 10.3800/pbr.8.159

Vedel, A. and Riisgård, H.U., Filter-feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*: growth and bioenergetics, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1993, vol. 100, pp. 145–152.

Warwick, R.M., A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities, *Mar. Biol.*, 1986, vol. 92, no. 4, pp. 557–562. doi 10.1007/BF00392515

Поступила в редакцию 19.05.2022 г.

После доработки 6.07.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

The article was submitted 19.05.2022; approved after reviewing 6.07.2022; accepted for publication 1.09.2022

Известия ТИНРО

2022 **Том 202, вып. 3. С. 661–678.**

Izvestiya TINRO, 2022, Vol. 202, No. 3, pp. 661–678.

АКВАКУЛЬТУРА
AQUACULTURE

Научная статья
УДК 639.371:597.552.511
DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-661-678
EDN: GPMPXI

ИСКУССТВЕННОЕ ВОСПРОИЗВОДСТВО И СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

А.Н. Макоедов[1, 2], А.А. Макоедов[3]*
[1] Донской государственный технический университет,
344003, г. Ростов-на-Дону, площадь Гагарина, 1;
[2] Южный научный центр РАН,
344006, г. Ростов-на-Дону, просп. Чехова, 41;
[3] Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. Мероприятия по искусственному воспроизводству тихоокеанских лососей на российском Дальнем Востоке, как правило, проводят с грубыми нарушениями научных рекомендаций. Возможно, именно поэтому позитивные и негативные последствия лососеводства в значительной мере нейтрализуют друг друга. Для основных промысловых районов Северной Пацифики отмечена следующая особенность. Там, где рыбоводные мероприятия проводят наиболее активно, происходит сокращение уловов лососей, а там, где воспроизводство практически полностью обеспечивают природные нерестилища, уловы растут. Рыболовство, сохранение природных популяций и искусственное воспроизводство молоди выступают как самостоятельные и обособленные сферы деятельности. В значительной степени это обусловлено общим состоянием отечественного лососевого хозяйства.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, горбуша, кета, лососевое хозяйство, рыбоводство, искусственное воспроизводство, лососевые рыбоводные заводы

Для цитирования: Макоедов А.Н., Макоедов А.А. Искусственное воспроизводство и состояние запасов тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 661–678. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-661-678. EDN: GPMPXI.

Original article

Artificial reproduction and status of stock for pacific salmon

Anatoly N. Makoedov[1, 2], Anton A. Makoedov[3]
[1, 2] D.Biol., professor, tomak06@mail.ru, ORCID 0000-0002-8866-1828,
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, Russia
[3] makoedov.a@mail.ru, ORCID 0000-0003-4474-6245,
Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

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

© Макоедов А.Н., Макоедов А.А., 2022

Abstract. Artificial reproduction of pacific salmon in the Russian Far East, as a rule, is carried out with gross violations of scientific recommendations. Perhaps, that's why positive and negative effects of the salmon farming largely neutralize each other. The following paradox is noted for the Far-Eastern basin: the salmon catches decrease in the areas where fish farming is active but increase in the areas where the salmon reproduction is almost completely provided by natural spawning grounds. Fishery, conservation of natural populations, and artificial reproduction of fish juveniles are still separate and disconnected spheres in Russia, largely due to general state of the national salmon economy.

Keywords: pacific salmon, pink salmon, chum salmon, salmon farming, fish farming, artificial reproduction, salmon hatchery

For citation: Makoedov A.N., Makoedov A.A. Artificial reproduction and status of stock for pacific salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 661–678. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-661-678. EDN: GPMPXI.

Введение

В настоящий период запасы тихоокеанских лососей российского происхождения находятся на историческом максимуме. При этом значительно возросли объемы выпуска искусственно выращенной молоди кеты и горбуши. Насколько взаимосвязаны эти события? Авторы предлагают свой вариант ответа на данный вопрос.

Основными задачами искусственного воспроизводства считаются:

1) увеличение рыбопродукции и восстановление запасов, подорванных промыслом или неблагоприятными воздействиями на экосистемы нерестовых водоемов [Вронский, 1980; Рухлов, 1980, 1989];

2) увеличение численности популяций по сравнению с исторически сложившимся уровнем [Хоревин, 1989];

3) искусственное формирование популяций, эксплуатация которых может принести хозяйственную пользу [Казаков, 1989].

Эффективность рыбоводной деятельности оценивают с учетом промыслового возврата искусственно воспроизведенной молоди и вклада в воспроизводство запасов [Вронский, 1980; Казаков, 1981; Запорожец, Запорожец, 2011].

В Северной Пацифике начиная с 1870-х гг. действует около 800 лососевых рыбоводных заводов (ЛРЗ). Значительная их часть расположена в Японии и США [Радченко, 2021].

В России также накоплен большой опыт лососеводства [Вронский, 1980; Рослый, 1980; Рухлов, 1984; Гриценко и др., 1987; Алтухов и др., 1997; Макоедов, 1999; Алтухов, 2003; Макоедов и др., 2009; Запорожец, Запорожец, 2011; Ефанов, Бойко, 2014; Марковцев, Акулин, 2014; Леман и др., 2015; Стекольщикова, 2015; Литвиненко, Попова, 2016; Коцюк, 2020; Радченко, 2021; и др.]. Для решения 1-й и 2-й задач, упомянутых выше, необходимо соблюдать следующие основные правила: 1) при проведении рыбоводных мероприятий учитывать популяционную структуру стад; 2) закладывать на инкубацию оплодотворенную икру, полученную от местных производителей, представляющих все периоды нерестового хода и все размерные группы; 3) не производить интродукцию оплодотворенной икры с других нерестовых водоемов. При решении 3-й задачи искусственного воспроизводства перечисленные правила неактуальны. Однако под сомнение поставлена корректность самой задачи, поскольку многие международные соглашения и конвенции запрещают проводить акклиматизационные мероприятия, т.е. осуществлять интродукцию чужеродного генетического материала в природные экосистемы [Алтухов, 2003].

Цель предлагаемой работы: на основании результатов собственных исследований и наблюдений, литературных источников, данных НПАФК [http://www.npafc.org] и различных служебных материалов открытого доступа оценить влияние искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей на состояние запасов этой группы рыб.

Результаты и их обсуждение

Кардинальные позитивные изменения технологий рыбоводства в 1950–1960-е гг. привели к существенному повышению выживаемости лососей на ранних стадиях онтогенеза, увеличению промысловых возвратов и экономических показателей деятельности ЛРЗ [Запорожец, Запорожец, 2011]. Благодаря этому в 1970–1980-е гг. на обоих побережьях почти синхронно произошло кратное увеличение объемов выпуска заводской молоди тихоокеанских лососей (рис. 1, 2). В период с 1952 по 1975 г. искусственно воспроизводили суммарно в среднем ежегодно около 0,8 млрд экз. молоди тихоокеанских лососей, в период с 1976 по 2021 г. — более 4,5 млрд экз.

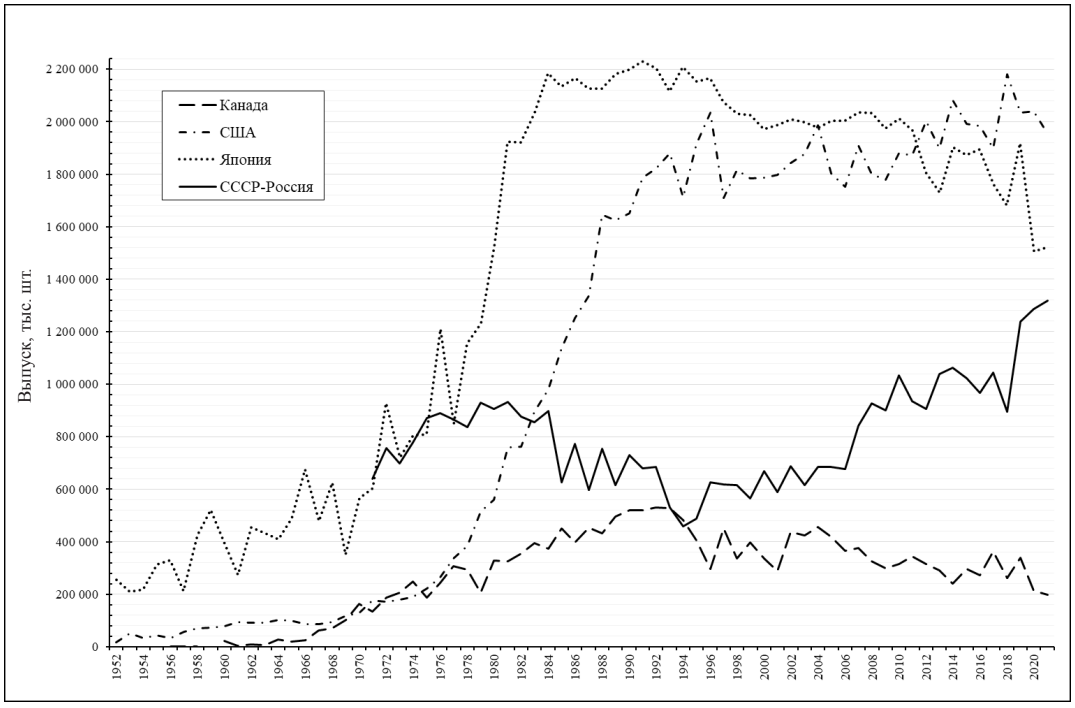


Рис. 1. Выпуск искусственно воспроизведенной молоди тихоокеанских лососей разными странами

Fig. 1. Release of artificially reproduced juveniles of pacific salmon, by countries

При сопоставлении периодов 1952–1970 гг. и 1971–2021 гг. средние суммарные уловы на каждом из побережий Тихого океана одинаково (в 1,8 раза) возросли (рис. 3). Однако вряд ли рост запасов обусловили лишь рыбоводные мероприятия, поскольку их активизация в значительной мере совпала с положительными трендами естественной многолетней динамики численности тихоокеанских лососей на обоих побережьях. Похожая ритмика изменений численности отмечена у других массовых промысловых рыб, не затронутых рыбоводными мероприятиями [Кляшторин, Любушин, 2005]. Для биологических и небиологических совокупностей лососей различных иерархических уровней показано [Макоедов и др., 1994а, б; Макоедов, 1999; Каев, 2010; Запорожец, Запорожец, 2011; Коцюк, 2020; и др.], что рыбоводные мероприятия не оказывали заметного влияния на исторически сложившуюся динамику численности этих совокупностей. Поэтому невыполнимой оказалась одна из задач развития лососеводства — устранить различие в величине нерестовых подходов генераций горбуши четных и нечетных лет [Радченко, 2021].

В японском вылове, в отличие от вылова других стран, добывающих тихоокеанских лососей, уже с начала 1970-х гг. подавляющую долю устойчиво составляла кета (рис. 4). По-видимому, до начала 1980-х гг. такие показатели в значительной мере

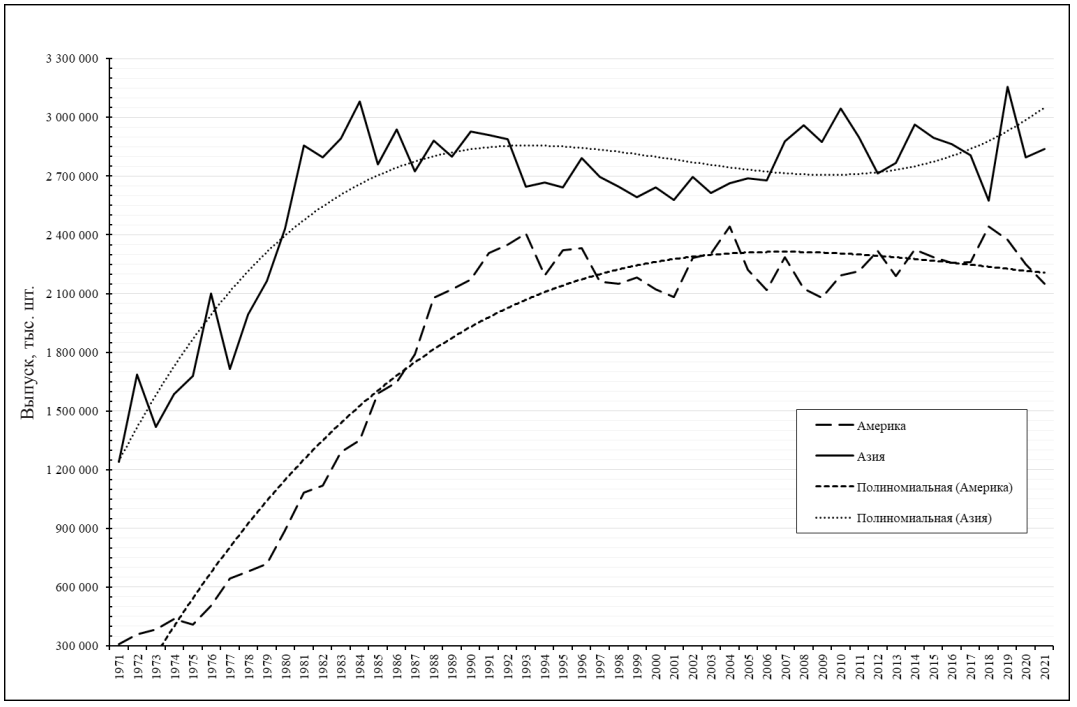


Рис. 2. Выпуск искусственно воспроизведенной молоди на американском и азиатском побережьях Тихого океана

Fig. 2. Release of artificially reproduced juveniles of pacific salmon on the American and Asian coasts of the North Pacific

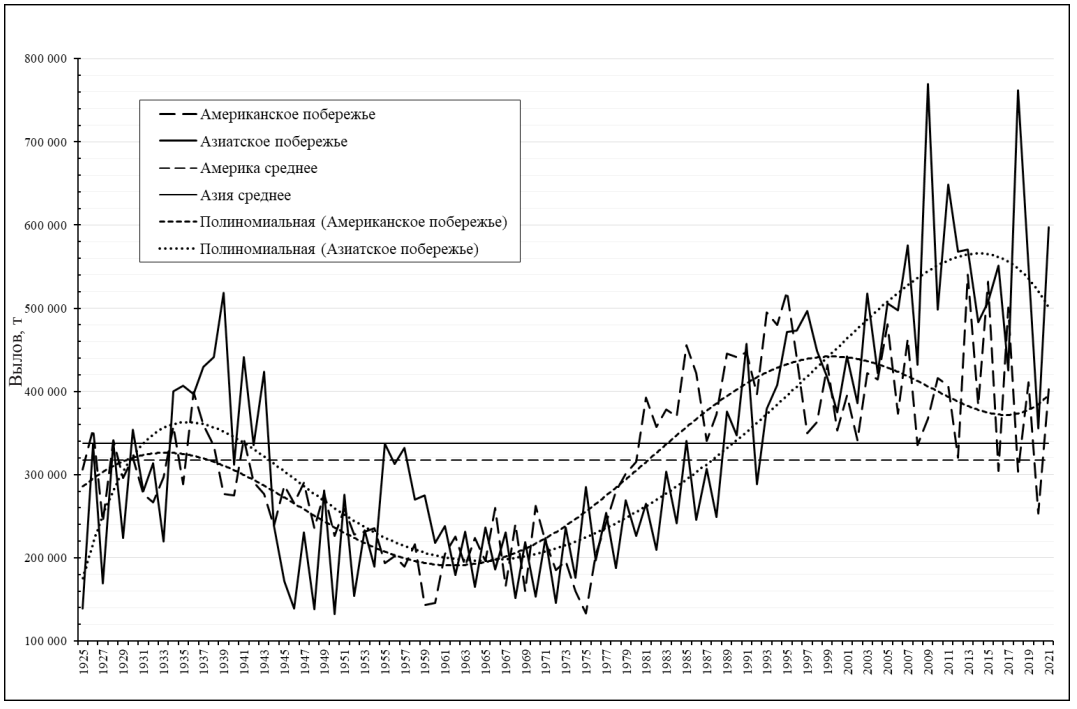


Рис. 3. Вылов тихоокеанских лососей

Fig. 3. Annual catch of pacific salmon

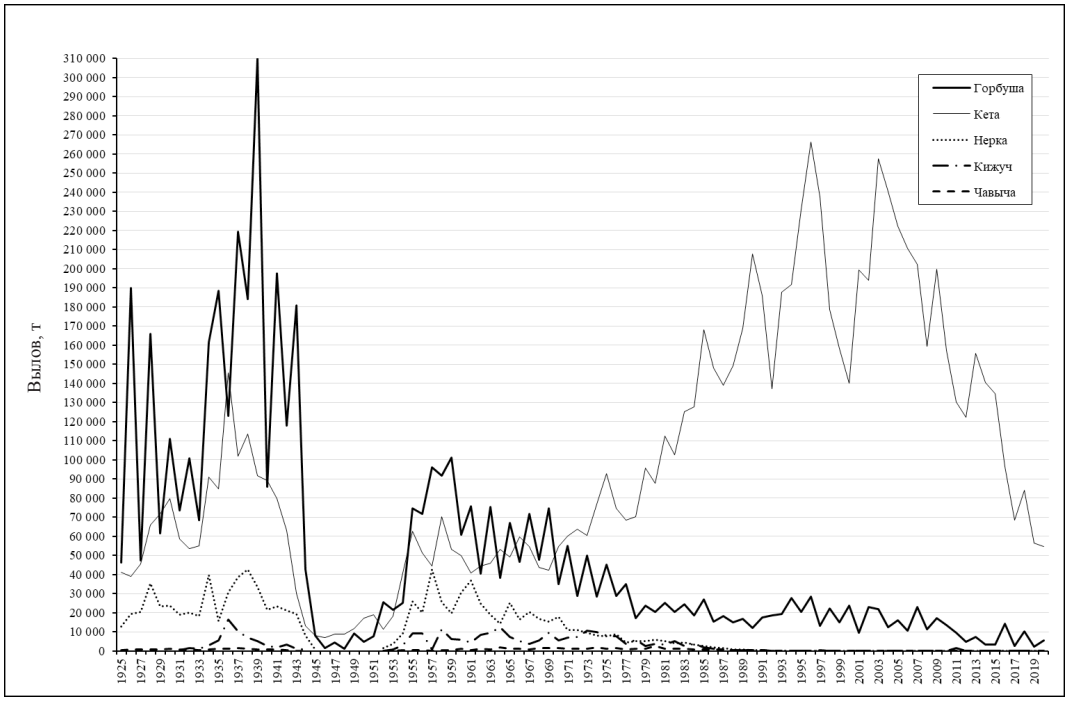


Рис. 4. Японский вылов тихоокеанских лососей
Fig. 4. Japanese catch of Pacific salmon

определяли морские дрифтерные уловы рыб российского происхождения. Однако затем основу японского вылова стала формировать искусственно воспроизводимая кета. Среднегодовые объемы ее добычи в 1985–2013 гг. находились на уровне около 184 тыс. т, а максимальные значения достигали 266 тыс. т. Расчетный коэффициент возврата доходил почти до 7 % [Kitada, 2014]. Однако во втором десятилетии нынешнего века возвраты искусственно воспроизведенной кеты, а соответственно и уловы резко пошли на спад. В 2021 г. японские рыбаки выловили 54,6 тыс. т кеты. У поколений 2012 и 2013 гг. закладки икры на инкубацию коэффициент возврата сократился примерно до 1 %, приблизившись к показателям естественного воспроизводства. Кроме того, отмечено прогрессирующее старение совокупности рыбоводной кеты о. Хоккайдо, выразившееся в увеличении доли рыб старших возрастных классов в промысловых возвратах [Радченко, 2021].

Неоднозначно развивалась ситуация с искусственным воспроизводством японской горбуши. Ее возвраты на о. Хоккайдо с конца 1980-х до середины 2000-х гг. оценивали на уровне 5 %, а в отдельные годы — 12 % и даже 16 % [Hiroi, 1998; Kaeriyama, 1999]. Однако более пристальное изучение вопроса показало, что основную часть промысловых скоплений формировали не заводские рыбы, а те, которым удавалось преодолеть рыбоводные заграждения и отнереститься естественным образом в реках [Morita et al., 2006a, b]. Уточненные оценки показали, что действительные значения коэффициентов возврата искусственно воспроизведенной горбуши находились в интервале от 0,05 до 1,30 % [Радченко, 2021].

Соответствующим образом изменилась оценка экономической эффективности искусственного воспроизводства горбуши на о. Хоккайдо. В 1990-е гг. полагали, что при общих затратах на воспроизводство в пределах 10–14 млрд иен японские рыбаки получали уловы стоимостью 50–90 млрд иен [Hiroi, 1998]. Однако дополнительные расчеты, проведенные в первой половине 2010-х гг., показали, что общая стоимость уловов горбуши, воспроизведенной на ЛРЗ, не превышает 0,3 млрд иен [Ohnuki et al., 2015], т.е. рыбоводные мероприятия весьма убыточны.

Несмотря на то что результативность лососеводства Японии оказалась заметно ниже, чем ее оценивали 20–30 лет назад, вряд ли японский опыт в целом следует трактовать как безуспешный. Достаточно вспомнить, что активизация искусственного воспроизводства кеты началась в период, когда естественный нерест этого вида почти полностью блокировали браконьеры, и запасы пришли в сильнейший упадок. Объемы вылова кеты на уровне около 50 тыс. т — вполне достойный показатель общего состояния лососевого хозяйства Японии. Тем не менее продолжающееся сокращение возвратов кеты вызывает вполне обоснованное сомнение в перспективности ее искусственного воспроизводства [Радченко, 2021]. Возможно, именно поэтому в показателях выпуска молоди с японских ЛРЗ наметились отрицательные тренды (см. рис. 1).

Наша страна в 1970-е гг. по объемам выпуска искусственно воспроизведенной молоди (около 0,9 млрд экз.) не уступала Японии и значительно превосходила США (рис. 1). В 1980 г. в СССР была принята амбициозная комплексная целевая программа (КЦП) «Лосось» [Марковцев, Акулин, 2014]. На первом этапе (1981–1985 гг.) планировали строительство на Дальнем Востоке 18 ЛРЗ, в том числе на Камчатке (3), Сахалине (2), Амуре (5), в Магадане (5) и Приморье (2). При подготовке второй очереди программы (1988–1995 гг.) планировали на Камчатке запустить 2 ЛРЗ, Сахалине — 7, Амуре — 3, в Магадане — 2, и Приморье — 1. КЦП «Лосось» предусматривала получение за счет заводского воспроизводства дополнительного вылова тихоокеанских лососей до 88 тыс. т в год, при том что в 1970-е гг. средний отечественный вылов составлял менее 100 тыс. т. В ходе реализации программы, учитывая огромный естественный нерестовый фонд рек Камчатки (400 млн м^2), сочли нецелесообразным строительство там новых ЛРЗ. Центром искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей определили Сахалин, учитывая исторический опыт региона. Реализовать КЦП «Лосось» в полной мере помешал развал Советского Союза.

В 1980–2000-е гг. отечественные ЛРЗ выпускали около 0,6–0,7 млрд экз. искусственно воспроизведенной молоди, т.е. на 20–30 % меньше, чем в предыдущее десятилетие. Вернуться к советским показателям удалось лишь в самом конце 2000-х гг. В 2010-е гг. дальневосточные ЛРЗ выпускали 0,9–1,2 млрд экз. молоди. Более 80 % обеспечивал Сахалино-Курильский регион.

Несмотря на происходивший в 1980–2000-е гг. на российском Дальнем Востоке спад рыбоводной активности и значительный рост ННН-промысла, наступил очередной период высокого уровня численности тихоокеанских лососей с каскадом промысловых рекордов. В 2005 г. отечественный вылов превысил предыдущую наивысшую отметку (260 тыс. т), достигнутую в 1949 г. В 2007 г. добыли 349 тыс. т, в 2009 г. — 554, в 2018 г. — 666 тыс. т.

Вклад Сахалино-Курильского региона, определяющего показатели отечественного лососеводства, в общие уловы тихоокеанских лососей за 1971–2021 гг. представлен на рис. 5. Четко выражено снижение показателей. Если в первом десятилетии нынешнего столетия в рыбные годы доля Сахалинской области находилась обычно на уровне около 50 %, а в нерыбные не снижалась менее чем до 25 %, то к концу второго десятилетия доля региона стала менее 15 %.

Значительно сократились нерестовые подходы горбуши, которая исторически определяла общие объемы сахалинского вылова тихоокеанских лососей. По-видимому, существенное влияние на такое сокращение, кроме чрезмерной промысловой нагрузки, оказали мероприятия по искусственному воспроизводству кеты. Абсолютные значения добычи кеты в последние годы несколько возросли. Однако они возросли в целом по Дальнему Востоку России, поэтому пока неизвестно, чем именно обусловлено увеличение вылова кеты в Сахалино-Курильском регионе: деятельностью ЛРЗ или общими тенденциями роста численности кеты российского происхождения. Изменения доли Сахалинской области в общем вылове горбуши и кеты по десятилетним периодам не проявляют зависимости от рыбоводных мероприятий (рис. 6).

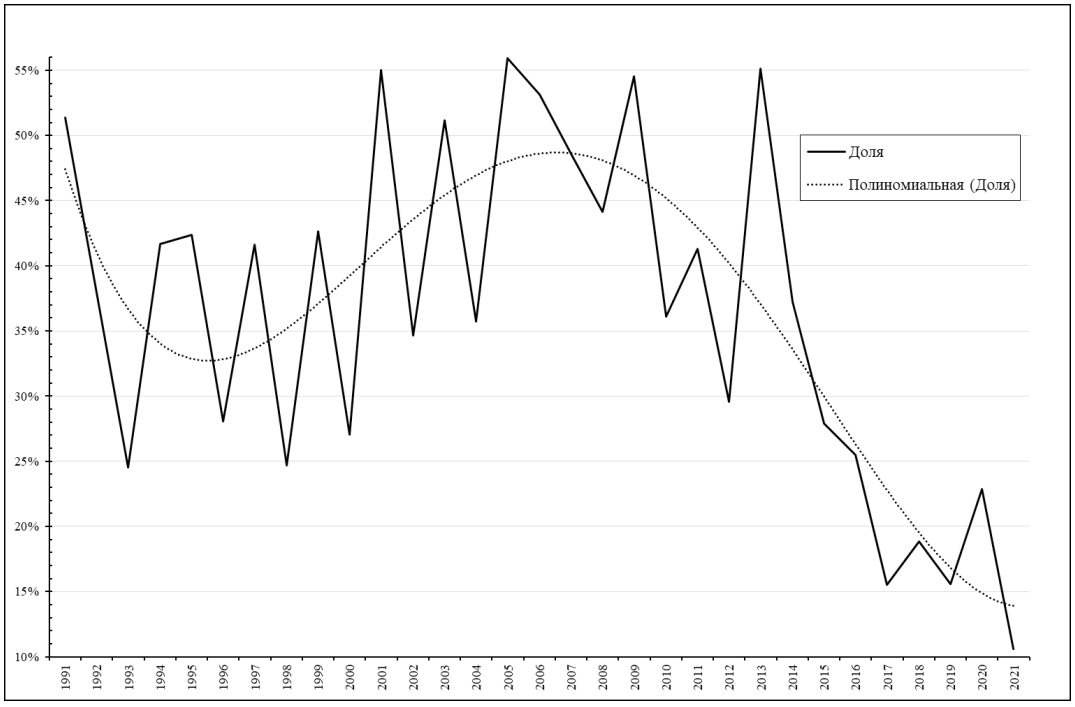


Рис. 5. Доля Сахалино-Курильского региона в отечественном вылове тихоокеанских лососей

Fig. 5. Portion of the Sakhalin-Kuril region in the national catch of pacific salmon

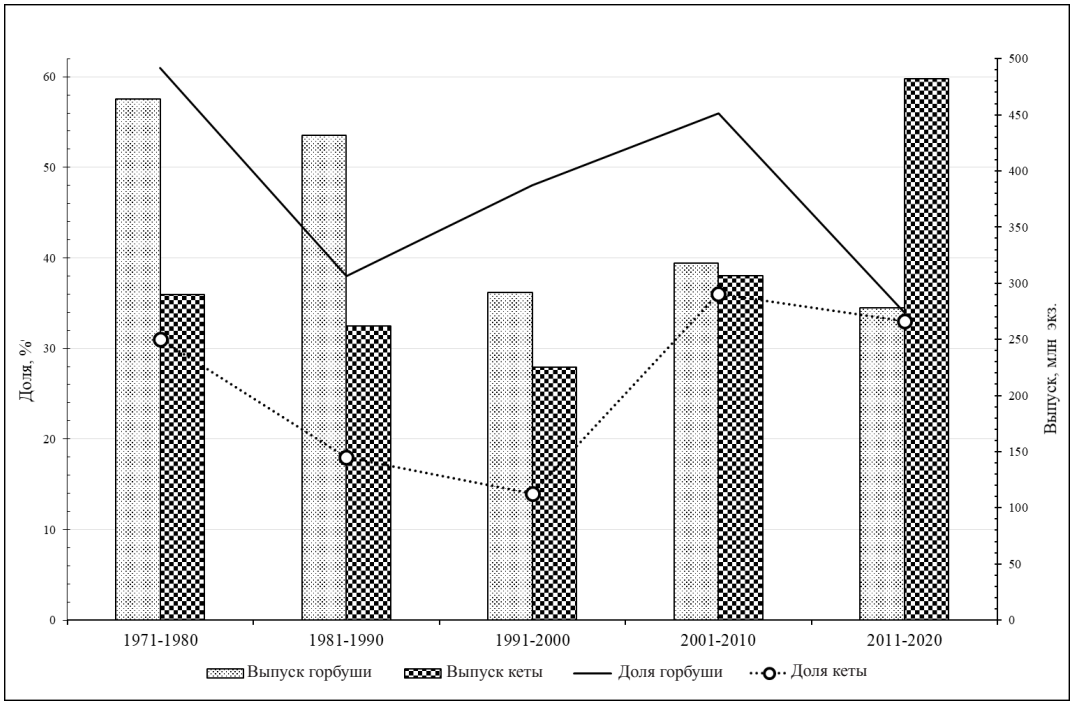


Рис. 6. Доля в отечественных уловах горбуши, кеты и выпуск молоди этих видов в Сахалино-Курильском регионе

Fig. 6. Portions of pink and chum salmons in domestic catch and release of juveniles in the Sakhalin-Kuril region

На примере наиболее исторически значимого с точки зрения лососевого хозяйства Сахалина охотоморского побережья острова можно проследить, как изменялось значение этого района в общероссийских уловах тихоокеанских лососей. На рис. 7 видно, что нынешнее падение доли горбуши выражено сильнее, чем прежде. Никогда ранее вылов этого вида на восточном Сахалине непрерывно на протяжении 5 лет не был менее 10 % (а точнее 8 %) общего.

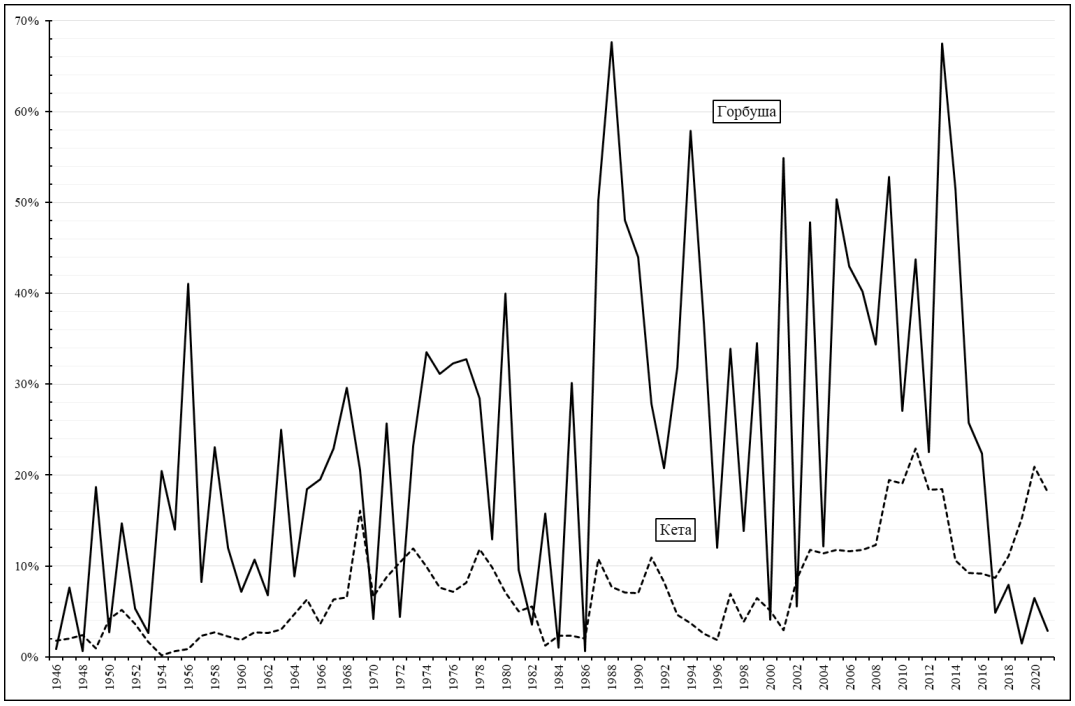


Рис. 7. Вклад охотоморского побережья Сахалина в отечественные уловы горбуши и кеты
Fig. 7. Contribution of the Okhotsk coast of Sakhalin to domestic catch of pink and chum salmons

Вклад обсуждаемого района в общие отечественные уловы кеты за период с 2002 по 2021 г. составил в среднем 14 %, а за предыдущий период с 1992 по 2001 г. — 5 %. Рыбоводные заводы, расположенные на охотоморском побережье Сахалина, выпустили молоди кеты в 1988–1997 гг. и в 1998–2017 гг. в среднем соответственно 117 и 198 млн экз. Рост показателей вылова в 1,6 раза превысил увеличение показателей выпуска. Исходя из приведенных данных, напрашивается предположение о существенном повышении эффективности искусственного воспроизводства кеты в нынешнем столетии и позитивном влиянии лососеводства на увеличение численности восточно-сахалинских группировок данного вида. Однако график, приведенный на рис. 8, заставляет усомниться в однозначности такого предположения.

При среднегодовом выпуске молоди 148 млн экз. в 1998–2002 гг. среднегодовая доля вылова кеты охотоморского побережья Сахалина в 2002–2006 гг. составила 11 %. При выпуске 241 млн экз. в 2010–2014 гг. доля в 2014–2017 гг. составила 9 %, а при выпуске 219 млн экз. в 2016–2018 гг. доля в 2019–2021 гг. — 18 %. Приведенные примеры свидетельствуют о том, что объемы выпуска молоди и вылова производителей слабо синхронизированы между собой. Следовательно, вопрос о степени влияния искусственного воспроизводства на состояние запасов группировок кеты, воспроизводящихся в районе такого влияния, по-прежнему остается открытым.

Оценки коэффициентов возврата искусственно воспроизведенной в Сахалино-Курильском регионе молоди тихоокеанских лососей сильно разнятся. Для горбуши приводят значения в интервале от 1,0 до 13,5 %; для кеты — от 0,1 до 9,0 % [Смирнов и др., 2006; Стекольщикова, 2015; Литвиненко, Попова, 2016; и др.]. Наиболее высо-

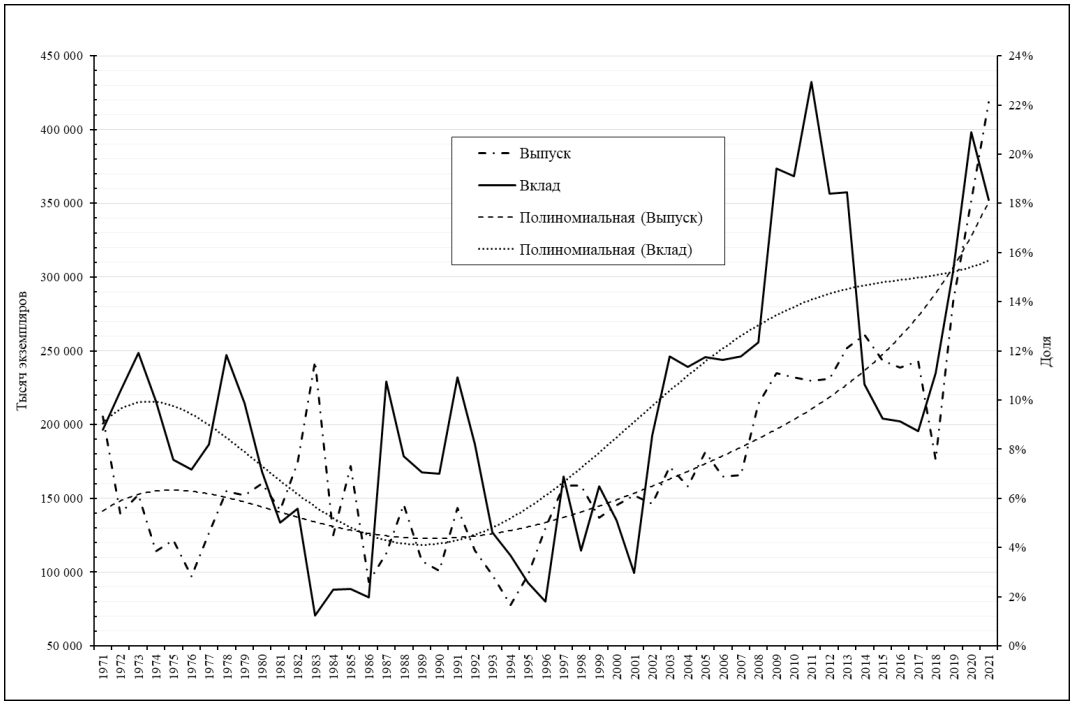


Рис. 8. Вклад в общероссийский вылов кеты и выпуск ее молоди ЛРЗ охотоморского побережья Сахалина

Fig. 8. Release of chum juveniles from the fish hatcheries located on the Okhotsk coast of Sakhalin and this area contribution to the total Russian catch of chum salmon

кие оценки, по-видимому, были обусловлены несовершенством методик и/или некорректностью принятых допущений [Радченко, 2021]. Если же соотнести данные о выпуске островных ЛРЗ с данными об уловах, то напрашивается вывод, что средние коэффициенты возврата искусственно воспроизведенной молоди кеты и горбуши на рыбоводных предприятиях Сахалинской области в лучшем случае вряд ли превышают показатели природных стад.

Не лучшим образом обстоят дела с искусственным воспроизводством лососей на Камчатке и Амуре. Его влияние на численность стад ничтожно мало [Запорожец, Запорожец, 2011; Коцюк, 2020].

В Магаданской области коэффициенты возврата искусственно выращенной кеты оценивают в интервале от 0,01 до 0,10 % [Акиничева, 2001; Рогатных, 2001; Хованская, 2008; Марковцев, Акулин, 2014]. У природных группировок кеты этого региона коэффициенты возврата находятся в пределах от 0,4 до 1,0 % [Костарев, 1970; Волобуев, Марченко, 2011]. В процессе обеспечения магаданских ЛРЗ оплодотворенной икрой были сильно подорваны запасы уникальных природных популяций кеты бассейнов основных рек-доноров — Ямы и Тауя [Макоедов, 1999; Смирнов и др., 2006; Марковцев, 2008; Хованская, 2008].

В научной литературе [Алтухов и др., 1997; Алтухов, 2003; Экологическое взаимодействие…, 2010*; Запорожец, Запорожец, 2011; Коцюк, 2020; Радченко, 2021; и др.] приведено множество примеров неблагоприятного воздействия искусственно воспроизведенной рыбы на природные стада.

Впечатляют затраты на получение одного килограмма вылова от искусственно воспроизведенной молоди. По некоторым камчатским ЛРЗ они составляли для чавычи до 4,5 тыс. руб., для кижуча до 4,6, для кеты до 5,4 тыс. руб. [Запорожец, Запорожец, 2011].

* Экологическое взаимодействие искусственно разведенных и диких лососей: тез. докл. конф. Портленд, Орегон, США, 2010. 23 с.

Исходя из «Методики исчисления размера вреда, причиненного водным биологическим ресурсам», утвержденной приказом Минсельхоза России от 31.03.2020 № 167, и стоимости молоди тихоокеанских лососей для компенсационных мероприятий, нетрудно рассчитать затраты на килограмм возврата. Для сахалинской искусственно воспроизведенной кеты значения находятся в интервале от 250 до 450 руб.

В последние годы безусловное лидерство по уловам тихоокеанских лососей захватил Камчатский полуостров, где деятельность немногочисленных ЛРЗ практически не влияет на общее воспроизводство лососевых стад. В целом по тихоокеанскому бассейну при сопоставлении периодов с 2011 по 2015 г. и с 2016 по 2020 г. за очень небольшим исключением можно заметить сокращение уловов тихоокеанских лососей от 14 до 77 % в районах, где более всего практикуют искусственное воспроизводство молоди. Для районов, где лососеводство отсутствует или развито очень слабо, напротив, для сравниваемых периодов отмечено увеличение уловов от 40 до 124 % [Радченко, 2021]. Вряд ли отмеченные тенденции обусловлены исключительно естественными причинами.

Судя по всему, общая ситуация с искусственным воспроизводством вполне закономерна, если исходить из теоретических представлений о популяционной организации тихоокеанских лососей, разработанных отечественными исследователями, и прежде всего выдающимся русским ученым академиком Ю.П. Алтуховым [2003], длительное время руководившим Институтом общей генетики РАН. По-видимому, необходимые условия, позволяющие рассчитывать на относительно длительное (в эволюционном понимании) существование искусственно воспроизводимых стад, не удалось соблюсти даже японским рыбоводам. Природа в очередной раз указала человеку на его место в этом мире.

Возникает закономерный вопрос: почему в нашей стране столь активно пытаются развивать лососеводство, несмотря на совсем неочевидные достижения в плане реализации обозначенных выше задач, многочисленные критические выступления ученых, практиков и довольно показательные примеры негативного свойства? Даже на Камчатке, где в последние годы рыбопромышленники в полной мере не могут освоить всю допустимую к изъятию биомассу нерестовых подходов, полностью обеспеченную естественным воспроизводством природных стад, все настойчивее продавливают идею широкомасштабного строительства ЛРЗ. В СМИ [например, fishnews.ru], ссылающихся на высоких должностных лиц региона, речь идет о возможном сооружении более ста (!!!) рыбоводных предприятий.

Прежде чем попытаться ответить на данный вопрос, приведем небольшую цитату из статьи ведущих специалистов по части искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей, представляющих Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО). «*Отсутствие четкой концепции пастбищного лососеводства приводит к тому, что до сих пор не сформированы подходы к рациональному распределению усилий и средств между поддержанием воспроизводства диких популяций, регулированием промысла и искусственным воспроизводством. Необходимость комплексного рассмотрения этих трех сфер лососевого хозяйства особенно актуальна для Дальнего Востока, где естественный нерест и промысел лососей сохраняют значительные масштабы. Целесообразность развития пастбищного лососеводства в некоторых районах Дальнего Востока с самого начала была спорным вопросом. Говорилось (и до сих пор некоторые исследователи настаивают на этом), что в условиях хорошей сохранности нерестового фонда пастбищное лососеводство не должно играть сколько-нибудь серьезной роли, а поддержание естественного воспроизводства за счет охранных, мелиоративных и других мер экономически рентабельнее, чем осуществление дорогостоящих рыбоводных мероприятий... В настоящее время отсутствие единого регламента строительства и эксплуатации ЛРЗ, оценки экологической и экономической эффективности их деятельности создает угрозу бесконтрольного создания ЛРЗ, что может повлечь за собой увеличение пресса на природные популяции либо в виде конкурентной борьбы за кормовую базу и место-*

обитания, либо в виде перелова» [Леман и др., 2015, с. 118]. Близкие по содержанию мысли содержат и некоторые другие публикации, упомянутые выше.

Несомненно, первопричина противоречий кроется в том, что собственник запасов тихоокеанских лососей российского происхождения — наше государство — в нормативном правовом поле не обозначило приоритеты по распределению усилий и средств между поддержанием воспроизводства диких популяций, регулированием промысла и искусственным воспроизводством. Вряд ли подготовка и принятие соответствующих управленческих решений возможны без надежной и (что крайне важно) непредвзятой научной проработки обсуждаемых вопросов. Однако отраслевая наука упорно старается избегать задач, связанных с формированием моделей устойчивого развития лососевого хозяйства, в которых объектом ведения (пользования) выступали бы не географические координаты мест постановки орудий промысла, а естественные природные совокупности тихоокеанских лососей. Такие модели должны рассматривать пользование не только в части освоения запасов, но и в части сохранения природных популяций и среды их обитания. Только при таком подходе может быть устранен нарастающий антагонизм между рыбаками и рыбоводами (все более и более осваивающими функции рыбаков). Сложившаяся (в значительной мере стихийно) практика пользования запасами тихоокеанских лососей игнорирует основное биологическое содержание популяции (стада) как единицы изучения, сохранения (включая все способы воспроизводства) и эффективного промысла (предполагающего адекватные состоянию запасов меры регулирования).

Неопределенности на уровне принятия государственно значимых для лососевого хозяйства России решений провоцируют бесконечные дискуссии, участники которых стараются убедить друг друга, что рыболовство, сохранение природных популяций и искусственное воспроизводство молоди — это самодостаточные и глубоко обособленные сферы деятельности.

Изъяны системы государственного управления запасами водных биоресурсов, отчетливо проявляющиеся в функционировании отечественного лососевого хозяйства [Макоедов, Кожемяко, 2007], привели к тому, что искусственное воспроизводство тихоокеанских лососей стало весьма прибыльным бизнесом, которым охотно занимаются частные предприниматели. В 1990-е гг. предприятия, декларировавшие строительство ЛРЗ, наделяли квотами на вылов лососей. Стоимость улова обычно значительно превышала строительные затраты. В 2000–2010-е гг. перешли к формированию различных программ развития дальневосточных территорий, предусматривающих немалые бюджетные ассигнования для строительства ЛРЗ и последующее возмещение затрат на осуществление рыбоводных мероприятий. В таких условиях количество ЛРЗ множится невиданными темпами. В Сахалино-Курильском регионе в 2013 г. было 38 рыбоводных предприятий. Сейчас их около 70.

В советское время, несмотря на призывы ученых и соответствующие постановления ЦК КПСС и Совета министров СССР, так и не перешли к оценке результатов рыбоводной деятельности по объемам вылова, а не закладке оплодотворенной икры на инкубацию или выпуску молоди. Вероятно, реализация таких установок привела бы к полному сворачиванию лососеводства.

В последнее время ситуация стала еще более удивительной. Государство финансирует не добавленный прирост биомассы промысловых возвратов к естественному уровню, а сооружение объектов, технически пригодных для инкубирования оплодотворенной икры и получения молоди с весьма предположительными промысловыми перспективами. В целях обеспечения деятельности таких сооружений нередко уничтожают природные популяции самих базовых рек и/или рек-доноров. На официальном сайте Сахалинского филиала Главрыбвода [www.sakhrybvod.ru; обращение 04.06.2022] только для 5 ЛРЗ упомянуты коэффициенты промысловых возвратов (наиболее свежая информация по заводам за 2013 г.).

Сформировалась вполне очевидная последовательность. Деньги на сооружение объектов, пригодных для искусственного воспроизводства молоди потрачены, персонал набран, планы сверстаны. Теперь все это обязано работать. Даже если вред от работы будет значительно превышать пользу. Если остановить налаженный таким образом процесс, кому-то придется уже в рамках иного процесса ответить за израсходованные попусту средства, за неминуемое сокращение рабочих мест и т.д. и т.п. Подтверждением может служить история совершенно бессмысленного существования самого крупного в Магаданской области Тауйского ЛРЗ [Куманцов, 2008].

Согласно Федеральному закону от 02.07.2013 г. № 148-ФЗ «Об аквакультуре (рыбоводстве)…», рыбоводные хозяйства являются собственниками объектов аквакультуры. Это вполне логично, учитывая, что подавляющую часть искусственно выращенной товарной продукции дают прудовые, садковые и бассейновые хозяйства. Однако с недавних пор наличие ЛРЗ стало юридическим основанием для получения эксклюзивных прав на промышленный вылов лососей вблизи заводов. При этом генеративная принадлежность вылавливаемых производителей зачастую носит лишь предположительный характер. Упомянутым законом определено, что «рыбоводные хозяйства, которые осуществляют пастбищную аквакультуру в отношении анадромных видов рыб, приобретают право собственности на добытые (выловленные) объекты аквакультуры в соответствии с гражданским законодательством, договором пользования рыбоводным участком, находящимся в государственной или муниципальной собственности, и *актом выпуска*…».

Из практики сельского хозяйства давно известны пастбищное и стойловое содержание крупного рогатого скота. В первом случае животные потребляют подножный корм, во втором его доставляют в стойла (коровники или огороженные загоны). При этом во всех случаях стада находятся под постоянным контролем человека. Применение словосочетания «пастбищная аквакультура» по отношению к тихоокеанским лососям, совершающим миграции протяженностью тысячи километров без какого-то ни было присмотра, вряд ли корректно, особенно учитывая то обстоятельство, что примерно 99 % мальков, отправленных с ЛРЗ на «пастбищное содержание», к родным берегам больше никогда не вернутся.

Произошло замещение исторически сложившегося понимания искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей как способа сохранения и поддержания природных запасов [Викторовский и др., 1986; Гриценко и др., 1987; Алтухов и др., 1997; Алтухов, 2003; и др.], механизма, позволяющего обеспечить пополнение молодью в случае крайне неблагоприятных условий естественного воспроизводства [Куманцов, 2008], на концепцию получения товарной продукции. Экологическая основа подменена экономической, а точнее бесхитростным стремлением к получению максимальной прибыли. При таком подходе те, кто призывает не забывать о необходимости сохранения природных популяций, регулирования промысла и естественного воспроизводства тихоокеанских лососей, все более и более оказываются в проигрыше. Но еще в большем проигрыше оказываются природные совокупности тихоокеанских лососей, а следовательно, основополагающие стратегические интересы России.

В последнее время нередко можно услышать мнение, что будущее лососевого хозяйства российского Дальнего Востока связано с развитием рыбоводства. В Сахалинской области такое мнение фактически стало генеральной линией управления и практического использования, прежде всего, запасов кеты. В связи с этим нельзя не отметить один момент. На официальном сайте регионального министерства рыбного хозяйства размещена презентация ВНИРО, в которой обозначены основные принципы, обеспечивающие оптимизацию пастбищного лососеводства. Принципы правильные, однако практика лососеводства в Сахалино-Курильском регионе с ними мало согласуется.

Деятельность, связанная с искусственным воспроизводством тихоокеанских лососей, позволяет добиваться очень зрелищных результатов. В условиях рыбоводных предприятий успешно развивается практически вся оплодотворенная икра, кардинально сокращается смертность личинок и мальков до момента их выпуска в естественную

среду. Потенциал популяционной плодовитости, отождествляемый с рыбой, задействованной в любом варианте воспроизводства, на ЛРЗ реализуется до 5–6 раз (возможно, и более) выше по сравнению с естественным воспроизводством. По-видимому, на этом перечень преимуществ так называемого пастбищного выращивания заканчивается.

Уже на этапе ската природная рыба начинает быстро наверстывать упущенное, казалось бы, преимущество. Специалистам давно известно, что искусственно воспроизведенная молодь, у которой естественные защитные рефлексы зачастую работают с обратным знаком, служит очень легкой добычей хищников. Она почти не адаптирована к активному поиску пищи. Поскольку заводская молодь не приучена к невзгодам и опасностям, ее выживаемость, особенно на ранних этапах самостоятельной жизни, значительно ниже, чем у дикой [Запорожец, Запорожец, 2011; Стекольщикова, 2015; Радченко, 2021; и др.].

При проведении рыбоводных мероприятий нередко нарушают научные рекомендации, прежде всего касающиеся недопустимости межзаводских перевозок искусственно оплодотворенной икры и селективного отбора производителей [Алтухов и др., 1997; Макоедов, 1999; Алтухов, 2003; Коцюк, 2020; и др.]. Литературные источники, в том числе упомянутые выше, содержат множество примеров сокращения биологического разнообразия и нарушения популяционно-генетической структуры группировок, затронутых искусственным воспроизводством. В результате таких нарушений у лососевых популяций снижается устойчивость к неблагоприятным природным воздействиям.

Заходящие на нерест производители тихоокеанских лососей привносят огромные количества вещества и энергии, фактически обеспечивая существование экосистем лососевых рек. Они занимают значительное место в рационе питания многих наземных животных (от медведей до бурундуков) и птиц [Коновалов, 1985]. При переходе к искусственному воспроизводству, сопровождаемому тотальным изъятием производителей, перспективы лососевых рек и прибрежных обитателей вполне понятны. На Сахалине за период обильных подходов горбуши в 2000-е — начале 2010-х гг. численность медведей, по оценкам охотоведов, стала примерно в 4 раза выше среднеисторических показателей. После существенного сокращения промысловых подходов этого вида и опустения нерестовых рек резко увеличилась статистика случаев агрессивного поведения медведей по отношению к людям.

Традиционно промысел тихоокеанских лососей был ориентирован на получение их мяса. Когда распробовали вкус икры, ее, тем не менее, рассматривали как второстепенный продукт, хотя и деликатесный. Искусственно воспроизведенная рыба, добываемая вблизи ЛРЗ, обычно находится на 4–5 стадии зрелости, имеет сильно выраженный брачный наряд, очень низкое содержание жира в мышечной ткани. Такая рыба не особо пригодна для употребления в пищу. В советское время ее обычно направляли на зверофермы, а использование икры, полученной на ЛРЗ, для питания людей было запрещено. Теперь такая рыба поступает в продуктовые магазины, а из икры, не пригодной для закладки на инкубацию, разрешено выпускать пищевую продукцию. Естественно, доля непригодной для закладки на инкубацию икры резко увеличилась.

Жители чукотского пос. Марково, расположенного в верхнем течение р. Анадырь, с течением времени приноровились употреблять в пищу отнерестившуюся кету. Соответствующий продукт с весьма спорными вкусовыми свойствами на местный лад называют «никуя». Нетрудно понять этимологию этого слова. Кета, добываемая в районах, наиболее затронутых рыбоводными мероприятиями, своим внешним видом очень напоминает марковскую «никую». Не хотелось бы думать, что именно в таком виде предстанет перед новыми поколениями граждан нашей страны будущее отечественного лососевого хозяйства.

Заключение

Мероприятия по искусственному воспроизводству тихоокеанских лососей на российском Дальнем Востоке, как правило, проводят с грубыми нарушениями научных

рекомендаций. Возможно, именно поэтому позитивные и негативные последствия лососеводства в значительной мере нейтрализуют друг друга.

Для основных промысловых районов Северной Пацифики отмечена следующая особенность. Там, где рыбоводные мероприятия проводят наиболее активно, происходит сокращение уловов лососей. Там, где воспроизводство практически полностью обеспечивают природные нерестилища, уловы растут.

Рыболовство, сохранение природных популяций и искусственное воспроизводство молоди выступают как самостоятельные и обособленные сферы деятельности. В значительной степени это обусловлено общим состоянием отечественного лососевого хозяйства.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают глубокую признательность рецензентам. Их конструктивные замечания в значительной мере способствовали повышению качества данной статьи.

The authors express their deep gratitude to reviewers for their constructive comments that greatly improved the article quality.

Финансирование работы (FUNDING)

Публикация подготовлена в рамках реализации ГЗ ЮНЦ РАН, № ГР проекта 122020100328-1.

The article is prepared as implementation of the State Order to the Southern Scientific Center of Russian Ac. Sci., Project № GR 122020100328-1.

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, discussed results of the data analysis, and wrote the text of article.

Список литературы

Акиничева Е.Г. Использование маркирования отолитов лососевых рыб для определения эффективности рыбоводных заводов // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. МагаданНИРО. — 2001. — Вып. 1. — С. 288–296.

Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях : учеб. пособие. — 3-е изд., перераб. и доп. — М. : ИКЦ «Академкнига», 2003. — 431 с.

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб : моногр. — М. : Наука, 1997. — 288 с.

Викторовский Р.М., Бачевская Л.Т., Ермоленко Л.Н. и др. Генетическая структура популяций кеты северо-востока СССР и проблемы рационального использования ее запасов // Биол. моря. — 1986. — № 2. — С. 51–59.

Волобуев 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.

Вронский Б.Б. О повышении эффективности искусственного разведения дальневосточных лососей // Лососевидные рыбы. — Л. : Наука, 1980. — С. 175–183.

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

Ефанов В.Н., Бойко А.В. Экологические особенности и оптимизация условий искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей на современных рыбоводных заводах Сахалинской области : моногр. — Южно-Сахалинск : СахГУ, 2014. — 124 с.

Запорожец Г.В., Запорожец О.М. Лососевые рыбоводные заводы Дальнего Востока в экосистемах северной Пацифики : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2011. — 268 с.

Каев А.М. Значение заводского разведения горбуши и кеты для их промысла в Сахалинской области // Рыб. хоз-во. — 2010. — № 5. — С. 57–61.

Казаков Р.В. Разведение атлантического лосося *Salmo salar* L. II. Эффективность работы рыбоводных заводов // Особенности биологии лососевых рыб : Науч. тр. ГосНИОРХ. — 1981. — Вып. 163. — С. 13–23.

Казаков Р.В. Экологический подход к рыбоводному процессу при искусственном формировании популяций проходных лососевых рыб // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. — С. 112–124.

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

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

Костарев В.Л. Колебания выживаемости охотской кеты // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 71. — С. 123–131.

Коцюк Д.В. Искусственное воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне р. Амур: история, современное состояние, перспективы // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 3. — С. 530–550. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-530-550.

Куманцов М.И. Искусственное воспроизводства водных биоресурсов в 2008 году // Рыб. хоз-во. — 2008. — № 6. — С. 15–17.

Леман В.Н., Смирнов Б.П., Точилина Т.Г. Пастбищное лососеводство на Дальнем Востоке: современное состояние и существующие проблемы // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 153. — С. 105–120.

Литвиненко А.В., Попова Д.С. Эффективность работы некоторых рыбоводных заводов Сахалина по результатам массового маркирования тихоокеанских лососей // Вестн. КамчатГТУ. — 2016. — № 38. — С. 81–89. DOI: 10.17217/2079-0333-2016-38-81-89.

Макоедов А.Н. Кариология, биохимическая генетика и популяционная фенетика лососевидных рыб Сибири и Дальнего Востока : моногр. — М. : УМК «Психология», 1999. — 291 с.

Макоедов А.Н., Бачевская Л.Т., Рогатных А.Ю. Искусственное воспроизводство и состояние популяций кеты рек северного побережья Охотского моря // Вестн. ДВО РАН. — 1994а. — № 3. — С. 64–73.

Макоедов А Н., Бачевская Л.Т., Рогатных А.Ю. и др. Влияние рыбоводных мероприятий на состояние популяций кеты рек северного побережья Охотского моря // Науч. тр. ГосНИОРХ. — 1994б. — Вып. 308. — С. 243–256.

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.

Марковцев В.Г. Разведение тихоокеанских лососей — за и против // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 204–209.

Марковцев В.Г., Акулин В.Н. Анализ состояния и перспективы разведения лососей на Дальнем Востоке России // Бюл. № 9 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — С. 111–120.

Радченко В.И. Состояние запасов и промысла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* (Salmonidae, Salmoniformes) в районах их массового искусственного воспроизводства // Вопр. рыб-ва. — 2021. — Т. 22, № 4. — С. 140–181. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-140-181.

Рогатных А.Ю. Состояние, проблемы и перспективы разведения тихоокеанских лососей в Магаданской области (по результатам исследований лаборатории искусственного воспроизводства лососей МоТИНРО) // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. МагаданНИРО. — 2001. — Вып. 1. — С. 282–287.

Рослый Ю.С. Эффективность и перспективы заводского воспроизводства лососей в бассейне Амура // Лососевидные рыбы. — Л. : Наука, 1984. — С. 189–191.

Рухлов Ф.Н. Масштабы и эффективность разведения тихоокеанских лососей в Сахалинской области // Лососевидные рыбы. — Л. : Наука, 1980. — С. 184–188.

Рухлов Ф.Н. Разведение тихоокеанских лососей: проблемы и резервы // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1989. — С. 85–93.

Смирнов Б.П., Леман В.Н., Шульгина Е.В. Заводское воспроизводство тихоокеанских лососей в России. Современное состояние, проблемы и перспективы // Современные проблемы лососевых рыбоводных заводов Дальнего Востока: мат-лы Междунар. науч.-практ. семинара. — Петропавловск-Камчатский : Камчатский печатный двор, 2006. — С. 16–26.

Стекольщикова М.Ю. Некоторые результаты мониторинга заводских стад горбуши в зал. Анива (о. Сахалин) // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 183. — С. 51–60.

Хованская Л.Л. Научные основы лососеводства в Магаданской области : моногр. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2008. — 167 с.

Хоревин Л.Д. Искусственное разведение тихоокеанских лососей в Сахалинской области // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1989. — С. 94–104.

Hiroi O. Historical trends of salmon fisheries and stock conditions in Japan // NPAFC Bull. — 1998. — № 1. — P. 23–27.

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.

Kitada S. Japanese chum salmon stock enhancement: current perspective and future challenges // Fish. Sci. — 2014. — Vol. 80. — P. 237–249. DOI: 10.1007/s12562-013-0692-8.

Morita K., Morita S.H., Fukuwaka M. Population dynamics of Japanese pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*): are recent increases explained by hatchery programs or climatic variations? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2006a. — Vol. 63, № 1. — P. 55–62.

Morita K., Saito T., Miyakoshi Y. et al. A review of Pacific salmon hatchery programmes on Hokkaido Island, Japan // ICES J. Mar. Sci. — 2006b. — Vol. 63, Iss. 7. — P. 1353–1363. DOI: 10.1016/j.icesjms.2006.03.024.

Ohnuki T., Morita K., Tokuda H. et al. Numerical and economic contributions of wild and hatchery pink salmon to commercial catches in Japan estimated from mass otolith markings // N. Am. J. Fish. Manage. — 2015. — Vol. 35, № 3. — P. 598–604. DOI: 10.1080/02755947.2015.1020078.

References

Akinicheva E.G. The use of salmon otolith marking to determine the efficiency of fish hatcheries, in *Sb. nauchn. tr. "Sostoyanie i perspektivy rybokhozyaistvennykh issledovanii v basseine severnoi chasti Okhotskogo morya"* (Collect. Sci. Works "The Status and the Prospects of Fishery Research in the Northern Sea of Okhotsk Basin"), Magadan: Magadan. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr., 2001, vol. 1, pp. 288–296.

Altukhov, Yu.P., *Geneticheskiye protsessy v populyatsiyakh* (Genetic processes in populations), Moscow: Nauka, 1989.

Altukhov, Yu.P., Salmenkova, E.A., and Omel'chenko, V.T., *Populyatsionnaya genetika lososevykh ryb* (Population Genetics of Salmon Fishes), Moscow: Nauka, 1997.

Viktorovsky, R.M., Bachevskaya, L.T., Ermolenko, L.N., Rudminaitis, E.A., Ryabova, G.D., Makoedov, A.N., Shevchenko, N.G., and Gutin, L.I., Genetic population structure of chum salmon from the North-East USSR and problems of rational utilization of stocks of this fish, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1986, no. 2, pp. 51–59.

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.

Vronsky, B.B., On increasing the efficiency of artificial breeding of Far Eastern salmon, in *Lososevidnyye ryby* (Salmon fish), Leningrad: Nauka, 1980, pp. 175–183.

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

Efanov, V.N. and Boyko, A.V., *Ekologicheskiye osobennosti i optimizatsiya usloviy iskusstvennogo vosproizvodstva tikhookeanskikh lososey na sovremennykh rybovodnykh zavodakh Sakhalinskoy oblasti* (Environmental special aspects and optimization of an artificial reproduction conditions for Pacific Salmon at the actual fish hatcheries of Sakhlain Region), Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalin. Gos. Univ., 2014.

Zaporozhets, G.V. and Zaporozhets, O.M., *Lososevye rybovodnye zavody Dal'nego Vostoka v ekosistemakh severnoi Patsifiki* (Salmon Hatcheries of the Far East in the Ecosystems of the North Pacific), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011.

Kaev, A.M., The value of factory cultivation of pink and chum salmon for fishing in Sakhalin Region, *Rybn. Khoz.,* 2010, no. 5, pp. 57–61.

Kazakov, R.V., Culturing of the Atlantic Salmon *Salmo salar* L. II. Efficiency of Salmon Hatcheries Activity, *Nauchn. Tr. Gos. Nauchno-Issled. Inst. Ozern. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1981, vol. 163, pp. 13–23.

Kazakov, R.V., Ecological approach to the fish-breeding process in the artificial formation of populations of anadromous salmonids, in *Rezervy lososevogo khozyaystva Dal'nego Vostoka* (Reserves of the salmon economy of the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1989, pp. 112–124.

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

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

Kostarev, V.L., Variation of survival of Okhotsk keta, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 71, pp. 123–131.

Kotsyuk, D.V., Artificial reproduction of pacific salmons in the Amur River basin: history, current state, prospects, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 3, pp. 530–550. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-530-550

Kumantsov, M.I., Artificial reproduction of aquatic living resources in 2008, *Rybn. Khoz.*, 2008, no. 6, pp. 15–17.

Leman, V.N., Smirnov, B.P., and Tochilina, T.G., Pasific salmon hatchery program on Russian Far East: current status and essential problem, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 153, pp. 105–120.

Litvinenko, A.V. and Popova, D.S., The efficiency of some hatcheries in Sakhalin according to the results of mass marking of pacific salmon, *Vestn. Kamchatskogo Gos. Tekh. Univ.*, 2016, no. 38, pp. 81–89. doi 10.17217/2079-0333-2016-38-81-89

Makoedov, A.N., *Kariologiya, biokhimicheskaya genetika i populyatsionnaya fenetika lososevidnykh ryb Sibiri i Dal'nego Vostoka* (Kariology, biochemical genetics and population phenetics of salmonids in Siberia and the Far East), Moscow: UMK «Psikhologiya», 1999.

Makoedov, A.N., Bachevskaya, L.T., and Rogatnykh, A.Yu., Artificial reproduction and state of chum salmon populations of northern Okhotsk Sea coastal rivers, *Vestn. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 1994, no. 3, pp. 64–73.

Makoedov, A.N., Bachevskaya, L.T., Rogatnykh, A.Yu., Pustovoit, S.P., Yakovlev, K.A., Boiko, I.A., and Akinicheva, E.G., The influence of fish-cultural measures on the state of chum salmon populations in rivers of the northern coast of the Okhotsk Sea, *Nauchn. Tr. Gos. Nauchno-Issled. Inst. Ozern. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1994, no. 308, pp. 243–256.

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.

Markovtsev, V.G., Breeding Pacific salmon - pros and cons, in *Byull. N 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. 204–209.

Markovtsev, V.G. and Akulin, V.N., Analysis of the state and prospects of salmon breeding in the Russian Far East, 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. 111–120.

Radchenko, V.I., Pink Oncorhynchus gorbuscha and chum O. keta (Salmonidae, Salmoniformes) salmon stock and fishery conditions in places of their intensive hatchery propagation, *Vopr. Rybolov.*, 2021, vol. 22, no. 4, pp. 140–181. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-4-140-181

Rogatnykh, A.Yu., Status, problems and prospects of breeding Pacific salmon in the Magadan region (according to the results of research by the laboratory of artificial reproduction of salmon MoTINRO), in *Sb. nauchn. tr. "Sostoyanie i perspektivy rybokhozyaistvennykh issledovanii v basseine severnoi chasti Okhotskogo morya"* (Collect. Sci. Works "The Status and the Prospects of Fishery Research in the Northern Sea of Okhotsk Basin"), Magadan: Magadan. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr., 2001, vol. 1, pp. 282–287.

Rosly, Yu.S., Efficiency and prospects of factory reproduction of salmon in the Amur basin, in *Lososevidnye ryby* (Salmonids), Leningrad: Nauka, 1984, pp. 189–191.

Rukhlov, F.N., The scale and efficiency of breeding Pacific salmon in the Sakhalin region, in *Lososevidnyye ryby* (Salmon fish), Leningrad: Nauka, 1980, pp. 184–188.

Rukhlov, F.N., Breeding Pacific salmon: problems and reserves, in *Rezervy lososevogo khozyaystva Dal'nego Vostoka* (Reserves of the salmon economy of the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1989, pp. 85–93.

Smirnov, B.P., Leman, V.N., and Shulgina, E.V., Hatchery reproduction of Pacific salmon in Russia. Current state, problems and prospects, in *Mater. Mezhdunar. nauchno-prakt. seminara "Sovremennyye problemy lososevykh rybovodnykh zavodov Dal'nego Vostoka"* (Proc. Int. Sci. Pract. seminar "Modern problems of salmon plants of the Far East"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatsky Pechatny Dvor, 2006, pp. 16–26.

Stekol'shchikova, M.Yu., Some results of monitoring for the pink salmon hatchery stocks from the Aniva Bay (Sakhalin Island), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 183, pp. 51–60.

Khovanskaya, L.L., *Nauchnye osnovy lososevodstva v Magadanskoi oblasti* (Scientific Bases of Salmon Farming in Magadan Oblast), Magadan: Sev.-Vost. Nauch. Tsentr, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2008.

Khorevin, L.D., Artificial breeding of Pacific salmon in the Sakhalin region, in *Rezervy lososevogo khozyaystva Dal'nego Vostoka* (Reserves of the salmon economy of the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1989, pp. 94–104.

Hiroi, O., Historical trends of salmon fisheries and stock conditions in Japan, *NPAFC Bull.*, 1998, no. 1, pp. 23–27.

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.

Kitada, S., Japanese chum salmon stock enhancement: current perspective and future challenges, *Fish. Sci.*, 2014, vol. 80, pp. 237–249. doi 10.1007/s12562-013-0692-8

Morita, K., Morita, S.H., and Fukuwaka, M., Population dynamics of Japanese pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*): are recent increases explained by hatchery programs or climatic variations?, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2006, vol. 63, no. 1, pp. 55–62.

Morita, K., Saito, T., Miyakoshi, Y., Fukuwaka, M., Nagasawa, T., and Kaeriyama, M., A review of Pacific salmon hatchery programmes on Hokkaido Island, Japan, *ICES J. Mar. Sci.*, 2006, vol. 63, no. 7, pp. 1353–1363. doi 10.1016/j.icesjms.2006.03.024

Ohnuki, T., Morita, K., Tokuda, H., Okamoto, Y., and Ohkuma, K., Numerical and economic contributions of wild and hatchery pink salmon to commercial catches in Japan estimated from mass otolith markings, *N. Am. J. Fish. Manage.*, 2015, vol. 35, no. 3, pp. 598–604. doi 10.1080/02755947.2015.1020078

Tezisy dokl. konf. "Ekologicheskoye vzaimodeystviye iskusstvenno razvedennykh i dikikh lososey" (Abstracts of the conference reports "Ecological interaction of artificially bred and wild salmon"), Portland, Oregon, USA, 2010.

Поступила в редакцию 8.06.2022 г.

После доработки 17.08.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

The article was submitted 8.06.2022; approved after reviewing 17.08.2022; accepted for publication 1.09.2022

Известия ТИНРО

2022 **Том 202, вып. 3. С. 679–691.**

Izvestiya TINRO, 2022, Vol. 202, No. 3, pp. 679–691.

Научная статья
УДК 639.446.06(265.53)
DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-679-691
EDN: GMLIYM

ОПЫТ ВЫРАЩИВАНИЯ ПРИМОРСКОГО ГРЕБЕШКА *MIZUHOPECTEN YESSOENSIS* В САДКАХ В ЗАЛИВЕ АНИВА

Ю.С. Чернышова, Н.Ю. Прохорова, Д.А. Галанин*
Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),
693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196

Аннотация. Представлены результаты современного опыта выращивания приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в садках в зал. Анива в течение первых трех лет жизни. Выяснены средние размерно-массовые характеристики моллюска, проведена сравнительная оценка темпов роста и выживаемости с аналогичными показателями молоди гребешка из естественных поселений в зал. Анива и других районов обитания в Дальневосточном регионе. На основании выполненных исследований сделаны выводы о целесообразности применения садкового способа получения товарного гребешка в условиях зал. Анива.

Ключевые слова: залив Анива, приморский гребешок, садки, темп роста, выживаемость

Для цитирования: Чернышова Ю.С., Прохорова Н.Ю., Галанин Д.А. Опыт выращивания приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в садках в заливе Анива // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 679–691. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-679-691. EDN: GMLIYM.

Original article

Experiment on growing of japanese scallop *Mizuhopecten yessoensis* in cages in the Aniva Bay

Yulia S. Chernyshova*, Natalia Yu. Prokhorova, Dmitry A. Galanin*****
*, **, *** Sakhalin branch of VNIRO (SakhNIRO),
196, Komsomolskaya Str., Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia
* junior researcher, bezrukova81@mail.ru, ORCID 0000-0003-2663-0695
** head of laboratory, prokhorova.nata@mail.ru, ORCID 0000-0001-6396-3179
*** Ph.D., advisor, dgalanin@yandex.ru, ORCID 0000-0003-2023-0770

Abstract. Results of experimental growing of japanese scallop *Mizuhopecten yessoensis* in the first three years of life in cages mounted in the Aniva Bay (southern Okhotsk Sea) are presented. Mean size and weight of the mollusks are determined and their growth rate and

* *Чернышова Юлия Сергеевна, младший научный сотрудник, bezrukova81@mail.ru, ORCID 0000-0003-2663-0695; Прохорова Наталья Юрьевна, заведующая лабораторией, prokhorova.nata@mail.ru, ORCID 0000-0001-6396-3179; Галанин Дмитрий Александрович, советник, dgalanin@yandex.ru, ORCID 0000-0003-2023-0770.*

© Чернышова Ю.С., Прохорова Н.Ю., Галанин Д.А., 2022

survival are compared with these indices for juvenile scallops from natural settlements in the Aniva Bay and other habitats located in the Far East region. Feasibility of the cage method for commercial cultivation of the scallop in conditions of the Aniva Bay is concluded.

Keywords: Aniva Bay, japanese scallop, cage growing, growth rate, survival

For citation: Chernyshova Yu.S., Prokhorova N.Yu., Galanin D.A. Experience on growing of japanese scallop *Mizuhopecten yessoensis* in cages in the Aniva Bay, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 679–691. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-679-691. EDN: GMLIYM.

Введение

Культивирование приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* — принципиально новое направление марикультуры в Сахалинской области. До недавнего времени разводить моллюска на Сахалине пробовали лишь в научно-экспериментальных целях. Высокая биологическая и пищевая ценность гребешка сделали его объектом интенсивного промысла, что не могло не сказаться на состоянии его ресурсов. Повсеместное сокращение запасов создало необходимость поиска путей решения этой проблемы. Стало очевидным, что ужесточение контроля вылова и уменьшение объемов добычи только частично может повлиять на сложившуюся ситуацию. Поэтому создание «мариферм» — предприятий по выращиванию ценных видов гидробионтов в искусственно созданных условиях (в том числе молоди) — может обеспечить потребности населения и помочь восстановлению ценного морского ресурса.

Впервые работы по оценке возможностей искусственного воспроизводства приморского гребешка в Сахалинской области были проведены в 1968–1980 гг. в лагуне Буссе Анивского залива. В ходе работ были определены оптимальные сроки выставления коллекторов для сбора спата, а также найдены подходящие конструкции и материалы для коллекторов [Куликова, Табунков, 1974]. С 2003 г. по настоящее время в разных районах зал. Анива выполнялись работы по изучению особенностей естественного воспроизводства приморского гребешка с помощью коллекторов. Целью работ была разработка практических рекомендаций по сбору спата (посадочного материала) морского (приморского) гребешка [Кучерявенко и др., 2006; Регулев, Григорьева, 2009; Галанин, Шпакова, 2011; Прохорова, Галанин, 2016; Чернышова и др., 2017]. Основным результатом этих исследований стало доказательство возможности получения жизнестойкой молоди приморского гребешка с помощью коллекторов в местах его естетственных скоплений в пределах Сахалино-Курильского региона.

Первые марикультурные (рыбоводные) хозяйства, появившиеся в Сахалинской области несколько лет назад, в связи с несовершенством законодательства не могли собирать спат морского (приморского) гребешка из естественной среды с помощью коллекторов. Для решения проблемы нехватки посадочного материала в 2019 г. из Приморского края в качестве эксперимента было доставлено около 100 тыс. шт. годовалой молоди моллюска. В момент выпуска была установлена выживаемость только 25 % привезенных особей. С учетом стоимости доставки такой способ получения посадочного материала признан нерациональным. Именно поэтому работы по получению спата и оценке выживаемости и показателей роста молоди морского (приморского) гребешка в местных условиях имеют высокую актуальность.

Цель настоящей статьи — оценка перспектив ведения марикультурной деятельности в прибрежных водах о. Сахалин на основе сравнения показателей выживаемости и роста приморского гребешка в первые годы жизни в искусственных (садки) и естественных условиях.

Материалы и методы

Исследования выполнены на полигонах в лагуне Буссе (в координатах: 46°33,376′ с.ш. 143°19,731′ в.д. и 46°32,127′ с.ш. 143°21,626′ в.д.) на глубине 3–4 м

и в зал. Анива в районе мыса Юноны (46°33,957′ с.ш. 142°58,185′ в.д.) на глубине 18 м в период с 2015 по 2018 г. (рис. 1).

Рис. 1. Карта-схема расположения экспериментальных полигонов в зал. Анива и лагуне Буссе
Fig. 1. Scheme of the experimental polygons in the Aniva Bay and Busse Lagoon

Материалом для исследования послужила молодь гребешка, полученная на полигоне в лагуне Буссе в 2015 г. и затем перевезенная на полигон в зал. Анива для дальнейшего подращивания.

В лагуне Буссе молодь была получена коллекторным способом. Всего было использовано 60 коллекторов мешочного типа. Площадь одного коллектора составила 1,44 м^2. Неотсортированный спат, собранный в лагуне Буссе осенью 2015 г. в количестве 6,5 тыс. экз., был транспортирован на полигон в зал. Анива, где его разместили в садках плотностью 250–350 экз. Всего было использовано 4 садка общей полезной площадью 1,7 м^2. Каждый садок состоял из 5 пластин диаметром 33 см (0,085 м^2), соединенных с помощью полипропиленовой веревки (диаметр 4 мм). Общая полезная площадь была рассчитана по формуле

$$S_{общ} = \pi r^2 \cdot 5 \cdot 4,$$

где πr^2 — площадь круга, или рабочая верхняя поверхность одной пластины; 5 — количество пластин; 4 — количество садков.

$$S_{общ} = 3{,}14 \cdot (33/2)^2 \cdot 5 \cdot 4 = 17097{,}3 \text{ см}^2, \text{ или } 1{,}7 \text{ м}^2.$$

Расстояние между пластинами составляло 15 см. Сверху садок обтягивался делью с диаметром ячеи 10 × 10 мм. Все садки были собраны на одной гидротехнической установке, которая была размещена на глубине 18 м (рис. 2).

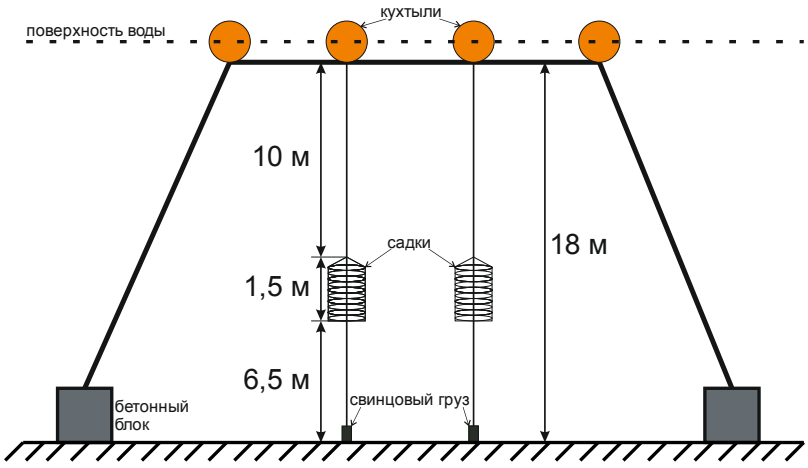


Рис. 2. Схема садковой установки
Fig. 2. Scheme of a cage set

В июле следующего года (2016) для определения выживаемости и скорости роста молодь гребешка была отобрана из садков. Численность моллюсков была оценена в 4 садках, учтено около 6000 экз. моллюсков, промерено и взвешено 440 экз. Высоту раковины моллюсков измеряли штангенциркулем с точностью до 1 мм, массу тела — на электронных весах с точностью ±0,1 г. Выживаемость определяли как отношение числа живых особей к общей численности молоди в садках (на начало конкретного этапа), выраженное в процентах. После промеров и сортировки гребешок в количестве 1 тыс. экз. был вновь помещен в садки плотностью 25–30 экз. на пластину. Летом следующего 2017 г. после проведения всех манипуляций (осмотр, измерение, взвешивание) гребешки в количестве 365 экз. были помещены в садки с плотностью 10–12 шт. на пластину. После годового застоя осенью 2018 г. было просмотрено 95 экз. гребешка.

Всего за период работ было измерено 1739 экз. молоди приморского гребешка.

Измерения гидрологических параметров воды (температура, соленость) проводились ежемесячно, с мая по август, в течение всего периода работ (2015–2018 гг.). Все промеры осуществлялись с маломерного судна с помощью многопараметрического зонда «YSI-556». Кроме того, при анализе температуры поверхностного слоя воды были использованы спутниковые данные, полученные с помощью приемной станции TeraScan и хранящиеся в базе данных СахНИРО. Это позволило вычислить сумму тепла, которая является итоговым показателем тепловодности конкретной акватории. Статистическая обработка данных выполнена с использованием возможностей «Microsoft Excel» 2010 для Windows.

Сбор и демонтаж гидротехнической установки осуществлялись при помощи водолазов. Два раза в год проводился технический осмотр садков на предмет повреждений и заиления.

При сравнении средних размеров (высота раковины) и темпов роста садкового и дикого гребешка использовали как собственные (садковый), так и литературные [Приморский гребешок, 1986; Кучерявенко и др., 2006; Регулев, Григорьева, 2009] (гребешок из естественных скоплений) данные. При сравнении показателей выживаемости для садкового и «дикого» гребешка применялась кривая смертности, рассчитанная Т.А. Шпаковой [Прохорова, Галанин, 2016] для необлавливаемого скопления приморского гребешка западного прибрежья зал. Анива в 1999 и 2000 гг. Коэффициенты естественной смертности вычисляли по методу П.В. Тюрина [1972] для видов с высокой плодовитостью.

Результаты и их обсуждение

Гидрологический режим в районе работ

Гидрологии зал. Анива посвящено немало работ [Истошин, 1952; Шелегова, 1958; Пищальник, Бобков, 2000; Кучерявенко и др., 2006; Регулев, Григорьева, 2009; Хузеева, Като, 2011]. Знание гидрологического режима акватории имеет первостепенное значение для работ по воспроизводству гидробионтов. Температурный режим водоема играет главную роль для многих жизненно важных процессов, например определяет сроки нереста животных. Известно, что у приморского гребешка нерест начинается при придонных температурах 8–10 °С [Справочник…, 2002]. Также температура воды оказывает значительное влияние на рост моллюсков. Выявлено, что лучше всего гребешок растет при температурах от 8 до 16 °С, однако оптимальный для линейного роста моллюска диапазон находится в пределах 10–14 °С [Силина, 1986].

Данные наших исследований, проведенных в период с 2016 по 2018 г., показали, что прогрев верхнего 10-метрового слоя воды до 8 °С происходит во второй половине июня, а на глубине 18 м — ближе к середине августа (рис. 3).

Однако различия по годам могут быть существенными. Так, например, в 2016 г. в мае температура воды на глубине 18 м была 3,2 °С, а к середине августа она прогре-

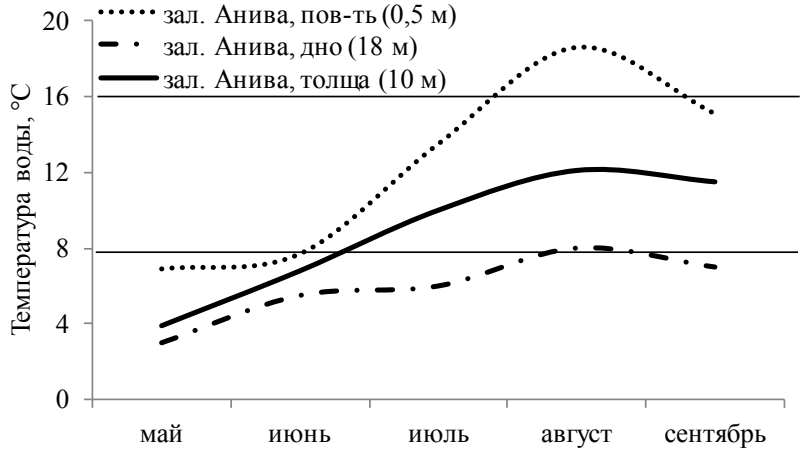


Рис. 3. Среднемесячные значения температуры воды в зал. Анива (мыс Юноны) в толще и на дне, 2016–2018 гг. (прямыми линиями обозначен благоприятный для роста гребешка диапазон температур)

Fig. 3. Mean monthly temperature dynamics in the water column and at the bottom of the Aniva Bay (at Cape Yunona) in 2016–2018 (straight lines indicate the temperature range favorable for the scallop growth)

лась до 14,0 °С. В 2017 г. температура воды на 18 м в период с мая по август почти не менялась. Ее средние значения в мае составили 5,3 °С, а в августе — около 6,0 °С. В 2018 г. изменение температуры воды по месяцам соответствовало среднемноголетнему температурному режиму. Максимальных значений (10,7 °С) температура придонного слоя достигла в августе.

В целом по суммарному значению температуры воды 2016 г. был теплее двух последующих, что подтверждается спутниковыми данными (рис. 4).

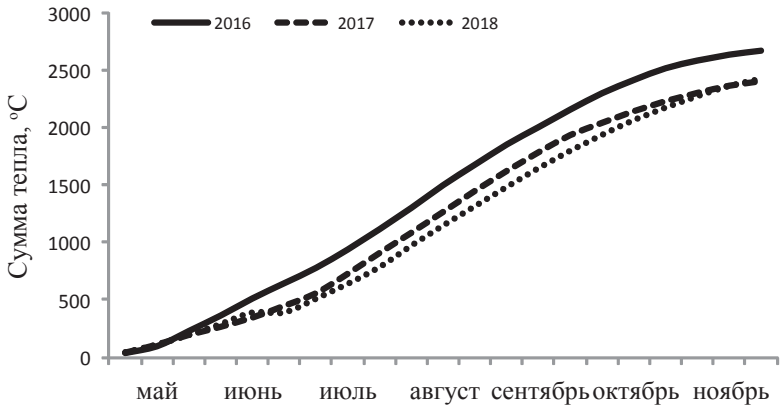


Рис. 4. Сумма градусо-дней тепла в поверхностном слое воды в северной части зал. Анива (мыс Юноны) по спутниковым данным за 2016–2018 гг.

Fig. 4. Cumulative SST in the northern Aniva Bay at Cape Yunona (on satellite data for 2016–2018)

Средние показатели солености воды в акватории за весь период работ составили 31,7 ‰ (рис. 5). Несмотря на то что оптимальный для жизнедеятельности моллюска соленостный режим находится в пределах 32–34 ‰ [Приморский гребешок, 1986], в литературе [Микулич, Бирюлина, 1970] имеются данные о поселениях гребешка в районах, где в летний период соленость часто менее 32 ‰. Таким образом, соленость 31,7 ‰ является достаточно благоприятной для обитания этого вида.

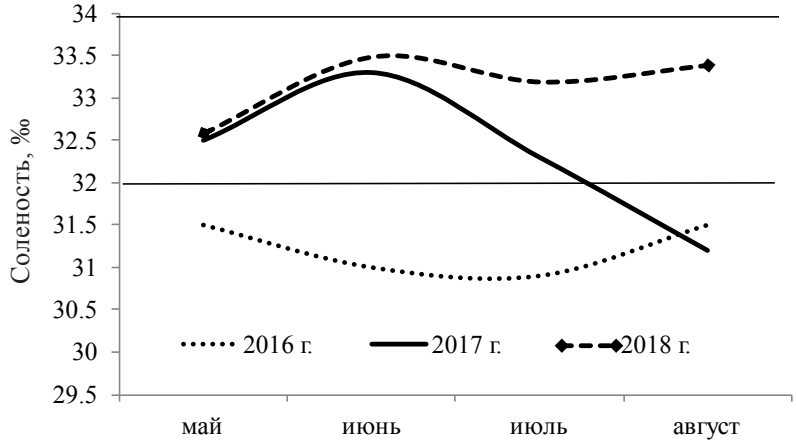


Рис. 5. Изменение солености придонного слоя воды, зал. Анива (мыс Юноны), 2016–2018 гг. (прямыми линиями обозначен благоприятный для роста гребешка диапазон)

Рис. 5. Dynamics of salinity in the bottom water layer of the Aniva Bay at Cape Yunona in 2016–2018 (straight lines indicate the salinity range favorable for the scallop growth)

Темпы роста молоди гребешка в садках

По результатам работ, выполненных в лагуне Буссе в 2015 г., высота раковины полученной молоди варьировала от 6 до 23 мм, в среднем составив 17,8 ± 0,2 мм. Масса тела моллюсков колебалась в диапазоне от 0,05 до 1,58 г при среднем значении 0,7 ± 0,3 г.

В конце первого этапа работ, продолжавшегося с октября 2015 г. по август 2016 г., средняя высота раковины годовиков, содержащихся в садках, увеличилась до 36,6 ± 0,4 мм при диапазоне варьирования от 20 до 59 мм. Масса гребешков в среднем составила 6,35 ± 0,20 г, изменяясь от 1,0 до 28,2 (табл. 1).

Таблица 1

Размерно-массовая характеристика и выживаемость приморского гребешка в садках в зал. Анива, 2015–2018 гг.

Table 1

Size-weight parameters and survival of japanese scallop during the first three years of life in cages mounted in the Aniva Bay (2015–2018)

Показатель	Спат	1 год	2 года	3 года
Высота раковины, мм	17,8 ± 0,2 (6–23)	36,6 ± 0,4 (20–59)	71,3 ± 0,1 (51–79)	97,9 ± 0,9 (78–188)
Масса моллюска, г	0,7 ± 0,3 (0,05–1,58)	6,35 ± 0,20 (1,0–28,2)	50,1 ± 0,9 (20–68)	128,1 ± 3,4 (50–192)
Выживаемость, %	–	73	92	95
Плотность посадки, экз./м^2	200–300	20–30	10–12	–
Период застоя, дней	110	291	346	430

Примечание. В скобках — диапазон варьирования.

В конце второго этапа, продлившегося с августа 2016 г. по июль 2017 г., средняя высота раковины двухлетних моллюсков составила 71,3 ± 0,1 мм, изменяясь от 51 до 79 мм. Их масса варьировала в пределах от 20 до 68 г при среднем значении 50,1 ± 0,9 г. Прирост молоди за второй год жизни составил 34,7 мм.

По истечении третьего этапа (июль 2017 г. — сентябрь 2018 г.) средняя высота раковины моллюсков в конце третьего года жизни составила 97,9 ± 0,9 мм при диапазоне варьирования от 78 до 118 мм. Средняя масса тела была равна 128,1 ± 3,4 г, изменяясь от 50 до 192 г. Прирост молоди за третий год жизни составил 26,6 мм.

Выживаемость молоди гребешка в садках

По результатам обследования молоди гребешка в садках в конце первого этапа работ была оценена выживаемость гребешков первого года жизни. В среднем она составила 73 %, изменяясь от 52 до 96 % на пластину (табл. 1). В садках с высокой смертностью были отмечены хищники (морские звезды). Хищники присутствовали не на всех пластинах. Там, где они встречались, их плотность составляла от 4 до 15 экз./пластину.

По результатам второго этапа исследований выживаемость молоди в садках увеличилась и составила 92 % при пределах варьирования от 89 до 100 %. В садках с выживаемостью менее 100 % были отмечены хищники (морские звезды) плотностью от 1 до 6 экз./пластину.

В конце третьего этапа выживаемость гребешка в садках была 95 %, изменяясь от 91 до 99 %. Присутствие хищников было незначительным, лишь на некоторых пластинах в количестве 2–3 экз./пластину.

Для приморского гребешка заданный в марикультурном хозяйстве целевой (товарный) размер обычно равен 100 мм по высоте раковины, и если в теплых водах южного Приморья гребешок достигает этого размера за 2–3 года, то в холодноводных сахалинских заливах для этого ему потребуется на 1–2 года больше. На юге Приморья за первый год жизни гребешок вырастает в среднем на 50 мм, а в зал. Анива — около 26 мм [Приморский гребешок, 1986; Гайко, 2002, 2004]. Большинство видов гидробионтов имеют максимальные темпы роста и развития в течение первых лет жизни [Разин, 1934; Силина, Позднякова, 1986; Брегман, 2000; Понуровский и др., 2000; Раков, Опарей, 2005; Явнов, Игнатьев, 2009]. В последующие годы (обычно с четвертого года) наблюдается снижение темпа роста. В тепловодных районах это происходит почти в 2 раза, а в холодноводных — лишь на 5–15 % [Базикалова, 1934; Тибилова, Брегман, 1975; Игнатьев и др., 1976; Силина и др., 2000; Кучерявенко и др., 2006].

При сравнении полученных нами размерных показателей приморского гребешка в садках со средними значениями размеров моллюсков из естественных условий обитания в зал. Анива [Приморский гребешок, 1986] видно, что они выше в садках (рис. 6).

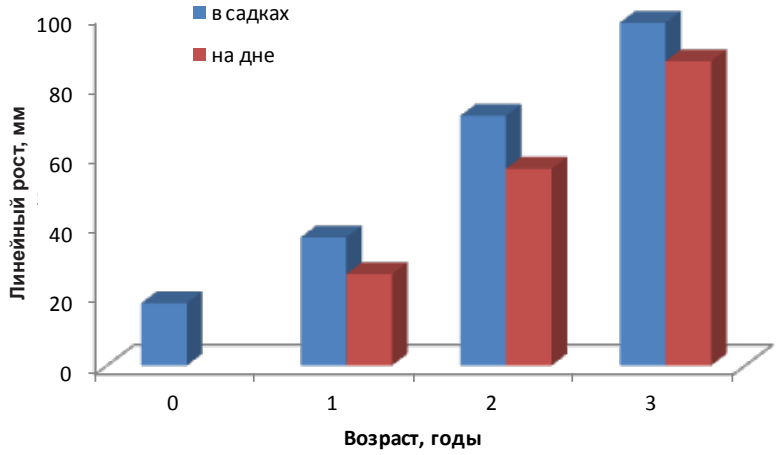


Рис. 6. Линейный рост приморского гребешка в первые годы жизни в садках и на дне, зал. Анива

Fig. 6. Linear growth of japanese scallop during the first three years of life in cages mounted in the Aniva Bay and in natural settlements on the bottom of the Aniva Bay

В садках за первый год жизни высота молоди гребешка была равна 36,6 мм, а в естественных скоплениях на дне — 26,6 мм, т.е. на 10 мм ниже. На третьем году жизни расхождение в размерах составило 11 мм. Подобная разница является существенной и свидетельствует о более интенсивной скорости роста моллюсков в подвесной культуре,

где гребешок находится в более комфортных условиях, чем на дне. В садках есть защита от хищников, лучше обеспеченность пищей и выше температура окружающей среды за счет нахождения садков в толще воды.

В разные годы изменчивость средних размерных показателей приморского гребешка может быть значительной. По нашим данным, пределы изменчивости моллюсков по размеру раковины были шире в возрасте 1+ и 3+ лет. Вариабельность показателей по массе была наибольшей в возрасте 3+. Об этом свидетельствуют результаты эксперимента по садковому выращиванию гребешка, проведенного у западного побережья зал. Анива специалистами ТИНРО-центра в середине 2000-х гг. [Регулев, Григорьева, 2009]. Выращенный ими в садках гребешок в возрасте 3 лет имел высоту раковины около 79 ± 8 мм. К сожалению, исследователи не указали подробностей проведенного исследования, поэтому можно лишь констатировать существенные различия в темпах роста.

Результаты культивирования моллюсков в первые годы жизни в зал. Анива можно сопоставить с результатами подобного эксперимента, проведенного специалистами ТИНРО-центра в одном из районов Приморского края — зал. Посьета [Справочник…, 2002]. Анализ полученных результатов показывает, что средние размеры раковины гребешка, полученного в зал. Посьета, больше, чем эти же показатели у гребешка из зал. Анива (табл. 2).

Таблица 2

Сравнительная характеристика размерных показателей культивируемого приморского гребешка в садках и на дне в разных районах

Table 2

Comparison of size-weight parameters of japanese scallop grown in cages and in natural bottom settlements in different areas

Возраст, годы	Зал. Посьета [Справочник…, 2002; Габаев, 2008; Брыков, Колотухина, 2010]		Зал. Анива	
	Высота раковины в садках, мм	Высота раковины на дне, мм	Высота раковины в садках, мм	Высота раковины на дне, мм
1	39,2 ± 10,7	50,2 ± 1,2	36,6 ± 0,4	30,1 ± 2,3
2	84,4 ± 8,6	101,4 ± 1,9	71,3 ± 0,1	61,4 ± 2,0
3	103,0 ± 1,5	125,9 ± 1,3	97,9 ± 1,1	89,4 ± 2,0

В зал. Посьета, расположенном южнее зал. Анива, культивируемый гребешок на дне достигал товарных размеров (свыше 100 мм) уже через два года, а при садковом выращивании — через три. В зал. Анива размеров 100 мм и выше (47 %) гребешки достигают к концу третьего года жизни в условиях садкового выращивания, тогда как при донном культивировании размеры трехлетнего гребешка в среднем не превышают 90 мм. Залив Посьета является самым теплым в шельфовой зоне Приморья [Григорьева, Кучерявенко, 2002].

Известно, что лучше всего гребешок растет при температурах от 8 до 16 °С, однако оптимальный для линейного роста моллюска диапазон находится в пределах 10–14 °С [Силина, 1986]. В зал. Посьета температурный оптимум для роста и развития гребешка в придонном слое воды устанавливается с мая по август. В горизонте воды 0–7 м этот период гораздо короче вследствие перегрева и продолжается с мая по июнь. Дальнейшее повышение температуры сдерживает линейный рост моллюска.

В зал. Анива, как в более холодноводной акватории [Истошин, 1952; Жюбикас, 1969; Пищальник, Бобков, 2000], условия, благоприятные для роста гребешка, в придонном слое формируются ближе к августу и держатся непродолжительный промежуток времени. В толще воды, расположенной ближе к поверхности (10 м), температурный оптимум наблюдался с июля по сентябрь (см. рис. 3). Исходя из особенностей термического режима зал. Анива, культивирование приморского гребешка целесообразно осуществлять в садках в толще воды (5–15 м).

Выживаемость моллюсков, особенно на ранних этапах жизненного цикла, является важным показателем продуктивности вида при его культивировании. Начало

донного периода является для гребешка критическим, и смертность молоди в первый год жизни в естественных условиях на дне очень велика и может достигать 100 % [Приморский гребешок, 1986; Экология, 1999; Лагунова и др., 2010]. В условиях зал. Анива выживаемость гребешка естественных поселений в первые три года жизни была соответственно 2, 36 и 64 % [Прохорова, Галанин, 2016].

При выращивании в садках выживаемость молоди возрастает в десятки раз. Об этом свидетельствуют результаты экспериментальных работ по культивированию приморского гребешка, выполненных СахТИНРО в лагуне Буссе в 1970-е гг. [Снытко, 1981]. Смертность моллюсков при садковом выращивании за пятилетний период не превышала 12 %, а при отсутствии морских звезд она могла составлять менее 1 %. Подобные работы проводились также и на хозяйствах марикультуры в Приморье. Согласно результатам работ выживаемость молоди в садках в первый год жизни составляет 95 %, во второй и третий годы — соответственно 97 и 96 % [Справочник…, 2002]. Таким образом, во второй и третий годы жизни результаты наших экспериментов по выживаемости в зал. Анива ничем не отличаются от таковых в Приморье.

Разница в показателях выживаемости, полученных для искусственных и естественных условий, объясняется прежде всего меньшим количеством хищников и более благоприятными условиями жизни в толще воды. Однако техническое обслуживание гидробиотехнических установок требует больших трудозатрат. Выбор технологии выращивания (садковое или пастбищное) каждое хозяйство, занимающееся марикультурой, делает самостоятельно, исходя из экономической конъюнктуры.

Полученные результаты могут свидетельствовать о высокой эффективности выращивания гребешка в садках и, возможно, даже его целесообразности для первого года жизни при осуществлении хозяйственной деятельности в зал. Анива.

Заключение

Результаты проведенных исследований показали, что максимальный прирост раковины приморского гребешка (в садках) наблюдается в первый год жизни и составляет 36,6 ± 0,4 мм. Средняя высота раковины двухлетней молоди — 71,3 мм со средним приростом 34,7 мм. В конце третьего года жизни средняя высота раковины моллюска была равна 97,9 мм (прирост 26,6 мм). Наибольшая выживаемость молоди в садках была зафиксирована на втором и третьем годах жизни (более 90 %).

Сравнение среднеразмерных показателей молоди приморского гребешка, выращенного в зал. Анива в садках и в естественных условиях на дне, показало отставание в росте у гребешка на дне. На основании результатов исследований были сделаны выводы о целесообразности применения садкового способа выращивания приморского гребешка в зал. Анива либо в «полноцикловом» режиме, либо только в течение первого года для получения жизнестойкой молоди.

Выращивание молоди в садках обладает рядом преимуществ по сравнению с пастбищным культивированием на дне. Во-первых, можно увеличить количество культивируемых особей за счет повышения плотности посадки. Во-вторых, садки можно устанавливать в наиболее благоприятных для жизнедеятельности гребешка горизонтах воды, обеспечив таким образом необходимый температурный оптимум и кормовые условия. В-третьих, садки выполняют защитные функции от неблагоприятных факторов среды (заиление, взмучивание, нападение хищников и т.д.), обеспечивая высокую выживаемость моллюсков. Хорошее техническое обслуживание садков (ремонт, очистка), своевременная сортировка молоди, а также удаление хищников позволят свести смертность гребешка к минимуму и обеспечить хорошие товарные качества продукта. Использование садкового способа выращивания приморского гребешка имеет преимущества только там, где возможно обеспечить сохранность гидротехнических сооружений на весь цикл выращивания. Если это затруднительно, то пастбищный способ выращивания может оказаться единственно возможным.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность всем специалистам лаборатории аквакультуры беспозвоночных и водорослей, принимавшим участие в проведении работ по воспроизводству морского (приморского) гребешка в период с 2015 по 2018 г.

The authors express their gratitude to all specialists of the Aquaculture of Invertebrates and Algae Lab. busied with reproduction of japanese scallop in 2015–2018.

Финансирование работы (FUNDING)

Работы были выполнены в соответствии с тематическим планом ФГУП «СахНИРО» на 2015–2018 гг. и профинансированы за счет государственного контракта.

The study was conducted in accordance with thematic plan of FSUE «SakhNIRO» for 2015–2018 and funded by the Government of Russia.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

The authors declare no conflict of interests.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Д.А. Галанин руководил исследованиями в течение всего периода работ и принимал в них непосредственное участие, участвовал в анализе результатов и написании статьи. Н.Ю. Прохорова принимала участие в проводимых исследованиях, в обработке собранных материалов, внесла существенный вклад в анализ и интерпретацию данных в ходе написания статьи. Ю.С. Чернышова участвовала в сборе и обработке материала, проводила наблюдения за гидрологическими условиями среды на станциях и сделала их первичную обработку, провела поиск литературных материалов по исследуемой теме.

D.A. Galanin supervised the research, was directly involved into analysis of the results, and wrote the text of article. N.Yu. Prokhorova took part in the biological data collection and processing and made a significant contribution to the results analysis and interpretation. Yu.S. Chernyshova participated in the data collection and processing, made all oceanographic observations and primary processing of the data on environments, and searched and analyzed the scientific literature on the studied problem.

Список литературы

Базикалова А.Я. Возраст и темп роста *Pecten jessoensis* Say // Изв. АН СССР. VII серия. Отделение математических и естественных наук. — 1934. — Вып. 2–3. — С. 389–394.

Брегман Ю.Э. К изучению популяционной структуры и роста серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz) у северо-западного побережья Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 397–415.

Брыков В.А., Колотухина Н.К. Биологические основы культивирования приморского гребешка в прибрежных водах Приморского края // Вопр. рыб-ва. — 2010. — Т. 11, № 3. — С. 564–586.

Габаев Д.Д. Беспересадочное культивирование промысловых двустворчатых моллюсков // Вопр. рыб-ва. — 2008. — Т. 9, № 1. — С. 218–243.

Гайко Л.А. Изменчивость урожайности приморского гребешка под воздействием абиотических факторов // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 137. — С. 360–377.

Гайко Л.А. Исследование влияния изменчивости термогалинных условий среды на развитие приморского гребешка // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 131. — С. 120–131.

Галанин Д.А., Шпакова Т.А. Оценка результативности сбора спата приморского гребешка на коллекторы в лагуне Буссе (остров Сахалин) в 2005–2009 годах // Морские прибрежные

экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки : тез. докл. Четвертой Междунар. науч.-практ. конф. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2011. — С. 184–185.

Григорьева Н.И., Кучерявенко А.В. Гидрологические условия юго-западной части зал. Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 131. — С. 78–95.

Жюбикас И.И. Некоторые данные по биологии *Pecten yessoensis* Jay в Курило-Сахалинском районе // Вестн. ЛГУ. Сер. Биология. — 1969. — № 21. — С. 21–32.

Игнатьев А.В., Краснов Е.В., Шейгус В.Е. Исследование температурных условий роста гребешков по изотопному составу кислорода их раковин // Биол. моря. — 1976. — № 5. — С. 62–68.

Истошин Ю.В. Течения у берегов Южного Сахалина // Тр. ЦИП. — 1952. — Вып. 0.44. — С. 140–165.

Куликова В.А., Табунков В.Д. Экология, размножение, рост и продукционные свойства популяции гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Dysedenta, Pectinidae) в лагуне Буссе (залив Анива) // Зоол. журн. — 1974. — Т. 53, вып. 12. — С. 1767–1774.

Кучерявенко А.В., Гаврилова Г.С., Ляшенко С.А. и др. Перспективы культивирования приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в заливе Анива (Охотское море) // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 147. — С. 374–384.

Лагунова Д.Д., Герасимова Е.А., Чернецов В.В. Эффективность выращивания гребешка комбинированным способом (сочетание подвесного и донного) // Науч. тр. Дальрыбвтуза. — 2010. — Вып. 22. — С. 158–165.

Микулич Л.В., Бирюлина М.Г. Некоторые вопросы гидрологии и донная фауна залива Посьета // Тр. ДВНИГМИ. — 1970. — Вып. 30. — С. 300–316.

Пищальник В.М., Бобков А.О. Океанографический атлас шельфовой зоны острова Сахалин. Ч. 2. — Южно-Сахалинск : СахГУ, 2000. — 108 с.

Понуровский С.К., Брыков В.А., Евсеев Ж.А. Структура популяции и рост приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в прибрежных водах острова Кунашир и островов Малой Курильской гряды // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. — 2000. — Вып. 4. — С. 93–95.

Приморский гребешок : моногр. / под ред. П.А. Мотавкина. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. — 244 с.

Прохорова Н.Ю., Галанин Д.А. Приморской гребешок, как объект искусственного воспроизводства в Сахалино-Курильском регионе // Лучшие практики рыбохозяйственного образования : сб. мат-лов Всерос. науч.-практ. школы-конф. — СПб. : ИНФОСТИ, 2016. — С. 125–131.

Разин А.И. Морские промысловые моллюски южного Приморья : Изв. ТИРХ. — 1934. — Т. 8. — 108 с.

Раков В.А., Опарей А.А. Популяционная структура и рост меченых пресноводных и солоноватоводных двустворчатых моллюсков Лазовского района Приморского края // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — Вып. 3. — С. 125–129.

Регулев В.Н., Григорьева Н.И. Культивирование приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в заливе Анива (остров Сахалин) // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. — 2009. — Вып. 13. — С. 78–88.

Силина А.В. Распространение и место обитания // Приморский гребешок. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. — С. 14–20.

Силина А.В., Позднякова Л.А. Рост // Приморский гребешок. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. — С. 144–164.

Силина А.В., Позднякова Л.А., Овсянникова И.И. Состояние поселений приморского гребешка в юго-западной части залива Петра Великого // Экологическое состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья реки Туманной. — Владивосток : Дальнаука, 2000. — Т. 1. — С. 168–185.

Снытко П.И. Результаты экспериментальных работ по культивированию приморского гребешка в лагуне Буссе в 1976–1980 гг. : отчет о НИР / СахТИНРО. № 4767. — Южно-Сахалинск, 1981. — 40 с.

Справочник по культивированию беспозвоночных в южном Приморье / сост. А.В. Кучерявенко, Г.С. Гаврилова, М.Г. Бирюлина. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 83 с.

Тибилова Т.Х., Брегман Ю.Э. Рост двустворчатого моллюска *Mizuhopecten yessoensis* в бухте Троицы (залив Посьета, Японское море) // Экология. — 1975. — № 2. — С. 65–72.

Тюрин П.В. Нормальные кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как основа регулирования рыболовства // Изв. ГосНИОРХ. — 1972. — Т. 71. — С. 403–427.

Хузеева М.О., Като Э. Характеристики ветрового волнения на побережье о. Сахалин по данным наблюдений береговых гидрометеорологических станций // Мореходство и морские науки — 2011 : Избр. докл. Третьей Сахалин. регион. мор. науч.-техн. конф. — Южно-Сахалинск : СахГУ, 2011. — С. 194–204.

Чернышова Ю.С., Прохорова Н.Ю., Гон Р.Т. и др. Перспективы марикультуры приморского гребешка (*Mizuhopecten yessoensis*) в заливе Анива (Охотское море) // Материалы научных мероприятий, приуроченных к 15-летию Южного научного центра Российской академии наук. — Ростов н/Д : ЮНЦ РАН, 2017. — С. 379–380.

Шелегова Е.К. Влияние японо-морских вод на термический режим и промысел рыб у юго-восточного берега Сахалина // Бюл. техн.-эконом. информ. Сахалин. Совнархоза. — 1958. — № 5. — С. 7–9.

Экология : учеб. для технич. вузов / под ред. Л.И. Цветковой. — М. ; СПб. : АСВ ; Химиздат, 1999. — 488 с.

Явнов С.В., Игнатьев А.В. Выделение годовых слоев и рост закапывающихся моллюсков серрипеса *Serripes groenlandicus* и сердцевидки *Clinocardium califoniense* // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 158. — С. 187–194.

References

Bazikalova, A.Ya., Age and rate of growth of *Pecten jessoensis* Say, *Izv. Akad. Nauk SSSR, Otd. Mat. Estestv. Nauk*, 1934, vols. 2–3, pp. 389–394.

Bregman, Yu.E., To study of population structure and growth of grey sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz) at the north-western coast of the Japan Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2000, vol. 127, pp. 397–415.

Brykov, V.A. and Kolotukhina, N.K., Biological concepts of Japanese scallop cultivation in Primorsky Krai coastal waters, *Vopr. Rybolov.*, 2010, vol. 11, no. 3, pp. 564–586.

Gabaev, D.D., Through — cultivation commercials bivalve mollusks, *Vopr. Rybolov.*, 2008, vol. 9, no. 1, pp. 218–243.

Gayko, L.A., Variability of the yield of japanese scallop under influence of abiotic factors, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 137, pp. 360–377.

Gayko, L.A., A study of thermochaline conditions influence on the cultivated scallop, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 131, pp. 120–131.

Galanin, D.A. and Shpakova, T.A., Evaluation of spat collection efficiency for japanese scallop in Busse Lagoon (Sakhalin Island) in 2005–2009, in *Tezisy dokl. Chetvertoy Mezhdunar. nauchno-prakt. konf. "Morskiye pribrezhnye ekosistemy. Vodorosli, bespozvonochnye i produkty ikh pererabotki"* (Proc. Fourth Int. Sci. Pract. Conf. "Marine coastal ecosystems. Seaweeds, invertebrates and products of their processing"), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2011, pp. 184–185.

Grigoryeva, N.I. and Kucheryavenko, A.V., Hydrological conditions of the south-west part of Peter the Great Bay, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 131, pp. 78–95.

Zhyubikas, I.I., Some data on the biology of *Pecten yessoensis* Jay in the Sakhalin-Kuril Region, *Vestn. Leningr. Gos. Univ., Ser.: Biol.*, 1969, no. 21, pp. 21–32.

Ignatiev, A.V., Krasnov, E.V., and Sheigus, V.E., Study of growth temperature conditions of scallops by oxygen isotope rations of their shells, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1976, no. 5, pp. 62–68.

Istoshin, Yu.V., Currents off the coast of South Sakhalin, *Tr. Tsentr. Inst. Prognozov*, 1952, no. 0.44, pp. 140–165.

Kulikova, V.A. and Tabunkov, V.D., Ecology, reproduction, growth, and production properties of the scallop *Mizuhopecten yessoensis* (Dysedenta, Pectinidae) population in Busse Lagoon (Aniva Bay), *Zool. Zh.*, 1974, vol. 53, no. 12, pp. 1767–1774.

Kucheryavenko, A.V., Gavrilova, G.S., Lyashenko, S.A., Suhin, I.Yu., and Victorovskaya, G.I., Prospects of the Japanese scallop *Mizuhopecten yessoensis* cultivation in the Aniva Bay (Okhotsk Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 147, pp. 374–384.

Lagunova, D.D., Gerasimova, E.A., and Chernetsov, V.V., Efficiency of growing scallops in a combined way (combination of hanging and bottom), *Nauchn. Tr. Dal'rybvtuza*, 2010, vol. 22, pp. 158–165.

Mikulich, L.V. and Biryulina, M.G., Some issues of hydrology and the bottom fauna of Possyet Bay, *Tr. Dal'nevost. Nauchno-Issled. Gidrometeorol. Inst.*, 1970, vol. 30, pp. 300–316.

Pishchalnik, V.M. and Bobkov, A.O., *Okeanograficheskii atlas shel'fovoi zony ostrova Sakhalin* (Oceanographic Atlas of the Sakhalin Shelf), Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalin. Gos. Univ., 2000, part II.

Ponurovsky, S.K., Brykov, V.A., and Evseev, Zh.A., Population structure and growth of the scallop *Mizuhopecten yessoensis* in the coastal waters of Kunashir Island and the islands of the Lesser Kuril Ridge, *Byull. Dal'nevost. Malakologicheskogo O-va.*, 2000, vol. 4, pp. 93–95.

Primorskiy grebeshok (Seaside scallop), Motavkin, P.A., ed., Vladivostok: Dal'nevos. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1986.

Prokhorova, N.Yu. and Galanin, D.A., Yesso scallop as an object of artificial breeding in the Sakhalin-Kuril Region, in *Sb. mater. Vseross. naucho-prakt. shkoly-konferentsii* "*Luchshiye praktiki*

rybokhozyaistvennogo obrazovaniya" (Proc. All-Russ. Sci.-Pract. School-Conf. "Best Practices in Fisheries Education"), St. Petersburg: INFOSTI, 2016, pp. 125–131.

Razin, A.I., Marine commercial mollusks of southern Primorsky Krai, *Izv. Tikhookean. Inst. Rybn. Khoz.*, 1934, vol. 8.

Rakov, V.A. and Oparey, A.A., The population structure and growth of tagged bivalve mollusks from estuaries and lakes Lazovsky Region of Primorye Territory, in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings), Vladivostok: Dal'nauka, 2005, vol. 3, pp. 125–129.

Regulev, V.N. and Grigoryeva, N.I., Cultivation results of Japanese scallops *Mizuhopecten yessoensis* in Aniva Bay (Sakhalin Island), *Byull. Dal'nevost. Malakologicheskogo O-va.*, 2009, vol. 13, pp. 78–88.

Silina, A.V., Distribution and habitat, in *Primorskii grebeshok* (Yesso Scallop), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1986, pp. 14–20.

Silina, A.V. and Pozdnyakova, L.A., Height, in *Primorskii grebeshok* (Yesso Scallop), Vladivostok: Dal'nevos. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1986, pp. 144–164.

Silina, A.V., Pozdnyakova, L.A., and Ovsyannikova, I.I., The state of the seaside scallop settlements in the southwestern part of the Peter the Great Bay, in *Ekologicheskoye sostoyaniye i biota yugo-zapadnoi chasti zaliva Petra Velikogo i ust'ya reki Tumannoi* (Ecological Condition and Biota of the Southwestern Peter the Great Bay and the Tumen River Estuary), Vladivostok: Dal'nauka, 2000, vol. 1, pp. 168–185.

Snytko, P.I., *Otchet Nauchno-Issled. Rab. "Rezul'taty eksperimental'nykh rabot po kul'tivirovaniyu primorskogo grebeshka v lagune Busse v 1976–1980 gg."* (Res. Rep. "Results of experimental work on the cultivation of the seaside scallop in the Busse lagoon in 1976–1980"), Available from SakhNIRO, 1981, no. 4767.

Kucheryavenko, A.V., Gavrilova, G.S., and Biryulina, M.G., *Spravochnik po kul'tivirovaniyu bespozvonochnykh v yuzhnom Primorye* (A Reference Book for Cultivation of Invertebrates in Southern Primorsky Krai), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2002.

Tibilova, T.K. and Bregman, Yu.E., Crowth of bivalve mollusk *Mizuhopecten yessoensis* in Trinity Bay (Possiete Gulf, the Sea of Japan), *Russian Journal of Ecology*, 1975, no. 2, pp. 65–72.

Tyurin, P.V., Normal curves of the experience and rate of natural mortality of fish as the basis for the regulation of fishing, *Izv. Gos. Nauchno-Issled. Inst. Ozern. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1972, vol. 71, pp. 403–427.

Khuzeeva, M.O. and Kato, A., Characteristics of wind waves on the coast of Sakhalin Island according to observations of coastal meteorological stations, in *Izbr. dokl. Tret'yey Sakhalin. region. mor. nauch.-tekhn. konf. "Morekhodstvo i morskiye nauki — 2011"* (Selected reports of the Third Sakhalin regional marine scientific conference "Navigation and Marine Researches — 2011"), Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalin. Gos. Univ., 2011, pp. 194–204.

Chernysheva, Yu.S., Prokhorova, N.Yu., Gon, R.T., Savina, N.T., and Galanin, D.A., Prospects of mariculture of Japanese scallop (*Mizuhopecten yessoensis*) in the Aniva Bay (the Sea of Okhotsk), in *Materialy nauchnykh meropriyatiy, priurochennykh k 15-letiyu Yuzhnogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* (Proceedings of scientific events devoted to the 15-year Anniversary of the Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences), Rostov-on-Don: Yuzhn. Nauchn. Tsentr, Ross. Akad. Nauk, 2017, pp. 379–380.

Shelegova, E.K., Influence of Japanese-sea waters on the thermal regime and fishery off the southeastern coast of Sakhalin, *Byul. tekhn.-ekonom. inform. Sakhalin. Sovnarkhoza* (Byul. tech.-economy. inform. Sakhalin. Economic Council.), 1958, no. 5, pp. 7–9.

Ekologiya (Ecology), Tsvetkova, L.I., ed., Moscow; St. Petersburg: ASV; Khimizdat, 1999.

Yavnov, S.V. and Ignatiev, A.V., Annual marks detection and growth of the digging molluscs *Serripes groenlandicus* and *Clinocardium californiense*, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 158, pp. 187–194.

Поступила в редакцию 12.07.2022 г.

После доработки 29.07.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

The article was submitted 12.07.2022; approved after reviewing 29.07.2022; accepted for publication 1.09.2022

Известия ТИНРО

2022 **Том 202, вып. 3. С. 692–705.**

Izvestiya TINRO, 2022, Vol. 202, No. 3, pp. 692–705.

ТЕХНОЛОГИЯ ОБРАБОТКИ ГИДРОБИОНТОВ
TECHNOLOGY OF HYDROBIONTS PROCESSING

Научная статья
УДК 594-1.05
DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-692-705
EDN: GOPEZD

АНТИРАДИКАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА ПЕПТИДОВ ГИДРОБИОНТОВ

Е.П. Караулова, Т.Н. Слуцкая, Е.В. Якуш*
Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. Исследована антирадикальная активность (АРА) водорастворимых компонентов тканей 26 видов гидробионтов из семи классов: двустворчатые и головоногие моллюски, высшие раки, голотурии, морские звезды, морские ежи и лучеперые рыбы. Высокая антирадикальная активность (мг аск. к-ты/г) установлена для морской звезды патирии гребешковой (5,21); двустворчатых моллюсков: корбикула японская, мерценария Стимпсона, спизула сахалинская и глицемерис — соответственно 5,10; 1,15; 1,36 и 1,08; для гонад серого и черного морских ежей — соответственно 2,18 и 2,21. Достоверная корреляция была обнаружена между содержанием низкомолекулярных пептидов с молекулярной массой от 1 до 5 кДа и общей АРА ($r = 0{,}801$, $r^2 = 0{,}642$).

Ключевые слова: антирадикальная активность, дифенилпикрилгидразил, 2,2’-азинобис 3-этилбензотиазолин-6-сульфонат, низкомолекулярные пептиды, гидробионты

Для цитирования: Караулова Е.П., Слуцкая Т.Н., Якуш Е.В. Антирадикальные свойства пептидов гидробионтов // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 692–705. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-692-705. EDN: GOPEZD.

Original article

Antiradical properties of peptides from hydrobionts

Ekaterina P. Karaulova*, Tatiana N. Slutskaya, Eugeny V. Yakush*****
*, **, *** Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley,
Vladivostok, 690091, Russia
* Ph.D., senior researcher, karaulova2002@yandex.ru, ORCID 0000-0001-8508-9603
** D.Tech., professor, tatyana.slutskaya@tinro-center.ru, ORCID 0000-0002-3228-3047
*** Ph.D., deputy director, evyakush@mail.ru, ORCID 0000-0001-7837-5943

Abstract. Antiradical activity of water-soluble components of tissues is investigated for 26 species of marine organisms belonged to 7 classes: Bivalvia, Cephalopoda, Malacostraca, Holothuroidea, Asteroidea, Echinoidea, and Actinopterygii. Molecular weight of the proteins and peptides was measured in the water extracts using the modular liquid chromatograph (Agilent Technologies 1260 Infinity, USA) with UV detection at 280 nm in TSK gel column G

* *Караулова Екатерина Павловна, кандидат технических наук, ведущий научный сотрудник, karaulova2002@yandex.ru, ORCID 0000-0001-8508-9603; Слуцкая Татьяна Ноевна, доктор технических наук, профессор, tatyana.slutskaya@tinro-center.ru, ORCID 0000-0002-3228-3047; Якуш Евгений Валентинович, кандидат химических наук, первый заместитель руководителя филиала, evyakush@mail.ru, ORCID 0000-0001-7837-5943.*

© Караулова Е.П., Слуцкая Т.Н., Якуш Е.В., 2022

3000PWXL 7.8 mm I.D. × 30 cm (TOSOH Corporation, Japan) under flow rate of 0.3 mL/min and temperature of 25 °C. All samples were twice prepared and double measured. The mobile phase consisted of 0.1 N NaCI 20 mM Tris-HCI buffer with pH 7.8. The following standard protein samples were used as a reference for the molecular weight measurement: bovine serum albumin (MW 66.3 kDa), egg albumin (44.3 kDa), myoglobin (18.0 kDa), cytochrome C (12.4 kDa), aprotinin (6.5 kDa), and bacitracin (1.4 kDa) (Sigma-Aldrich Co., USA). All samples were filtered before injection through 0.2 μm syringe filter (Whatman, PVDF). Molecular weight of peptides was calculated by the elution time. Scavenging effect on DPPH free radical was measured by Molyneux method and on ABTS radical – by the method proposed by Re et al. The maximum antiradical activity (measured by mg of ascorbic acid per 1 g) was found for the tissue of *Patiria pectinifera* (5.21), its various values were determined for the tissue of bivalve mollusks (*Corbicula japonica*, *Mercenaria stimpsoni, Spisula sachalinensis*, and *Glycymeris yessoensis* — 5.10; 1.15; 1.36 and 1.08, respectively) and medium values — for gonads of *Strongylocentrotus intermedius* and *S. nudus* (2.18 and 2.21, respectively). The amount of proteins and peptides with low molecular weight (1–5 kDa) correlated well with the radical scavenging activity (Pearson correlation coefficient 0.801, $r^2 = 0.642$).

Keywords: antiradical activity, diphenylpicrylhydrazyl, 2,2’-azinobis 3-ethylbenzothiazoline-6-sulfonate, low molecular weight peptide, marine organism

For citation: Karaulova E.P., Slutskaya T.N., Yakush E.V. Antiradical properties of peptides from hydrobionts, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 692–705. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-692-705. EDN: GOPEZD.

Введение

В настоящее время известно, что большинство патологических состояний биологических систем живых организмов вызывает нарушение нормального уровня свободных радикалов в органах и тканях. Это относится к естественному процессу старения, сердечно-сосудистым заболеваниям, воспалительным явлениям, ожогам и прямо или косвенно к онкологическим заболеваниям [Alkadi, 2020]. Лекарственная или диетическая коррекция подобных нарушений введением экзогенных антиоксидантов стала ведущим направлением в современных фармакологических и клинических разработках [Wan et al., 2006; Gairín et al., 2015]. Существует широкий спектр препаратов для подавления реакций свободнорадикального окисления. Но их использование зачастую сопряжено с побочными или кумулятивными эффектами, такими как токсичность некоторых антиоксидантов, например фенольных, а также возможное вытеснение эндогенных антиоксидантов [Zadák et al., 2009; Halliwell, 2013; Salehi et al., 2018; Wang et al., 2021]. При этом природные антиоксиданты обладают рядом преимуществ по сравнению с синтетическими, включая отсутствие побочных и суммарных эффектов, а также более низкую токсичность [Arias et al., 2022; Islam et al., 2022].

В связи с этим становится актуальным поиск новых антиоксидантных природных компонентов, особенно являющихся потенциально пищевыми.

Важность антиоксидантов признается Всемирной организацией здравоохранения, которая рекомендует пищевой путь поступления этих соединений в организм*.

Основными классами природных антиоксидантов являются каротиноиды, фосфолипиды, фенольные соединения и пептиды.

В научной литературе описано более 100 антиоксидантных пептидов, обладающих биологической активностью, выделенных из различных источников, а также полученных при конверсии белков с использованием ферментов и/или микроорганизмов [Dziuba and Dorewicz, 2007; Sarmadi, 2010]. Особенностью пептидов гидробионтов является то, что они позволяют достаточно быстро повысить сопротивляемость организма к воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды путем ослабления влияния свободных радикалов и играют существенную роль в поддержании антиоксидантного

* Diet, nutrition and the prevention of chronic diseases. Report of a Joint WHO/FAO Expert Consultation (WHO Tech. Rep. Ser.; no. 916). Geneva: WHO, 2003. 149 p.

статуса живых систем [Jung et al., 2007; Qian et al., 2008; Chi et al., 2010; Kim et al., 2013; Liu et al., 2015].

Это позволяет отнести пептидные антиоксиданты из гидробионтов к биологически активным компонентам, способствующим замедлению возрастных и стресс-индуцированных изменений в организме. Таким образом, изучение и выделение природных пептидных антиоксидантов из гидробионтов представляется актуальным.

Целью данного исследования являлась сравнительная оценка антирадикальной активности (АРА) тканей гидробионтов для обоснования перспектив использования их как потенциальных источников биологически активных веществ.

Материалы и методы

В качестве объектов исследования использовали ткани двустворчатых моллюсков: анадара Броутона *Anadara broughtonii*, глицемерис приморский *Glycymeris yessoensis*, гребешок приморский *Patinopecten yessoensis*, дозиния японская *Dosinia japonica*, каллиста короткосифонная *Callista brevisiphonata*, корбикула японская *Corbicula japonica*, мактра китайская *Mactra chinensis*, мерценария Стимпсона *Mercenaria stimpsoni*, мидия Грея *Crenomytilus grayanus*, серрипес гренландский *Serripes groenlandicus*, спизула сахалинская *Spisula sachalinensis*, устрица тихоокеанская *Crassostrea gigas*; головоногих моллюсков: кальмар тихоокеанский *Todarodes pacificus*; ракообразных: камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*, краб-стригун *Chionoecetes opilio*; иглокожих: трепанг дальневосточный *Apostichopus japonicus*, гребешковая патирия *Patiria pectinifera*, амурская звезда *Asterias amurensis*, луидия двуиглая *Luidia quinaria bispinosa*; серый морской еж *Strongylocentrotus intermedius*, черный морской еж *Strongylocentrotus nudus*; лучеперых рыб: дальневосточный минтай *Theragra chalcogramma*, камбала Надежного *Acanthopsetta nadeshnyi*; в том числе осетровых — стерлядь *Acipenser ruthenus* и лососевых — кета *Oncorhynchus keta*, горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*.

Образцы моллюсков для анализа заготавливали на НИС «Убежденный» в августе 2019–2021 гг. в подзоне Приморье. Образцы ракообразных — на НИС «Дмитрий Песков» в июле 2019 г. на шельфе Северо-Охотоморской подзоны. Образцы кеты и горбуши — на НИС «ТИНРО» в августе-сентябре 2021 г. в Камчатско-Курильской подзоне. Минтай и камбала были заготовлены на НИС «Дмитрий Песков» в июне 2021 г. на северных Курильских островах. Все гидробионты были половозрелые, промыслового размера. Образцы рыб, моллюсков и ракообразных замораживали при –18 °С и доставляли в лабораторию для анализа. Морских звезд и морские ежи собирали в Уссурийском и Амурском заливах Японского моря в августе-сентябре 2021 г. и доставляли в лабораторию в живом виде.

Для получения экстрактов исследуемые ткани гомогенизировали с холодной дистиллированной водой в соотношении 1 : 1 10 мин, при 4 °С, скорости 8,5 тыс. об./мин (Ika 25T basic, IKA Works Inc., Wilmington, N.C., USA). Полученные гомогенаты центрифугировали при 5 тыс. об./мин 15 мин при 4 °С (Hitachi RX II series). Экстракты фильтровали через микрофильтр Whatman (0,45 μm PVDF).

Анализ молекулярно-массового состава белков и пептидов и фракционирование проводили с использованием жидкостного хроматографа высокого давления Agilent Technologies 1260, колонка TSKgel G 3000PWXL, подвижная фаза 0,1 N NaCI-20 mM Tris-HCI, pH 8,0, изократический режим элюирования. Образцы для анализа фильтровали через микрофильтр Whatman (0,2 μm PVDF) и наносили на колонку (объем 20–200 мкл). Скорость потока составляла 0,1–0,3 мл/мин, λ = 280, 254 нм.

Молекулярную массу белков и пептидов рассчитывали с помощью маркеров (Sigma-Aldrich): карнозин (226 Да), бацитрацин (1422 Да), апротинин (6500 Да), цитохром (12500 Да), миоглобин (18000 Да), используя сравнение времени удерживания.

Содержание азота определяли на анализаторе «Kjeltec Auto 1030 Analyser».

Суммарную АРА определяли по методу Molyneux (Molyneux, 2004). К 200 мкл исследуемого раствора добавляли 200 мкл этанола и 100 мкл 0,1 мМ дифенилпикрил-

гидразила (ДФПГ) в этаноле. Смесь оставляли в темноте при 18 °С на 30 мин. Оптическую плотность раствора определяли при 517 нм на планшетном спектрофотометре Polarstar Omega. Величину АРА выражали в единицах активности, равных количеству миллиграммов аскорбиновой кислоты на грамм сухого вещества (мг аск. к-ты/г).

Антирадикальную активность с 2,2'-азинобис 3-этилбензотиазолин-6-сульфонатом (АБТС) определяли по методу Re [Re et al., 1999]. В качестве стандартного антиоксиданта использовали 2,5 мМ Тролокс (6-гидрокси-2,5,7,8-тетраметилхроман-2-карбоновая кислота). Катион-радикал АБТС получали реакцией между раствором, содержащим 7 мМ АБТС, и 2,45 мМ персульфатом калия в темноте при 4 °С в течение 12–16 ч. В ходе реакции к 15 мкл исследуемого раствора добавляли 280 мкл АБТС. Смесь оставляли в темноте при 18 °С на 5 мин. Оптическую плотность раствора определяли при 734 нм на планшетном спектрофотометре Polarstar Omega. Величину АРА выражали в единицах моль эквивалента Тролокса на грамм сухого вещества (моль Тролокс экв./г).

Полученные данные анализировали с помощью программного обеспечения Statistica 7, результаты выражены в виде среднего со стандартным отклонением, значения с 95 %-ным доверительным интервалом ($p < 0,05$) принимались как статистически значимые. Корреляционно-регрессионный анализ выполняли с использованием метода Пирсона.

Результаты и их обсуждение

Особенности химического состава исследуемых объектов позволяют разделить их на высокобелковые — с содержанием белка выше 18–20 %, к которым относятся головоногие моллюски, ракообразные (крабы) и большинство видов рыб; среднебелковые (двустворчатые моллюски, за исключением корбикулы) — с содержанием белка 15–18 % и низкобелковые (корбикула, морские звезды, трепанг, морские ежи) — с содержанием белка ниже 15 %. Исходя из того что антирадикальными свойствами обладают пептидные фрагменты, можно предположить, что наибольшей АРА будут обладать гидробионты, ткани которых характеризуются высоким содержанием белка. Тем не менее согласно литературным данным [Zhou et al., 2012; Ko et al., 2013] биологическая активность не всегда положительно коррелирует с общим содержанием белка в тканях. Антирадикальное действие больше зависит от фракционного и аминокислотного состава водорастворимых белков и пептидов [Adeoye et al., 2018].

При характеристике антиоксидантных свойств пептидных композиций целесообразно оперировать понятием антиоксидантной емкости, обычно выражаемой числом эквивалентов стандарта на единицу массы или объема материала [Huang et al., 2005; Prior et al., 2005; Moon, Shibamoto, 2009]. Выражение АРА в стандартизованных единицах необходимо для сравнения антиоксидантных свойств различных соединений и композиций, а также для сопоставления полученных результатов.

В качестве стандартов в международной практике используется водорастворимый аналог витамина Е — Тролокс (6-гидрокси-2,5,7,8-тетраметилхроман-2-карбоновая кислота), аскорбиновая или галловая кислоты [Somogyi et al., 2007]. В качестве свободных радикалов используются ДФПГ [Molyneux, 2004] или АБТС [Re et al., 1999]. Степень нейтрализации свободных радикалов изучаемым антиоксидантом сравнивают с эффектом известного количества стандартного антиоксиданта.

Полученные данные по АРА водорастворимых компонентов тканей исследуемых гидробионтов приведены в табл. 1.

При анализе результатов установлено, что корреляция между двумя примененными методами оценки АРА высокая, коэффициент корреляции Пирсона составляет 0,88, связь между исследуемыми признаками прямая, сила связи по шкале Чеддока высокая, зависимость признаков статистически значима ($p < 0,0005$), коэффициент детерминации r^2 превышает 0,8. Сделано заключение, что объективно оценить величину АРА водорастворимых компонентов экстрактов тканей гидробионтов и учесть

Таблица 1

Характеристика водорастворимых компонентов тканей гидробионтов

Table 1

Characteristics of water-soluble components of tissues of hydrobionts

Образец	Антирадикальная активность		Доля саркоплазматических белков, % от общего содержания белка
	Мг аск. к-ты/г	ММ Тролокс экв./г	
Двустворчатые моллюски			
Анадара Броутона *A. broughtonii*	0,46 ± 0,01	0,031 ± 0,001	21,3 ± 0,1
Глицемерис приморский *G. yessoensis*	1,08 ± 0,04	0,072 ± 0,001	32,9 ± 0,3
Гребешок приморский *P. yessoensis*	0,41 ± 0,01	0,064 ± 0,001	25,6 ± 0,4
Дозиния японская *D. japonica*	0,47 ± 0,01	0,061 ± 0,001	31,4 ± 0,4
Каллиста короткосифонная *C. brevisiphonata*	7,30 ± 0,85	0,195 ± 0,010	53,5 ± 0,7
Корбикула японская *C. japonica*	5,10 ± 0,74	0,112 ± 0,002	20,3 ± 0,5
Мактра китайская *M. chinensis*	0,36 ± 0,02	0,061 ± 0,001	29,5 ± 0,1
Мерценария Стимпсона *M. stimpsoni*	1,15 ± 0,08	0,083 ± 0,002	68,9 ± 0,4
Мидия Грея *G. grayanus*	0,61 ± 0,02	0,069 ± 0,002	16,9 ± 0,1
Серрипес гренландский *S. groenlandicus*	0,49 ± 0,01	0,058 ± 0,001	24,3 ± 0,9
Спизула сахалинская *S. sachalinensis*	1,36 ± 0,12	0,081 ± 0,003	27,6 ± 0,4
Устрица тихоокеанская *C. gigas*	0,46 ± 0,01	0,059 ± 0,001	19,8 ± 0,1
Головоногие моллюски			
Кальмар тихоокеанский *T. pacificus*, мантия	0,35 ± 0,01	0,061 ± 0,002	31,8 ± 0,2
Голотурии			
Трепанг *A. japonicus*	2,70 ± 0,59	0,112 ± 0,009	25,1 ± 0,3
Морские звезды			
Гребешковая патирия *P. pectinifera*:			
целиком	0,79 ± 0,05	0,041 ± 0,001	32,6 ± 0,4
внутренности	5,21 ± 0,04	0,184 ± 0,007	21,3 ± 0,7
Амурская звезда *A. amurensis*:			
целиком	0,43 ± 0,02	0,040 ± 0,001	35,8 ± 0,3
внутренности	1,14 ± 0,08	0,091 ± 0,010	19,8 ± 0,7
Луидия двуиглая *L. quinaria bispinosa*:			
целиком	0,38 ± 0,01	0,042 ± 0,001	34,7 ± 0,7
внутренности	1,57 ± 0,08	0,105 ± 0,021	23,4 ± 0,1
Морские ежи			
Серый морской еж *S. intermedius*:			
внутренности	0,34 ± 0,01	0,030 ± 0,001	19,8 ± 0,5
гонады	2,18 ± 0,94	0,120 ± 0,007	18,5 ± 0,4
Черный морской еж *S. nudus*:			
внутренности	2,89 ± 0,72	0,120 ± 0,001	21,3 ± 0,5
гонады	2,21 ± 0,09	0,120 ± 0,001	15,9 ± 0,4
Членистоногие			
Краб камчатский *P. camtschaticus*, мышечная ткань	0,83 ± 0,01	0,090 ± 0,001	45,6 ± 0,7
Краб опилио *Ch. opilio*, мышечная ткань	2,67 ± 0,56	0,120 ± 0,001	51,2 ± 0,1
Лучеперые рыбы			
Минтай дальневосточный *Th. chalcogramma*:			
мышечная ткань	0,37 ± 0,01	0,020 ± 0,001	43,8 ± 0,8
внутренности	0,22 ± 0,01	0,020 ± 0,001	32,1 ± 0,3
Камбала Надежного *A. nadeshnyi*:			
мышечная ткань	0,91 ± 0,01	0,060 ± 0,001	45,6 ± 0,7
внутренности	1,12 ± 0,04	0,080 ± 0,002	31,8 ± 0,1

Окончание табл. 1
Table 1 finished

Образец	Антирадикальная активность		Доля саркоплазматических белков, % от общего содержания белка
	Мг аск. к-ты/г	ММ Тролокс экв./г	
Стерлядь *A. ruthenus*:			
мышечная ткань	0,35 ± 0,01	0,030 ± 0,001	39,7 ± 0,3
внутренности	3,25 ± 0,75	0,130 ± 0,001	23,1 ± 0,9
Кета *O. keta*:			
мышечная ткань	1,20 ± 0,05	0,080 ± 0,001	41,3 ± 0,5
печень	3,60 ± 0,12	0,120 ± 0,001	65,7 ± 0,1
внутренности	1,91 ± 0,09	0,090 ± 0,002	32,4 ± 0,1
Горбуша *O. gorbuscha*:			
мышечная ткань	0,95 ± 0,01	0,070 ± 0,003	47,8 ± 0,4
печень	0,71 ± 0,01	0,050 ± 0,001	54,3 ± 0,5

возможные эффекты взаимного влияния между веществами, входящими в состав многокомпонентных смесей, можно любым из указанных методов.

Как видно из данных табл. 1, АРА водорастворимых компонентов мягких тканей двустворчатых моллюсков находится в широких пределах: от 0,36 мг аск. к-ты/г для мактры китайской до 7,30 мг аск. к-ты/г для каллисты короткосифонной. Высокими значениями АРА характеризуются мягкие ткани корбикулы японской, мерценарии стимпсона, спизулы сахалинской и глицемериса: соответственно 5,10; 1,15; 1,36 и 1,08 мг аск. к-ты/г. Следует отметить высокую АРА внутренностей морской звезды патирии (5,21 мг аск. к-ты/г). Также высокой АРА характеризуются гонады морских ежей (2,18 и 2,21 мг аск. к-ты/г для серого и черного морских ежей) и внутренности черного морского ежа (2,89 мг аск. к-ты/г). Что же касается рыб, то установлена довольно высокая АРА мышечной ткани кеты (1,20 мг аск. к-ты/г). Мышечные ткани остальных исследуемых видов рыб, включая пресноводных, существенной АРА не обладали. При этом следует отметить достаточно высокую АРА внутренностей стерляди (3,25 мг аск. к-ты/г), а также печени кеты (3,60 мг аск. к-ты/г).

При сравнении представленных данных корреляции между АРА и общим содержанием белка в тканях исследуемых гидробионтов не установлено. Так, ткани анадары Броутона, характеризующиеся высокой долей общего белка (73,4 г/100 г сухих веществ), обладали достаточно низкой АРА (0,46 мг аск. к-ты/г), ткани корбикулы, напротив, при общем низком содержании белка (48,7 г/100 г сухих веществ), имели достаточно высокую АРА (5,10 мг аск. к-ты/г). Как было упомянуто выше, высокая АРА была определена для внутренностей морской звезды патирии гребешковой (5,21 мг аск. к-ты/г), хотя содержание белка в них было сопоставимо с содержанием белка во внутренностях других исследованных морских звезд.

Все исследуемые гидробионты можно условно разделить на три группы: с высокой АРА (более 2 мг аск. к-ты/г), средним уровнем (от 1 до 2 мг аск. к-ты/г) и с низкой АРА (менее 1 мг аск. к-ты/г). К объектам с высокой АРА относятся каллиста короткосифонная, корбикула японская, трепанг, гонады серого и черного морских ежей, внутренности морских звезд и черных морских ежей и некоторых рыб (кета, стерлядь, камбала).

Исследование взаимосвязи АРА и количества саркоплазматических белков мягких тканей гидробионтов не показало зависимости (рис. 1): коэффициент корреляции Пирсона — 0,495, коэффициент детерминации r^2 — 0,245.

Таким образом, опираясь на полученные результаты и учитывая данные литературы [Zhou et al., 2012; Ko et al., 2013; Adeoye et al., 2018], установили, что существуют отдельные водорастворимые компоненты системы, вносящие наибольший вклад в АРА исследуемой системы.

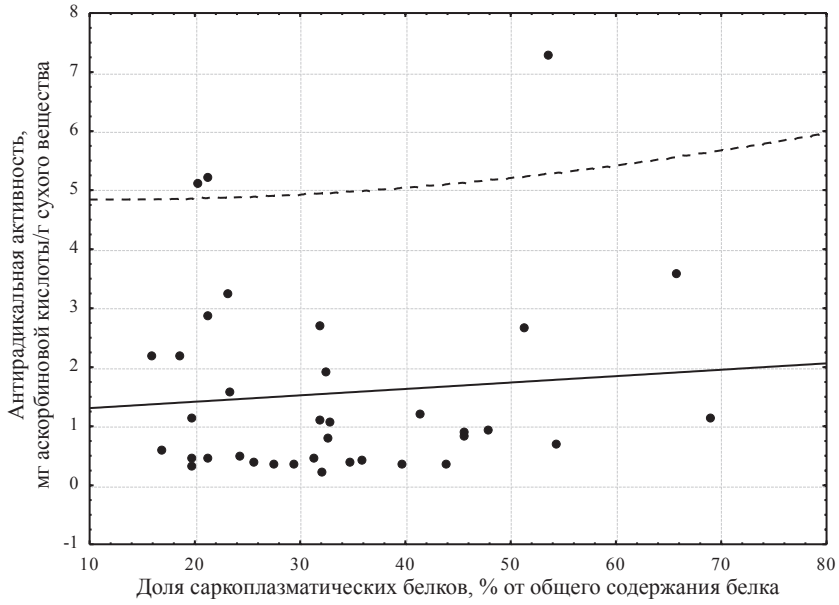


Рис. 1. Зависимость АРА (по ДФПГ радикалу) от общего содержания водорастворимых белковых компонентов мягких тканей гидробионтов

Fig. 1. Antiradical activity (DPPH radical) dependence on total content of water-soluble proteins in soft tissues of marine organisms

В связи с этим был выполнен ряд экспериментов по оценке взаимосвязи между фракционным молекулярно-массовым распределением водорастворимых белковых компонентов и АРА мягких тканей гидробионтов.

Эксперименты по хроматографическому разделению водных экстрактов тканей исследуемых гидробионтов методом гель-фильтрационной хроматографии позволили разделить все белковые и пептидные компоненты исследуемых экстрактов на четыре группы: с молекулярной массой более 10 кДа (группа I), от 5 до 10 кДа (группа II), от 1 до 5 кДа (группа III), с молекулярной массой менее 1 кДа (группа IV). Полученные данные по содержанию белковых и пептидных компонентов каждой молекулярной фракции были сопоставлены с АРА водных экстрактов тканей исследуемых гидробионтов (табл. 2).

Таблица 2

Корреляционная зависимость между количеством отдельных водорастворимых белковых компонентов и АРА водных экстрактов тканей гидробионтов

Table 2

Correlation coefficients between the amount of certain water-soluble proteins and total radical scavenging activity in water extracts of tissues of marine organisms

Группа белков	Коэффициент корреляции Пирсона	Сила связи по шкале Чеддока	Достоверность (p)	Коэффициент детерминации r^2
I	–0,483	Умеренная	< 0,005	0,234
II	–0,472	Умеренная	< 0,005	0,222
III	0,801	Высокая	< 0,0001	0,642
IV	0,060	Слабая	> 0,05	0,004

Как видно из данных табл. 2, АРА водорастворимых компонентов тканей исследуемых гидробионтов коррелирует с молекулярно-массовым распределением. Наблюдается обратная корреляция между долей белков групп I и II с АРА. При этом для I и II групп белков рассчитанный коэффициент корреляции был значимым, достоверность $p < 0,005$, коэффициент корреляции Пирсона — соответственно –0,483 и –0,472.

Высокая прямая достоверная корреляция между содержанием белковых компонентов и АРА была обнаружена для низкомолекулярных пептидов с молекулярной массой от 1 до 5 кДа ($p < 0{,}0001$). Полученные данные хорошо согласуются с литературными данными, которые свидетельствуют о том, что АРА обладают низкомолекулярные пептиды с молекулярной массой от 1 до 5 кДа [Ren et al., 2008; Hsu et al., 2009; You et al., 2009; Bougatef et al., 2010; Sarmadi, Ismail, 2010; Samaranayaka, Li-Chan, 2011; Николаев, 2012].

Графические зависимости АРА водных экстрактов тканей гидробионтов от доли белков и пептидов с определенной молекулярной массой приведены на рис. 2. Полученные данные показывают, что наиболее высокие значения АРА установлены для низкомолекулярных фракций с молекулярной массой от 1 до 5 кДа.

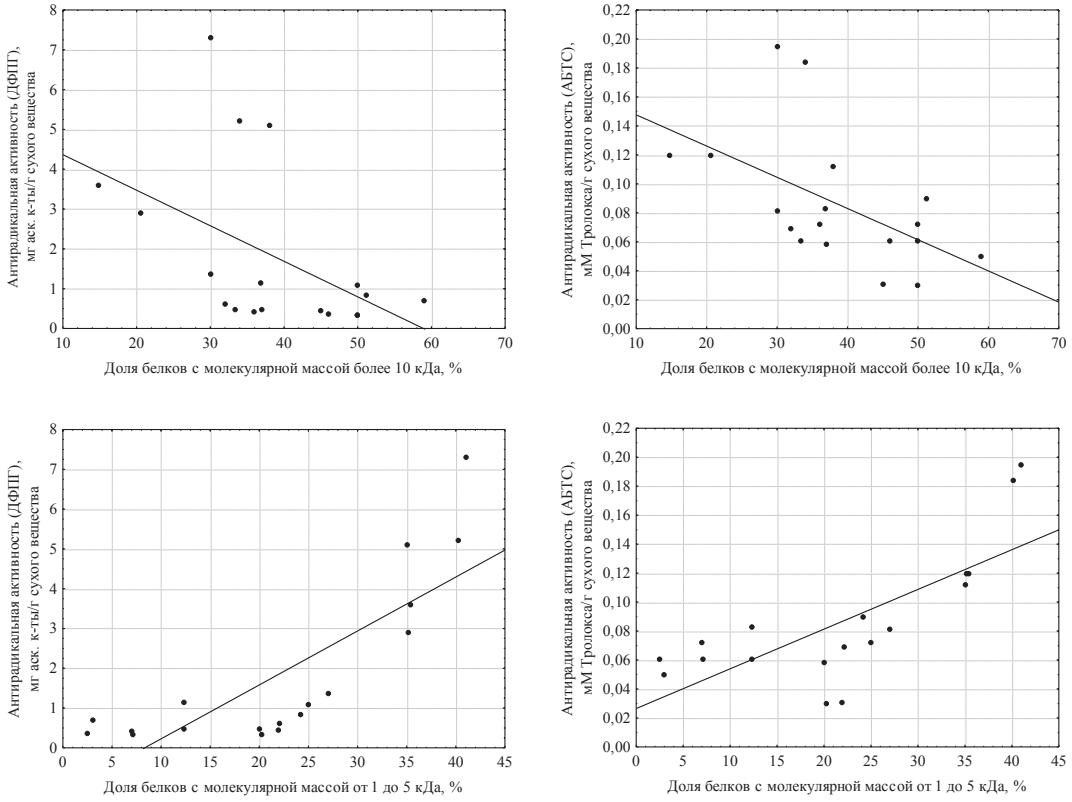


Рис. 2. Зависимость общей АРА водорастворимых фракций тканей гидробионтов от молекулярно-массового распределения белков и пептидов

Fig. 2. Dependence between total antiradical activity for water-soluble fractions of tissues of marine organisms and distribution of molecular weight for proteins and peptides

Анализ относительного вклада пептидных фракций в АРА на примере водных экстрактов корбикулы и мерценарии показал, что максимальной АРА обладают фракции пептидов с молекулярной массой от 1 до 5 кДа (рис. 3, А, Б). Фракция белков с молекулярной массой более 10 кДа также обладает АРА, ее величина составляет 4–7 % от общей АРА исследуемого экстракта. Максимальной активностью в водном экстракте мерценарии обладает пептидная фракция с молекулярной массой около 4,7 кДа, величина активности достигает 39 % от суммарной антирадикальной активности. Суммарная АРА пептидов корбикулы с молекулярной массой от 1 до 5 кДа превышает 90 % от всей активности экстракта, и, по всей видимости, именно эта фракция и определяет общую высокую АРА водорастворимых белков и пептидов тканей этого двустворчатого моллюска. Фракционный состав водного экстракта мидии содержит четыре группы белковых и пептидных фракций (рис. 3, В). Можно выделить фракцию

белков с молекулярной массой выше 10 кДа, фракцию белков с молекулярной массой от 5 до 10 кДа, группу пептидов с молекулярной массой от 1 до 5 кДа и низкомолекулярную фракцию пептидов и свободных аминокислот с молекулярной массой менее 1 кДа. Все четыре фракции водного экстракта мидии обладают АРА (рис. 3, В). При этом высокой АРА характеризуются пептидные фракции с молекулярной массой менее 5 кДа (низкомолекулярные пептиды и свободные аминокислоты). Антирадикальная активность белковых компонентов водного экстракта тканей мидии с молекулярной массой от 1 до 5 кДа составила 38 %. Суммарная активность пептидов с молекулярной массой менее 1 кДа составила 52 % от общей активности экстракта мидии.

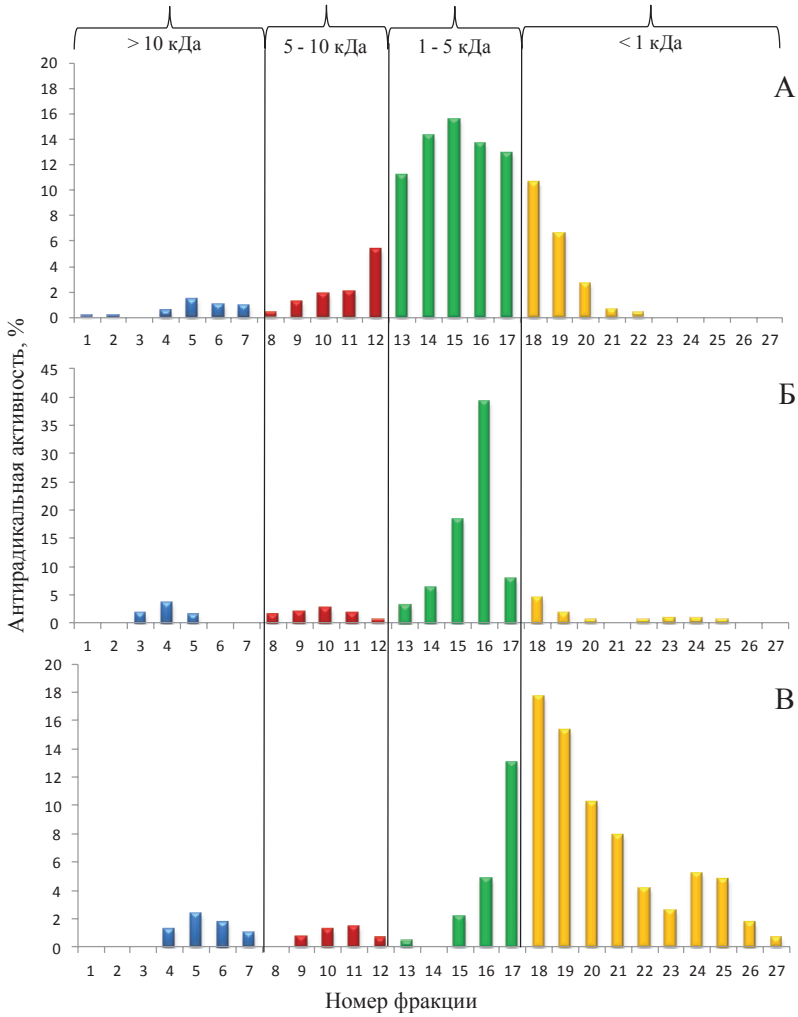


Рис. 3. Анализ вклада компонентов с различными молекулярными массами в антиоксидантную емкость белково-пептидных композиций водных экстрактов мягких тканей корбикулы (**А**), мерценарии (**Б**) и мидии Грея (**В**)

Fig. 3. Contribution of components with different molecular weight to the antioxidant capacity of protein-peptide compositions in water extracts of tissues of *Corbicula japonica* (**А**), *Mercenaria stimpsoni* (**Б**), and *Crenomytilus grayanus* (**В**)

Таким образом, сопоставляя данные табл. 2 и рис. 2, 3, можно говорить о том, что высокая АРА водорастворимых компонентов экстрактов тканей исследуемых видов гидробионтов определяется в основном низкомолекулярными белковыми компонентами с молекулярной массой менее 5 кДа, что подтверждается данными литературы [Sila, Bougatef, 2016; Wong et al., 2019].

Выводы

Как было показано нами ранее, АРА коррелирует с различными типами общей биологической активности [Караулова и др., 2018]. Доказательства подобной зависимости приводятся во многих исследованиях [Chi et al., 2010; Najafian, Babji, 2012; Ahn et al., 2015; Dakrory et al., 2015; Yu et al., 2018].

Полученные данные об АРА внутренностей морских звезд, гонад морских ежей, внутренностей некоторых видов рыб позволяют с высокой степенью уверенности предполагать наличие и других типов биологической активности в органах и тканях этих объектов.

Разнообразие форм биологической активности, выявленных в гидробионтах, свидетельствует о высоком потенциале этих объектов для разработки БАД и продуктов функционального питания. Полученные результаты являются основанием для исследования комплексного воздействия биологически активных компонентов разной направленности на физиологический статус организма.

Расширение спектра гидробионтов за счет включения таких объектов, как морские звезды, гонады и внутренности черного морского ежа, внутренности некоторых видов рыб, позволит, с одной стороны, снизить негативную нагрузку на окружающую среду за счет уменьшения невозвратных отходов рыбоперерабатывающих производств, а с другой — предложить новые источники биологически активных веществ, позволяющих существенно улучшить качество жизни населения за счет включения в рацион природных безопасных регуляторов физиологических процессов.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Коллектив авторов выражает глубокую благодарность сотрудникам Тихоокеанского филиала ВНИРО (ТИНРО), принимавшим участие в сборе образцов гидробионтов, использованных в подготовке материалов для данной статьи.

The authors are deeply grateful to their colleagues in TINRO for collecting samples of marine organisms used in the study.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The article does not concern to animal studies.

The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Концепция исследования — Е.П. Караулова, Т.Н. Слуцкая, Е.В. Якуш; проведение экспериментов, обработка данных, написание и редактирование статьи — Е.П. Караулова; редакторская правка Т.Н. Слуцкая, Е.В. Якуш.

Research concept — E.P. Karaulova, T.N. Slutskaya, and E.V. Yakush; all experiments, data processing and analysis, text writing — E.P. Karaulova; editorial editing — T.N. Slutskaya and E.V. Yakush.

Список литературы

Караулова Е.П., Юн Х.Д., Ким Д.Г. и др. Исследование биологической активности тканей двустворчатых моллюсков // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 195. — С. 253–264. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-195-253-264.

Николаев И.В. Изучение механизмов антиоксидантного действия пептидов и их композиций : автореф. дис. ... канд. хим. наук. — М., 2012. — 26 с.

Adeoye O., Olawumi J., Opeyemi A., Christiania O. Review on the role of glutathione on oxidative stress and infertility // JBRA Assist. Reprod. — 2018. — Vol. 22, № 1. — P. 61–66. DOI: 10.5935/1518-0557.20180003.

Ahn C.B., Cho Y.S., Je J.Y. Purification and anti-inflammatory action of tripeptide from salmon pectoral fin byproduct protein hydrolysate // Food Chem. — 2015. — Vol. 168. — P. 151–156. DOI: 10.1016/j.foodchem.2014.05.112.

Alkadi H. A Review on Free Radicals and Antioxidants // Infect Disord Drug Targets. — 2020. — Vol. 20, Iss. 1. — P. 16–26. DOI: 10.2174/1871526518666180628124323.

Arias A., Feijoo G., Moreira M.T. Exploring the potential of antioxidants from fruits and vegetables and strategies for their recovery // Innovative Food Science and Emerging Technologies. — 2022. — Vol. 77. — 102974. DOI:10.1016/j.ifset.2022.102974.

Bougatef A., Nedjar-Arroume N., Manni L. et al. Purification and identification of novel antioxidant peptides from enzymatic hydrolysates of sardinelle (*Sardinella aurita*) by-products proteins // Food Chem. — 2010. — Vol. 118, Iss. 3. — P. 559–565. DOI: 10.1016/j.foodchem.2009.05.021.

Chi H.M., Chou S.T., Lin S.C. et al. Protective effects of water extract of clam on normal and CCl_4-induced damage in primary cultured rat hepatocytes // Am. J. Chin. Med. — 2010. — Vol. 38, № 6. — P. 1193–1205. DOI: 10.1142/S0192415X10008561.

Dakrory A.I., Fahmy S.R., Soliman A.M. et al. Protective and curative effects of the sea cucumber *Holothuria atra* extract against DMBA-induced hepatorenal diseases in rats // Biomed Res. Int. — 2015. — Vol. 2015. — 563652. DOI: 10.1155/2015/563652.

Dziuba M. and Darewicz M. Food proteins as precursors of bioactive peptides — classification into families // Food Sci. Tech. Int. — 2007. — Vol. 13, Iss. 6. — P. 393–404. DOI: 10.1177/1082013208085933.

Gairín C.A., Frau J.G., Hadi N.H., Peiró A.G. Chapter 35. Antioxidant Treatment and Prevention of Human Sperm DNA Fragmentation: Role in Health and Fertility // Handbook of Fertility. — San Diego : Acad. Press, 2015. — P. 397–410.

Halliwell B. The antioxidant paradox: less paradoxical now? // Br. J. Clin. Pharmacol. — 2013. — Vol. 75, Iss. 3. — P. 637–644. DOI: 10.1111/j.1365-2125.2012.04272.x.

Hsu K.-C., Lu G.-H., Jao C.-L. Antioxidative properties of peptides prepared from tuna cooking juice hydrolysates with orientase (*Bacillus subtilis*) // Food Res. Int. — 2009. — Vol. 42, Iss. 5–6. — P. 647–652. DOI: 10.1016/j.foodres.2009.02.014.

Huang D., Ou B., Prior R.L. The chemistry behind antioxidant capacity assay // J. Agric. Food Chem. — 2005. — Vol. 53. — P. 1841–1856. DOI: 10.1021/jf030723c.

Islam M.S., Wang H., Admassu H. et al. Health benefits of bioactive peptides produced from muscle proteins: Antioxidant, anti-cancer, and anti-diabetic activities // Process Biochemistry. — 2022. — Vol. 116. — P. 116–125. DOI: 10.1016/j.procbio.2022.03.007.

Jung W.-K., Qian Z.-J., Lee S.-H. et al. Free radical scavenging activity of a novel antioxidative peptide isolated from *in vitro* gastrointestinal digests of *Mytilus coruscus* // J. Med. Food. — 2007. — Vol. 10, № 1. — P. 197–202. DOI: 10.1089/jmf.2006.101.

Kim E.-K., Hwang J.-W., Kim Y.-S. et al. A novel bioactive peptide derived from enzymatic hydrolysis of *Ruditapes philippinarum*: Purification and investigation of its free-radical quenching potential // Process Biochemistry. — 2013. — Vol. 48, Iss. 2. — P. 325–330. DOI: 10.1016/j.procbio.2012.10.016.

Ko J.-Y., Lee J.-H., Samarakoon K. et al. Purification and determination of two novel antioxidant peptides from flounder fish (*Paralichthys olivaceus*) using digestive proteases // Food Chem. Toxicol. — 2013. — Vol. 52. — P. 113–120. DOI: 10.1016/j.fct.2012.10.058.

Liu R., Zheng W., Li J. et al. Rapid identification of bioactive peptides with antioxidant activity from the enzymatic hydrolysate of *Mactra veneriformis* by UHPLC-Q-TOF mass spectrometry // Food Chem. — 2015. . — Vol. 167. — P. 484–489. DOI: 10.1016/j.foodchem.2014.06.113.

Molyneux P. The use of the stable free radical diphenylpicrylhydrazyl (DPPH) for estimating antioxidant activity // Songklanakarin J. Sci. Technol. — 2004. — Vol. 26, Iss. 2. — P. 211–219.

Moon J.-K., Shibamoto T. Antioxidant assays for plant and food components // J. Agric. Food Chem. — 2009. — Vol. 57, Iss. 5. — P. 1655–1666. DOI: 10.1021/jf803537k.

Najafian L., Babji A.S. A review of fish-derived antioxidant and antimicrobial peptides: their production, assessment, and applications // Peptides. — 2012. — Vol. 33, Iss. 1. — P. 178–185. DOI: 10.1016/j.peptides.2011.11.013.

Prior R.L., Wu X., Schaich K. Standardized methods for the determination of antioxidant capacity and phenolics in food and dietary supplements // J. Agric. Food Chem. — 2005. — Vol. 53, Iss. 10. — P. 4290–4302. DOI: 10.1021/jf0502698.

Qian Z.-J., Jung W.-K., Byun H.-G., Kim S.-K. Protective effect of an antioxidative peptide purified from gastrointestinal digests of oyster, *Crassostrea gigas* against free radical induced DNA damage // Bioresour. Technol. — 2008. — Vol. 99, Iss. 9. — P. 3365–3371. DOI: 10.1016/j.biortech.2007.08.018.

Re R., Pellegrini N., Proteggente A. et al. Antioxidant activity applying an improved ABTS radical cation decolorization assay // Free Radic. Biol. Med. — 1999. — Vol. 26, Iss. 9–10. — P. 1231–1237. DOI: 10.1016/s0891-5849(98)00315-3.

Ren J., Zhao M., Shi J. et al. Purification and identification of antioxidant peptides from grass carp muscle hydrolysates by consecutive chromatography and electrospray ionization-mass spectrometry // Food Chem. — 2008. — Vol. 108, Iss. 2. — P. 727–736. DOI: 10.1016/j.foodchem.2007.11.010.

Salehi B., Martorell M., Arbiser J.L. et al. Antioxidants: Positive or Negative Actors? // Biomolecules. — 2018. — Vol. 8, Iss. 4. — 124. DOI: 10.3390/biom8040124.

Samaranayaka A.G.P., Li-Chan E.C.Y. Food-derived peptidic antioxidants: A review of their production, assessment, and potential applications // J. Functional Foods. — 2011. — Vol. 3, Iss. 4. — P. 229–254. DOI: 10.1016/j.jff.2011.05.006.

Sarmadi B.H., Ismail A. Antioxidative peptides from food proteins: a review // Peptides. — 2010. — Vol. 31, Iss. 10. — P. 1949–1956. DOI: 10.1016/j.peptides.2010.06.020.

Sila A., Bougatef A. Antioxidant peptides from marine by-products: Isolation, identification and application in food systems. A review // J. Functional Foods. — 2016. — Vol. 21. — P. 10–26. DOI: 10.1016/j.jff.2015.11.007.

Somogyi A., Rosta K., Pusztai P. et al. Antioxidant measurements // Physiol. Meas. — 2007. — Vol. 28, Iss. 4. — R41–55. DOI: 10.1088/0967-3334/28/4/R01.

Wan X.S., Ware J.H., Zhou Z. et al. Protection against radiation-induced oxidative stress in cultured human epithelial cells by treatment with antioxidant agents // Int. J. Radiat. Oncol. Biol. Phys. — 2006. — Vol. 64, Iss. 5. — P. 1475–1481. DOI: 10.1016/j.ijrobp.2005.11.024.

Wang W., Xiong P., Zhang H. et al. Analysis, occurrence, toxicity and environmental health risks of synthetic phenolic antioxidants: A review // Environ. Res. — 2021. — Vol. 201. — 111531. DOI: 10.1016/j.envres.2021.111531.

Wong F.-C., Xiao J., Ong M.G. et al. Identification and characterization of antioxidant peptides from hydrolysate of blue-spotted stingray and their stability against thermal, pH and simulated gastrointestinal digestion treatments // Food Chem. — 2019. — Vol. 271. — P. 614–622. DOI: 10.1016/j.foodchem.2018.07.206.

You L., Zhao M., Cui C. et al. Effect of degree of hydrolysis on the antioxidant activity of loach (*Misgurnus anguillicaudatus*) protein hydrolysates // Innovative Food Science and Emerging Technologies. — 2009. — Vol. 10, Iss. 2. — P. 235–240. DOI: 10.1016/j.ifset.2008.08.007.

Yu Y., Fan F., Wu D. et al. Antioxidant and ACE Inhibitory Activity of Enzymatic Hydrolysates from *Ruditapes philippinarum* // Molecules. — 2018. — Vol. 23, Iss. 5. — 1189. DOI: 10.3390/molecules23051189.

Zadák Z., Hyšpler R., Tichá A. et al. Antioxidants and vitamins in clinical conditions // Physiol. Res. — 2009. — Vol. 58, Suppl. 1. — S13–S17. DOI: 10.33549/physiolres.931861.

Zhou X., Wang C., Jiang A. Antioxidant peptides isolated from sea cucumber *Stichopus Japonicus* // European Food Research and Technology. — 2012. — Vol. 234, Iss. 3. — P. 441–447. DOI: 10.1007/s00217-011-1610-x.

References

Karaulova, E.P.,Yoon, H.D., Kim, J.G., Park, S.H., Slutskaya, T.N., and Yakush, E.V., Study on biological activity of tissues from Bivalve Mollusks, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 195, pp. 253–264. doi 10.26428/1606-9919-2018-195-253-264

Nikolayev, I.V., Study of the features of the antioxidant action of peptides and their compositions, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Chem.) Dissertation,* Moscow, 2012.

Aeoye, O., Olawumi, J., Opeyemi, A., and Christiania, O., Review on the role of glutathione on oxidative stress and infertility, *JBRA Assist. Reprod.*, 2018, vol. 22, no. 1, pp. 61–66. doi 10.5935/1518-0557.20180003

Ahn, C.B., Cho, Y.S., and Je, J.Y., Purification and anti-inflammatory action of tripeptide from salmon pectoral fin byproduct protein hydrolysate, *Food Chem.*, 2015, vol. 68, pp 151–156. doi 10.1016/j.foodchem.2014.05.112

Alkadi, H., A Review on Free Radicals and Antioxidants, *Infect Disord Drug Targets*, 2020, vol. 20, no. 1, pp. 16–26. doi 10.2174/1871526518666180628124323

Arias, A., Feijoo, G., and Moreira, M.T., Exploring the potential of antioxidants from fruits and vegetables and strategies for their recovery, *Innovative Food Science and Emerging Technologies*, 2022, vol. 77, 102974. doi 10.1016/j.ifset.2022.102974

Bougatef, A., Nedjar-Arroume, N., Manni, L., Ravallec, R., Barkia, A., Guillochon, D., and Nasri, M., Purification and identification of novel antioxidant peptides from enzymatic hydrolysates of sardinelle (*Sardinella aurita*) by-products proteins, *Food Chem.*, 2010, vol. 118, no. 3, pp. 559–565. doi 10.1016/j.foodchem.2009.05.021

Chi, H.M., Chou, S.T., Lin, S.C., Su, Z.Y., and Sheen, L.Y., Protective effects of water extract of clam on normal and CCl_4-induced damage in primary cultured rat hepatocytes, *Am. J. Chin. Med.*, 2010, vol. 38, no. 6, pp. 1193–1205. doi 10.1142/S0192415X10008561

Dakrory, A.I., Fahmy, S.R., Soliman, A.M., Mohamed, A.S., and Amer, S.A., Protective and curative effects of the sea cucumber *Holothuria atra* extract against DMBA-induced hepatorenal diseases in rats, *Biomed Res. Int.,* 2015, vol. 2015, 563652. doi 10.1155/2015/563652

Dziuba, M. and Darewicz, M., Food proteins as precursors of bioactive peptides — classification into families, *Food Sci. Tech. Int.,* 2007, vol. 13, no. 6, pp. 393–404. doi 10.1177/1082013208085933

Gairín, C.A., Frau, J.G., Hadi, N.H., and Peiró, A.G., Chapter 35. Antioxidant Treatment and Prevention of Human Sperm DNA Fragmentation: Role in Health and Fertility, *Handbook of Fertility,* San Diego: Acad. Press, 2015, pp. 397–410.

Halliwell, B., The antioxidant paradox: less paradoxical now?, *Br. J. Clin. Pharmacol.*, 2013, vol. 75, no. 3, pp. 637–644. doi 10.1111/j.1365-2125.2012.04272.x

Hsu, K.-C., Lu, G.-H., and Jao, C.-L., Antioxidative properties of peptides prepared from tuna cooking juice hydrolysates with orientase *(Bacillus subtilis*), *Food Res. Int.*, 2009, vol. 42, no. 5–6, pp. 647–652. doi 10.1016/j.foodres.2009.02.014

Huang, D., Ou, B., and Prior, R.L., The chemistry behind antioxidant capacity assay, *J. Agric. Food Chem.,* 2005, vol. 53, pp. 1841–1856. doi 10.1021/jf030723c

Islam, M.S., Wang, H., Admassu, H., Sulieman, A.A., and Wei, F.A., Health benefits of bioactive peptides produced from muscle proteins: Antioxidant, anti-cancer, and anti-diabetic activities, *Process Biochemistry*, 2022, vol. 116, pp. 116–125. doi 10.1016/j.procbio.2022.03.007

Jung, W.-K., Qian, Z.-J., Lee, S.-H., Choi, S.-Y., Sung, N.-J., Byun, H.-G., and Kim, S.-K., Free radical scavenging activity of a novel antioxidative peptide isolated from *in vitro* gastrointestinal digests of *Mytilus coruscus*, *J. Med. Food,* 2007, vol. 10, no. 1, pp. 197–202. doi 10.1089/jmf.2006.101

Kim, E.-K., Hwang, J.-W., Kim, Y.-S., Ahn, C.-B., Jeon, Y.-J., Kweon, H.J., Bahk, Y.Y., Moon, S.-H., Jeon, B.-T., and Park, P.-J., A novel bioactive peptide derived from enzymatic hydrolysis of *Ruditapes philippinarum*: Purification and investigation of its free-radical quenching potential, *Process Biochemistry*, 2013, vol. 48, no. 2, pp. 325–330. doi 10.1016/j.procbio.2012.10.016

Ko, J.-Y., Lee, J.-H., Samarakoon, K., Kim, J.-S., and Jeon, Y.-J., Purification and determination of two novel antioxidant peptides from flounder fish (*Paralichthys olivaceus*) using digestive proteases, *Food Chem. Toxicol.*, 2013, vol. 52, pp. 113–120. doi 10.1016/j.fct.2012.10.058

Liu, R., Zheng, W., Li, J., Wang, L., Wu, H., Wang, X., and Shi, L., Rapid identification of bioactive peptides with antioxidant activity from the enzymatic hydrolysate of *Mactra veneriformis* by UHPLC-Q-TOF mass spectrometry, *Food Chem.*, 2015, vol. 167, pp. 484–489. doi 10.1016/j.foodchem.2014.06.113

Molyneux, P., The use of the stable free radical diphenylpicrylhydrazyl (DPPH) for estimating antioxidant activity, *Songklanakarin J. Sci. Technol.*, 2004, vol. 26, no. 2, pp. 211–219.

Moon, J.-K. and Shibamoto, T., Antioxidant assays for plant and food components, *J. Agric. Food Chem.*, 2009, vol. 57, no. 5, pp. 1655–1666. doi 10.1021/jf803537k

Najafian, L. and Babji, A.S., A review of fish-derived antioxidant and antimicrobial peptides: their production, assessment, and applications, *Peptides*, 2012, vol. 33, no. 1, pp. 178–185. doi 10.1016/j.peptides.2011.11.013

Prior, R.L., Wu, X., and Schaich, K., Standardized methods for the determination of antioxidant capacity and phenolics in food and dietary supplements, *J. Agric. Food Chem.,* 2005, vol. 53, no. 10, pp. 4290–4302. doi 10.1021/jf0502698

Qian, Z.-J., Jung, W.-K., Byun, H.-G., and Kim, S.-K., Protective effect of an antioxidative peptide purified from gastrointestinal digests of oyster, *Crassostrea gigas* against free radical induced DNA damage, *Bioresour. Technol*., 2008, vol. 99, no. 9, pp. 3365–3371. doi 10.1016/j.biortech.2007.08.018

Re, R., Pellegrini, N., Proteggente, A., Pannala, A., Yang, M., and Rice-Evans, C., Antioxidant activity applying an improved ABTS radical cation decolorization assay, *Free Radic. Biol. Med.*, 1999, vol. 26, no. 9–10, pp. 1231–1237. doi 10.1016/s0891-5849(98)00315-3

Ren, J., Zhao, M., Shi, J., Wang, J., Jiang, Y., Cui, C., Kakuda, Y., and Xue, S.J., Purification and identification of antioxidant peptides from grass carp muscle hydrolysates by consecutive chromatography and electrospray ionization-mass spectrometry, *Food Chem.*, 2008, vol. 108, no. 2, pp. 727–736. doi 10.1016/j.foodchem.2007.11.010

Salehi, B., Martorell, M., Arbiser, J.L., Sureda, A., Martins, N., Maurya, P.K., Sharifi-Rad, M., Kumar, P., and Sharifi-Rad, J., Antioxidants: Positive or Negative Actors?, *Biomolecules*, 2018, vol. 8, no. 4, 124. doi 10.3390/biom8040124

Samaranayaka, A.G.P. and Li-Chan, E.C.Y., Food-derived peptidic antioxidants: A review of their production, assessment, and potential applications, *J. Functional Foods*, 2011, vol. 3, no. 4, pp. 229–254. doi 10.1016/j.jff.2011.05.006

Sarmadi, B.H. and Ismail, A., Antioxidative peptides from food proteins: a review, *Peptides*, 2010, vol. 3, no. 10, pp. 1949–1956. doi 10.1016/j.peptides.2010.06.020

Sila, A. and Bougatef, A., Antioxidant peptides from marine by-products: Isolation, identification and application in food systems. A review, *J. Functional Foods*, 2016, vol. 21, pp. 10–26. doi 10.1016/j.jff.2015.11.007

Somogyi, A., Rosta, K., Pusztai, P., Tulassay, Z., and Nagy, G., Antioxidant measurements, *Physiol. Meas.*, 2007, vol. 28, no. 4, R41–55. doi 10.1088/0967-3334/28/4/R01

Wan, X.S., Ware, J.H., Zhou, Z., Donahue, J.J., Guan, J., and Kennedy, A.R., Protection against radiation-induced oxidative stress in cultured human epithelial cells by treatment with antioxidant agents, *Int. J. Radiat. Oncol. Biol. Phys.*, 2006, vol. 64, no. 5, pp. 1475–1481. doi 10.1016/j.ijrobp.2005.11.024

Wang, W., Xiong, P., Zhang, H., Zhu, Q., Liao, C., and Jiang, G., Analysis, occurrence, toxicity and environmental health risks of synthetic phenolic antioxidants: A review, *Environ. Res.*, 2021, vol. 201, 111531. doi 10.1016/j.envres.2021.111531

Wong, F.C., Xiao, J., Ong, M.G., Pang, M.-J., Wong, S.-J., Teh, L.-K., and Chai, T.-T., Identification and characterization of antioxidant peptides from hydrolysate of blue-spotted stingray and their stability against thermal, pH and simulated gastrointestinal digestion treatments, *Food Chem.,* 2019, vol. 271, pp. 614–622. doi 10.1016/j.foodchem.2018.07.206

You, L., Zhao, M., Cui, C., Zhao, H., and Yang, B., Effect of degree of hydrolysis on the antioxidant activity of loach (*Misgurnus anguillicaudatus*) protein hydrolysates, *Innovative Food Science and Emerging Technologies,* 2009, vol. 10, no. 2, pp. 235–240. doi 10.1016/j.ifset.2008.08.007

Yu, Y., Fan, F., Wu, D., Yu, C., Wang, Z., and Du, M., Antioxidant and ACE Inhibitory Activity of Enzymatic Hydrolysates from *Ruditapes philippinarum*, *Molecules*, 2018, vol. 23, no. 5. doi 10.3390/molecules23051189

Zadák, Z., Hyšpler, R., Tichá, A., Hronek, M., Fikrová, P., Rathouská, J., Hrnčiariková, D., and Štětina, R., Antioxidants and vitamins in clinical conditions, *Physiol. Res.*, 2009, vol. 58, no. 1, S13–S17. doi 10.33549/physiolres.931861

Zhou, X., Wang, C., and Jiang, A., Antioxidant peptides isolated from sea cucumber *Stichopus Japonicus*, *European Food Research and Technology*, 2012, vol. 234, no. 3, pp. 441–447. doi 10.1007/s00217-011-1610-x

Diet, nutrition and the prevention of chronic diseases, Report of a Joint WHO/FAO Expert Consultation (WHO Tech. Rep. Ser.; no. 916), Geneva: WHO, 2003.

Поступила в редакцию 13.07.2022 г.

После доработки 22.07.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

The article was submitted 13.07.2022; approved after reviewing 22.07.2022; accepted for publication 1.09.2022

Известия ТИНРО

2022 **Том 202, вып. 3. С. 706–718.**

Izvestiya TINRO, 2022, Vol. 202, No. 3, pp. 706–718.

Научная статья
УДК 664.951.014:597.3
DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-706-718
EDN: HQEKJF

ТЕХНОЛОГИЧЕСКАЯ И ХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОЛЮЧЕЙ АКУЛЫ *SQUALUS BORETZI*

Л.В. Шульгина, Е.В. Якуш, К.Г. Павель, Е.А. Солодова, И.В. Мальцев*
Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. Впервые исследованы показатели безопасности, размерно-массовый и химический состав мышечной ткани и печени колючей акулы *Squalus boretzi*, выловленной при ярусном глубоководном промысле в районе подводных гор Императорского хребта (северо-западная часть Тихого океана). Размерный ряд акулы в уловах находился в пределах от 55 до 94 см. Масса особей — 830–4540 г. Мясо акулы характеризуется высокими вкусовыми свойствами, отсутствием запаха и привкуса мочевины в сырой рыбе и после технологической обработки, что обусловливает ее использование в технологии различных пищевых продуктов. По содержанию белков (24,8 %) и липидов (0,8 %) колючая акула относится к низкокалорийным высокобелковым рыбам. Ее белки содержат все незаменимые аминокислоты, что приближает их к «идеальному» белку. Основным классом липидов мышечной ткани акулы являются фосфолипиды, содержание которых составляет около 57 % от их общей суммы. Полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) в липидах мяса акулы содержится 46,6 %, 36,9 % из них представлены жирными кислотами семейства омега-3. Сумма биологически значимых жирных кислот (эйкозапентаеновой (ЭПК) и докозагексаеновой (ДГК)) достигает 34,7 %. В печени акулы содержится около 83 % липидов, в составе которых 53 % представлены мононенасыщенными жирными кислотами. Содержание ПНЖК в печени акулы — 20,6 %, количество биологически значимых жирных кислот (ЭПК+ДГК) — около 10,5 %. По гигиеническим и микробиологическим показателям мышечная ткань колючей акулы соответствует требованиям ТР ЕАЭС 040/2016 и ТР ТС 021/2011, а в печени обнаружено повышенное содержание ртути, что затрудняет ее использование в качестве источника ценных липидов.

Ключевые слова: колючая акула *Squalus boretzi*, печень, размерно-массовый состав, качество, безопасность, ПНЖК

Для цитирования: Шульгина Л.В., Якуш Е.В., Павель К.Г. и др. Технологическая и химическая характеристика колючей акулы *Squalus boretzi* // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 706–718. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-706-718. EDN: HQEKJF.

* *Шульгина Лидия Васильевна, доктор биологических наук, профессор, заведующая лабораторией, lvshulgina@mail.ru, ORCID 0000-0002-1767-0129; Якуш Евгений Валентинович, кандидат химических наук, первый заместитель руководителя филиала, evyakush@mail.ru, ORCID 0000-0001-7837-5943; Павель Константин Геннадьевич, кандидат химических наук, ведущий специалист, kg.pavel@yandex.ru, ORCID 0000-0003-1476-9577; Солодова Елена Афанасьевна, кандидат технических наук, ведущий специалист, elena.solodova@tinro-center.ru, ORCID 0000-0001-9847-413X; Мальцев Игорь Владимирович, ведущий специалист, igor.maltsev@tinro-center.ru, ORCID 0000-0003-0540-2837.*

© Шульгина Л.В., Якуш Е.В., Павель К.Г., Солодова Е.А., Мальцев И.В., 2022

Original article

Technological and chemical characteristics of spurdog *Squalus boretzi*

Lidia V. Shulgina*, Evgeny V. Yakush, Konstantin G. Pavel'***, Elena A. Solodova****, Igor V. Maltsev*******

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

* D.Biol., professor, head of laboratory, lvshulgina@mail.ru, ORCID 0000-0002-1767-0129

** Ph.D., deputy director, evyakush@mail.ru, ORCID 0000-0001-7837-5943

*** Ph.D., leading specialist, kg.pavel@yandex.ru, ORCID 0000-0003-1476-9577

**** Ph.D., leading specialist, elena.solodova@tinro-center.ru, ORCID 0000-0001-9847-413X

***** leading specialist, igor.maltsev@tinro-center.ru, ORCID 0000-0003-0540-2837

Abstract. Safety indices, size-weight structure, and chemical composition of the muscle tissue and liver are determined for a small-sized shark species as spurdog *Squalus boretzi* caught with longline in the area of Imperial Ridge seamounts (North-West Pacific). The highest catch was recorded on Koko Rise at the depth of 700 m. The sharks had the body length from 55 to 94 cm and the weight of 830–4540 g. Content of proteins and lipids in the muscle tissue (24.8 % and 0.8 %, respectively) of spurdog corresponds to low-calorie high-protein fish. The proteins contain all the essential amino acids in the ratio close to an «ideal protein». The lipids are presented by mainly phospholipids (57 % of total amount). The portion of polyunsaturated fatty acids in the lipids is 46.6 %, including 36.9 % of omega-3 fatty acids. The sum of biologically significant fatty acids (eicosapentaenoic and docosahexaenoic) reaches 34.7 %. The shark liver contains about 83 % of lipids, mostly monounsaturated fatty acids (53 % of total lipid amount) and 20.6 % of PUFA. The amount of biologically significant fatty acids (EPA + DHA) in the liver is about 10.5 %. In terms of hygienic and microbiological parameters, the muscle tissue of *Squalus boretzi* meets the requirements of Euro-Asian Union (№ 040/2016) and Customs Union (№ 021/2011). However, a heightened content of mercury is found in the liver of spurdog that makes difficult to use this source of valuable lipids.

Keywords: spurdog, *Squalus boretzi*, liver, size-weight composition, food quality, food safety, PUFA

For citation: Shulgina L.V., Yakush E.V., Pavel K.G., Solodova E.A., Maltsev I.V. Technological and chemical characteristics of spurdog *Squalus boretzi*, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 706–718. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-706-718. EDN: HQEKJF.

Введение

Колючие акулы сем. Squalidae являются промысловыми объектами. На Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне объем их общих рекомендуемых уловов составляет 0,2 тыс. т*.

Мясо колючих акул характеризуется повышенным содержанием карбамида (мочевины) и триметиламиноксида, что снижает ее товароведные характеристики и затрудняет использование в пищевых технологиях без дополнительной обработки [Тишин, 1969; Гордиевская, 1971; Кизеветтер, 1971].

Колючие акулы используются во многих странах для получения пищевых, кормовых и технических продуктов, а также биологически активных веществ [Тишин, 1969; Гордиевская, 1971; Mutalipassi et al., 2021]. На мировом потребительском рынке они реализуются в свежем и мороженом виде. В мороженом состоянии качество мяса колючей акулы сохраняется длительное время. Для изготовления пищевых продуктов мясо акул подвергают предварительной обработке (отмачивание и др.). В странах Юго-Восточной Азии популярен суп из акульих плавников. Мясо колючих акул используется для получения копченой продукции, их балыки имеют сходство с копченой осетриной [Тишин, 1969].

* Состояние промысловых ресурсов Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна: материалы к прогнозу общего вылова гидробионтов на 2021 год. Владивосток: ТИНРО, 2021. 207 с.

Очень ценным сырьем считается хрящевая ткань акул, которая используется для производства лекарственных препаратов и пищевых добавок [Lee, Langer, 1983; Patra, Sandell, 2012]. Акулий хрящ содержит глюкозамин, который восполняет естественный его дефицит в организме человека, стимулирует выработку гиалуроновой кислоты и коллагена, облегчает нормальное отложение кальция в костной ткани, проявляет общие протекторные свойства [de Waard et al., 1992; Sugahara et al., 1992; Milner, 1999]. В хрящевой ткани акул присутствует множество различных форм хондроитинсульфатов (хондроитинсульфат Д и С-типа), питающих суставы человека и замедляющих их разрушение [Туляков и др., 2009]. Препараты, получаемые из акульего хряща, обладают антиангиогенной активностью и оказывают влияние на регрессию опухолей [Пат. РФ 2181292; Пат. РФ 2161002; Пат. РФ 2201757]. Эти лечебно-профилактические препараты представляют собой водные экстракты акульего хряща, имеющие в составе компоненты с молекулярной массой 1–500 кДа.

Ценность представляет и печень колючих акул, масса которой в зависимости от биологического состояния может достигать 30 % от массы тела. В отдельных странах печень колючих акул используют для производства медицинского и технического жира. В медицинской практике ее применяют для получения биологически активных добавок к пище как источник полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), витаминов А и Е. Печень акулы содержит сквален, который принадлежит к терпенам и более крупной группе каротиноидов [Кизеветтер, 1971].

Внутренности акул перерабатываются и используются в качестве ценного удобрения, а из костей получают рыбную муку [Тишин, 1969; Гордиевская, 1971; Кизеветтер, 1971]. Кожа и зубы высоко ценятся в производстве галантерейных изделий и украшений.

Значительные запасы глубоководного вида колючих акул *Squalus boretzi* были обнаружены в уловах ярусного глубоководного промысла предприятием АО «Рыболовецкий колхоз «Восток-1»» в районах подводных гор Императорского хребта (северо-западная часть Тихого океана)*. Биологические и популяционные характеристики колючих акул сем. Squalidae с подводных гор в центральной и северной части Тихого океана описаны иностранными учеными [Wilson, Seki, 1994], но сведений по показателям безопасности и химико-технологическим характеристикам в литературе нет. Поэтому целью настоящей работы явилось исследование показателей безопасности мяса и печени колючей акулы *S. boretzi* на соответствие требованиям ТР ТС 040/2016 и ТР ТС 021/2011, их физико-химических показателей качества и технологических свойств, биологической ценности и биологической эффективности липидов для рационального использования.

Материалы и методы

Для изучения технохимической характеристики колючей акулы *S. boretzi* были использованы образцы мороженой рыбы из промышленных партий, заготовленных по ГОСТ 32366-2013 «Рыба мороженая. Технические условия».

Определение содержания воды, белков, жира и минеральных веществ осуществляли по ГОСТ 7636-85 «Рыба, морские млекопитающие, морские беспозвоночные и продукты их переработки. Методы анализа».

Показатели безопасности пищевых тканей акулы проверяли на соответствие требованиям ТР ЕАЭС 040/2016 «Технический регламент Евразийского экономического союза «О безопасности рыбы и рыбной продукции»» и ТР ТС 021/2011 «Технический регламент Таможенного союза «О безопасности пищевой продукции»». Содержание токсичных элементов в тканях акулы определяли согласно ГОСТ 30178–96 «Сырье и продукты пищевые. Атомно-абсорбционный метод определения токсичных элементов»; пестицидов и полихлорированных бифенилов — по ГОСТ 31983-2012 «Продукты пищевые, корма, продовольственное сырье. Методы определения содержания полихлорированных бифенилов»,

* Вылавливаемую колючую акулу первоначально определили как *Squalus mitsukurii*. Однако В.Н. Долгановым [2019] описан единственный обитающий в районе Императорского подводного хребта вид рода Squalus — *Squalus boretzi*.

МУК 4.1.1023-01 «Изомерспецифическое определение полихлорированных бифенилов (ПХБ) в пищевых продуктах». Микробиологические показатели исследовали в соответствии с ГОСТ 10444.15-94 «Продукты пищевые. Методы определения количества мезофильных аэробных и факультативно-анаэробных микроорганизмов», ГОСТ 31747-2012 «Продукты пищевые. Методы выявления и определения количества бактерий группы кишечных палочек (колиформных бактерий)», ГОСТ 31746-2012 «Продукты пищевые. Методы выявления и определения количества коагулазоположительных стафилококков и *Staphylococcus aureus*», ГОСТ 31659-2012 «Метод выявления бактерий рода *Salmonella*», ГОСТ 32031-2012 «Продукты пищевые. Методы выявления бактерий *Listeria monocytogenes*». Присутствие личинок гельминтов в пищевых тканях акулы — по ГОСТ Р 54378-2011 «Рыба, нерыбные объекты и продукция из них. Методы определения жизнеспособности личинок гельминтов».

Органолептическую оценку качества акулы проводили по ГОСТ 7631-2008 «Рыба, нерыбные объекты и продукция из них. Методы определения органолептических и физических показателей».

Аминокислотный состав белков мышечной ткани рыбы определяли на автоматическом аминокислотном анализаторе L-8800 (Hitachi, Япония). Подготовку проб для анализа аминокислотного состава белков осуществляли методом кислотного гидролиза 6 N соляной кислотой.

Экспресс-оценку фактической биологической ценности мышечной ткани акулы проводили с применением тест-культуры *Tetrahymena pyriformis* [Шульгин и др., 2006].

Фракционный состав липидов определяли методом тонкослойной хроматографии на аналитических пластинках «Sorbfil» («Сорбполимер», Россия) в системе растворителей гексан : диэтиловый эфир : уксусная кислота — 70 : 30 : 2 (по объему) в качестве элюента. Для проявления хроматограмм применяли 10 %-ный спиртовой раствор фосформолибденовой кислоты с последующим нагреванием пластинок при 110 °С. Идентификацию отдельных классов липидов осуществляли методом сравнения с нанесенными на пластинку стандартными соединениями. Для количественного определения применяли программное обеспечение ImageJ (National Institute of Health, США, v.1.47) [Schneider et al., 2012; Laggai et al., 2013].

Для определения состава жирных кислот (ЖК) общие липиды переводили в метиловые эфиры жирных кислот [Carreau, Dubacq, 1978], которые после очистки препаративной тонкослойной хроматографией анализировали на хроматографе Shimadzu GC-14B (Япония) с использованием капиллярной колонки Supelcowax™ 10 (30,0 м х 0,32 мм, толщина пленки 0,25 мкм, Supelco, США) и пламенно-ионизационного детектора при температуре колонки 190 °С и инжектора и детектора 240 °С. В качестве газа-носителя использовали гелий со скоростью потока 1 мл/мин и делителем потока 1/60. Идентификацию жирных кислот проводили с использованием индексов эквивалентной длины цепи [Christie, 1988]. Содержание отдельных жирных кислот определяли по площадям пиков с помощью базы обработки данных Shimadzu Chromatopac C-R4A (Япония).

Элементный состав в пробах изучали методом атомно-эмиссионной спектрометрии.

Водоудерживающую способность мышечной ткани определяли согласно методике О.М. Мельниковой [Мельникова, Зайцева, 1976].

Коэффициент пищевой насыщенности ($К_{пн}$) устанавливали отношением суммы белков, жиров и углеводов к массовой доле воды в продукте в процентах. Степень обводнения мышечной ткани рыбного сырья рассчитывали по белково-водному коэффициенту (БВК, доли единицы) и белково-водно-жировому коэффициенту (БВЖК, доли единицы) [Гордиевская, 1971; Леванидов, 1980; Богданов, Волотка, 2013].

Все цифровые величины, использованные при построении таблиц, обрабатывали с помощью программы «Microsoft Excel»-2014. Статистическую обработку полученных результатов исследований проводили общепринятыми математическими методами с использованием компьютерных программ «Microsoft Excel»-2014. Результаты выражены на основе подсчета средних значений величин со стандартным отклонением. Значения с 95 %-ным доверительным интервалом ($P < 0,05$) считались статистически значимыми.

Результаты и их обсуждение

Объектом исследований являлась мороженая колючая акула *Squalus boretzi*, выловленная при ярусном глубоководном промысле в районе подводных гор Императорского хребта (северо-западная часть Тихого океана).

Максимальные уловы колючей акулы при ярусном промысле отмечались на глубине до 700 м в районе подводного поднятия Коко и составляли 264 экз. (45,2 кг) на 1000 крючков, в отдельных кассетах отмечались уловы до 400 экз./750 крючков. Эти данные свидетельствуют о перспективности промысла этой акулы в районах подводных гор Императорского хребта и необходимости проведения исследований по рациональному ее использованию.

Размерный ряд колючей акулы в уловах находился в пределах от 55 до 94 см при средней длине 72,3 см (табл. 1). Масса исследованных особей находилась в пределах 830–4540 г, среднее значение 2000 г. Выборка — не менее 100 экз. Результаты массового состава колючей акулы представляют собой предельные значения 10 независимых повторов (табл. 1). Печень колючей акулы составляла в среднем 6,7 % от общей массы тела акулы. Она имела светло-серый цвет, ровную гладкую поверхность.

Таблица 1

Размерный и массовый состав исследованных образцов колючей акулы *S. boretzi*

Table 1

Size and weight composition of shortspine spurdog *Squalus boretzi*

Показатель		Мин–макс	Среднее
Длина тела, см		55–94	72,3
Масса, г		830–4540	2000,0
Части тела, % к массе рыбы	Голова	17,6–22,0	19,8
	Тушка	44,3–51,2	47,8
	Плавники	9,3–11,1	10,2
	Печень	5,6–7,7	6,7
	Внутренности	9,5–10,9	10,2

Результаты определения показателей безопасности приведены в табл. 2. Содержание токсичных элементов в мясе акулы было ниже предельно допустимых уровней, пестициды и полихлорированные бифенилы не обнаружены. Число мезофильных аэробных и факультативно анаэробных микроорганизмов (КМАФАнМ) в мышечной ткани было значительно ниже предельно допустимых уровней для мороженой рыбы. Бактерии группы кишечных палочек (колиформы), плазмокоагулирующие стафилококки, патогенные бактерии (сальмонеллы и листерии), а также парагемолитические вибрионы в рекомендуемых навесках для испытаний отсутствовали. Присутствие гельминтов или личинок нематод в мышечной ткани и печени акулы также не обнаружено (табл. 2).

Таким образом, по содержанию токсичных элементов, пестицидов, полихлорированных бифенилов, микробиологическим и паразитологическим показателям мышечная ткань колючей акулы соответствует требованиям ТР ТС 021/2011 и ТР ЕАЭС 040/2016.

При изучении печени акулы было установлено, что в ней содержание ртути составляет 0,99 мг/кг, что превышает допустимый уровень в 2 раза (0,50 мг/кг). По этому показателю печень колючей акулы не соответствует требованиям ТР ЕАЭС 040/2016. В связи с повышенным содержанием ртути направление печени для пищевых или кормовых целей должно осуществляться после обязательного контроля на содержание токсичных элементов.

После размораживания колючей акулы внешний вид ее не изменялся. Кожа колючей акулы плотная, шершавая. Запах аммиака при разделке мороженой колючей акулы отсутствовал.

Вареное мясо колючей акулы имело белый цвет, вкус очень приятный, без посторонних привкуса и запаха, консистенция мяса — сочная и нежная. Бульон после

Таблица 2

Показатели безопасности колючей акулы *S. boretzi*

Table 2

Safety indices for shortspine spurdog *Squalus boretzi*

Наименование показателя		Нормативный показатель	Фактические показатели
Токсичные элементы, мг/кг, не более	Свинец	1,0	0,002 ± 0,001
	Мышьяк	5,0	0,40 ± 0,01
	Кадмий	0,2	0,005 ± 0,001
	Ртуть	0,5	0,30 ± 0,04
Пестициды, мг/кг, не более	Гексахлорциклогексан (α, β, γ-изомеры)	0,2	Не обнаружено
	ДДТ и его метаболиты ДДТ ДДЕ	 0,2 0,2	 Не обнаружено Не обнаружено
Полихлорированные бифенилы, мг/кг		2,0	Не обнаружено
Количество мезофильных аэробных и факультативно-анаэробных микроорганизмов, КОЕ/г, не более		$1,0 \cdot 10^5$	$8,7 \cdot 10^1 \pm 1,42 \cdot 10^2$
Бактерии группы кишечных палочек (колиформы), не допускается, г		0,001	Не обнаружено
Staphylococcus aureus, не допускается, г		0,01	Не обнаружено
Vibrio parahaemolyticus, КОЕ/г, не более		100	Не обнаружено
Патогенные, в том числе сальмонеллы и *Listeria monocytogenes*, не допускается, г		25,0	Не обнаружено

варки мяса акулы — светлый с мелкими капельками жира на поверхности, приятный на вкус, без посторонних привкуса и запаха.

Бульон, приготовленный из головы, калтычков и костей акулы при соотношении рыба : вода 1 : 2 характеризовался очень приятным запахом, насыщенным белковым вкусом, с каплями жира на поверхности. С учетом высоких органолептических свойств пищевые отходы при разделке акулы (голову, кости и калтычки) следует рекомендовать для приготовления рыбных бульонов, супов и заливных.

Результаты исследований химического состава мышечной ткани колючей акулы показали, что в соответствии с классификацией И.П. Леванидова [1968] по содержанию белков (24,8 ± 1,3 %) и липидов (0,80 ± 0,03 %) она относится к высокобелковым маложирным рыбам (табл. 3). Энергетическая ценность мяса акулы составила 105 ккал или 438 кДж. Печень акулы представляет собой жировое депо, содержание жира в ней составляет в среднем 83,0 %. Энергетическая ценность печени колючей акулы — 759,0 ккал.

Таблица 3

Общий химический состав мышечной ткани колючей акулы *S. boretzi*, %

Table 3

General chemical composition for muscle tissue of shortspine spurdog *Squalus boretzi*, %

Показатель	Мышечная ткань	Печень
Вода	72,6 ± 3,5	13,6
Белки	24,8 ± 1,3	3,0
Жир	0,80 ± 0,03	83,0
Минеральные вещества	1,8 ± 0,2	0,4
Энергетическая ценность, кДж/ккал	438/105	3173/759

Влагоудерживающая способность (ВУС), белково-водный коэффициент (БВК) и белково-водно-жировой коэффициент (БВЖК), а также коэффициент пищевой насы-

щенности ($К_{пн}$) и коэффициент обводнения ($К_о$) являются ведущими показателями для оценки технологической целесообразности рыбного сырья [Кизеветтер, 1971; Мельникова, 1977; Богданов, Волотка, 2013] (табл. 4). Согласно указанным коэффициентам мышечная ткань колючей акулы относится к группе средненасыщенного пищевого сырья (пределы коэффициента пищевой средненасыщенности составляют 0,3–0,6). Коэффициент обводнения — 2,9, БВК — 0,34, что свидетельствует о плотной и сочной консистенции мяса акулы, менее водянистой, чем мясо многих видов рыб (например, у минтая $К_о$ равен 5,15, у кеты — 3,33; БВК — соответственно 19,4 и 29,4). Согласно рассчитанному коэффициенту БВЖК (0,34) мясо колючей акулы попадает в группу или категорию сырья маложирного и высокобелкового. С учетом классификации рыбного сырья по этому показателю, предложенной И.В. Кизеветтером [1971], мясо этой акулы очень устойчиво к механическим и тепловым воздействиям, после тепловой обработки потери воды в нем будут минимальными, а консистенция будет сочной и нежной.

Таблица 4

Технологические характеристики мышечной ткани колючей акулы *S. boretzi*, доли единицы

Table 4

Technological characteristics for muscle tissue of shortspine spurdog *Squalus boretzi*

Показатель	Значение
$К_{пн}$	0,35
$К_о$	2,9
БВК	0,34
БВЖК	0,34
ВУС	53,1

Для рыбы, как продукта питания для населения, имеет значение не только ее пищевая и энергетическая ценность, но и биологическая полноценность — способность веществ химического состава рыбы обеспечивать формирование пластического резерва организма человека. К таким веществам относятся белки, прежде всего полноценные, незаменимые аминокислоты, полиненасыщенные жирные кислоты, ферменты, минеральные вещества. Биологическая ценность белков определяется сбалансированностью их аминокислотного состава и может быть оценена при сравнении его с аминокислотным составом эталонного белка по шкале ФАО/ВОЗ, аминокислотный состав которого сбалансирован и идеально соответствует потребностям человеческого организма в каждой незаменимой аминокислоте.

Анализ данных по аминокислотному составу показал, что белки мышечной ткани колючей акулы полноценные, содержат все незаменимые и заменимые аминокислоты (табл. 5). Содержание незаменимых аминокислот превышает таковое в идеальном белке на 0,6–7,2 г/100 г белка. Лимитирующей аминокислотой является валин, количество которого составляет 4,8 г/100 г белка.

Показатель относительной биологической ценности (ОБЦ) мяса колючей акулы составил 92,0 %, что указывает на высокую доступность белков пищеварительным ферментам живого организма и подтверждает их высокую усвояемость и биологическую ценность.

Результаты исследования состава липидов мышечной ткани и печени акулы приведены в табл. 6. Установлено, что основным классом липидов мышечной ткани акулы данного вида (около 57,0 %) являются фосфолипиды. Известно, что фосфолипиды оказывают значительное влияние на липидный обмен в организме человека, особенно на факторы риска сердечно-сосудистых заболеваний и печени, используются в клинической практике при их лечении [Гундерман, 2002; Грищенко, 2013; Кубекина и др., 2017]. Следующим классом липидов колючей акулы являются стерины (23,07 %), но содержание их в 100 г мяса составляет не более 0,20 г.

Таблица 5

Аминокислотный состав белков мышечной ткани колючей акулы *S. boretzi*, г/100 г белка

Table 5

Amino acid composition for proteins in muscle tissue of shortspine spurdog *Squalus boretzi*, g per 100 g of protein

Незаменимая аминокислота	Содержание	Заменимая аминокислота	Содержание
Val	4,7	Ala	5,8
Leu	8,2	Asp	10,6
Ile	4,1	Arg	6,2
Thr	4,7	Hys	1,9
Met+Cys	4,0	Gly	4,1
Fhe+Tyr	7,5	Glu	15,9
Lys	8,6	Pro	7,6
Trp	1,0	Ser	4,5
Σ	42,8	Σ	56,6

Таблица 6

Фракционный состав липидов мышечной ткани и печени колючей акулы *S. boretzi*, % от общей суммы липидов

Table 6

Fractional composition for lipids in muscle tissue and liver of shortspine spurdog *Squalus boretzi*, % of total lipid amount

Класс липидов	Мышечная ткань	Печень
Триацилглицериды	1,63	58,05
Диацилглицериды	1,51	29,68
Свободные жирные кислоты	5,27	1,74
Стерины	23,07	1,93
Эфиры стеринов (воска)	3,53	6,20
Полярные липиды (фосфолипиды)	56,97	2,40

В печени колючей акулы основная часть липидов представлена триацилглицеридами (более 58,0 %) и диацилглицеридами (более 29,0 %). Содержание фосфолипидов в печени акулы незначительное. Липиды печени в отличии от липидов мышечной ткани не содержат сквалена, но содержат в 2 раза больше воска, чем в мышечной ткани, что соответствует содержанию их 5,0 г/100 г ткани печени.

В составе жирных кислот мышечной ткани колючей акулы преобладают полиненасыщенные жирные кислоты, они составляют 46,62 % от общей суммы жирных кислот (табл. 7), в том числе 36,9 % их представлены ПНЖК семейства омега-3. Эти жирные кислоты являются предшественниками обширного ряда различных липидных медиаторов, регулируют метаболические пути и воспалительные реакции, что обусловливает широкий спектр их положительного действия на организм человека и значительную роль в профилактике и лечении различных заболеваний [Плотникова и др., 2018; Ших, Махова, 2019].

Основной биологически значимой жирной кислотой в липидах мяса акулы является докозагексаеновая (22:6 n-3), содержание которой достигает 33,1 % от общей суммы жирных кислот. Доля насыщенных жирных кислот составляет около 1/3, среди них доминирует пальмитиновая (16:0). Наименьшей по количеству является группа мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК) (всего 18,82 %), большая часть которых представлена олеиновой кислотой (18:1 n-9), которая выполняет важную физиологическую функцию: она необходима человеку для поддержания нормального обмена веществ и энергии, построения клеточного скелета [Титов и др., 2014].

В липидах печени колючей акулы преобладает группа мононенасыщенных жирных кислот (53,34 %), основная часть их также представлена олеиновой кислотой (18:1 n-9) (табл. 7). Доля насыщенных жирных кислот в липидах печени составляет 24,84 % от общей суммы жирных кислот, среди них преобладает пальмитиновая кислота

Таблица 7

Состав жирных кислот в липидах мышечной ткани и печени колючей акулы *S. boretzi*, % от суммы жирных кислот

Table 7

Composition of fatty acids in lipids of muscle tissue and liver of shortspine spurdog *Squalus boretzi*, % of total fatty acids

Насыщенные			Мононенасыщенные			Полиненасыщенные		
ЖК	Мясо	Печень	ЖК	Мясо	Печень	ЖК	Мясо	Печень
i-14:0	0,49	0,21	16:1 n-11	0,18	–	16:2 n-4	0,37	1,28
14:0	0,26	1,63	16:1 n-9	0,51	–	16:3 n-4	0,15	–
i-15:0	–	0,15	16:1 n-7	1,04	4,75	16:4 n-1	1,93	–
15:0	0,14	0,48	16:1 n-5	–	0,13	18:2 n-6	0,57	1,17
i-16:0	–	0,13	17:1 n-9	0,48	0,88	18:2 n-4	–	0,14
ai-16:0	2,63	–	18:1 n-9	11,17	29,95	18:3 n-6	0,12	0,39
16:0	21,38	17,45	18:1 n-7	3,53	3,80	18:3 n-3	–	0,44
i-17:0	0,48	0,40	18:1 n-5	0,16	0,33	18:4 n-3	0,27	0,58
ai-17:0	0,18	0,15	19:1 n-9	0,22	0,53	20:2 n-6	0,94	1,14
17:0	0,58	0,58	20:1 n-11	0,43	2,05	20:3 n-6	0,11	0,17
i-18:0	0,47	0,33	20:1 n-9	0,90	4,92	20:4 n-6	4,49	0,83
ai-18:0	0,53	–	20:1 n-7	–	0,34	20:4 n-3	0,13	0,59
18:0	6,29	3,16	22:1 n-11	0,20	3,40	20:5 n-3	1,69	1,66
20:0	–	0,17	22:1 n-7	–	0,12	21:5 n-3	–	0,16
Σ	33,43	24,84	24:1 n-9	–	1,29	22:4 n-6	0,41	0,58
			Σ	18,82	53,34	22:5 n-6	0,63	0,49
						22:5 n-3	1,71	1,58
						22:6 n-3	33,10	8,87
						Σ	46,62	20,62

(16:0), содержание которой превышает более 2/3 суммы жирных кислот этой группы. ПНЖК составляют всего 20,62 % от общей суммы жирных кислот липидов печени, что отличает состав жира печени колючей акулы от такового морских рыб. Основной биологически значимой жирной кислотой является докозагексаеновая (22:6 n-3), доля которой составляет 8,87 % от общей суммы жирных кислот, значительно уступает ей количество эйкозапентаеновой кислоты (20:5 n-3).

Макро- и микроэлементы в мышечной ткани колючей акулы содержатся в небольших концентрациях (табл. 8), что характерно для глубоководных морских рыб. Поэтому мясо колючей акулы не может быть рекомендовано как дополнительный источник отдельных элементов.

Таблица 8

Элементный состав мышечной ткани колючей акулы *S. boretzi*

Table 8

Elemental composition for muscle tissue of shortspine spurdog *Squalus boretzi*

Макроэлементы, мг/100 г		Микроэлементы, мкг/100 г			
K	27,2	Fe	700,0	Mn	0,06
Na	68,8	Z	600,0	Co	0,03
Ca	84,3	Cu	40,0	Ni	0,02
Mg	13,3	J	5,2	B	0,004
P	15,8	Se	4,6		

Заключение

По показателям безопасности (содержанию токсичных элементов, пестицидов и полихлорированных бифенилов, наличию личинок гельминтов, микробиологическим показателям) мясо колючей акулы *Squalus boretzi* соответствует требованиям

ТР ТС 021/2011 и ТР ЕАЭС 040/2016. По содержанию ртути (0,99 мг/кг) печень колючей акулы не соответствует требованиям ТР ЕАЭС 040/2016, так как оно превышает в 2 раза нормативное значение (0,5 мг/кг). Использование печени для пищевых или кормовых целей в связи с повышенным содержанием ртути должно осуществляться после обязательного контроля на токсичные металлы.

Колючая акула относится к белковым рыбам (содержание белков 24,8 %) с низким содержанием липидов (0,8 %). Показатель относительной биологической ценности (ОБЦ) мяса акулы составил 92 %, что указывает на высокую биодоступность белков рыбы живому организму. Белки мышечной ткани содержат все заменимые и незаменимые аминокислоты, лимитирующей аминокислотой является валин.

Основной класс липидов мышечной ткани акулы — фосфолипиды, в печени — триацилглицериды.

В липидах мышечной ткани содержится третья часть мононенасыщенных жирных кислот (33,43 %), среди которых на долю олеиновой приходится более 70 % от суммы МНЖК. Количество ПНЖК составило 46,62 % от общего количества ЖК, среди них доля кислот серии омега-3 — 78,5 %.

Печень колючей акулы представляет собой жировое депо, содержание жира в ней составляет 83,0 %. В составе жирных кислот липидов печени преобладающей является группа мононенасыщенных (53,34 % от общей суммы ЖК), основная часть их представлена олеиновой кислотой (18:1 n-9).

Мышечная ткань акулы содержит макро- и микроэлементы в небольших концентрациях, что характерно для глубоководных морских рыб.

Мясо колючей акулы считается малообводненным, белково-водный коэффициент (БВК) составляет 34 доли единицы. Коэффициент БВЖК (0,34) колючей акулы свидетельствует о плотной и сочной консистенции мяса, менее водянистой, чем мясо многих видов рыб, и позволяет использовать все виды обработки, в том числе высокотемпературное консервирование.

На основании полученных результатов проведенных исследований установлено, что мясо колючей акулы *Squalus boretzi* обладает высокой пищевой ценностью, пригодно для использования в технологии получения широкого ассортимента пищевых продуктов, может быть подвергнуто любому способу обработки.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность сотрудникам научно-испытательной лаборатории Тихоокеанского филиала ВНИРО (ТИНРО) М.В. Симоконю, Г.В. Самойленко и А.А. Попкову за оказание помощи при проведении химических анализов.

The authors express their gratitude to M.V. Simokon', G.V. Samoylenko and A.A. Popkov (Research Testing Lab. of TINRO) for their assistance with chemical analyses.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена в рамках бюджетного финансирования.

The study had 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)

Л.В. Шульгина — планирование работ, анализ результатов, написание статьи; Е.В. Якуш — планирование работ, написание статьи; К.Г. Павель — выполнение

химических исследований, обработка данных; Е.А. Солодова — выполнение технологических исследований, обработка данных; И.В. Мальцев — определение размерно-массового состава, обработка данных.

L.V. Shulgina — planning of the study, analysis of results, writing the text; E.V. Yakush — general supervision, writing the text; K.G. Pavel — chemical analyses, data processing; E.A. Solodova — technological investigations, data processing; I.V. Maltsev — size and weight measurements, data processing.

Список литературы

Богданов В.Д., Волотка Ф.Б. Функционально-технологические свойства дальневосточной красноперки и кефали-лобана // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 280–292

Гордиевская В.С. Пищевое использование мяса тихоокеанских акул. — Владивосток : Дальиздат, 1971. — 37 с.

Грищенко Е.Б. Место фосфолипидных препаратов в современной терапевтической практике // Медицинский совет. — 2013. — № 3-1. — С. 52–57. DOI: 10.21518/2079-701X-2013-3-52-5.

Гундерманн К. Новейшие данные о механизмах действия и клинической эффективности эссенциальных фосфолипидов // Клинические перспективы гастроэнтерологии, гепатологии. — 2002. — № 2. — С. 28–31.

Долганов В.Н. *Squalus boretzi* sp. n. (Squalidae) — новый вид сквалидных акул с Императорского подводного хребта (Тихий океан) // Биол. моря. — 2019. — Т. 45, № 4. — С. 279–285. DOI: 10.1134/S013434751904003X.

Кизеветтер И.В. Технологическая и химическая характеристика промысловых рыб тихоокеанского бассейна : моногр. — Владивосток : Дальиздат, 1971. — 297 с.

Кубекина М.В., Мясоедова В.А., Карагодин В.П., Орехов А.Н. Фосфолипиды пищи: влияние на липидный обмен и факторы риска сердечно-сосудистых заболевания // Вопр. питания. — 2017. — Т. 86, № 3. — С. 6–18.

Леванидов И.П. Взаимосвязь основных компонентов и химического состава мяса рыб // Рыб. хоз-во. — 1980. — № 8. — С. 62–64.

Леванидов И.П. Классификация рыб по содержанию в их мясе жира и белков // Рыб. хоз-во. — 1968. — № 9. — С. 50–51; № 10. — С. 64–66.

Мельникова О.М. О влагоудерживающей способности мышечных тканей. Пищевое использование некоторых глубоководных рыб // Рыб. хоз-во. — 1977. — № 2. — С. 72–73.

Мельникова О.М., Зайцева Г.И. Пищевое использование глубоководных рыб // Рыб. хоз-во. — 1976. — № 9. — С. 54–56.

Пат. РФ 2161002. Пищевой общеукрепляющий лечебно-профилактический продукт из хрящевой ткани акул и способ его получения / Т.Н. Пивненко, Л.М. Эпштейн, Ю.М. Позднякова и др. — Заявл. 30.07.1999; Опубл. 27.12.2000. — 2 с.

Пат. РФ 2181292. Экстракты акульего хряща, обладающие противоколлагенолитическим, противовоспалительным, антиангиогенным и противоопухолевым действием, способ получения, способы применения и содержащие их композиции / Эрик Дюпон (CA), Поль Бразо (CA), Кристина Жюно (CA) и др. — Заявл. 07.08.1996; Опубл. 20.04.2002. — 27 с.

Пат. РФ 2201757. Средство профилактики и лечения дегенеративно-дистрофических изменений суставов и способ его получения / К.С. Десятниченко, Е.Л. Матвеева, И.А. Талашова. — Заявл. 14.11.2001; Опубл. 10.04.2003. — 23 с.

Плотникова Е.Ю., Синькова М.Н., Исаков Л.К. Роль омега-3 ненасыщенных кислот в профилактике и лечении различных заболеваний // Лечащий врач. — 2018. — № 7. — С. 63–67.

Титов В.Н., Дыгай А.М., Котловский М.Ю. и др. Пальмитиновая, олеиновая кислоты и их роль в патогенезе атеросклероза // Бюл. сибирской медицины. — 2014. — Т. 13, № 5. — С. 149–159.

Тишин В.Е. Использование акул для пищевых, кормовых и технических целей : моногр. — М. : ВНИРО, 1969. — 107 с.

Туляков В.О., Зупанець К.О., Шебеко С.К. Протекторні властивості глюкозаміну // Фармакологія та лікарська токсикологія. — 2009. — № 3. — С. 3–9.

Ших Е.В., Махова А.А. Длинноцепочечные полиненасыщенные жирные кислоты семейства ω-3 в профилактике заболеваний у взрослых и детей: взгляд клинического фармаколога // Вопр. питания. — 2019. — Т. 88, № 2. — С. 91–100. DOI: 10.24411/0042-8833-2019-10022.

Шульгин Ю.П., Шульгина Л.В., Петров В.А. Ускоренная биотис оценка качества и безопасности сырья и продуктов из водных биоресурсов : моногр. — Владивосток : ТГЭУ, 2006. — 123 с.

Carreau J.P., Dubacq J.P. Adaptation of a macro-scale method to the micro-scale for fatty acid methyl transesterification of biological lipid extracts // J. Chromatogr. — 1978. — Vol. 151, Iss. 3. — P. 384–390. DOI: 10.1016/S0021-9673(00)88356-9.

Christie W.W. Equivalent chain-lengths of methyl ester derivatives of fatty acids on gas-chromatography A reappraisal // J. Chromatogr. — 1988. — Vol. 447, Iss. 2. — P. 305–314. DOI: 10.1016/0021-9673(88)90040-4.

de Waard P., Vliegenthart J.F., Harada T., Sugahara K. Structural studies on sulfated oligosaccharides derived from the carbohydrate-protein linkage region of chondroitin-6-sulfate proteoglycans of shark cartilage. II. Seven compounds containing 2 or 3 sulfate residues // J. Biol. Chem. — 1992. — Vol. 267, № 9. — P. 6036–6043. DOI: 10.1016/S0021-9258(18)42658-0.

Laggai S., Simon Y., Ranssweiler T. et al. Rapid chromatographic method to decipher distinct alterations in lipid classes in NAFLD/NASH // World J. Hepatol. — 2013. — Vol. 5, Iss. 10. — P. 558–567. DOI: 10.4254/wjh.v5.i10.558.

Lee A., Langer R. Shark cartilage contains inhibitors of tumor angiogenesis // Science. — 1983. — Vol. 221(4616). — P. 1185–1187. DOI: 10.1126/science.6193581.

Milner M. A guide to the use of shark cartilage in the treatment of arthritis and other inflammatory joint disease // American Chiropractor. — 1999. — Vol. 21. — P. 40–42.

Mutalipassi M., Esposito R., Ruocco N. Bioactive Compounds of Nutraceutical Value from Fishery and Aquaculture Discards // Foods. — 2021. — Vol. 10(7). 1495. DOI: 10.3390/foods10071495.

Patra D., Sandell L.J. Antiangiogenic and anticancer molecules in cartilage // Expert. Rev. Mol. Med. — 2012. — Vol. 14. e. 10. DOI: 10.1017/erm.2012.3.

Schneider C.A., Rasband W.S., Eliceiri K.W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis // Nat. Methods. — 2012. — Vol. 9, № 7. — P. 671–675.

Sugahara K., Ohi Y., Harada T. et al. Structural studies on sulfated oligosaccharides derived from the carbohydrate-protein linkage region of chondroitin-6-sulfate proteoglycans of shark cartilage. I. Six compounds containing 0 or 1 sulfate and/or phosphate residue // J. Biol. Chem. — 1992. — Vol. 267, № 9. — P. 6027–6035. DOI: 10.1016/S0021-9258(18)42657-9.

Wilson C.D., Seki M.P. Biology and population characteristics of *Squalus mitsukurii* from a seamount in the central North Pacific Ocean // Fish. Bull. — 1994. — Vol. 92. — P. 851–864.

References

Bogdanov, V.D. and Volotka, F.B., Functional and technological properties of far-eastern dace and mullet, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 173, pp. 280–292.

Gordievskaya, V.S., Pishchevoye ispol'zovaniye myasa tikhookeanskikh akul (Nutritional use of Pacific shark meat), Vladivostok: Dal'izdat, 1971.

Grishchenko, E.B., The role of essential phospholipids in modern therapy. proven efficacy and safety, *Meditsinskiy sovet*, 2013, no. 3-1, pp. 52–57. doi 10.21518/2079-701X-2013-3-52-5

Gundermann, K., Latest data on the mechanisms of action and clinical efficacy of essential phospholipids, *Klinicheskiye perspektivy gastroenterologii, gepatologii*, 2002, no. 2, pp. 28–31.

Dolganov, V.N., *Squalus boretzi* sp. n. (Squalidae), a new squalid shark species from the Emperor Seamount Chain, Pacific Ocean, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2019, vol. 45, no. 4, pp. 279–285. doi 10.1134/S013434751904003X

Kizevetter, I.V., *Tekhnologicheskaya i khimicheskaya kharakteristika promyslovykh ryb tikhookeanskogo basseina* (Technological and Chemical Characteristics of Commercial Fish from the Pacific Basin), Vladivostok: Dal'izdat, 1971.

Kubekina, M.V., Myasoedova, V.A., Karagodin, V.P., and Orekhov, A.N., Dietary phospholipids: lipid metabolism and risk factors for cardiovascular diseases, *Vopr. Pitaniya*, 2017, vol. 86, no. 3, pp. 6–18.

Levanidov, I.P., The relationship of the main components and the chemical composition of fish meat, *Rybn. Khoz.*, 1980, no. 8, pp. 62–64.

Levanidov, I.P., Classification of fish by the fat and protein content of their meat, *Rybn. Khoz.*, 1968, no. 9, pp. 50–51; no. 10, pp. 64–66.

Melnikova, O.M., On the water-retaining capacity of muscle tissues. Food use of some deep-sea fish, *Rybn. Khoz.*, 1977, no. 2, pp. 72–73.

Melnikova, O.M. and Zaitseva, G.I., Food use of deep-sea fishes, *Rybn. Khoz.*, 1976, no. 9, pp. 54–56.

Pivnenko, T.N., Epshtein, L.M., Pozdnyakova, Yu.M., Kovalev, N.N., Gazha, A.K., Apanasevich, V.I., and Besednova, N.N., Patent RU 2161002, Food general strengthening therapeutic and prophylactic product from cartilage tissue of sharks and method for its production, *Izobret., Polezn. Modeli*, 2000.

Dupont, E., Brazo, P., Junot, C., Mas. D.H., and Marenus. K., Patent RU 2181292, Shark cartilage extracts with anticollagenolytic, anti-inflammatory, antiangiogenic and antitumor effects, method of preparation, methods of application and compositions containing them, *Izobret., Polezn. Modeli*, 2002.

Desyatnichenko, K.S., Matveeva, E.L., and Talashova, I.A., Patent RU 2201757, Means for the prevention and treatment of degenerative-dystrophic changes in the joints and the way it is obtained, *Izobret., Polezn. Modeli*, 2003.

Plotnikova, E.Yu., Sinkova, M.N., and Isakov, L.K., The role of omega-3 unsaturated acids in the prevention and treatment of various diseases, *Lechashchiy vrach*, 2018, no. 7, pp. 63–67.

Titov, V.N., Dygai, A.M., Kotlovskiy, M.Yu., Kurdoyak, Ye.V., Yakimenko, A.V., Yakimovich, I.Yu., Aksyutina, N.V., and Kotlovskiy, Yu.V., Palmitic and oleic acids and their role in pathogenesis of atherosclerosis, *Byull. sibirskoy meditsiny,* 2014, vol. 13, no. 5, pp. 149–159.

Tishin, V.E., *Ispol'zovaniye akul dlya pishchevykh, kormovykh i tekhnicheskikh tseley* (The use of sharks for food, feed and technical purposes), Moscow: VNIRO, 1969.

Tulyakov, V.O., Zupanets, K.O., and Shebeko, S.K., Protective power of glucosamine, *Farmakolohiya ta likars'ka toksykolohiya*, 2009, no. 3, pp. 3–9.

Shikh E.V. and Makhova A.A., Long-chain ω-3 polyunsaturated fatty acids in the prevention of diseases in adults and children: a view of the clinical pharmacologist, *Vopr. Pitaniya*, 2019, vol. 88, no. 2, pp. 91–100. doi 10.24411/0042-8833-2019-10022

Shulgin, Yu.P., Shulgina, L.V., and Petrov, V.A., *Uskorennaya biotis otsenka kachestva i bezopasnosti syr'ya i produktov iz vodnykh bioresursov* (Express biotis evaluation of quality and safety of raw materials and products of living aquatic resources), Vladivostok: TGEU, 2006.

Carreau, J.P. and Dubacq, J.P., Adaptation of a macro-scale method to the micro-scale for fatty acid methyl transesterification of biological lipid extracts, *J. Chromatogr.*, 1978, vol. 151, no. 3, pp. 384–390. doi 10.1016/S0021-9673(00)88356-9

Christie, W.W., Equivalent chain-lengths of methyl ester derivatives of fatty acids on gas-chromatography A reappraisal, *J. Chromatogr.*, 1988, vol. 447, no. 2, pp. 305–314. doi 10.1016/0021-9673(88)90040-4

de Waard, P., Vliegenthart, J.F., Harada, T., and Sugahara, K., Structural studies on sulfated oligosaccharides derived from the carbohydrate-protein linkage region of chondroitin-6-sulfate proteoglycans of shark cartilage. II. Seven compounds containing 2 or 3 sulfate residues, *J. Biol. Chem.*, 1992, vol. 267, no. 9, pp. 6036–6043. doi 10.1016/S0021-9258(18)42658-0

Laggai, S., Simon, Y., Ranssweiler, T., Kiemer, A.K., and Kessler, S.M., Rapid chromatographic method to decipher distinct alterations in lipid classes in NAFLD/NASH, *World J. Hepatol.*, 2013, vol. 5, no. 10, pp. 558–567. doi 10.4254/wjh.v5.i10.558

Lee, A., Langer, R., Shark cartilage contains inhibitors of tumor angiogenesis, *Science*, 1983, vol. 221(4616), pp. 1185–1187. doi 10.1126/science.6193581

Milner, M., A guide to the use of shark cartilage in the treatment of arthritis and other inflammatory joint disease, *American Chiropractor,* 1999, vol. 21, pp. 40–42.

Mutalipassi, M., Esposito, R., Ruocco, N., Viel, T., Costantini, M., and Zupo, V., Bioactive Compounds of Nutraceutical Value from Fishery and Aquaculture Discards, *Foods*, 2021, vol. 10(7), 1495. doi 10.3390/foods10071495

Patra, D., Sandell, L.J., Antiangiogenic and anticancer molecules in cartilage, *Expert. Rev. Mol. Med.*, 2012, vol. 14, e. 10. doi 10.1017/erm.2012.3

Schneider, C.A., Rasband, W.S., and Eliceiri, K.W., NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis, *Nat. Methods*, 2012, vol. 9, no. 7, pp. 671–675.

Sugahara, K., Ohi, Y., Harada, T., de Waard P., and Vliegenthart, J.F., Structural studies on sulfated oligosaccharides derived from the carbohydrate-protein linkage region of chondroitin-6-sulfate proteoglycans of shark cartilage. I. Six compounds containing 0 or 1 sulfate and/or phosphate residue, *J. Biol. Chem.*, 1992, vol. 267, no. 9, pp. 6027–6035. doi 10.1016/S0021-9258(18)42657-9

Wilson, C.D., Seki, M.P., Biology and population characteristics of *Squalus mitsukurii* from a seamount in the central North Pacific Ocean, *Fish. Bull.*, 1994, vol. 92, pp. 851–864.

Sostoyaniye promyslovykh resursov Dal'nevostochnogo rybokhozyaystvennogo basseyna: materialy k prognozu obshchego vylova gidrobiontov na 2021 god (The state of commercial resources of the Far Eastern fishery basin: materials for the forecast of the total catch of hydrobionts for 2021), Vladivostok: TINRO, 2021.

Поступила в редакцию 22.08.2022 г.

После доработки 31.08.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

The article was submitted 22.08.2022; approved after reviewing 31.08.2022; accepted for publication 1.09.2022

Известия ТИНРО

2022 **Том 202, вып. 3. С. 719–736.**

Izvestiya TINRO, 2022, Vol. 202, No. 3, pp. 719–736.

ЭКОНОМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ECONOMIC STUDIES

Научная статья
УДК 639.2/.3
DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-719-736
EDN: HGDPYO

ИТОГИ РЕАЛИЗАЦИИ КОНЦЕПЦИИ РАЗВИТИЯ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ ДО 2020 ГОДА

А.Н. Макоедов[1, 2]*

[1] Донской государственный технический университет,
344003, г. Ростов-на-Дону, площадь Гагарина, 1;
[2] Южный научный центр РАН,
344006, г. Ростов-на-Дону, просп. Чехова, 41

Аннотация. Рассмотрены разработка «Концепции развития рыбного хозяйства Российской Федерации до 2020 г.» и итоги ее реализации. Из 16 задач в полной мере реализованы 3 (19 %), частично — 7 (44 %), не реализованы — 6 (37 %).

Ключевые слова: рыбное хозяйство, концепция развития, планирование, освоение водных биологических ресурсов, марикультура

Для цитирования: Макоедов А.Н. Итоги реализации концепции развития рыбного хозяйства Российской Федерации до 2020 года // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 719–736. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-719-736. EDN: HGDPYO.

Original article

Results of implementation of the concept for development of fisheries in the Russian Federation until 2020

Anatoly N. Makoedov[1, 2]

[1, 2] 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, Russia
D.Biol., professor, tomak06@mail.ru, ORCID 0000-0002-8866-1828

Abstract. Results of implementation of the Concept for development of fisheries in the Russian Federation until 2020 are considered. Of the 16 tasks, 3 (19 %) were fully implemented, 7 (44 %) were partially implemented, and 6 (37 %) were not implemented.

Keywords: fishery, development concept, planning, aquatic biological resources, aquaculture

For citation: Makoedov A.N. Results of implementation of the concept for development of fisheries in the Russian Federation until 2020, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 719–736. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-719-736. EDN: HGDPYO.

* *Макоедов Анатолий Николаевич, доктор биологических наук, профессор, tomak06@mail.ru, ORCID 0000-0002-8866-1828.*

© Макоедов А.Н., 2022

Введение

Как и в других сферах экономики, в рыбном хозяйстве большую роль играет планирование деятельности. Поскольку любое планирование носит вероятностный характер, очень важно по завершении проектов оценить степень реализации намеченных перспектив и возникавшие при этом трудности и просчеты, с тем чтобы последующие программные документы были более сбалансированными, более эффективными. Одним из ключевых элементов долгосрочного отраслевого планирования выступила «Концепция развития рыбного хозяйства РФ до 2020 года», одобренная распоряжением Правительства Российской Федерации от 2 сентября 2003 г. № 1265-р (далее Концепция). Тем не менее даже по прошествии двух лет после завершения срока действия данного документа не подведены итоги ее реализации, не проведено сопоставление запланированных и достигнутых результатов.

Цель предлагаемой работы — напомнить историю формирования Концепции и оценить итоги ее реализации.

Результаты и их обсуждение

Разработка Концепции

Чтобы сформировать более полное представление о содержательной части Концепции, необходимо напомнить некоторые моменты из истории ее появления, к которой автор имел самое непосредственное отношение. В начале нынешнего столетия многие работники отрасли связывали с Концепцией большие надежды на позитивное развитие рыбного хозяйства страны и отнеслись к ее разработке с повышенной ответственностью.

Заказ от имени Государственного комитета Российской Федерации по рыболовству (далее Госкомрыболовство) на разработку проекта Концепции в 2001 г. получил ВНИЭРХ*. В опубликованном на 50 с лишним страницах отчете** ведомственные ученые-экономисты обозначили 26 основных проблем рыбной отрасли. По-видимому, заказчик критически воспринял получившийся научный продукт, поскольку дальнейшее его движение было приостановлено. В середине 2003 г. после очередной ротации руководителя рыбного ведомства, вопреки действовавшему распределению полномочий, именно автору было поручено организовать работу по доведению данного проекта до приемлемого (с точки зрения аппарата Правительства РФ) уровня. Подробнее этот аспект представлен в более ранней нашей работе [Макоедов, Кожемяко, 2007].

В результате мозгового штурма с участием начальников трех управлений Госкомрыболовства С.Е. Дягилева (наука), Г.К. Ковалева (охрана и воспроизводство), И.А. Савченко (экономика) и все тех же специалистов из ВНИЭРХ (А.Н. Силкин, Ю.А. Шпаченков и др.) удалось скомпоновать проект Концепции объемом в девять страниц.

Базовые пункты, отражавшие основные проблемы рыбного хозяйства Российской Федерации в тот период, выглядели следующим образом:

1) отсутствие концептуального подхода к государственному регулированию развития рыбного хозяйства Российской Федерации. Разбалансировка системы управления отраслью;

2) отсутствие системной нормативной правовой базы, обеспечивающей эффективное функционирование и развитие рыбного хозяйства;

3) отсутствие механизмов устойчивого и долгосрочного управления водными биоресурсами;

---

* Всесоюзный (затем Всероссийский) научно-исследовательский и проектно-конструкторский институт экономики, информации и автоматизированных систем управления рыбного хозяйства. Создан в 1988 г. Ликвидирован в 2010 г.

** Доклад об основных результатах научных рыбохозяйственных исследований, выполненных в рамках отраслевой программы «Научно-техническое обеспечение развития рыбного хозяйства России в 2001 году». М., 2002. 397 с.

4) отсутствие эффективного рынка рыбных товаров и соответствующей инфраструктуры;

5) сокращение рабочих мест и отток населения из окраинных приморских территорий.

В Концепции стратегическая цель рыбного хозяйства Российской Федерации была определена как *участие в обеспечении национальной продовольственной безопасности*. Цель Концепции на период до 2020 г. — *создание условий для устойчивого функционирования и развития рыбохозяйственного комплекса страны на основе сохранения, воспроизводства, рационального и эффективного освоения водных биологических ресурсов для удовлетворения платежеспособного спроса населения страны на рыбные товары*.

Реализация сформулированной цели предполагала решение следующих основных задач:

— формирование концептуального подхода к государственному регулированию развития рыбного хозяйства Российской Федерации. Создание эффективной и функциональной системы управления отраслью;

— разработка на основе системного подхода нормативно-правовой базы рыбной отрасли;

— формирование и практическая реализация механизмов долгосрочного, устойчивого управления водными биологическими ресурсами;

— формирование эффективного рынка рыбных товаров, создание соответствующей рыночной инфраструктуры;

— разработка комплекса мер по государственному регулированию занятости населения окраинных приморских территорий в рыбохозяйственной деятельности.

В подготовленном проекте основные проблемы рыбного хозяйства Российской Федерации того периода, задачи по их преодолению, а также основные направления и механизмы реализации Концепции, по мнению авторов проекта, представляли вполне логичное сочетание.

Цели и задачи официальной редакции Концепции

Затем на этапе окончательной доработки документа уже под иным началом количество основных проблем расширили до десяти. В качестве цели развития рыбного хозяйства Российской Федерации до 2020 г. обозначили *достижение устойчивого функционирования рыбохозяйственного комплекса на основе сохранения, воспроизводства и рационального использования водных биологических ресурсов, развития аква- и марикультуры, обеспечивающего удовлетворение внутреннего спроса на рыбную продукцию, продовольственную независимость страны, социально-экономическое развитие регионов, экономика которых зависит от прибрежного рыбного промысла*. При этом планировали создание условия для повышения эффективности экспорта рыбной продукции, ее конкурентоспособности и оптимизации структуры управления рыбохозяйственным комплексом.

В окончательной редакции проекта Концепции количество задач возросло до шестнадцати. Они утратили четкое соответствие с обозначенными проблемами. Нетрудно заметить (см. таблицу), что расширенный перечень задач вполне можно свести к пяти сформулированным изначально. Общий объем текста увеличили в два раза. Именно в таком виде Концепция была одобрена Правительством Российской Федерации.

Нельзя не отметить одну примечательную деталь. Поисковая система Яндекс выдает версию Концепции, обозначенную в качестве редакции 2003 г., которая в действительности не соответствует оригинальному тексту на момент выхода распоряжения Правительства Российской Федерации от 2 сентября 2003 г. № 1265-р*. В качестве

* Согласно имеющейся у автора факсимильной копии официального документа на бумажном носителе, сделанной в 2003 г., и версии с датой публикации 17.07.2007 г., размещенной в архиве интернет-портала Министерства сельского хозяйства России (обращение 18.08.2022 г.).

Различные формулировки задач Концепции развития рыбного хозяйства Российской Федерации до 2020 г.
Different formulations of the objectives of the Concept for development of fisheries in the Russian Federation until 2020

Редакция 2003 г. (факсимильная копия)	Редакция 2003 г. («Тихоокеанский вестник»)	Редакция 2008 г.
1. Разработка нормативной правовой базы в области рыбного хозяйства, соответствующей задачам его эффективного развития	1. Разработка нормативной правовой базы в области рыбного хозяйства, адекватной задачам эффективного развития	1. Совершенствование нормативной правовой базы в области рыбного хозяйства, соответствующей его эффективному развитию
2. Формирование и реализация механизма долгосрочного и эффективного управления водными биологическими ресурсами, обеспечивающего прозрачность системы их распределения	2. Создание и реализация механизма долгосрочного и эффективного управления водными биоресурсами на основе их рационального использования	2. Обеспечение эффективного государственного администрирования в области рыбного хозяйства
3. Сохранение и рациональное использование водных биологических ресурсов, уменьшение промысловой нагрузки на эти ресурсы, в том числе путем стимулирования передислокации рыбопромыслового флота из исключительной экономической зоны Российской Федерации в исключительные экономические зоны других государств, в районы действия международных конвенций по рыболовству и в открытые районы Мирового океана	3. Формирование устойчивой сырьевой базы морского отечественного рыболовства за счет сохранения и рационального использования водных биоресурсов и уменьшения нагрузки на водные биоресурсы в исключительной экономической зоне Российской Федерации на основе постепенной передислокации флота в зоны иностранных государств, конвенционные и открытые районы Мирового океана	3. Обеспечение рационального использования водных биологических ресурсов с учетом промысловой нагрузки на эти ресурсы
4. Обеспечение соответствия добывающих мощностей рыбопромыслового флота объемам запасов водных биологических ресурсов	4. Достижение баланса между существующими запасами водных биоресурсов и промысловыми мощностями	4. Обеспечение соответствия добывающих мощностей рыбопромыслового флота объемам запасов водных биологических ресурсов
5. Расширение проведения научных исследований и разработок в области рыбного хозяйства, совершенствование методов определения общих допустимых уловов водных биологических ресурсов, развитие научно-технического потенциала и системы образовательных учреждений рыбохозяйственного комплекса	5. Расширение научных исследований и разработок в области рыбного хозяйства, совершенствование методов определения общих допустимых уловов, укрепление научно-технического и образовательного потенциалов	5. Расширение проведения научных исследований и разработок в области рыбного хозяйства, а также развитие научно-технического потенциала и системы образовательных учреждений рыбохозяйственного комплекса
6. Совершенствование системы охраны водных биологических ресурсов и среды их обитания, обеспечение действенного государственного контроля за использованием и охраной водных биологических ресурсов в целях предотвращения и пресечения браконьерства и нарушений установленных правил рыболовства, а также нелегального вывоза рыбной продукции за рубеж	6. Совершенствование системы охраны водных биологических ресурсов и среды их обитания, обеспечение действенного государственного контроля за рыболовством в целях сокращения браконьерства и нарушений установленных правил рыболовства, а также нелегального вывоза рыбных товаров	6. Совершенствование системы охраны водных биологических ресурсов и среды их обитания, а также обеспечение действенного государственного контроля и надзора за водными биологическими ресурсами и средой их обитания

Продолжение таблицы
Table continued

Редакция 2003 г. (факсимильная копия)	Редакция 2003 г. («Тихоокеанский вестник»)	Редакция 2008 г.
7. Четкое разграничение между федеральными органами исполнительной власти и органами исполнительной власти субъектов Российской Федерации полномочий в области использования водных биологических ресурсов		
8. Разграничение полномочий между федеральными органами исполнительной власти, обеспечивающими охрану водных биологических ресурсов	7. Разграничение полномочий федеральных органов исполнительной власти, обеспечивающих охрану рыбных запасов	
9. Развитие искусственного воспроизводства водных биологических ресурсов, формирование генофондных коллекций и маточных стад ценных видов этих ресурсов	8. Развитие искусственного воспроизводства рыбных запасов, формирование генофондных коллекций и маточных стад ценных видов рыб отечественной ихтиофауны	7. Развитие искусственного воспроизводства водных биологических ресурсов, а также формирование генофондных коллекций и маточных стад ценных видов водных биологических ресурсов
10. Разработка комплексных мер по развитию аква- и марикультуры	9. Разработка комплексных мер по развитию различных направлений аквакультуры России	
11. Приоритетное развитие рыболовства в пределах внутренних морских вод и территориального моря Российской Федерации (далее именуется — прибрежное рыболовство)	10. Приоритетное развитие прибрежного рыболовства	
12. Развитие береговой инфраструктуры рыбопромышленного комплекса		
13. Разработка мер государственной поддержки отечественного судостроения и технического перевооружения рыбопромыслового флота	11. Разработка мер государственной поддержки отечественного судостроения и технического перевооружения рыбопромыслового флота	8. Обеспечение строительства и модернизации отечественного рыбопромыслового флота
14. Создание условий для формирования развитого внутреннего рынка рыбной продукции и его эффективной функциональной инфраструктуры	12. Формирование развитого рынка рыбных товаров в России, в т.ч. создание соответствующей инфраструктуры	9. Создание условий для формирования развитого внутреннего рынка рыбной продукции и его эффективной функциональной инфраструктуры
15. Развитие системы информационного обеспечения рыбного хозяйства	13. Развитие системы информационного обеспечения рыбного хозяйства	10. Развитие системы информационного обеспечения рыбного хозяйства
16. Разработка государственной социальной стратегии в области рыбохозяйственного комплекса, обеспечивающей оптимальную занятость и доходы населения в субъектах Российской Федерации, территории которых прилегают к морскому побережью	14. Разработка государственной социальной стратегии в рыбохозяйственном комплексе, обеспечивающей оптимальную занятость трудового населения окраинных приморских территорий	

Окончание таблицы
Table finished

Редакция 2003 г. (факсимильная копия)	Редакция 2003 г. («Тихоокеанский вестник»)	Редакция 2008 г.
		11. Создание высококонкурентной институциональной среды, стимулирующей предпринимательскую активность и привлечение капитала в экономику рыбного хозяйства
		12. Обеспечение структурной диверсификации и инновационного развития
		13. Обеспечение безопасности мореплавания и охраны человеческой жизни на море
		14. Создание новых технологий добычи водных биологических ресурсов, глубокой и комплексной переработки сырья, а также совершенствование методов хранения и транспортировки рыбной продукции
		15. Развитие рыбоперерабатывающих мощностей и укрепление позиций России на мировом рынке рыбной продукции на основе повышения степени ее переработки
		16. Развитие сектора интеллектуальных услуг в рыбном хозяйстве, в том числе управленческого и финансового консультирования, аудита, инжиниринговых услуг, услуг в области маркетинга, брэндинга и развития общественных связей
		17. Развитие инфраструктуры морских терминалов, предназначенных для комплексного обслуживания судов рыбопромыслового флота

одного из примеров можно упомянуть ссылку на деловую рыбацкую газету «Тихоокеанский вестник» (обращение 18.08.2022 г.). В данной версии представлено не 16, а 14 задач, причем формулировки совпадающих по смыслу позиций изменены (см. таблицу). Версия существенно искажает содержание официального правительственного документа, особенно в части основных приоритетов развития рыбного хозяйства страны.

Трансформация Концепции

Через пять лет после начала действия Концепции распоряжением Правительства Российской Федерации от 21 июля 2008 г. № 1057-р в нее были внесены существенные изменения.

Теперь в качестве основных проблем, препятствующих эффективному развитию рыбного хозяйства страны и сдерживающих рациональное ведение рыбохозяйственной деятельности, были обозначены высокие административные барьеры и инфраструктурные ограничения.

Основные проблемы дополнили списком сопутствующих:

1) низкая эффективность государственного администрирования в области рыбного хозяйства;

2) отсутствие конкурентной институциональной среды, стимулирующей привлечение капитала в экономику рыбного хозяйства;

3) отсутствие необходимых условий для структурной диверсификации и инновационного развития рыбохозяйственного комплекса;

4) низкий уровень конкуренции, не создающий для организаций стимулов к повышению производительности труда и конкурентоспособности;

5) рост масштабов незаконного промысла водных биологических ресурсов и нелегального вывоза рыбной продукции за рубеж;

6) снижение запасов водных биологических ресурсов исключительной экономической зоны и континентального шельфа Российской Федерации, в особенности ценных видов этих ресурсов;

7) усиливающееся антропогенное воздействие на состояние водных биоресурсов и среду их обитания;

8) обострение конкуренции в мировом рыболовстве и общее ухудшение условий ведения промысла российскими рыбаками за пределами исключительной экономической зоны Российской Федерации;

9) отсутствие стимулирующих условий для повышения доступности строительства, модернизации судов рыбопромыслового флота и модернизации рыбоперерабатывающих производств;

10) отсутствие единой системы обеспечения безопасности мореплавания судов рыбопромыслового флота.

В новой редакции Концепции стратегической целью стало *достижение к 2020 г. уровня экономического и социального развития рыбного хозяйства, соответствующего статусу России как ведущей мировой державы XXI века, занимающей передовые позиции в глобальной экономической конкуренции*. Представлено 17 задач (см. таблицу), весьма сложно соотносимых с вновь обозначенными проблемами.

Сравнение различных редакций Концепции

При сопоставлении задач исходного и отредактированных вариантов Концепции можно заметить не только стилистические различия, но и купирование одних задач с добавлением других (см. таблицу).

Новая официальная редакция документа явно проигрывает первоначальной в плане четкости формулировок основных блоков Концепции. Похоже, новаторы-2008 именно таким образом представляли себе реальное состоянии рыбного хозяйства страны и, соответственно, не смогли внятно обозначить действительно ключевые проблемы (противоречия) отрасли и сформулировать реалистичные для того периода времени цели и задачи.

В 2008 г. из Концепции убрали шесть задач, которые присутствовали в изначальной версии. По крайней мере четыре исключенные задачи заключали в себе важнейшие исторически сложившиеся рыбохозяйственные приоритеты: *четкое разграничение между федеральными органами исполнительной власти и органами исполнительной власти субъектов Российской Федерации полномочий в области использования водных биологических ресурсов; приоритетное развитие прибрежного рыболовства*; *развитие береговой инфраструктуры рыбопромышленного комплекса; разработка государственной социальной стратегии в области рыбохозяйственного комплекса, обеспечивающей оптимальную занятость и доходы населения в субъектах Российской Федерации, территории которых прилегают к морскому побережью*.

Именно эти компоненты рыбохозяйственной деятельности на различных этапах истории нашей страны способствовали заселению, экономическому и социальному развитию российского Дальнего Востока и других окраинных приморских территорий.

Кроме перечисленных выше, при доработке Концепции исчезла задача *разработки комплексных мер по развитию различных направлений аквакультуры России.* Такое решение было неожиданным, поскольку накануне трансформации Концепции в 2007 г. Минсельхоз России утвердил «Стратегию развития аквакультуры Российской Федерации на период до 2020 года». По-видимому, в данном случае проявились элементы противостояния, которое в то время наблюдалось между Министерством сельского хозяйства Российской Федерации и воссозданным на непродолжительный срок Госкомрыболовством.

Основываясь на финальной версии Концепции, можно прийти к заключению, что уже в начале нынешнего столетия руководство страны решило: 1) отстранить региональные власти от участия в государственном управлении водными биоресурсами; 2) развивать прибрежное рыболовство по остаточному принципу; 3) не уделять внимание развитию береговой инфраструктуры рыбопромышленного комплекса; 4) очистить рыбное хозяйство от социальной составляющей в части приоритетов по обеспечению оптимальной занятости и доходов населения в субъектах Российской Федерации, территории которых прилегают к морскому побережью. Как видно из сопоставления различных редакций Концепции, курс на ущемление интересов населения прибрежных территорий и на понижение социальной значимости рыбного хозяйства был юридически оформлен в 2008 г. Последствия таких решений, негативным образом отразившихся прежде всего на развитии Камчатского края, Сахалинской области и других дальневосточных регионов, по-видимому, требуют отдельного изучения и осмысления.

Реализация Концепции

Рассмотрим исполнение задач* развития рыбного хозяйства Российской Федерации, обозначенных в Концепции, согласно первоначальной редакции Концепции 2003 г.

1. Задача реализована в значительной степени. Нормативная правовая база в области рыбного хозяйства кардинально преобразилась за период действия Концепции. Вышедшее вслед за Концепцией постановление Правительства «О квотах на вылов (добычу) водных биологических ресурсов» от 20.11.2003 г. № 704 вполне отражало сформулированные концептуальные установки. Утвержденный Президентом Российской Федерации 20.12.2004 г. федеральный закон «О рыболовстве и сохранении водных биологических ресурсов» также не слишком отклонялся от основного содержания Концепции. Однако последовавшие затем примерно три десятка дополнений и изменений Закона трудно соотнести с Концепцией. Если накануне ее принятия в отечественном рыболовстве был, если так можно выразиться, нормативный «авитаминоз», то к моменту завершения сроков действия Концепции, особенно начиная с 2008 г., обозначился все более нараставший «гипервитаминоз».

2. Задача реализована частично. Внедрен принцип долгосрочного закрепления долей квот и рыбопромысловых (с 2019 г. — рыболовных) участков за пользователями. Однако механизмы долгосрочного и эффективного управления водными биоресурсами, предполагающие создание преференций для пользователей, в большей степени ориентированных на выполнение государственных задач эффективного развития рыбного хозяйства и рациональное использование водных биоресурсов, не разработаны. Почти 20-летний период стабильных условий пользования водными биоресурсами так и не обозначил главные векторы развития отечественного рыболовства и не привел к принципиальному качественному улучшению параметров рыбного хозяйства России, имеющих стратегическое значение с позиций независимого демократического (т.е. народного) государства. По-видимому, нарастающее осознание руководством страны реального положения дел в рыбной отрасли и послужило одним из побудительных моментов для массированной критики модели «исторического принципа» и внедрения модели «квоты под инвестиции».

* Здесь нумерация задач соответствует первому столбцу таблицы.

Фактически подмена понятий в этом аспекте произошла в лососевом хозяйстве. Рыбопромышленники вместо долгосрочных прав пользования водными биоресурсами, которые в данном случае представлены локальными стадами тихоокеанских лососей, получили права на возможность установки орудий лова в том или ином месте. К тому же фактическую реализация такого права определял ряд дополнительных мер администрирования.

3. Задача не реализована. Основной промысел отечественного флота сосредоточен в ИЭЗ Российской Федерации. Причины этого рассмотрены нами ранее [Макоедов, Кожемяко, 2007]. По-прежнему сложно говорить об эффективной и действительно рациональной эксплуатации водных биоресурсов. Только при промысле минтая — наиболее массового объекта российского рыболовства — выбросы некондиционной рыбы (преимущественно молоди) достигают 20–25 % от объемов фиксируемого вылова*. Не так давно на официальном сайте Росрыболовства была размещена информация о том, что из неиспользуемых учтенных отходов переработки этого вида можно получать более 125 тыс. т рыбной муки. К этому можно приплюсовать еще около 60 тыс. т муки из выброшенной молоди. Потери от неэффективного государственного управления только запасами минтая составляют не менее 25 % общих потребностей страны в рыбной муке. Эти недоработки становятся еще более чувствительными в связи с возросшими в последнее время запросами отечественной аквакультуры на корма российского производства.

4. Задача не реализована. К сожалению, вопрос о соотношении промысловых мощностей и ресурсного потенциала остается без должного внимания и при наблюдаемой активизации строительства рыбопромыслового флота, стимулируемого посредством так называемых инвестиционных квот. Формируемые мощности с учетом сложностей долгосрочного прогнозирования ресурсной базы создают предпосылки для дальнейшего роста промыслового пресса на традиционные востребованные объекты и почти не стимулируют пользователей к увеличению объемов добычи за счет недоосваиваемых запасов и районов промысла. Впрочем, обновить флот значительно сложнее, чем найти ему применение.

5. Задача не реализована. Изъяны прогнозирования возможных объемов вылова водных биоресурсов наиболее зримо проявляются на лососевых путинах [Шунтов и др., 2014, 2015; Шунтов, 2016; Макоедов, Макоедов, 2022; и др.]. Для большинства видов морских гидробионтов из-за менее выраженной визуализации просчетов значительно сложнее оценить действительную результативность прогнозирования.

Научно-технический потенциал рыбохозяйственной науки за время действия Концепции не увеличился, скорее наметились обратные тенденции. Понижен статус большинства НИИ (ТИНРО, ПИНРО, КамчатНИРО, СахНИРО, МагаданНИРО, АтлантНИРО, КаспНИРХ, ГосНИОРХ, АзНИРХ, Госрыбцентр, ЮгНИРО и др.) с исторически заслуженным авторитетом в международном научном сообществе и в рыбацкой среде России. Это привело к заметному ослаблению значимости научных организаций в регионах.

Объективные показатели свидетельствуют о снижении качественного состава руководителей научных учреждений Росрыболовства. Традиционно одним из наиболее сопоставимых критериев оценки деятельности ученых выступает значимость опубликованных ими трудов. В последнее время для оценки такой значимости применяют *индекс Хирша*. В рамках упомянутого критерия сложились определенные градации. Принято считать, что значения индекса Хирша по РИНЦ** от 0 до 2 соответствуют научной активности начинающего ученого; от 3 до 6 — научной активности кандидата наук; от 7 до 10 — научной активности доктора наук; от 11 до 15 — научной активности известного ученого; от 16 и выше — научной активности ученого с мировым именем.

* Такие данные были публично доложены представителями погранслужбы ФСБ на одном из заседаний Дальневосточного рыбохозяйственного совета в 2018 г.

** Российский индекс научного цитирования.

При сопоставлении неперсонифицированных оценок научной активности тех, кто руководил отраслевыми НИИ на старте Концепции и после ее реализации, очевидно преимущество первой группы (рис. 1). Средние значения обсуждаемого параметра научного руководства (руководители, научные руководители, научные координаторы и заместители по научной работе) некоторых НИИ, ставших в результате реорганизации филиалами ВНИРО, превышают показатели последнего (рис. 2). Более чем в половине филиалов средние значения, характеризующие научную активность (или, другими словами, научную состоятельность) научного руководства, в 2021 г. соответствовали лишь уровню кандидата наук (27 %) и начинающего ученого (27 %). И это при том, что существующие требования к докторским и тем более кандидатским диссертациям стали ниже, чем были в начале нынешнего столетия. Значительную часть исследователей, особенно начинающих и, как ни странно, руководителей научных направлений и/или структурных научных подразделений, лишили статуса научного сотрудника. Из обихода сформированных в ходе реорганизации филиалов убрали такое ключевое понятие, как «лаборатория».

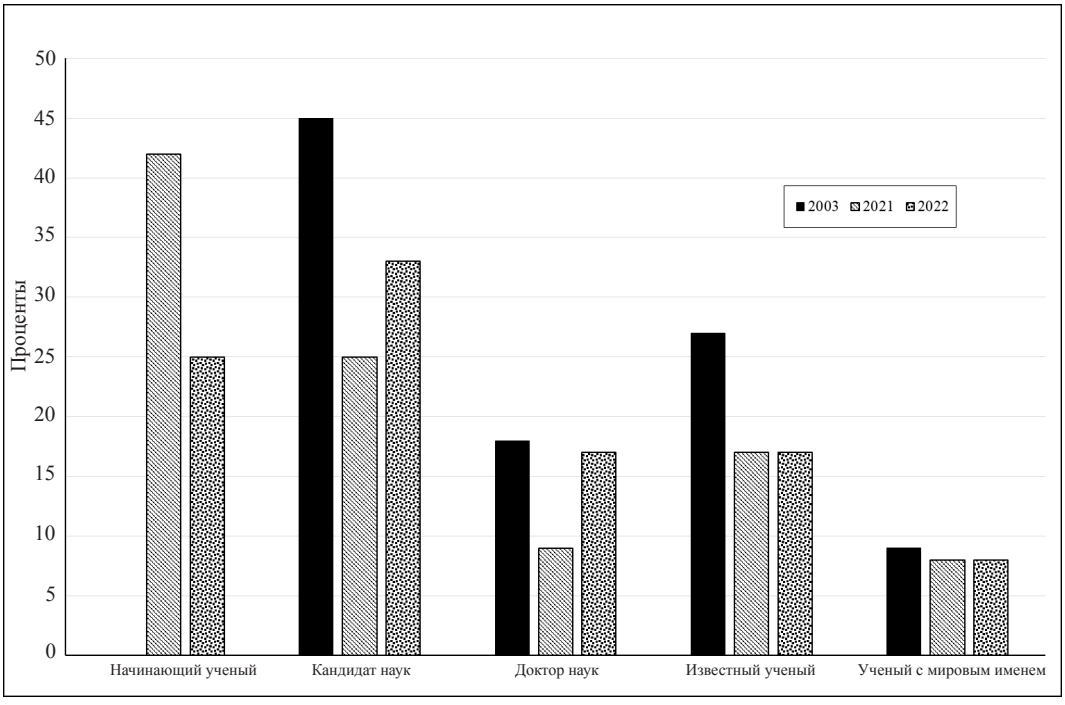


Рис. 1. Распределение руководителей рыбохозяйственных НИИ по значению индекса Хирша

Fig. 1. Distribution of the heads of the fisheries research institutes by Hirsch index of citing

На этапе подготовки проекта Концепции автору, как заместителю председателя Госкомрыболовства, курировшему деятельность отраслевых НИИ, общая ситуация в них представлялась далекой от совершенства [Макоедов, Дягилев, 2002]. Однако невозможно было предположить, что в результате реализации Концепции развития рыбного хозяйства России подавляющее большинство директоров институтов будут фактически выдворены из рыбохозяйственной науки, а более 40 % вновь назначенных руководителей ведомственных научных учреждений, многие из которых до этого не были связаны не только с рыбохозяйственной наукой, но и вообще с рыбной отраслью, будут представлены «начинающими учеными». В то же время произошедшая деквалификация руководства не помешала некоторым филиалам существенно расширить зоны своего влияния.

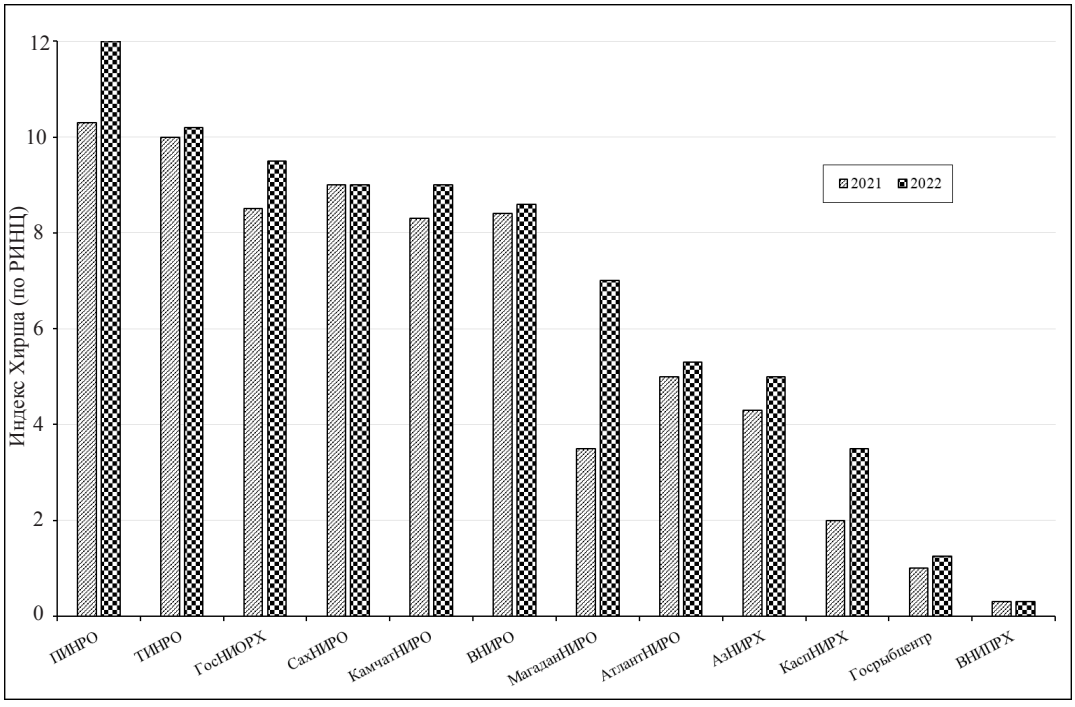


Рис. 2. Средние значения индекса Хирша у научного руководства отраслевых НИИ
Fig. 2. Average values of Hirsch index for the scientific management of the fisheries research institutes

В 2022 г. обсуждаемые показатели несколько улучшились, но это вряд ли можно связывать с повышением личного профессионального уровня руководящих сотрудников. Широкий размах получила практика коллективной авральной подготовки публикаций и диссертационных работ некоторым менеджерам. Беспрецедентных размеров достигла частота кадровых перестановок руководителей научных подразделений.

Система образовательных учреждений рыбохозяйственного комплекса также переживает не лучшие времена. Некоторые вузы в период действия Концепции утратили ведомственную принадлежность.

6. Задача реализована частично. Несомненно, в плане борьбы с ННН-промыслом в России произошли существенные позитивные изменения. В настоящее время уже никто не говорит, как в начале нынешнего столетия, о кратном превышении установленных объемов при добыче большинства видов морских гидробионтов. Хотя, как было отмечено выше, до сих пор не решены вопросы с выбросами некондиционных особей и прилова. Значительно сложнее обстоят дела с охраной запасов и соблюдением правил рыболовства на лососевых путинах. По-видимому, наиболее показательна в этом отношении Сахалинская область, поскольку именно здесь произошло резкое сокращение объемов добычи горбуши и подавляющая часть рыбопромышленных предприятий — пользователей рыболовными участками — фактически лишена возможности вести промысел. Наблюдаемая ситуация, когда рыбаки (осуществляющие промышленный вылов и любители) массово нарушают правила рыболовства, лишний раз свидетельствует о наличии глубоких противоречий в современном лососевом хозяйстве. В значительной мере это обусловлено недоучетом биологических особенностей тихоокеанских лососей при организации их промысла, а также отсутствием интереса у отраслевых ученых к планомерному изучению современного состояния и разработке перспективных моделей дальнейшего развития лососевого хозяйства Дальнего Востока. Подробнее этот аспект рассмотрен ранее [Макоедов и др., 2006; Макоедов, Кожемяко, 2007].

Еще одним объектом, заслуживающим особого внимания в плане охраны, являются осетровые рыбы. Несмотря на 20-летний мораторий на промышленный вылов этих рыб, продукцию из них можно встретить во многих торговых точках европейской части страны. Причем не только на рынках, но даже в некоторых сетевых магазинах. Если верить сопроводительным документам, вся осетровая продукция получена из искусственно выращенных рыб. Однако внешний вид товара, выложенного на прилавки, со всей очевидностью свидетельствует о том, что жизнь этих особей прошла вне аквакультурных предприятий (рис. 3, 4).

Рис. 3. Осетровая продукция на одном из рынков России
Fig. 3. Sturgeon products on a fish market in Russia

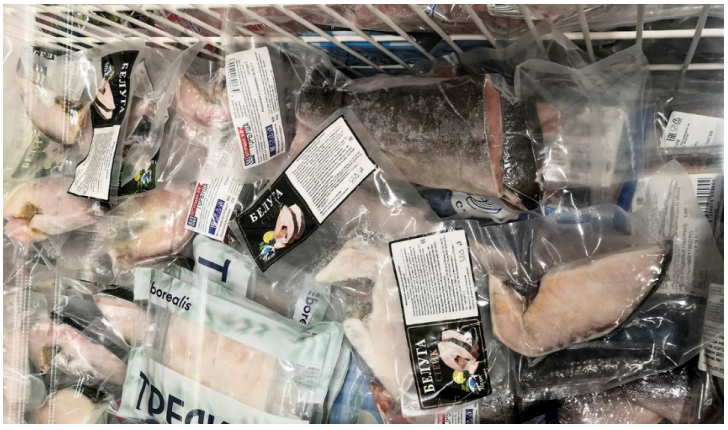


Рис. 4. Осетровая продукция в одном из сетевых магазинов России
Fig. 4. Sturgeon products in a chain store in Russia

Современное российское законодательство и правоприменительная практика выстроены таким образом, что чем более явный и существенный вред наносят природе, государству и обществу, тем сложнее наказать тех, кто в этом виновен. Поймавшим или собравшим оставшиеся на берегу после морского отлива 20–30 рыбин для питания своей семьи присуждают огромные штрафы и даже лишают свободы, а создающих многотонные свалки поротой рыбы возле прибрежных поселков, где каждый человек на виду, причисляют к неустановленным лицам. Прекращено практиковавшееся в советское время действенное материальное стимулирование инспекторов рыбоохраны, соотносимое с эффективностью их работы.

7. Задача не реализована. Если, конечно, не считать ее результатом практически полное отстранение региональных органов государственной власти от процессов, связанных с управлением водными биоресурсами. По-видимому, в настоящее время лишь у тех субъектов Российской Федерации, где осуществляют промысел анадромных

рыб, оставили полномочие организовывать работу соответствующих региональных комиссий. При этом действительная роль местных администраций в подготовке и принятии решений ничтожна.

8. Задача реализована. Проведено четкое разграничение полномочий федеральных органов исполнительной власти, обеспечивающих охрану рыбных запасов. Эффективность контроля, в особенности осуществляемого Пограничной службой ФСБ, выросла.

9. Задача реализована частично. Значительно увеличено количество предприятий по искусственному воспроизводству рыбных запасов. При этом запасы большинства водных биоресурсов, воспроизводимых искусственно, судя по статистике вылова, не особо выросли, а в некоторых случаях (например, горбуша Сахалино-Курильского региона) даже сократились. Рекордные уловы тихоокеанских лососей, прежде всего на Камчатке, полностью зависят от естественного воспроизводства природных популяций.

Отдельного рассмотрения заслуживает ситуация с искусственным воспроизводством водных биоресурсов в целях компенсации ущерба водным экосистемам при проведении различных промышленных работ (дноуглубительные работы, строительство, нефте- и газодобыча и т.п.).

10. Задача реализована частично. Фактическое развитие аквакультуры в России существенно отстает от разработанных мер по ее развитию. Согласно упомянутой выше «Стратегии развития аквакультуры Российской Федерации на период до 2020 года», общий объем производства по всем направлениям аквакультуры планировали довести в 2012 г. до 260 тыс. т, а в 2020 г. — до 410 тыс. т.

По данным ФАО производство продукции аквакультуры в России составляло: в 2003 г. 108,7 тыс. т; в 2012 г. 146,4 тыс. т (рис. 5). По данным ВНИРО и ФАО в 2019 г. произведено 248,3 тыс. т, а в 2020 г. — 291,2 тыс. т*. Соответственно, плановые показатели Стратегии были исполнены в 2012 г. на 56 %, а в 2020 г. — на 71 %.

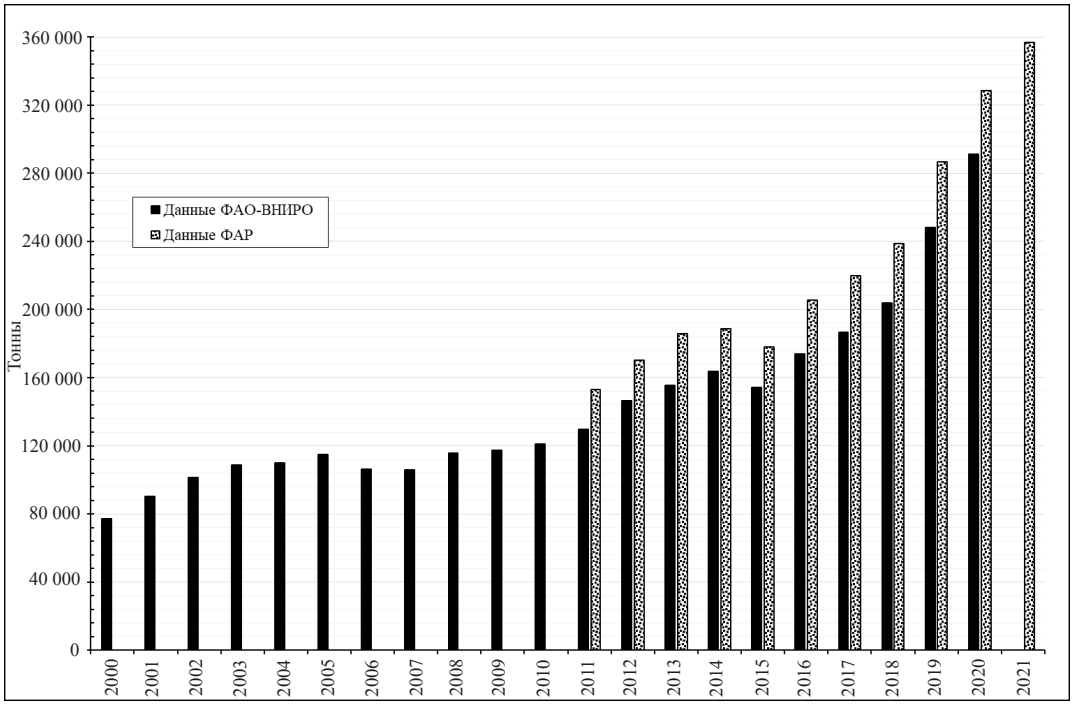


Рис. 5. Продукция аквакультуры в России
Fig. 5. Aquaculture products in Russia

* Статистические сведения по рыбной промышленности России 2018, 2019 гг. М.: ВНИРО, 2020. 88 с.; Статистические сведения по рыбной промышленности России 2019, 2020 гг. М.: ВНИРО, 2021. 90 с.

Однако, как следует из материалов к заседанию и протокола коллегии Росрыболовства от 23.04.2021 г., производство товарной аквакультуры в 2020 г. превысило 328 тыс. т. А в 2019 г. оно составляло 288 тыс. т [https://fish.gov.ru/about/kollegiya-rosrybolovstva/ Обращение 29.08.2022 г.]. Только теперь в общий объем продукции товарной аквакультуры включают массу посадочного материала. В 2012–2020 гг. это дало прибавку товарной продукции на 25,0–38,5 тыс. т. В «Итогах деятельности Федерального агентства по рыболовству в 2021 году» общие объемы товарной аквакультурной продукции указаны на уровне 356,6 тыс. т [https://fish.gov.ru/about/kollegiya-rosrybolovstva/ Обращение 29.08.2022 г.]. Согласно данным статистики, среднегодовой прирост аквакультурной продукции в период с 2001 по 2010 г. находился на уровне около 5 %, а в период с 2011 по 2021 г. — около 9 % (рис. 6).

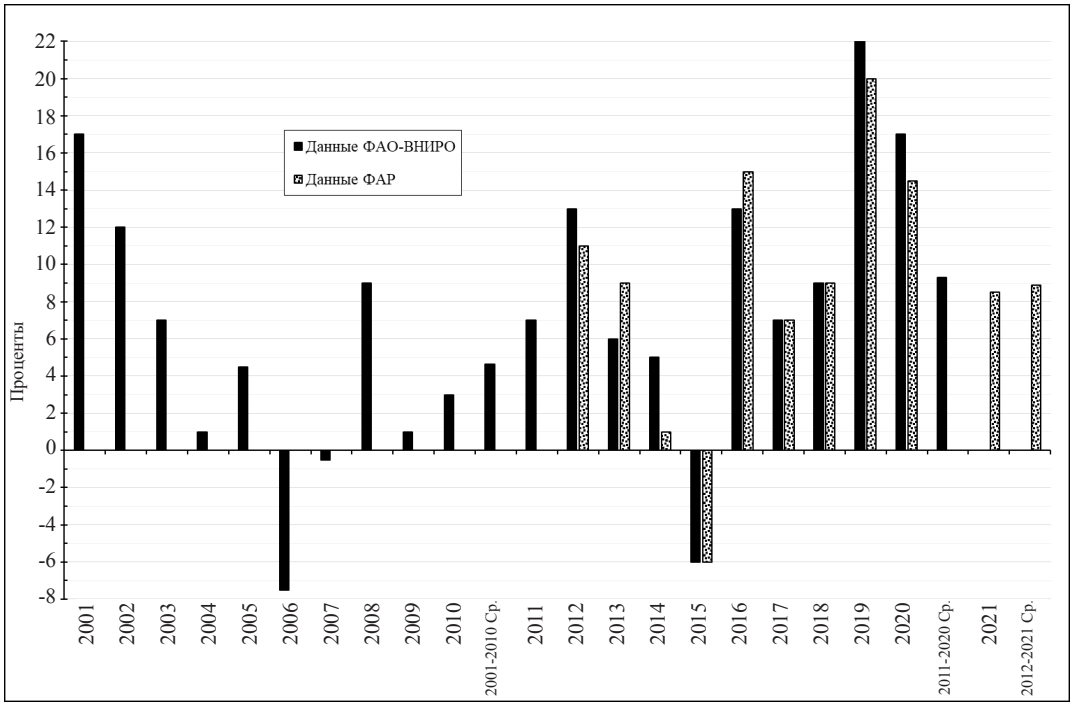


Рис. 6. Прирост продукции аквакультуры в России по отношению к предыдущему году

Fig. 6. Increase in aquaculture production in Russia relative to the previous year

11. Задача не реализована. Более того, как было отмечено выше, ее исключили из переработанного в 2008 г. варианта Концепции. Ситуация с прибрежным рыболовством значительно ухудшилась по сравнению с периодом формирования и начала действия Концепции. Одним из недавних показательных примеров сложившегося положения стали события, связанные с переработкой печени трески в море на Северном рыбохозяйственном бассейне.

12. Задача реализована частично. Преимущественное развитие получили береговые предприятия по переработке тихоокеанских лососей. Под влиянием инвестквот этот процесс затронул мощности для переработки объектов океанического промысла. Наиболее остро в этом плане обозначен вопрос применительно к основному объекту российского рыболовства — минтаю. Кроме рыбопереработки, прочие составляющие береговой инфраструктуры рыбопромышленного комплекса (портовые сооружения, судоремонт, производство сетеснастных материалов, тары и т.п.) заметного развития в период действия Концепции не получили.

13. Задача реализована частично. Важный и нужный принцип государственной поддержки отечественного судостроения*, выраженный посредством весьма обременительного наделения рыбопромышленных предприятий инвестквотами, сужает потенциальные возможности технического перевооружения рыбопромыслового флота и закладывает основу для возникновения новых серьезных противоречий, препятствующих системному решению других задач по эффективному развитию рыбного хозяйства страны. Государственная поддержка рыбной отрасли в том или ином виде полезна не только для стимулирования судостроения и строительства береговых перерабатывающих предприятий**. Если речь идет о реализации поддержки посредством формирования преференций в плане пользования водными биоресурсами, то почему бы не распространить такой подход на решение других государственных задач *именно* в рыбохозяйственной сфере (глубокая и безотходная переработка уловов; расширение ассортимента и насыщение отечественной рыбопродукцией внутреннего рынка; обеспечение занятости населения прибрежных приморских территорий; справедливая оплата труда низовых звеньев и т.д. и т.п.). Во всех случаях решать подобные задачи можно через систему взаимоувязанных и *экономически обоснованных* коэффициентов.

Возможность применения таких коэффициентов хорошо корреспондируется с исходным содержанием, заложенным в основу исторического принципа при его формировании, как *последующего* расчета долей квот с учетом фактических показателей работы, представляющих государственный интерес, за *предыдущий* отрезок времени. Можно вспомнить, что на первом этапе закрепления долей с 2004 г. в качестве наиболее государственно значимого действия руководством страны были признаны аукционные платежи за предыдущие 2001–2003 гг. *Государство может и обязано передавать свою собственность — водные биоресурсы — в пользование преимущественно тем, кто более всего учитывает государственные интересы в процессе пользования этими ресурсами.* В противном случае исторический принцип пользования водными биоресурсами теряет смысл, что и происходит в настоящее время. На различных этапах задачи государства в сфере рыболовства, а следовательно, и показатели государственной значимости, будут меняться. Вряд ли стране потребуется бесконечное количество новых рыбодобывающих судов и рыбоперерабатывающих предприятий на берегу, слабо обеспеченных местной рабочей силой, с весьма непростыми логистическими схемами транспортировки продукции, завоза материалов, оборудования и сезонных работников.

При таком подходе реализация стратегических и тем более тактических государственных задач могла бы носить эволюционный (плавный), а не революционный (взрывной) характер. При этом скорость процессов вполне можно регулировать.

Не проработан в должной мере вопрос о соответствии ресурсного потенциала отечественного рыболовства (особенно на перспективу) и создающихся промысловых и перерабатывающих мощностей.

14. Задача реализована частично. Широко разрекламированная на определенном этапе попытка воссоздания сети специализированных рыбных магазинов не дала устойчивых положительных результатов. Можно отметить развитие некоторых специализированных магазинов, реализующих различную рыбопродукцию («Красная икра», «Ла Маре», «Икорный», «Рыбоедовъ» и др.), но до размаха легендарных магазинов «Океан» им пока далеко. По-видимому, в качестве структур, определяющих современный оте-

* По-видимому, утвержденная указом Президента от 31.07.2022 г. № 512 «Морская доктрина Российской Федерации» снимает многие вопросы критиков так называемого второго этапа инвестквот. Государство возвращает рыбопромысловым судам двойное назначение [Макоедов, Кожемяко, 2007].

** На рубеже 1950–1960-х гг. активное развитие переработки уловов (в том числе и тихоокеанских лососей) на судах привело к резкому снижению поставок сырья для береговых рыбозаводов и стало одной из причин массового закрытия приморских поселений, особенно на Камчатке [Трагедия камчатского берега, 2017].

чественный рынок рыбных товаров, и далее будут выступать крупные торговые сети. В рыбохозяйственном аспекте среди многочисленных требований сетевой розничной торговли к поставщикам продукции можно выделить две наиболее примечательные. Во-первых, необходимо круглогодичное присутствие товара в магазинах. Поэтому в наиболее доступных для нашего населения сетевых магазинах практически отсутствует свежая и охлажденная рыбопродукция из отечественных уловов, поскольку добыча большинства видов водных биоресурсов естественного происхождения носит выраженный сезонный характер.

Во-вторых, поставщик, желающий сотрудничать с сетевыми магазинами, должен обеспечить определенную норму выручки с конкретной полки магазина. По этой причине производителям продукции с относительно невысокой стоимостью и относительно небольшими объемами путь на прилавки сетевых магазинов фактически закрыт. Данное ограничение существенно сдерживает выпуск новых товаров, особенно в части эффективных биологически активных добавок, косметических средств и других действительно инновационных продуктов переработки водных биоресурсов.

В среднем доля торговли в конечной стоимости рыбопродукции составляет около 40 %, а тем, кто выловил и переработал, достается примерно 20 % [Макоедов, Кожемяко, 2007]. При таком соотношении сложно рассчитывать на приток желающих заниматься рыболовством и рыбопереработкой.

Значительная часть прибыли от деятельности большинства общероссийских торговых сетей уходит из тех регионов, где расположены магазины. В некоторых случаях до недавнего времени основная прибыль и вовсе оседала за рубежом. Вряд ли обсуждаемая задача на старте предполагала именно такой результат.

15. Задача реализована. Современная система информационного обеспечения рыбного хозяйства существенно отличается от таковой в начале столетия. Тем не менее можно отметить некоторые недочеты. Например, при развитой системе сбора информации на промыслах держатель этой информации — Росрыболовство — в недостаточной мере представляет оперативные аналитические сведения о вылове водных биоресурсов.

16. Задача не реализована. Более того, именно на этом направлении нанесен наиболее чувствительный стратегический удар по рыбному хозяйству нашей страны. Нынешнюю ситуацию по вовлечению местного населения в рыбохозяйственную деятельность следует считать катастрофической.

Исторически рыболовство было именно тем стержнем, вокруг которого формировался жизненный уклад жителей прибрежных поселений. Люди здесь не только добывали продукцию для собственного потребления, но и имели очень достойные заработки, выступавшие действенной альтернативой удаленности от так называемых центров цивилизации и потребления. Отторжение местного населения от рыболовства и переработки — это, как свидетельствует история, самый короткий путь к деградации самих поселений, а следовательно, и к обезлюдению окраинных приморских территорий России.

По-видимому, определенным прогрессом в плане доступа местного населения к вылову рыбы для собственного потребления можно считать так называемый проект «три хвоста». Данный проект позволил значительно снизить проявление сегрегации прибрежных жителей по национальному признаку при осуществлении рыболовства для личных нужд. Игнорирование исторически сложившихся традиций и устоев в этой сфере человеческой деятельности и выраженные преференции для коренных малочисленных народов Сибири и Дальнего Востока создают очевидные предпосылки для разжигания межнациональных конфликтов, формирует деструктивные тенденции, направленные на подрыв единства нашей страны.

Заключение

Таким образом, из 16 задач в полной мере реализованы лишь 3 (19 %), частично реализованы 7 (44 %), не реализованы 6 (37 %). Можно заключить, что на протяже-

нии 2004–2020 гг. события, происходившие в рыбном хозяйстве страны, были весьма опосредованно сопряжены с целями и задачами Правительства Российской Федерации, представленными в Концепции.

Как видно из истории трансформирования Концепции, в 2008 г. был юридически обозначен курс на ущемление интересов населения прибрежных территорий и на понижение социальной значимости рыбного хозяйства.

История реализации Концепции в полной мере демонстрирует основные особенности и роль экономического планирования в нашем государстве.

Дополнительно можно заметить, что Федеральное агентство по рыболовству, видимо, не считает, что ведомственная наука способна обеспечить надежную научную основу для формирования перспективных проектов стратегического и тактического развития отрасли. Выше была упомянута результативность работы ВНИЭРХ на этапе разработки проекта Концепции. Все последующие значимые для рыбного ведомства программные документы [Стратегия развития рыбохозяйственного комплекса Российской Федерации на период до 2020 года; Стратегия развития рыбохозяйственного комплекса Российской Федерации на период до 2030 года] разрабатывали практически без участия отраслевых НИИ. Вполне закономерно, что без надежной научной основы нельзя рассчитывать на эффективное планирование в рыбном хозяйстве. Именно об этом свидетельствуют итоги реализации перечисленных выше программных документов, срок действия которых завершен.

Хотелось бы надеяться, что предложенная оценка исполнения Концепции окажется полезной при подготовке и реализации последующих программных документов, затрагивающих различные вопросы рыбохозяйственной деятельности и государственного управления водными биоресурсами.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражают глубокую признательность рецензентам. Их конструктивные замечания в значительной мере способствовали повышению качества данной статьи.

The authors are grateful to the reviewers, whose constructive comments have contributed greatly to improvement of the article.

Финансирование работы (FUNDING)

Публикация подготовлена в рамках реализации ГЗ ЮНЦ РАН, № гр. проекта 122020100328-1.

The publication is prepared within the framework of the state project № 122020100328-1 and funded from the State Budget of the Southern Scientific Center of the Russian Ac. Sci.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Автор заявляет, 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.

The author 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).

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 partially posted earlier in mass-media on the portals fishnews.ru and fishkamchatka.ru.

Список литературы

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., Дягилев С.Е. Оптимизация деятельности научно-исследовательских институтов Госкомрыболовства: объективная неизбежность // Вопр. рыб-ва. — 2002. — Т. 3, № 3(11). — С. 380–392.

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

Макоедов А.Н., Макоедов А.А. Динамика численности тихоокеанских лососей (Oncorhynchus, Salmonidae) российского происхождения и перспективы их добычи // Вестн. КамчатГТУ. — 2022. — № 60. — С. 84–97. DOI: 10.17217/2079-0333-2022-60-84-97.

Трагедия камчатского берега / автор-составитель С.И. Вахрин. — СПб. : Свое издательство, 2017. — 496 с.

Шунтов В.П. Концептуальные заметки об управлении биологическими ресурсами, рациональном и устойчивом рыболовстве // Вопр. рыб-ва. — 2016. — Т. 17, № 1. — С. 5–19.

Шунтов В.П., Темных О.С., Шевляков Е.А. «Провальная» лососевая путина–2014: ожидаемый общий результат и более благоприятная оценка на путину–2015 // Бюл. № 9 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — С. 3–10.

Шунтов В.П., Темных О.С., Шевляков Е.А. Лососевая путина–2015: успехи и неудачи, контрасты «Север-Юг» // Бюл. № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2015. — С. 3–15.

References

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 Diaghilev S.E. Optimization of the activities of research institutes of the State Fisheries Committee: an objective inevitability, *Vopr. Rybolov.*, 2002, vol. 3, no. 3(11), pp. 380–392.

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. and Makoedov, A.A., Sopulation dynamics and catch prospects of russian pacific salmon (Ohcorhynchus, Salmonidae), *Vestn. Kamchatskogo Gos. Tekh. Univ.*, 2022, no. 60, pp. 84–97. doi 10.17217/2079-0333-2022-60-84-97

Vakhrin, S.I., *Tragediya kamchatskogo berega* (The tragedy of the Kamchatka coast), St. Petersburg: Svoye izdatel'stvo, 2017.

Shuntov, V.P., Conceptual notes on the management of biological resources, rational and sustainable fisheries, *Vopr. Rybolov.*, 2016, vol. 17, no. 1, pp. 5–19.

Shuntov, V.P., Temnykh, O.S., and Shevlyakov, E.A., "Failed" salmon fishing season–2014: the expected overall result and a more favorable assessment for the fishing season–2015, 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. 3–10.

Shuntov, V.P., Temnykh, O.S., and Shevlyakov, E.A., Salmon fishing season–2015: successes and failures, North-South contrasts, 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. 3–15.

Doklad ob osnovnykh rezul'tatakh nauchnykh rybokhozyaystvennykh issledovaniy, vypolnennykh v ramkakh otraslevoy programmy "Nauchno-tekhnicheskoye obespecheniye razvitiya rybnoy otrasli Rossii v 2001 godu" (Report on the main results of scientific fishery research carried out within the framework of the industry program "Scientific and technical support for the development of the fish industry in Russia in 2001"), Moscow, 2002.

Statisticheskiye svedeniya po rybnoy promyshlennosti Rossii 2018, 2019 gg. (Statistical information on the fishing industry in Russia 2018, 2019), Moscow: VNIRO, 2020.

Statisticheskiye svedeniya po rybnoy promyshlennosti Rossii 2019, 2020 gg. (Statistical information on the fishing industry in Russia 2019, 2020), Moscow: VNIRO, 2021.

Поступила в редакцию 25.08.2022 г.

После доработки 31.08.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

The article was submitted 25.08.2022; approved after reviewing 31.08.2022; accepted for publication 1.09.2022

Известия ТИНРО

2022 **Том 202, вып. 3. С. 737–739.**

Izvestiya TINRO, 2022, Vol. 202, No. 3, pp. 737–739.

РЕЦЕНЗИИ
REVIEWS

РЕЦЕНЗИЯ НА СТАТЬЮ В.Н. ДОЛГАНОВА (ИЗВЕСТИЯ ТИНРО. 2022. Т. 202, ВЫП. 2. С. 245–254)

Л.А. Животовский[1, 2]*

[1] Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 105187, г. Москва, Окружной проезд, 19;

[2] Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, 119991, г. Москва, ул. Губкина, 3

Основная тема статьи В.Н. Долганова [2022] — происхождение лососевых рыб, многие из которых являются анадромными — размножающимися в пресной воде рек и озер и нагуливающимися в море. Наличие анадромных и диадромных видов рыб, т.е. обитающих в двух средах — солено- и пресноводной, завязано на важные проблемы: эволюцию миграций у рыб, перенос биологически важных веществ между средами, функционирование экосистем, оценки запасов водных биологических ресурсов, их промысла, воспроизводства и охраны и др. Теоретически нерешенным остается, в частности, дискуссионный вопрос о генезисе лососеобразных (отряд Salmoniformes, часть видов из которых — пресноводные, а часть — анадромные): является ли их общий предок морского или пресноводного происхождения?

В статье В.Н. Долганова [2022] критикуется подход Л.А. Животовского [2015] к решению вопроса о пресноводном генезисе Salmoniformes, учитывающий генетическую историю таксонов: молекулярную филогению, происхождение путем полногеномной дупликации, вероятностную оценку их происхождения. Не касаясь общих аргументов «морской» и «пресноводной» точек зрения, подробно рассмотренных в статьях Л.А. Животовского, В.Н. Долганова и в цитируемых ими научных публикациях, укажем на основные недочеты в статье В.Н. Долганова [2022] и в высказанных там аргументах против пресноводного происхождения лососевых рыб.

1. Пресноводное или морское происхождение лососеобразных? Первое и главное при ответе на этот вопрос — определить филогенетически близкие к Salmoniformes формы, в первую очередь — сестринскую, и оценить их генезис. Основных кандидатов на роль сестринского к лососеобразным таксона — два: корюшкообразные (Osmeriformes), у которых есть морские формы, и щукообразные (Esociformes), которые являются пресноводными.

В зависимости от того, какой из этих таксонов сестринский, чаша весов склонится в пользу морского либо пресноводного генезиса лососевых рыб. В.Н. Долганов разделяет взгляд на близость Osmeriformes к лососеобразным и, соответственно, морской генезис Salmoniformes. Однако современные методы молекулярной филогении доказали, что именно щукообразные, а не корюшковые являются сестринской кладой к лососеобразным [López et al., 2004; Нельсон, 2009, с. 280; Near et al., 2012; Davidson,

* *Животовский Лев Анатольевич, доктор биологических наук, заведующий лабораторией, levazh@gmail.com.*

© Животовский Л.А., 2022

2013; Betancur-R et al., 2017]. В.Н. Долганов заключает (с. 247): «*Если в пределах надотряда Protacanthopterygii анализировать лососеобразных только совместно с щукообразными, то их генезис получается пресноводным, но при анализе всего надотряда он морской*». Безусловно, их надо анализировать совместно, как сестринские формы, что по указанной логике В.Н. Долганова влечет вывод о пресноводном происхождении Salmoniformes [см. Dodson et al., 2009; Davidson, 2013; Животовский, 2015].

2. О филогенетическом положении и возрасте сахалинского тайменя. Ошибочно представление В.Н. Долганова о возрасте и филогенетическом положении рода Parahucho с единственным представителем — сахалинским тайменем *P. perryi*: «*Возраст Parahucho составляет 40 млн лет, а роды Hucho и Brachymystax сформировались всего 2–3 млн лет назад*» [Долганов, 2022, с. 249]. Сказанное можно понять так: сахалинский таймень гораздо древнее видов *Hucho* и *Brachymystax*. Но это не так, на деле «2–3 млн лет» означают лишь время дивергенции этих родов, но не возраст клады *Hucho+Brachymystax*. Действительно, согласно А.Г. Осинову [2004]: «*По аллозимным данным их [Hucho и Brachymystax] расхождение произошло 1–2 млн лет назад [Осинов, 1991], а по митохондриальным — 2–3 млн лет назад [Shed'ko et al., 1996]*». Более того, согласно молекулярно-генетическим датировкам появление сахалинского тайменя датируется не 40 млн лет, а гораздо позже — около 27 млн лет назад [Crête-Lafrenière et al., 2012]. Эта оценка также дополняется находкой ископаемой рыбы в Агневской свите на о. Сахалин (возраст 16–19 млн лет), отнесенной к *Parahucho* spp. [Назаркин, 2000]. На эволюционном древе лососевых рыб сахалинский таймень занимает промежуточное положение между кладой *Salvelinus+Oncorhynchus* и родом *Salmo* [см. Животовский, 2015].

3. О времени формирования анадромности у лососевых рыб. В.Н. Долганов допустил невнимательность при прочтении критикуемой статьи и вывел из этого ошибочное заключение. Речь идет о филогении лососевых рыб, данной в статье Л.А. Животовского [2015] и частично скопированной на с. 248 статьи В.Н. Долганова [2022]. В.Н. Долганов критикует местоположение «вертикальной стрелки» на этой филогенетической схеме, будто бы она ошибочно указывает момент появления анадромности у отряда лососеобразных: «*...предполагаемую «точку формирования анадромности» следует перенести на более раннее время... Отсутствие пресноводных лососеобразных до «точки возникновения анадромности» делает выводы Л.А. Животовского [2015] о времени появления у них анадромности бездоказательными*». Однако в скопированном В.Н. Долгановым примечании к схеме ясно сказано, что в публикации Л.А. Животовского [2015] эта вертикальная стрелка отмечает время появления анадромности не у всех лососеобразных, а лишь у видов подсемейства Salmoninae: «*Вертикальная стрелка после точки 5 — возникновение анадромности у видов Salmoninae*» [Долганов, 2022: подпись к рисунку, с. 248]. Аналогичная невнимательность приведена на с. 248 статьи В.Н. Долганова: «*Также для доказательства пресноводного происхождения лососеобразных рыб пресноводные ныне таймени рода Hucho и ленки рода Brachymystax* [не относящихся к Salmoninae] *помещены на филогенетической схеме до «точки появления анадромности*». Подобная невнимательность повторяется в очередной раз на с. 248: «*Сиги подсемейства Coregoninae также считаются пресноводными [Животовский, 2015], хотя они являются экологическим аналогом гольцов рода Salvelinus, помещенных в группу анадромных рыб*». Однако в публикации Л.А. Животовского [2015] ***нет ни слова о пресноводности сигов***. И быть не могло, так как это общеизвестно, что сиговые (Coregoninae) — полупроходные рыбы. У этого подсемейства анадромность возникла независимо от анадромности Salmoninae [Davidson, 2013]. И вообще, диадромность может возникать независимо в разных таксонах рыб [McDowall, 1997].

Список литературы

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.

Животовский Л.А. Генетическая история лососевых рыб рода Oncorhynchus // Генетика. — 2015. — Т. 51, № 5. — С. 584–599. DOI: 10.7868/S0016675815050100.

Назаркин М.В. Миоценовые рыбы из агневской свиты острова Сахалин: фауна, систематика и происхождение : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — СПб., 2000. — 22 с.

Нельсон Д.С. Рыбы мировой фауны : моногр. — М. : КД Либроком, 2009. — 876 с.

Осинов А.Г. Лососевые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes): происхождение, эволюция, филогения, систематика, охрана : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 2004. — 48 с.

Betancur-R R., Wiley E.O., Arratia G. et al. Phylogenetic classification of bony fishes // BMC Evolutionary Biology. — 2017. — Vol. 17(1). — P. 162–202. DOI: 10.1186/s12862-017-0958-3.

Crête-Lafrenière A., Weir L.K., Bernatchez L. Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: A more complete picture from increased taxon sampling // PLoS One. — 2012. — Vol. 7. — e46662. DOI: 10.1371/journal.pone0046662.

Davidson W.S. Understanding salmonid biology from the Atlantic salmon genome // Genome. — 2013. — Vol. 56, № 10. — P. 548–550. DOI: 10.1139/gen-2013-0163.

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.

López J.A., Chen W.-J., Orti G. Esociform phylogeny // Copeia. — 2004. — № 3. — P. 449–463. DOI: 10.1643/CG-03-087R1.

McDowall R.M. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis // Reviews in Fish Biology and Fisheries. — 1997. — Vol. 7. — P. 443–462.

Near Th.J., Eytan R.I., Dornburg A. Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification // PNAS. — 2012. — Vol. 109(34). — P. 13698–13703. DOI: 10.1073/pnas.1206625109.

Поступила в редакцию 31.08.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

The article was submitted 31.08.2022;
accepted for publication 1.09.2022