



ISSN 1606-9919

Научный журнал

ИЗВЕСТИЯ ТИНРО

2023. Том 203, вып. 2

Год основания 1928



Известиям ТИНРО 95 лет
IZVESTIYA TINRO

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

Импакт-фактор РИНЦ: 0,714

Периодичность: 4 раза в год

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

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

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ 249

Макоедов А.Н., Макоедов А.А. Нерка российского происхождения: на что рассчитывать рыбакам? 249

Островский В.И. Причины изменчивости урожайности поколений амурской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) 264

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Анализ состояния запасов нерки (*Oncorhynchus nerka*) реки Большой (западная Камчатка) в период 1929–2022 гг. 281

Ельников А.Н., Зеленихина Г.С., Зелеников О.В. Сравнительная характеристика производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* бассейна озера Сопочного 302

Каев А.М., Ромасенко Л.В. Численность и некоторые показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* сахалинского побережья Татарского пролива ... 309

Ившина Э.Р., Мухаметов И.Н. Распределение тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* на северо-восточном шельфе о. Сахалин в современный период 325

Бадаев О.З., Черниенко И.С., Овсянникова С.Л. Сравнительный анализ оценок возраста черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* северо-западной части Тихого океана на основе различных методических подходов 342

Черноиванова Л.А. Особенности линейного роста и формирования годового кольца на чешуе тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* в заливе Петра Великого 357

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ 371

Петров Е.А., Купчинский А.Б., Овдин М.Е. Северо-восточное побережье оз. Байкал как место обитания байкальской нерпы *Pusa sibirica* в летний период 371

Левченко Е.В., Сабитова Л.И., Паренский В.А., Звалинский В.И. Межгодовая динамика растворенных форм углерода и азота в зоне обитания прибрежных растительных сообществ (залив Петра Великого Японского моря) 392

АКВАКУЛЬТУРА 413

Макоедов А.Н., Матишов Г.Г., Пономарева Е.Н., Бердников С.В. Аквакультура на юге России 413

Калинина М.В., Табельская А.В., Сухин И.Ю. Роль внешних факторов при культивировании тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* в питомнике Приморья. 1. Влияние температуры на скорость развития, рост и выживаемость эмбрионов и личинок 427

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ 443

Кулик В.В., Алферов А.И., Горюнов М.И. Оценка максимального устойчивого улова малоглазого макруруса *Albatrossia pectoralis* (Macrouridae) на Дальнем Востоке России на основе байесовской продукционной модели JABBA 443

BIOLOGICAL RESOURCES 249

Makoev A.N., Makoev A.A. Sockeye salmon of Russian origin: what can fishermen count on? 249

Ostrovsky V.I. Reasons for variance of year-class strength for the Amur pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) 264

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Analysis of state for the stocks of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Bolshaya River (western Kamchatka) in 1929–2022 ... 281

Elnikov A.N., Zelenikhina G.S., Zelennikov O.V. Comparative characteristics for producers of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the basin of Lake Sopotchnoe 302

Kaev A.M., Romasenko L.V. Abundance and some parameters of reproduction for pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* on Sakhalin coast of the Tatar Strait 309

Ivshina E.R., Mukhametov I.N. Spatial distribution of pacific herring *Clupea pallasii* on the northeastern shelf of Sakhalin Island in the modern period 325

Badaev O.Z., Chernienko I.S., Ovsyannikova S.L. Comparative analysis of the age estimates for greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* in the North-West Pacific based on different methodological approaches 342

Chernoivanova L.A. Patterns of linear growth and formation of annulus on scales of pacific herring in Peter the Great Bay 357

ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES 371

Petrov E.A., Kupchinsky A.B., Ovdin M.E. Northeastern coast of Lake Baikal as a habitat of baikal seal *Pusa sibirica* in the summer period 371

Levchenko E.V., Sabitova L.I., Parensky V.A., Zvalinsky V.I. Interannual dynamics of dissolved carbon and nitrogen forms in habitats of coastal plant communities (Peter the Great Bay, Sea of Japan) 392

AQUACULTURE 413

Makoev A.N., Matishov G.G., Ponomareva E.N., Berdnikov S.V. Aquaculture in the South of Russia 413

Kalinina M.V., Tabela'skaya A.S., Sukhin I.Yu. Role of external factors for cultivation of pacific oyster *Crassostrea gigas* at hatchery in Primorye. 1. The influence of temperature on development, growth and survival of embryos and larvae 427

METHODS OF INVESTIGATIONS 443

Kulik V.V., Alferov A.I., Goryunov M.I. Estimation of the maximum sustainable yield of giant grenadier *Albatrossia pectoralis* (Macrouridae) in the Russian Far East using Bayesian surplus production model JABBA 443

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. Байталоу, канд. биол. наук, заместитель директора — руководитель ТИНРО; *В.Н. Акулин*, канд. биол. наук, главный специалист, ТИНРО; *Р.Дж. Бимши*, д-р биол. наук, почетный научный сотрудник Департамента рыболовства и океанов, Канада; *О.Р. Вальенте Моранте*, канд. техн. наук, старший научный сотрудник, старший преподаватель Южного университета Перу; *И.В. Волвенко*, д-р биол. наук, главный научный сотрудник, ТИНРО; *А.Ф. Волков*, д-р биол. наук, главный научный сотрудник, ТИНРО; *Дэлин Дуан*, д-р биол. наук, проф. Океанологического института экспериментальной морской биологии, Китайская академия наук; *Е.П. 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 ФГБН «ТОИ ДВО РАН»; *О.Я. Мезенова*, д-р техн. наук, проф., зав. кафедрой ФГБОУ ВПО «КТТУ»; *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. Ширишова РАН; 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. Слущкая*, д-р техн. наук, проф., главный научный сотрудник, ТИНРО; профессор, Дальрыбвтуз; *Н.К. Христофорова*, д-р биол. наук, проф., зав. кафедрой ДВФУ; *Н.С. Самойлова*, начальник отдела издательство, ТИНРО (*ответственный секретарь*)

Editorial board:

Baitalyuk Aleksei A., deputy head of VNIRO — head of Pacific branch of VNIRO (TINRO), Vladivostok, Russia; *Akulin Valery N.*, chief specialist (TINRO); *Beamish Richard J.*, Emeritus Scientist at Fisheries and Oceans Canada; *Valiente Morante Oscar R.*, senior lecturer, senior researcher at Universidad Científica del Sur, Department of Marine Biology, Peru; *Volvenko Igor V.*, chief researcher (TINRO); *Volkov Anatoly F.*, chief researcher (TINRO); *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 Technology, Kanazawa University, Japan; *Orlov Aleksei M.*, chief researcher, head of laboratory at P.P. Shirshov Institute of Oceanology RAS; chief ichthyologist, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS; Chair Professor at Dagestan State University; leading researcher at Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Center RAS; Chair Professor at Tomsk State University; *Pakhomov Evgeny A.*, Professor at University of British Columbia, Professor and Director of Institute for the Oceans and Fisheries, Canada; *Ryckaczewski Ryan*, ecologist, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service, USA; *Ruggerone Gregory T.*, research scientist at Natural Resources Consultants, Inc., U.S.A.; *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 30.05.2023 г. Формат 70х108/16.

Печ. л. 13,4. Уч.-изд. л. 12,5. Тираж 60 экз.

Заказ № 2. Цена 660 р.

Выход тома в свет 23.06.2023 г.

Отпечатано в издательстве ТИНРО

690091, Владивосток, ул. Западная, 10

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ
BIOLOGICAL RESOURCES**

Научная статья

УДК 597.552.511

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-249-263

EDN: WFCBUX

**НЕРКА РОССИЙСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ: НА ЧТО РАССЧИТЫВАТЬ
РЫБАКАМ?**А.Н. Макоедов¹, А.А. Макоедов^{2*}¹ Южный научный центр РАН,
344006, г. Ростов-на-Дону, просп. Чехова, 41;² Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),
693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196

Аннотация. Приведены сведения о динамике численности нерки российского происхождения и высказаны предположения о ее возможном вылове на среднесрочную перспективу. Средний вылов за период с 1907 по 2022 г. составил около 27 тыс. т. Соотнесены объемы вылова нерки и горбуши, нерки и кеты с 1971 по 2022 г. Приведены варианты расчета прогнозного вылова тихоокеанских лососей российского происхождения до 2035 г. Отмечены два периода низкой численности азиатской нерки — с начала наблюдений по 1927 г. и с 1965 по 2001 г., а также два периода высокой численности — с 1928 по 1964 г. и с 2002 г. по настоящее время. Продолжительность зафиксированных периодов составила около 35–37 лет. Полный цикл динамики численности нерки российского происхождения занимает около 70–75 лет. Тренды динамики численности нерки и тихоокеанских лососей российского происхождения в целом очень схожи. Можно предположить, что до конца 2020 — начала 2030-х гг. средние уловы нерки российского происхождения будут составлять не менее 35 тыс. т.

Ключевые слова: водные биоресурсы, тихоокеанские лососи, нерка *Oncorhynchus nerka*, горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *Oncorhynchus keta*, лососевое хозяйство, рыбное хозяйство

Для цитирования: Макоедов А.Н., Макоедов А.А. Нерка российского происхождения: на что рассчитывать рыбакам? // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 249–263. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-249-263. EDN: WFCBUX.

Original article

Sockeye salmon of Russian origin: what can fishermen count on?

Anatoly N. Makoedov*, Anton A. Makoedov**

* Southern Scientific Center of the Russian Academy of Sciences,
41, Chekhov Ave., Rostov-on-Don, 344006, Russia** Sakhalin branch of VNIRO (SakhNIRO),
196, Komsomolskaya Str., Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia

* D.Biol., leading researcher, tomak06@mail.ru, ORCID 0000-0002-8866-1828

** head of sector, makoedov.a@mail.ru, ORCID 0000-0003-4474-6245

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

© Макоедов А.Н., Макоедов А.А., 2023

Abstract. Information on dynamics of abundance for sockeye salmon of Russian origin is presented, with assumptions on prospects of this species fishery in the future decade. The average annual catch in the period from 1907 to 2022 was about 27 thousand tons. The abundance of Asian sockeye salmon decreased twice (before 1927 and in 1965–2001) and increased twice (in 1928–1964 and since 2002 to the present) for 35–37 years. So, the stock fluctuated with the period about 70–75 years. This dynamics of sockeye salmon abundance is very similar to changes in the stocks of other pacific salmon species of Russian origin; in particular, the annual catches of sockeye salmon correlate closely with the landing of pink salmon and chum salmon in 1971–2022. Taking into account these regularities, prospects of sockeye salmon fishery in the Russian waters are estimated. High values of the annual catch, no less than $35 \cdot 10^3$ t, are expected until late 2020s — early 2030s.

Keywords: aquatic biological resources, pacific salmon, sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*, pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, chum salmon *Oncorhynchus keta*, salmon farming, salmon fishery

For citation: Makoedov A.N., Makoedov A.A. Sockeye salmon of Russian origin: what can fishermen count on?, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 249–263. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-249-263. EDN: WFCBUX.

Введение

Нерка, или красная, *Oncorhynchus nerka* — наиболее ценный в коммерческом отношении вид тихоокеанских лососей. В XX в. долю азиатской нерки в общей численности вида оценивали на уровне до 10–15 % [Forrester, 1987; Burgner, 1991]. С началом нынешнего века ее доля возросла до 20–25 % [Бугаев, 2011]. Нерестовая часть ареала азиатской нерки почти не выходит за пределы северо-восточной части России. Небольшие популяции воспроизводятся в водоемах Командорских и Курильских островов, о. Хоккайдо [Берг, 1948; Смирнов, 1975; Бугаев, 1995, 2011; Kogura et al., 2011; Рыбы..., 2012].

До 90–95 % в объемы вылова азиатской нерки вносят две крупнейшие камчатские группировки вида, одна из которых воспроизводится в бассейне р. Озерной, а другая — в бассейне р. Камчатка [Бугаев, 2011]. Оба упомянутых стада длительное время находятся под пристальным вниманием ученых. В последние годы рыбопромышленники очень ответственно относятся к эксплуатации запасов и организации лова этих группировок, оказывают большую поддержку при проведении мониторинговых работ.

Казалось бы, при таких составляющих управление запасами должно обеспечивать стабильные уловы нерки на основании надежного прогнозного обеспечения со стороны науки. Действительность, к сожалению, не особо оправдывает подобные ожидания. В рыбацкой среде можно уловить элементы обиды: мы к нашей дорогой нерке со всей душой, а она такая неблагодарная.

Цель предлагаемой работы — на базе доступных сведений об уловах нерки российского происхождения оценить состояние ее запасов на среднесрочную перспективу.

Материалы и методы

Материалом послужили сведения о добыче нерки и других видов тихоокеанских лососей за период с 1900 по 2022 г., содержащиеся в различных источниках. Основу составили статистические данные Комиссии по анадромным рыбам северной части Тихого океана — НПАФК (North Pacific Anadromous Fish Commission — NPAFC), размещенные на ее официальном сайте [<https://npafc.org/statistics/> по состоянию на 21.06.2022] и ВНИРО*. Дополнительно привлечена информация официального сайта Федерального агентства по рыболовству [fish.gov.ru] и различных публикаций.

Несомненную помощь оказали исходные научные данные и материалы различных служебных документов открытого доступа, которыми приходилось оперировать при

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

работе в Институте биологических проблем Севера ДВО РАН, Чукотском отделении ТИНРО, Государственном комитете Российской Федерации по рыболовству, департаменте рыбохозяйственной политики Министерства сельского хозяйства Российской Федерации, Всероссийском институте рыбного хозяйства и океанографии, Правительстве Сахалинской области.

Собранные сведения были инвентаризированы, обработаны в соответствии с указанными целью и задачами и с помощью стандартных компьютерных программ Microsoft Excel представлены в графическом виде.

Результаты и их обсуждение

Надежность путинных прогнозов. Распространено мнение, что наиболее сложный для прогнозирования нерестовых подходов вид тихоокеанских лососей — горбуша. Однако в 2011–2020 гг. для крупных рыбопромысловых районов отличие прогнозируемого вылова нерки от фактического в 55 % случаев превышало 30 %-ный уровень погрешности, а в 73 % случаев — 20 %-ный уровень (рис. 1); расхождения доходили до 370 % [Бюллетень..., 2011–2020].

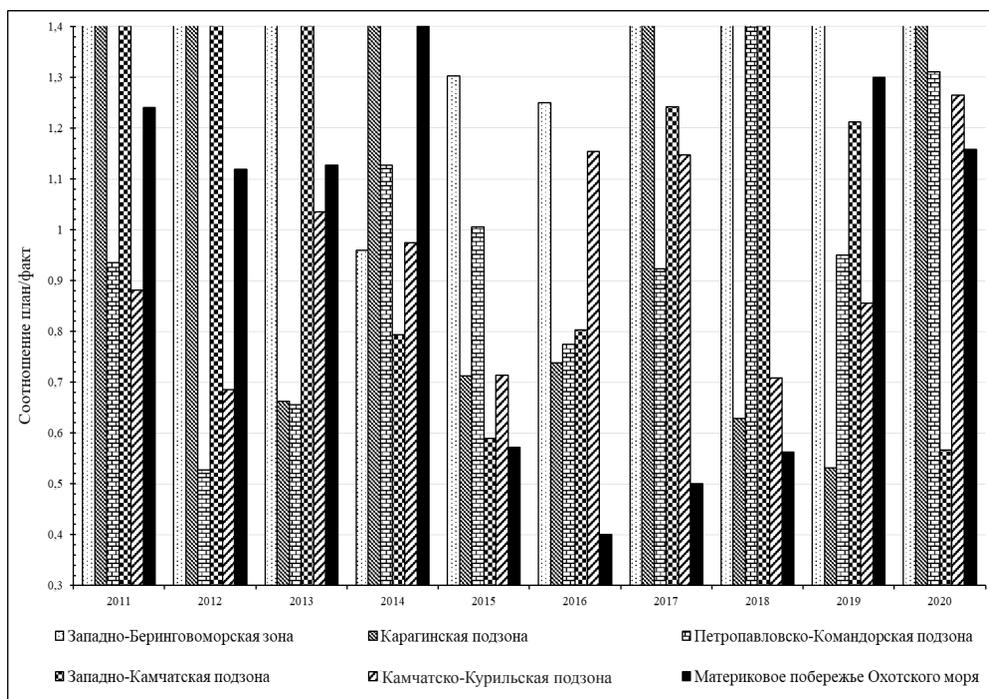


Рис. 1. Оправдываемость прогнозов вылова нерки российского происхождения
 Fig. 1. Feasibility of annual catch forecasts for Russian-origin sockeye salmon

При прогнозировании вылова стада нерки р. Камчатка 20 %-ный уровень погрешности был превышен в 50 % случаев, озерного стада — в 40 % случаев. Ошибки прогнозирования возможного вылова нерки и других видов тихоокеанских лососей российского происхождения в целом происходят примерно с равной частотой [Макоедов, Макоедов, 2022а, б]. И в том и другом случае говорить о надежном заблаговременном научном обеспечении лососевых путин на Дальнем Востоке России вряд ли возможно.

Динамика уловов. В отличие от американского побережья Тихого океана, где вылов нерки достигал почти 225 тыс. т, а в последние годы составлял 110–140 тыс. т, уловы вида на азиатском побережье редко доходили до 45–50 тыс. т (рис. 2) [Уловы..., 1989*; nrafc.org].

* Уловы... [1989].

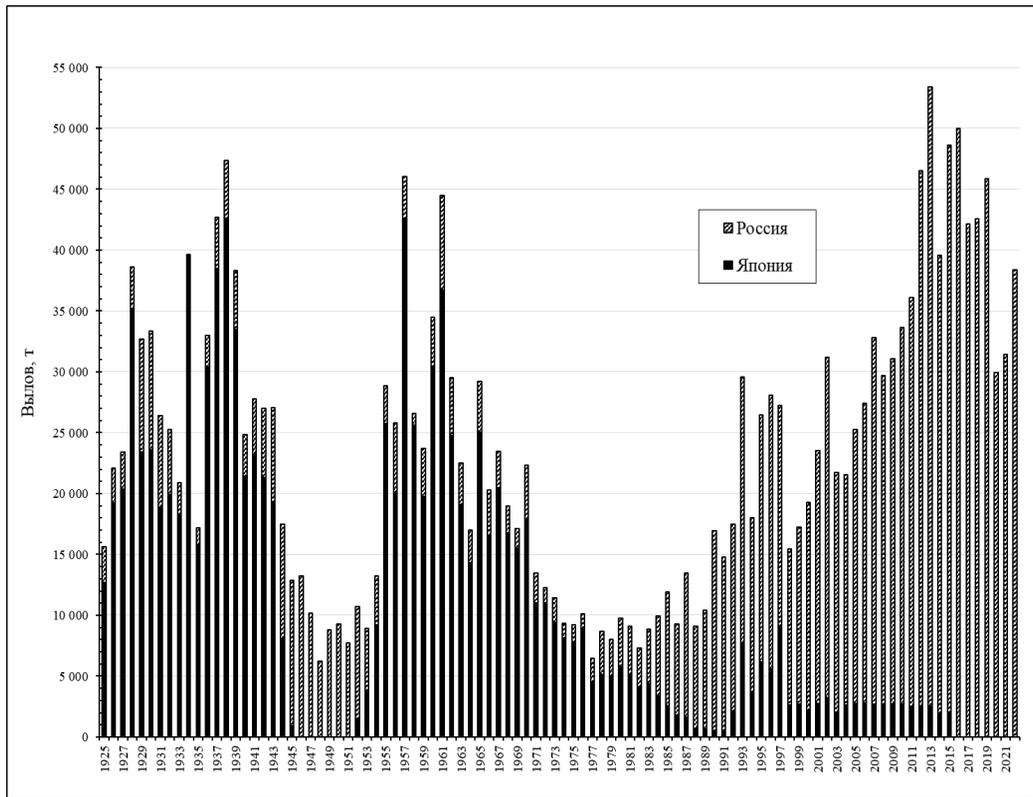


Рис. 2. Вклад в добычу нерки российского происхождения

Fig. 2. Contribution of the Russian-origin sockeye salmon to annual catch of this species

Несмотря на то что практически вся азиатская нерка воспроизводится в российских водах, на протяжении большей части XX в. (до середины 1980-х гг., за исключением короткого периода после Второй мировой войны) более 80 % добычи обеспечивали японские рыбаки. Они промыслили нерку дрейфтерными сетями в море или ставными неводами у северных Курильских островов на завершающих отрезках пути преднерестовых миграций [Казарновский, 1987; Антонов и др., 2007а; Справочные материалы..., 2010; Глубоковский и др., 2015]. Отечественный береговой вылов из-за значительного морского изъятия был кратно меньше [Антонов, 2011]. В упомянутый период японский среднегодовой вылов нерки составлял более 19 тыс. т, а отечественный — менее 4 тыс. т.

В начале нынешнего столетия влияние японского дрейфтерного промысла на состояние запасов азиатских стад нерки существенно сократилось, а после 2016 г. фактически прекратилось.

Основные тренды динамики вылова. Для большинства локальных нерестовых группировок нерки отмечены существенные различия объемов вылова в смежные годы [Селифонов, 1975; Бугаев В.Ф., 1995, 2007, 2012; Макоедов и др., 1999, 2000; Бугаев, Бугаев, 2003; Антонов и др., 2007а, б; Бугаев и др., 2007, 2009; Шевляков, Маслов, 2011; Погодаев, 2013; Бугаев А.В., 2015; Волобуев и др., 2019; Вецлер, Бугаев, 2021; Зикунова и др., 2021].

В период с 1943 по 1962 г. численность зрелой части нерки р. Озерной, учтенная в море до начала дрейфтерного промысла, изменялась чаще всего в интервале от 5 до 8 млн шт. [Антонов и др., 2007а]. При этом на протяжении указанного отрезка времени заполнение нерестилищ было наиболее высоким (около 3,5–4,1 млн шт.) в 1943, 1945, 1947, 1949 гг. В смежные 1942, 1944, 1946, 1950 гг. на нерестилищах фиксировали менее 1 млн производителей. Аналогичные тренды динамики численности нерки р. Озерной в рассматриваемое время подтверждают и другие исследова-

тели [Зикунова и др., 2021]. До второй половины 1980-х гг. численность двух основных азиатских стад нерки (озерновской и камчатской) изменялась синхронно [Антонов и др., 2007а]. При этом с 1940 по 1983 г. наиболее высоким береговой вылов нерки р. Озерной был в 1946–1953 гг., а нерки р. Камчатка — в 1945–1948 гг. С 1949 по 1958 г. уловы камчатского стада резко сократились [Антонов, 2011].

Учетные объемы вылова нерки российского происхождения также существенно изменялись в смежные годы (рис. 3). При этом урожайные и неурожайные подходы производителей чередовались на протяжении нескольких лет в периоды как подъема, так и спада численности. По-видимому, даже с учетом всех погрешностей и неопределенностей рыбопромысловой статистики данные о вылове при более-менее стабильной промысловой нагрузке вполне адекватно отражают состояние промысловых запасов тихоокеанских лососей и даже их отдельных видов.

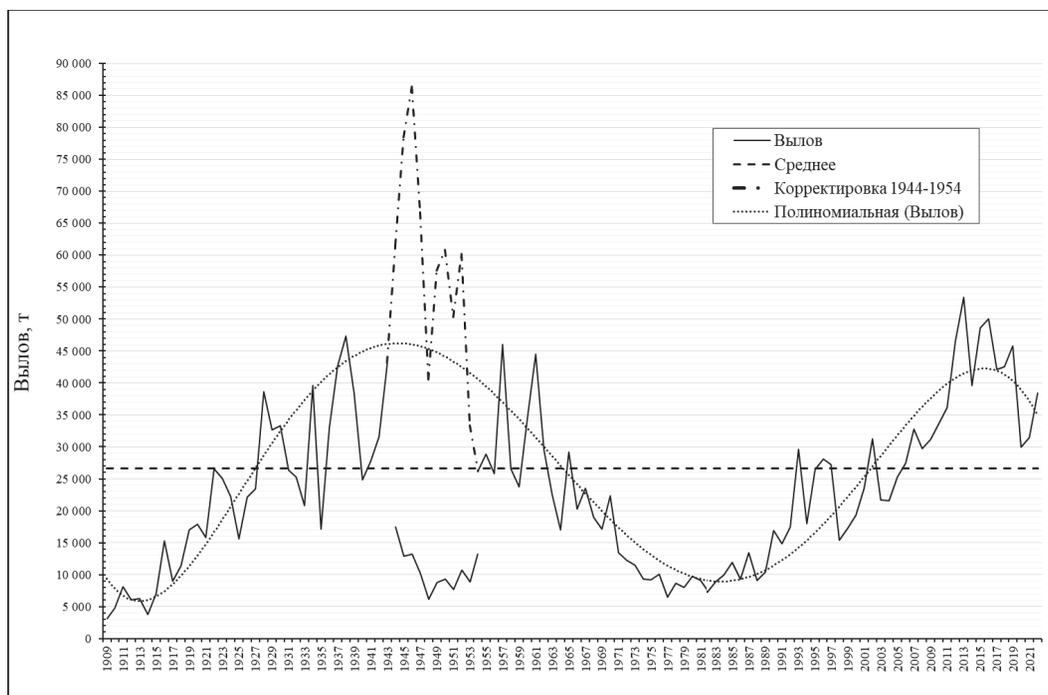


Рис. 3. Вылов нерки российского происхождения (с корректировкой)
 Fig. 3. Annual catch of Russian-origin sockeye salmon (adjusted, see details in the text)

Можно предположить, что резкое сокращение объемов вылова в 1944–1954 гг. было обусловлено не уменьшением численности азиатской нерки, а значительным снижением в указанный временной отрезок промысловой нагрузки. В этот период японские рыбаки не осуществляли морской дрефтерный лов тихоокеанских лососей и практически прекратили береговой промысел на нашей территории. В 1955–1961 гг., напротив, нерегулируемый японский морской вылов достиг наибольшего размаха [Казарновский, 1987; Антонов и др., 2007а; Справочные материалы..., 2010].

Ранее аналогичную зависимость отмечали применительно ко всем тихоокеанским лососям российского происхождения [Кляшторин, 2000; Кляшторин, Любушин, 2005; Макоедов, Макоедов, 2022а, б]. Было высказано предположение, что резкое сокращение промысловой нагрузки произошло именно в тот период, когда численность дальневосточных лососей достигла наиболее высокого уровня. Были предложены варианты реконструкции динамики вылова при условии сохранения промысловой нагрузки на довоенном уровне [Макоедов, Макоедов, 2023].

Тренды общего вылова тихоокеанских лососей в начальный послевоенный период в прикамчатских водах существенно отличались от таковых для всего Дальнего Востока.

Если в первом случае объемы добычи были на очень высоком историческом уровне и составляли в рыбные годы 100–150 тыс. т, а в нерыбные — 50–70 тыс. т [Антонов, 2011], то общесоюзные показатели резко сократились [Макоедов, Макоедов, 2022а, б, 2023]. Это лишний раз подчеркивает ведущую роль промысла с японским участием в Сахалино-Курильском регионе в предвоенные годы.

Общие представления о динамике численности массовых видов промысловых гидробионтов свидетельствуют о том, что возле условной верхней точки перегиба, как правило, находятся наиболее высокие значения вылова [Кляшторин, Любушин, 2005; Макоедов и др., 2009; Антонов, 2011; Макоедов, 2015; Булатов и др., 2016; и др.]. Соответственно, возле нижней точки перегиба сосредоточены минимальные уловы. Однако вопреки общим биологическим закономерностям у нерки российского происхождения, судя по учтенным уловам, в районе верхнего перегиба произошло резкое снижение показателей.

На рис. 3 хорошо выражен рост объемов учтенного вылова начиная с 1914 г. После 1928 г. уловы обычно превышали условный среднеголетний уровень добычи (пунктирная линия на графике). Около 1964 г. происходит обратный переход в зону значений ниже среднего уровня. В период с 1925 по 1943 г. среднегодовой японский вылов нерки в 5,5 раза превышал советский. Если подобное соотношение сохранилось в 1944–1954 гг. (штрих-пунктирная линия на графике), то динамика вылова выглядела бы совершенно иначе. Наиболее высокие уловы оказались бы (как им и следует) в районе верхней точки перегиба. Сложно судить об абсолютных значениях, но не исключено, что объемы добычи нерки в то время могли превышать современные показатели. По-видимому, параметры добычи с учетом корректировок более адекватно отражают действительное состояние запасов нерки российского происхождения в XX и начале нынешнего столетия.

Возможные закономерности в динамике вылова. Известно достаточно большое количество публикаций, посвященных влиянию различных видов тихоокеанских лососей на численность друг друга [Ruggerone, Nielsen, 2009]. Полагают, что наибольшее воздействие на состояние запасов нерки оказывает горбуша, поскольку именно эти виды в период морских нагулов имеют сходные спектры питания [Андриевская, 1975; Бирман, 1985; Davis et al., 2000, 2005; Kaeriyama et al., 2000, 2004].

Показано, что высокая численность горбуши, воспроизводящейся в водоемах восточной Камчатки, отрицательно сказывается на выживаемости бристольской нерки [Ruggerone et al., 2003]. По мнению ряда отечественных исследователей [Бугаев, 1995, 2007; Антонов и др., 2007а, б; Кровнин и др., 2010; и др.], увеличение численности некоторых группировок азиатской горбуши сказывается на темпах роста нерки и негативно влияет на запасы камчатских стад вида.

На рис. 4 соотнесены объемы вылова нерки и горбуши российского происхождения в 1971–2022 гг. Можно заметить, что тренды динамики добычи упомянутых видов довольно часто демонстрируют противоположную направленность. Такая закономерность проявилась как при относительно стабильном состоянии запасов нерки и горбуши (1975, 1977, 1979, 1990 гг.), так и в периоды подъемов или спадов численности этих видов (1993, 1996, 1998, 2000, 2002, 2003, 2008, 2009; 2012, 2013, 2014, 2015, 2018, 2019, 2021, 2022 гг.).

При сопоставлении аналогичных данных по нерке и кете (рис. 5) можно заметить, что и здесь аналогичные тренды довольно часто демонстрируют противоположную направленность (1974–1980, 1990–1994, 1996, 1997, 2001–2008, 2014, 2016, 2022 гг.).

Отмеченные взаимозависимости практически не менялись при разном уровне воздействия дрефтерного лова и не носили строго обязательный характер.

По-видимому, таким образом природа поддерживает оптимальное соотношение нагульной и воспроизводящей составляющих тихоокеанских лососей на видовом и популяционном уровнях. Одновременно происходит регулирование энергетических потоков, формируемых биомассой тихоокеанских лососей при нерестовых миграциях

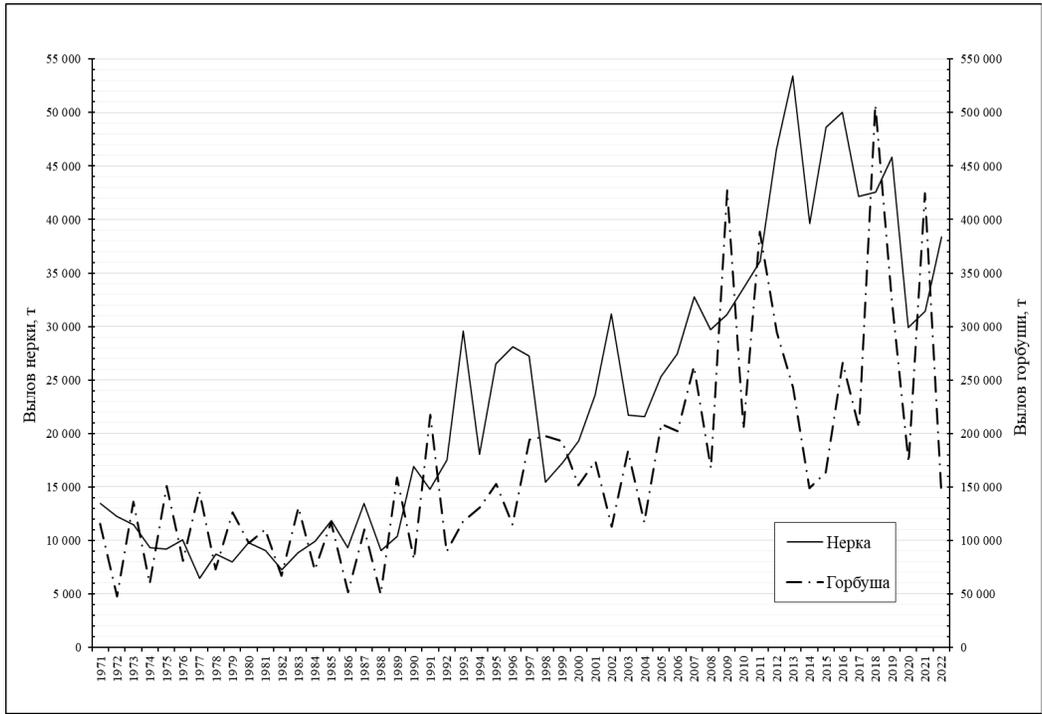


Рис. 4. Уловы нерки и горбуши российского происхождения
Fig. 4. Annual catches of Russian-origin sockeye salmon and pink salmon

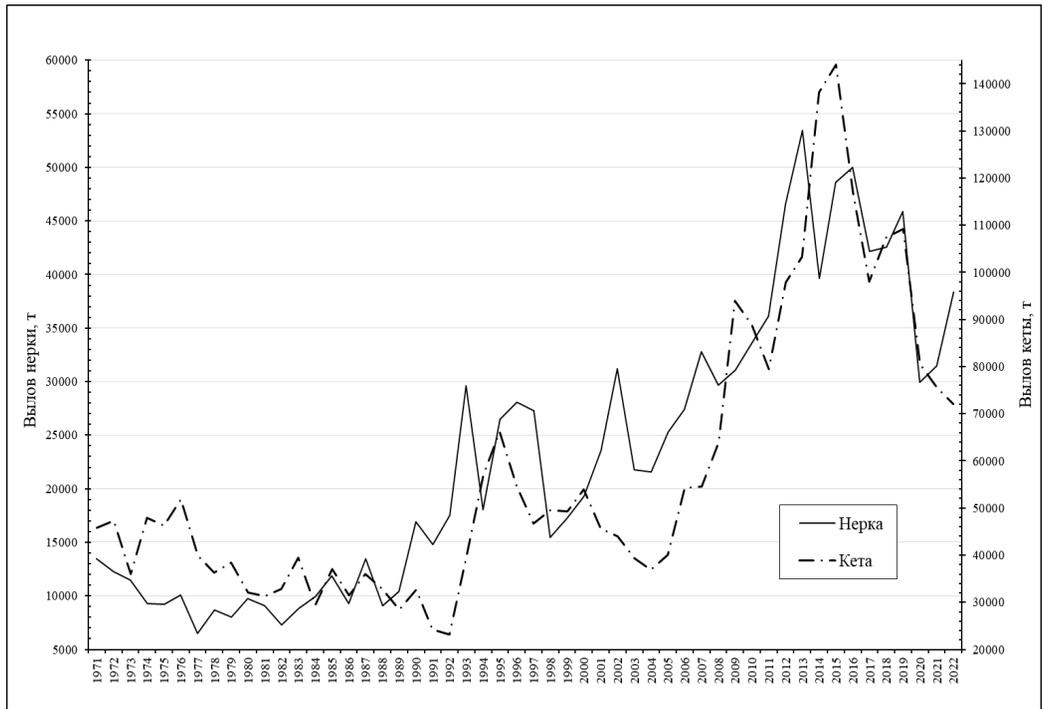


Рис. 5. Уловы нерки и кеты российского происхождения
Fig. 5. Annual catches of Russian-origin sockeye salmon and chum salmon

производителей из морей в бассейны рек и обратном выносе вещества и энергии в эстуарные морские зоны после гибели и разложения производителей.

Поскольку промысловая смертность давно стала неотъемлемым фактором, влияющим на функционирование группировок различного иерархического уровня, от рациональной организации добычи и лососевого хозяйства в целом во многом зависит общая динамика численности тихоокеанских лососей, а также состояние запасов отдельных видов и локальных стад. В связи с этим можно отметить тот факт, что при искусственном воспроизводстве фактически исчезает необходимость обеспечивать пропуск производителей на естественные нерестилища. С одной стороны, это позволяет доводить до 100 % долю изъятия производителей*, заходящих в базовые реки лососевых рыбоводных заводов, и, таким образом, при одной и той же численности и биомассе нерестовых подходов, в 2–3 раза увеличивать объемы вылова по сравнению с природными популяциями. С другой стороны, прекращается поступление в водоем вещества и энергии, которые лососевая река должна после соответствующих трансформаций направить в эстуарную зону для формирования кормовой базы скатывающейся молоди.

Более чем вековой ряд статистических данных об уловах нерки с учетом предложенных корректировок (см. рис. 3) позволяет отметить некоторые закономерности в динамике уловов (возможно, и численности) нерки российского происхождения. Среднегодовой вылов составил 26,6 тыс. т. На полиномиальной кривой отчетливо выражены два периода низкой численности (с начала наблюдений в 1909 по 1927 г. и с 1965 по 2001 г.) и два периода высокой численности (с 1928 по 1964 г. и с 2002 г. по настоящее время).

Продолжительность полностью зафиксированных периодов составила около 35–37 лет. Следовательно, полный цикл динамики численности нерки российского происхождения занимает около 70–75 лет, т.е. столько же, сколько и у тихоокеанских лососей российского происхождения в целом [Макоедов, Макоедов, 2023]. Более того, у нерки и у общей совокупности тихоокеанских лососей российского происхождения все отмеченные выше фазы численности практически совпали по срокам.

Возможные уловы в среднесрочной перспективе. Изучение динамики добычи тихоокеанских лососей, воспроизводящихся в водоемах России, позволило нам ранее [Макоедов, Макоедов, 2023] смоделировать варианты среднесрочного прогноза вылова на период до 2035 г. (по-видимому, примерно в это время следует ожидать смену фаз высокой и низкой численности). При этом был изложен принцип, лежавший в основе расчетов прогнозных оценок возможного вылова тихоокеанских лососей российского происхождения. Всего было выполнено 4 варианта расчетов, однако приведены были только два. По-видимому, это следует признать упущением, которое желательно восполнить. На рис. 6 отображены значения, полученные во всех 4 вариантах прогнозных оценок (для 2021 и 2022 гг. приведены значения фактического учтенного вылова).

В процессе работы над упомянутой статьей, к сожалению, выпала из виду примечательная в контексте обсуждаемого вопроса публикация Г.В. Хена с соавторами [2021], содержащая предположение, что в 2021–2024 гг. отечественный среднегодовой вылов дальневосточных лососей будет на уровне 300 тыс. т, а в 2025–2028 гг. — 400 тыс. т. Свое мнение исследователи аргументируют коррелятивными взаимосвязями приземной температуры воздуха над Дальневосточным бассейном и статистики учтенного отечественного вылова. Как было отмечено ранее [Кляшторин, 2000; Кляшторин, Любушин, 2005; Антонов, 2011; Макоедов, Макоедов, 2022а, б; и др.], показатели российского вылова не отражали реальное состояние запасов тихоокеанских лососей, воспроизводящихся в наших водах на протяжении почти всего XX в.

Согласно данным о фактических уловах и приведенным выше футурологическим прогнозам, в 2021–2024 гг. средние уловы (в зависимости от варианта расчета) могут составить от 333 до 415 тыс. т, а в 2025–2028 гг. — от 314 до 368 тыс. т.

* В Сахалино-Курильском регионе для этого приспособили рыбоучетные заграждения (РУЗ).

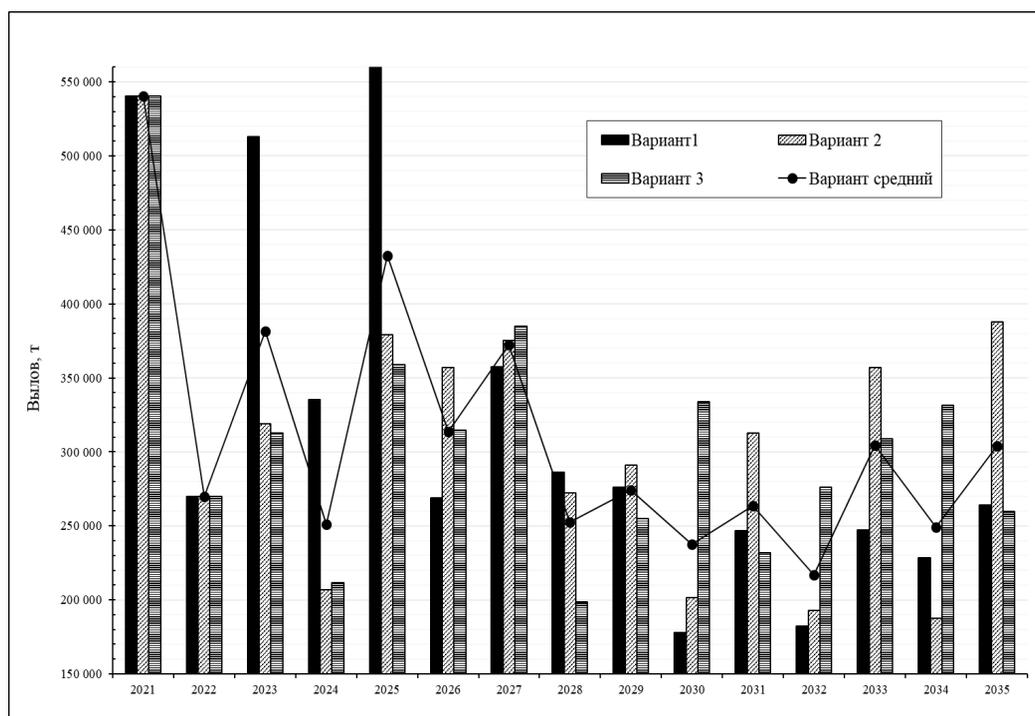


Рис. 6. Варианты прогноза вылова тихоокеанских лососей российского происхождения
 Fig. 6. Scenarios for forecasting annual catch of Russian-origin pacific salmon

Поскольку тренды динамики численности нерки и лососей во многом совпадают, можно предположить, что до конца 2020 — начала 2030-х гг. уловы нерки российского происхождения будут находиться как минимум выше среднего исторического уровня (26,6 тыс. т). В первый период высокой численности среднегодовой вылов (с учетом корректировок) мог бы достигать до 39 тыс. т, а без наиболее высоких расчетных значений (1945 и 1946 гг.) — до 35–36 тыс. т. Если предположить, что продолжительность фаз динамики численности одинакова, то второй период высокой численности у нерки российского происхождения может продлиться до середины 2030-х гг. По-видимому, средние уловы будут примерно такими же, как и в первый период высокой численности, — около 35 тыс. т.

Заключение

Для крупных рыбопромысловых районов на протяжении 2011–2020 гг. отличие прогнозируемого вылова нерки от фактического в 55 % случаев превышало 30 %-ный уровень погрешности и в 73 % случаев — 20 %-ный уровень. Иногда расхождения достигали 370 %.

Уловы азиатской нерки редко доходили до 45–50 тыс. т. На протяжении большей части XX в. более 80 % ее добычи обеспечивали японские рыбаки.

Для большинства локальных нерестовых группировок нерки российского происхождения отмечены существенные различия объемов вылова в смежные годы. Уменьшение объемов вылова азиатской нерки в 1944–1954 гг. было обусловлено не сокращением ее численности, а значительным снижением промысловой нагрузки. По-видимому, это совпало с периодом, когда численность дальневосточных лососей в целом достигла наиболее высокого уровня. Анализ объемов вылова нерки позволил предложить варианты реконструкции динамики ее добычи при условии сохранения промысловой нагрузки на довоенном уровне.

Тренды динамики добычи, с одной стороны, нерки, с другой — горбуши и кеты довольно часто демонстрируют противоположную направленность. Отмеченные вза-

имозависимости, не носившие строго обязательного характера, проявились как при относительно стабильном состоянии запасов нерки, горбуши и кеты, так и в периоды подъемов или спадов численности этих видов, а также при разном уровне воздействия дрефтерного лова. Среднегодовой вылов нерки российского происхождения составил 26,6 тыс. т. На протяжении 1909–2022 гг. выражены два периода низкой численности и два периода высокой численности. Продолжительность полностью зафиксированных периодов составила около 35–37 лет. Полный цикл динамики численности нерки российского происхождения занимает около 70–75 лет, т.е. столько же, сколько и у тихоокеанских лососей российского происхождения в целом.

По-видимому, настоящий период высокой численности у нерки российского происхождения продлится до середины 2030-х гг., а средние уловы будут составлять около 35 тыс. т.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают глубокую признательность рецензентам. Их конструктивные замечания в значительной мере способствовали повышению качества данной статьи.

The authors are deeply grateful to anonymous reviewers for their constructive comments that have improved greatly 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 jointly collected, processed and analyzed the data, discussed the results and wrote the text of article, with equal contribution.

Список литературы

Андриевская Л.Д. Питание тихоокеанских лососей в морской период жизни : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1975. — 28 с.

Антонов Н.П. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел : моногр. — М. : ВНИРО, 2011. — 244 с.

Антонов Н.П., Бугаев В.Ф., Дубынин В.А. Биологическая характеристика и динамика численности основных стад азиатской нерки — рек Озерной и Камчатки // Вопр. рыб-ва. — 2007а. — Т. 8, № 3(31). — С. 418–458.

Антонов Н.П., Бугаев В.Ф., Погодаев Е.Г. Биологическая характеристика и динамика численности двух стад нерки *Oncorhynchus nerka* западной Камчатки — рек Палана и Большая // Изв. ТИНРО. — 2007б. — Т. 150. — С. 137–154.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1 : моногр. — 4-е изд., испр. и доп. — М. ; Л. : АН СССР, 1948. — 468 с. (Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР, т. 27.)

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

Бугаев А.В. Преднерестовые миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне России : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2015. — 416 с.

Бугаев А.В., Бугаев В.Ф. Многолетние тенденции промысла и динамики численности азиатских стад нерки *Oncorhynchus nerka* // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 134. — С. 101–119.

Бугаев В.Ф. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности) : моногр. — М. : Колос, 1995. — 464 с

Бугаев В.Ф. Азиатская нерка–2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX — начале XXI вв.) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2011. — 380 с.

Бугаев В.Ф. Исследования динамики численности лососевых рыб в 1995–2011 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2012. — № 25. — С. 5–36.

Бугаев В.Ф. Рыбы бассейна реки Камчатки (численность, промысел, проблемы) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2007. — 192 с.

Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О. и др. Рыбы реки Камчатка : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007. — 494 с.

Бугаев В.Ф., Маслов А.В., Дубынин В.А. Озерновская нерка (биология, численность, промысел) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2009. — 156 с.

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

Бюллетень № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке / под ред. В.П. Шунтова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — 302 с.

Бюллетень № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке / под ред. В.П. Шунтова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — 250 с.

Бюллетень № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. / под ред. В.П. Шунтова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2013. — 266 с.

Бюллетень № 9 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. / под ред. В.П. Шунтова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — 232 с.

Бюллетень № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке / под ред. В.П. Шунтова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2015. — 198 с.

Бюллетень № 11 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке / под ред. В.П. Шунтова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — 206 с.

Бюллетень № 12 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке / под ред. В.П. Шунтова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2017. — 200 с.

Бюллетень № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке / под ред. В.П. Шунтова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — 272 с.

Бюллетень № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке / под ред. В.П. Шунтова. — Владивосток : ТИНРО, 2019. — 280 с.

Бюллетень № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке / под ред. В.П. Шунтова. — Владивосток : ТИНРО, 2020. — 274 с.

Вецлер Н.М., Бугаев В.Ф. Долговременные изменения численности и структуры популяции нерки озера Дальнего (юго-восток Камчатки) // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 2. — С. 324–339. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-324-339.

Волобуев В.В., Горохов М.Н., Голованов И.С. и др. Нерка *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) северо-восточной части материкового побережья Охотского моря // Вестн. КамчатГТУ. — 2019. — № 48. — С. 49–58. DOI: 10.17217/2079-0333-2019-48-49-58.

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

Зикунова О.В., Дубынин В.А., Заварина Л.О. и др. Тенденции изменения численности, прогноз, управление запасами нерки (*Oncorhynchus nerka*) и кеты (*Oncorhynchus keta*) в Камчатском крае // Вопр. рыб-ва. — 2021. — Т. 22, № 4. — С. 75–85. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-75-85.

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

- Кляшторин Л.Б.** Тихоокеанские лососи: климат и динамика запасов // Рыб. хоз-во. — 2000. — № 4. — С. 32–34.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А.** Циклические изменения климата и рыбопродуктивности : моногр. — М. : ВНИРО, 2005. — 235 с.
- Кровнин А.С., Кловач Н.В., Котенев Б.Н., Мурый Г.П.** Связь уловов западно-камчатской горбуши (*Oncorhynchus gorbusha*) и нерки (*O. nerka*) с температурой поверхности океана в Северном полушарии и прогноз их вылова в 2010 г. // Рыб. хоз-во. — 2010. — № 3. — С. 43–46.
- Макоедов А.Н.** Научные основы рыболовства : учеб. пособие. — М. : Медиа-М, 2015. — 464 с.
- Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Антонов Н.П.** Азиатская кета : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2009. — 356 с.
- Макоедов А.Н., Куманцов М.И., Коротаев Ю.А., Коротаева О.Б.** Промысловые рыбы внутренних водоемов Чукотки : моногр. — М. : УМК «Психология», 2000. — 208 с.
- Макоедов А.Н., Макоедов А.А.** Динамика численности тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*, *Salmonidae*) российского происхождения и перспективы их добычи // Вестн. КамчатГТУ. — 2022а. — № 60. — С. 84–97. DOI: 10.17217/2079-0333-2022-60-84-97.
- Макоедов А.Н., Макоедов А.А.** Тихоокеанские лососи: состояние запасов и перспективы промысла // Изв. ТИНРО. — 2022б. — Т. 202, вып. 2. — С. 255–267. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-255-267. EDN: AEGYMV.
- Макоедов А.Н., Макоедов А.А.** Тихоокеанские лососи российского происхождения: на какие уловы рассчитывать? // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 1. — С. 46–57. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-46-57. EDN: QHAYVT.
- Макоедов А.Н., Мясников В.Г., Куманцов М.И. и др.** Биоресурсы внутренних водоемов Чукотки и прилегающих вод Берингова моря : моногр. — М. : Экономика и информатика, 1999. — 219 с.
- Погодаев Е.Г.** Пространственное распределение и динамика численности локальных стад нерки северных рыбопромысловых районов Камчатского края // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2013. — № 30. — С. 28–38.
- Рыбы Курильских островов** : моногр. / под ред. О.Ф. Гриценко. — М. : ВНИРО, 2012. — 384 с.
- Селифонов М.М.** О вылове озерновской красной в море // Тр. ВНИРО. — 1975. — Т. 106. — С. 43–48.
- Смирнов А.И.** Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : МГУ, 1975. — 335 с.
- Справочные материалы по дрейферному лову тихоокеанских лососей** / под ред. О.Ф. Гриценко. — М. : ВНИРО, 2010. — 196 с.
- Хен Г.В., Сорокин Ю.Д., Хен Ю.Г.** Изменение температуры воздуха и вылова тихоокеанских лососей в дальневосточном бассейне России в 1948–2020 гг. и их прогноз до 2028 г. // Вопр. рыб-ва. — 2021. — Т. 22, № 2. — С. 5–19. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-2-5-19.
- Шевляков Е.А., Маслов А.В.** Реки, определяющие воспроизводство тихоокеанских лососей на Камчатке, как реперы для оценки заполнения нерестового фонда // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 164. — С. 114–139.
- Burgner R.L.** Life history of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific Salmon Life Histories / ed. C. Groot and L. Margolis. — Vancouver, Canada : UBC Press, 1991. — P. 3–117.
- Davis N.D., Aydin K.Y., Ishida Y.** Diel catches and food habits of sockeye, pink, and chum salmon in the central Bering Sea in summer // NPAFC Bull. — 2000. — № 2. — P. 99–109.
- Davis N.D., Fukuwaka M., Armstrong J.L., Myers K.W.** Salmon food habits studies in the Bering Sea, 1960 to present // NPAFC Tech. Rep. — 2005. — № 6. — P. 24–28.
- Forrester C.R.** Distribution and abundance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. — 1987. — № 96. — P. 2–10.
- Kaeriyama M., Nakamura M., Edpalina R. et al.** Change in the feeding ecology and trophic dynamics of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the central Gulf of Alaska in relation to climate events // Fish. Oceanogr. — 2004. — Vol. 13, № 3. — P. 197–207. DOI: 10.1111/j.1365-2419.2004.00286.x.
- Kaeriyama M., Nakamura M., Yamaguchi M. et al.** Feeding ecology of sockeye and pink salmon in the Gulf of Alaska // NPAFC Bull. — 2000. — № 2. — P. 55–63.
- Kogura Y., Seeb J.E., Azuma N. et al.** The genetic population structure of lacustrine sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in Japan as the endangered species // Environ. Biol. Fish. — 2011. — Vol. 92, № 4. — P. 539–550. DOI: 10.1007/s10641-011-9876-1.
- Ruggerone G.T., Nielsen J.L.** A review of growth and survival of salmon at sea in response to competition and climate change // American Fisheries Society. Symposium. — 2009. — № 70. — P. 241–265. DOI: 10.47886/9781934874110.ch13.

Ruggerone G.T., Zimmermann M., Myers K.W. et al. Competition between Asian pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and Alaskan sockeye salmon (*O. nerka*) in the North Pacific Ocean // Fish. Oceanogr. — 2003. — Vol. 12, № 3. — P. 209–219. DOI: 10.1046/j.1365-2419.2003.00239.x.

References

Andrievskaya, L.D., Nutrition of Pacific salmon during the marine period of life, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO, 1975.

Antonov, N.P., *Promyslovyye ryby Kamchatskogo kraya: biologiya, zapasy, promysel* (Commercially harvested species of fish of the Kamchatka Region: biology, stocks and fisheries), Moscow: VNIRO, 2011.

Antonov, N.P., Bugaev, V.F., and Dubynin, V.A., Biological structure and abundance dynamics of principal stocks of Asian sockeye salmon — of the Ozernaya river and the Kamchatka river, *Vopr. Rybolov.*, 2007, vol. 8, no. 3(31), pp. 418–458.

Antonov, N.P., Bugaev, V.F. and Pogodaev, E.G., Biological structure and abundance dynamics of two West Kamchatka sockeye salmon stocks — of the Rivers Palana and Bolshaya, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 150, pp. 114–139.

Berg, L.S., *Ryby presnykh vod SSSR i sopredel'nykh stran* (Fish of Freshwaters of the USSR and Adjacent Countries), Leningrad: Akad. Nauk SSSR, 1948, 4th ed., part 1. [*Opredeliteli po faune SSSR* (Keys to Fauna of the USSR), Leningrad: Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, vol. 27.]

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

Bugaev, A.V., *Prednerestovyye migratsii tikhookeanskikh lososei v ekonomicheskoi zone Rossii* (Pre-Spawn Migrations of Pacific Salmon in the Economic Zone of Russia), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2015.

Bugaev, A.V. and Bugaev, V.F., Long-term tendencies of fishery and abundance dynamics of asian stocks of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 134, pp. 101–119.

Bugaev, V.F., *Aziatskaya nerka (presnovodnyi period zhizni, struktura lokal'nykh stad, dinamika chislennosti)* (Asian Sockeye Salmon (Freshwater Life History, Structure of Local Stocks, and Population Dynamics)), Moscow: Kolos, 1995.

Bugaev, V.F., *Aziatskaya nerka–2 (biologicheskaya struktura i dinamika chislennosti lokal'nykh stad v kontse XX — nachale XXI vv.)* (Asian Sockeye Salmon–2 (Biological Structure and Abundance Dynamics of Local Stocks in the Late XX — Early XXI Century)), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011.

Bugaev, V.F., Researches of stock abundance dynamics of salmon species in 1995–2011, *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2012, vol. 25, pp. 5–36

Bugaev, V.F., *Ryby basseyna reki Kamchatki (chislennost', promysel, problemy)* (The fish of the Kamchatka River watershed (abundance, utilization, issues)), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007.

Bugaev, V.F., Vronsky, B.B., Zavarina, L.O., Zorbidi, Zh.Kh., Ostroumov, A.G., and Tiller, I.V., *Ryby reki Kamchatka* (Fish of the Kamchatka River), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2007.

Bugaev, V.F., Maslov, A.V., and Dubynin, V.A., *Ozernovskaya nerka (biologiya, chislennost', promysel)* (Sockeye salmon of the Ozernaya River (Life History. Abundance. Utilization)), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2009.

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

Byulleten' № 6 izucheniya tikhookeanskikh lososey na Dal'nem Vostoke (Bulletin No. 6 of the study of Pacific salmon in the Far East), Shuntov, V.P., ed., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011.

Byulleten' № 7 izucheniya tikhookeanskikh lososey na Dal'nem Vostoke (Bulletin No. 7 of the Study of Pacific salmon in the Far East), Shuntov, V.P., ed., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2012.

Byulleten' № 8 izucheniya tikhookeanskikh lososey na Dal'nem Vostoke (Bulletin No. 8 of the Study of Pacific salmon in the Far East), Shuntov, V.P., ed., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2013.

Byulleten' № 9 izucheniya tikhookeanskikh lososey na Dal'nem Vostoke (Bulletin No. 9 of the Study of Pacific salmon in the Far East), Shuntov, V.P., ed., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

Byulleten' № 10 izucheniya tikhookeanskikh lososey na Dal'nem Vostoke (Bulletin No. 10 of the Study of Pacific salmon in the Far East), Shuntov, V.P., ed., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2015.

Byulleten' № 11 izucheniya tikhookeanskikh lososey na Dal'nem Vostoke (Bulletin No. 11 of the Study of Pacific salmon in the Far East), Shuntov, V.P., ed., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016.

Byulleten' № 12 izucheniya tikhookeanskikh lososey na Dal'nem Vostoke (Bulletin No. 12 of the Study of Pacific salmon in the Far East), Shuntov, V.P., ed., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2017.

Byulleten' № 13 izucheniya tikhookeanskikh lososey na Dal'nem Vostoke (Bulletin No. 13 of the Study of Pacific salmon in the Far East), Shuntov, V.P., ed., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018.

Byulleten' № 14 izucheniya tikhookeanskikh lososey na Dal'nem Vostoke (Bulletin No. 14 of the Study of Pacific salmon in the Far East), Shuntov, V.P., ed., Vladivostok: TINRO, 2019.

Byulleten' № 15 izucheniya tikhookeanskikh lososey na Dal'nem Vostoke (Bulletin No. 15 of the Study of Pacific salmon in the Far East), Shuntov, V.P., ed., Vladivostok: TINRO, 2020.

Vetsler, N.M. and Bugaev, V.F., Long-term changes of abundance and population structure for sockeye salmon in Lake Dalneye (southeastern Kamchatka), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 2, pp. 324–339. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-324-339

Volobuev, V.V., Gorokhov, M.N., Golovanov, I.S., Khovanskaya, L.L., and Yamborko, A.V., Sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) from the north-eastern continental coast of the Okhotsk sea, *Vestn. Kamchatskogo Gos. Tekh. Univ.*, 2019, no. 48, pp. 49–58. doi 10.17217/2079-0333-2019-48-49-58

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

Zikunova, O.V., Dubynin, V.A., Zavarina, L.O., Shubkin, S.V., and Bugaev A.V., Trends in abundance, prediction, fishery management sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in Kamchatka territory, *Vopr. Rybolov.*, 2021, vol. 22, no. 4, pp. 75–85. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-4-75-85

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

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

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

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

Makoedov, A.N., *Nauchnyye osnovy rybolovstva* (Scientific basis foundations of fishing), Moscow: Media-M, 2015.

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

Makoedov, A.N., Kumantsov, M.I., Korotaev, Yu.A., and Korotaeva O.B., *Promyslovyye ryby vnutrennikh vodoyemov Chukotki* (Commercial fish of inland waters of Chukotka), Moscow: UMK “Psychology”, 2000.

Makoedov, A.N. and Makoedov, A.A., Sopolation dynamics and catch prospects of russian pacific salmon (*Oncorhynchus*, Salmonidae), *Vestn. Kamchatskogo Gos. Tekh. Univ.*, 2022, no. 60, pp. 84–97. doi 10.17217/2079-0333-2022-60-84-97

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

Makoedov, A.N. and Makoedov, A.A., Pacific salmon of Russian origin: what catches can we count on?, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 1, pp. 46–57. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-46-57. EDN: QHAYVT

Makoedov, A.N., Myasnikov, V.G., Kumantsov, M.I., Datsky, A.V., Smirnov, G.P., Andropov, P.Yu., Korotaev, Yu.A., and Tchikilev, V.G., *Bioresursy vnutrennikh vodoyemov Chukotki i prilgayushchikh vod Beringova morya* (Bioresources of Chukotka freshwater basins and contiguous waters of the Bering Sea), Moscow: Economics and Informatics, 1999.

Pogodaev, E.G., Spatial distribution and dynamics of the number of local stocks of sockeye salmon in the northern fishing areas of the Kamchatka Territory, *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2013, vol. 30, pp. 28–38.

Ryby Kuril'skikh ostrovov (Fishes of the Kuril islands), Gritsenko, O.F., ed., Moscow: VNIRO, 2012.

Selifonov, M.M., Catches of sockeye salmon from the Ozernaya river in the sea, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 106, pp. 43–48.

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

Spravochnye materialy po drifternomu lovu tikhookeanskikh lososei (Reference Materials on Driftnet Fishing of Pacific salmon), Gritsenko, O.F., ed., Moscow: VNIRO, 2010.

Khen, G.V., Sorokin, Ju.D., and Khen, Ju.G., Changes in air temperature over the Far Eastern Basin and catching of pacific salmon in Russia in 1948–2020 and their forecast until 2028, *Vopr. Rybolov.*, 2021, vol. 22, no. 2, pp. 5–19. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-2-5-19

Shevlyakov, E.A. and Maslov, A.V., The rivers determining reproduction of pacific salmon in Kamchatka as indicators of spawning grounds filling, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 164, pp. 114–139.

Burgner, R.L., Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds, Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 3–117.

Davis, N.D., Aydin, K.Y., and Ishida, Y., Diel catches and food habits of sockeye, pink, and chum salmon in the central Bering Sea in summer, *NPAFC Bull.*, 2000, no. 2, pp. 99–109.

Davis, N.D., Fukuwaka, M., Armstrong, J.L., and Myers, K.W., Salmon food habits studies in the Bering Sea, 1960 to present, *NPAFC Tech. Rep.*, 2005, no. 6, pp. 24–28.

Forrester, C.R., Distribution and abundance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 1987, no. 96, pp. 2–10.

Kaeriyama, M., Nakamura, M., Edpalina, R., Bower, J.R., Yamaguchi, H., Walker, R.V., and Myers, K.W., Change in the feeding ecology and trophic dynamics of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the central Gulf of Alaska in relation to climate events, *Fish. Oceanogr.*, 2004, vol. 13, no. 3, pp. 197–207. doi 10.1111/j.1365-2419.2004.00286.x

Kaeriyama, M., Nakamura, M., Yamaguchi, M., Ueda, H., Anma, G., Takagi, S., Aydin, K.Y., Walker, R.V., and Myers, K.W., Feeding ecology of sockeye and pink salmon in the Gulf of Alaska, *NPAFC Bull.*, 2000, no. 2, pp. 55–63.

Kogura, Y., Seeb, J.E., Azuma, N., Kudo, H., Abe, S., and Kaeriyama, M., The genetic population structure of lacustrine sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in Japan as the endangered species, *Environ. Biol. Fish.*, 2011, vol. 92, no. 4, pp. 539–550. doi 10.1007/s10641-011-9876-1

Ruggerone, G.T. and Nielsen, J.L., A review of growth and survival of salmon at sea in response to competition and climate change, *American Fisheries Society. Symposium*, 2009, no. 70, pp. 241–265. doi 10.47886/9781934874110.ch13

Ruggerone, G.T., Zimmermann, M., Myers, K.W., Nielsen, J.L., and Rogers, D.E., Competition between Asian pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and Alaskan sockeye salmon (*O. nerka*) in the North Pacific Ocean, *Fish. Oceanogr.*, 2003, vol. 12, no. 3, pp. 209–219. doi 10.1046/j.1365-2419.2003.00239

<https://npafc.org/statistics/>. Cited June 21, 2022.

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

fish.gov.ru. Cited June 21, 2022.

npafc.org. Cited June 21, 2022.

Поступила в редакцию 30.03.2023 г.

После доработки 13.04.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

The article was submitted 30.03.2023; approved after reviewing 13.04.2023; accepted for publication 30.05.2023

Научная статья

УДК 597.552.511–152.6

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-264-280

EDN: XXMBCA

**ПРИЧИНЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ УРОЖАЙНОСТИ ПОКОЛЕНИЙ
АМУРСКОЙ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (WALBAUM)****В.И. Островский***Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

Аннотация. Исследовали связь уловов амурской горбуши в 1980–2018 гг. с уловами за два года до путины текущего года. Связь этих переменных хорошо описывается уравнением линейной регрессии, отклонения от которой практически полностью объяснимы изменчивостью количества осадков и температуры воздуха в осенне-зимний период в год нереста. Показано, что завышенный прогноз вылова горбуши в 2018 г. обусловлен самым малым за 40-летний период количеством осадков при самой низкой температуре воздуха в 2016 г. Обсуждаются причины чередования урожайных поколений четных и неурожайных поколений нечетных лет.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, *Oncorhynchus gorbuscha*, уловы, динамика численности, метеорологические факторы

Для цитирования: Островский В.И. Причины изменчивости урожайности поколений амурской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 264–280. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-264-280. EDN: XXMBCA.

Original article

**Reasons for variance of year-class strength for the Amur pink salmon
Oncorhynchus gorbuscha (Walbaum)****Vladimir I. Ostrovsky**Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO),
13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia

Ph.D., head of department, Ostrovskiy@tinro.khv.ru, ORCID 0000-0003-2576-4413

Abstract. The Amur pink salmon catches dependence on the yields landed 2 years before is investigated for 1980–2018. The relationship could be approximated well by a linear regression with deviations explained almost completely by variations of precipitation and air temperature in autumn-winter of the year of spawning. There is shown that the forecast of the pink salmon annual catch could not be realized in 2018 because of the extremely low air temperature and lack of precipitation in 2016 (the lowest values for the 40-year period). Reasons for the strength alternation between the even and odd year-classes of pink salmon are discussed.

Keywords: pacific salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, annual catch, population dynamics, meteorological factor

* Островский Владимир Иванович, кандидат биологических наук, заведующий отделом, Ostrovskiy@tinro.khv.ru, ORCID 0000-0003-2576-4413.

© Островский В.И., 2023

For citation: Ostrovsky V.I. Reasons for variance of year-class strength for the Amur pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 264–280. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-264-280. EDN: XXMBCA.

Введение

Численность поколений тихоокеанских лососей, как и всех живых организмов, зависит от численности родителей и множества факторов, определяющих условия воспроизводства. Для описания связи численности родителей с численностью поколений в прошлом веке разработаны теоретические модели «запас–пополнение» [Максименко, Антонов, 2003], в которых численность потомков объясняется единственной переменной — численностью родителей. Вполне очевидно, что такие модели абстрактны, поскольку известно, что численность поколений сильно зависит от множества погодноклиматических факторов [Кузнецов, 1928; Смирнов, 1947; Леванидов, 1954; Костарев, 1964; Лапин, 1971; Енютина, 1972; Чупахин, 1975; Бирман, 2004; Каев, 2018; и др.].

Идеализация моделей «запас–пополнение» привела к ложному представлению о возможности управления запасами рыб на основе концепции MSY [Шунтов, 2016]. Вполне очевидно, что направленная межгодовая изменчивость условий воспроизводства может приводить к систематическим завышениям или занижениям прогнозов, а резкие отклонения этих условий от среднегодовых значений — к так называемым выбросам, отражающимся в неоправдавшихся прогнозах, отрицательно сказывающихся на ведении промысла.

Как правило, экологические прогнозы не отличаются высокой точностью [Розенберг, 1984], это наглядно демонстрирует практика прогнозирования «урожая» тихоокеанских лососей, в особенности горбуши, амурская горбуша в этом правиле не исключение. Низкая оправдываемость прогнозов может быть связана с неадекватностью однофакторных моделей в многофакторном пространстве естественного воспроизводства, т.е. корректные модели должны включать обе составляющие динамики численности — численность родителей и условия воспроизводства.

Рыбы относятся к типичным r-стратегам, их большая плодовитость компенсируется высокой смертностью на ранних стадиях жизненного цикла, но они способны к формированию многочисленного потомства в благоприятных условиях. Следовательно, численность половозрелых лососей, возвращающихся из моря в конкретном году (далее — подход), в первую очередь должна зависеть от условий, действующих в пресноводном или раннем морском периоде жизни. По крайней мере, было показано, что численность поклатной молоди тихоокеанских лососей, в зависимости от вариации погодных факторов в районе размножения, при одинаковой численности родителей может изменяться на порядок [Островский, 2014].

Цель работы — выявить причины изменчивости уловов амурской горбуши. В частности, как с теоретической, так и с практической точки зрения представляет особый интерес «провальный» прогноз ее вылова в 2018 г. Предварительно проблема сильно завышенного прогноза обсуждалась [Колпаков, Коцюк, 2018; Островский и др., 2018; Шунтов, Темных, 2018; Островский, 2020], но результаты пока можно рассматривать лишь как рабочие гипотезы. Полагаем, что уточнение причин аномально малого подхода горбуши в 2018 г. позволит уменьшить вероятность больших ошибок будущих прогнозов.

Материалы и методы

В работе использованы сведения по уловам амурской горбуши 1978–2018 гг., регулярно предоставляемые Амуррыбводом и Амурским территориальным управлением Росрыболовства. Сведения по уловам предыдущих и последующих лет не использованы по причине часто вводимых ограничений промысла [Абрамов, 1954; Енютина, 1972; Островский и др., 2018; Островский, 2023], сильного развития японского дрейфтерного

промысла [Семко, 1964; Курмазов, Марковцев, 2001] и пропусков данных, характеризующих погодные условия в местах размножения.

Горбуша воспроизводится в основном в притоках нижней части Амура. Наиболее полные сведения по количеству месячных осадков, среднемесячной температуре воздуха и максимальному значению количества осадков, выпадающих за одни сутки в разных месяцах [<http://www.pogodaiklimat.ru/history/31369.htm>], приведены по метеорологическому пункту г. Николаевск-на-Амуре, расположенному в низовьях р. Амур. Массив данных, приемлемых для анализа изменчивости уловов и погодных условий, включает 41 строку.

В работе использованы методы пошагового нелинейного регрессионного и дисперсионного анализов [Дрейпер, Смит, 2007]. Дополнительные факторы включали в модель при условии увеличения объясненной доли зависимой переменной с вероятностью не менее 95 % [Поллард, 1982]. Значения коэффициентов уравнений подбирали итерационными методами.

Во всех уравнениях и в таблице: $a-c$ — коэффициенты; R_c^2 — скорректированный коэффициент детерминации; F — критерий Фишера; p — уровень статистической значимости; $s.e.$ и $a.s.e.$ — стандартная и асимптотически стандартная ошибки; As и Ex — асимметрия и эксцесс распределений; D_p, D_c — остаточная и общая скорректированная сумма квадратов отклонений; k — число степеней свободы; M — среднее значение. Стандартные ошибки коэффициентов асимметрии (As) и эксцесса (Ex) распределения остатков всех уравнений равны соответственно 0,378 и 0,739. Оно принималось близким к закону нормального распределения при T_{As} и $T_{Ex} < 3$. Значения T -критерия рассчитывали как отношение значений коэффициентов асимметрии и эксцесса к их ошибкам.

Результаты и их обсуждение

Надежных оценок численности отнерестившейся амурской горбуши нет, о мощности ее подхода, как и в прошлом веке, пока можно судить лишь по вылову. Подход горбуши практически полностью состоит из рыб, вернувшихся на нерест через 2 года после нереста родителей. Разброс уловов текущего (X) года относительно уловов, наблюдавшихся 2 года назад ($X-2$, рис. 1), внешне напоминает соотношение «запас–пополнение», описываемое теоретическими моделями [Максименко, Антонов, 2003]. отождествление соотношений «запас–пополнение» и «улов в году $X-2$ -в году X » предполагает наличие прямых связей: подхода и улова; улова и остатка (численность родителей); остатка и подхода через 2 года.

«Слабое звено» в данной цепи предполагаемых связей — прямая пропорциональность улова и остатка, что может наблюдаться только при фиксированной доле изъятия. Если остаток прямо пропорционален подходу, тогда в парадигме теоретических моделей слабый подход в 2018 г. обусловлен избытком производителей в 2016 г. Однако в случае избыточного вылова в 2016 г. низкий подход в 2018 г. может быть связан с недостатком производителей. Независимо от величины остатка слабый подход и вылов из дочернего поколения может быть связан и с плохими условиями воспроизводства. Таким образом, без надежной оценки численности отнерестившихся рыб правомерны 3 гипотезы относительно причин слабого подхода амурской горбуши в 2018 г.: избыток производителей, их дефицит и плохие условия воспроизводства, уменьшающие численность потомков независимо от численности родителей на любой стадии жизненного цикла.

При исследовании одновременного влияния на численность поколений численности родителей и изменчивости условий воспроизводства в качестве исходной функции можно использовать теоретически обоснованные модели «запас–пополнение». При анализе причин изменчивости уловов выбор исходной функции не столь очевиден, но, ориентируясь на внешний вид диаграммы рассеяния (рис. 1), связь рассматриваемых переменных пытались описать некоторыми теоретическими моделями. Приведем результаты описания связи в порядке убывания коэффициентов детерминации, сохраняя

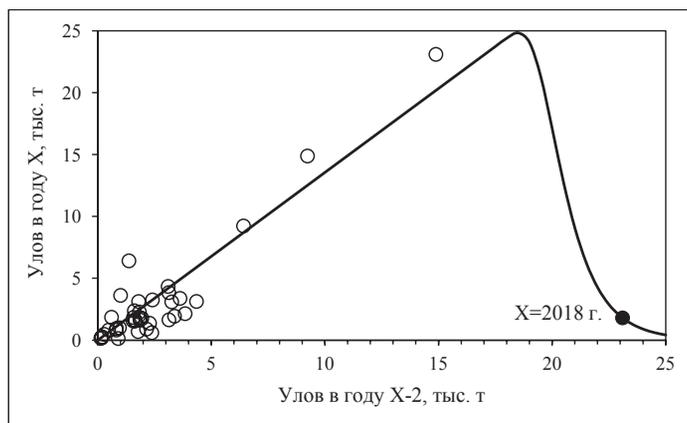


Рис. 1. Связь улова текущего (X) года с уловами в год нереста (X-2), сглажена уравнением (1)

Fig. 1. Relationship between the annual catch of pink salmon in the current year X and in the preceding year of spawning X-2, smoothed with Equation (1)

обозначения переменных такими же, как в теоретических моделях. В нашем случае P соответствует улову в год нереста (тыс. т), R — улову (тыс. т) в год возврата потомков из моря.

Оригинальное уравнение [Островский, Семенченко, 2002]:

$$R = 1,356 \cdot P \left(1 - \exp \left(- \left(\frac{19,996}{P} \right)^{19,567} \right) \right), (R^2_c = 0,858; F = 224; p = 3, E-17). \quad (1)$$

Распределение остатков уравнения (1) не имеет явно выраженной асимметрии ($T_{As} = 2,22 < 3$) и эксцесса ($T_{Ex} = 2,45 < 3$) и хорошо описывает ($R^2 = 0,858$) динамику уловов. Данным уравнением падение улова 2018 г. по сравнению с 2016 г. полностью объяснимо влиянием плотностных факторов, предполагающих избыток производителей в 2016 г. Учитывая множественные причины остаточной дисперсии, которая составляет всего 14,2 % от общей дисперсии, шансов выявления связи уловов с условиями воспроизводства практически нет.

Главная причина, по которой это уравнение неприемлемо для выбора в качестве исходного уравнения — слишком большое значение показателя степени (19,567), отражающего скорость уменьшения уловов в связи с влиянием плотностных факторов. Теоретически такая скорость уменьшения могла наблюдаться только при сверхвысокой плотности производителей с массовой гибелью до нереста в связи с плотностным стрессом [Островский, Семенченко, 1985; Семенченко, 1988], чего в 2016 г. не наблюдалось.

Гамма-модель [Максименко, Антонов, 2003]:

$$R = 0,050 \cdot P^{3,937} \cdot \exp \left(- \frac{P}{3,032} \right), (R^2_c = 0,752; F = 55; p = 1, E-11). \quad (2)$$

Уравнение удовлетворительно имитирует изменчивость высоких уловов, «прогноз» низких уловов сильно занижен. Остатки уравнения распределены симметрично относительно 0 ($T_{As} = -0,413$), но в их распределении наблюдается положительный эксцесс ($T_{Ex} = 4,06$), что не позволяет принять гипотезу о соответствии распределения нормальному закону. Поскольку отклонения распределения остатков от распределения Гаусса могут быть связаны с влиянием изменчивости условий воспроизводства, данному обстоятельству при выборе исходного уравнения можно не придавать особого значения, однако ошибка первого коэффициента уравнения слишком большая, что в совокупности с положительным эксцессом распределения остатков не позволяет признать модель адекватной. Здесь и далее при упоминании о больших ошибках коэффициентов подразумевается, что пределы их 95 %-ных доверительных интервалов включают значение 0.

Уравнение У.Е. Рикера [1979]:

$$R = 1,633 \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{18,414}\right), (R^2_c = 0,490; F = 36; p = 7,Е-07; T_{As} = 4,35; T_{Ex} = 11,99). \quad (3)$$

Линия регрессии, построенная по уравнения Рикера (3), имеет меньшую кривизну по сравнению с линиями уравнений (1) и (2), поэтому хуже описывает изменчивость уловов. «Прогноз» сильно занижен при высоких и завышен при низких уловах. Кратность отклонений уравнения Рикера ($D3 = R_f/R_p$, где R_f — улов фактический, R_i — улов, рассчитанный по уравнению Рикера) положительно коррелирует с количеством осадков в июне, октябре, ноябре и декабре в год нереста, а также в апреле в год миграции молоди в море. В качестве факторной переменной использовали среднее значение количества осадков в этих месяцах (далее — количество осадков, O , мм). Улов в году Х-2 (P) корреляционно не связан с количеством осадков, значение парного коэффициента корреляции Пирсона (r) равно $-0,257$, $p > 0,05$). Связь кратности отклонений уравнения Рикера с количеством осадков описали экспоненциальным уравнением:

$$D3 = 0,144 \cdot \exp(0,031 \cdot O), (R^2_c = 0,406; F = 25; p = 1,Е-05; T_{As} = 3,25; T_{Ex} = 3,34). \quad (4)$$

Совместное влияние уловов в году Х-2 и среднего количества осадков на уловы в году Х выразили уравнением:

$$R = 0,09 \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{13492} + 0,041 \cdot O\right), \\ (R^2_c = 0,920; F = 207; p = 2,Е-20; T_{As} = -0,424; T_{Ex} = 2,61). \quad (5)$$

Распределение остатков этого уравнения близко к нормальному. Влиянием обоих факторов объяснимо более 90 % дисперсии уловов, в целом оно удовлетворительно имитирует их динамику, но значение точки максимума функции (второй коэффициент уравнения) смещается в область бóльших значений (13492 тыс. т) по сравнению с уравнением (3), в котором оно в среднем равнялось 18,414 тыс. т. К такому же эффекту приводит исключение из анализа соотношения $R(P)$ для 2018 г. (рис. 1). Кроме того, стандартная ошибка этого коэффициента (13492 ± 1599588) на два порядка больше его среднего значения. Смещение точки максимума уравнения (5) в область больших значений по сравнению с уравнением (3) позволяет предположить, что график исходного уравнения должен иметь меньшую кривизну, возможно, не имея точки максимума. По этой причине следующим в качестве уравнения пытались использовать уравнение Бивертон-Холта (1969):

$$R = 1/(0,053 + 0,631/P), (R^2_c = 0,432; F = 28; p = 5,Е-06; T_{As} = 4,81; T_{Ex} = 5,4). \quad (6)$$

Кратность отклонений фактических значений улова от значений, рассчитанных по уравнению Бивертон-Холта ($D6$), в зависимости от фактора O также сгладили экспоненциальным уравнением:

$$D6 = 0,156 \cdot \exp(0,031 \cdot O), (R^2_c = 0,411; F = 25,8; p = 1,Е-05; T_{As} = 3,1; T_{Ex} = 3,2). \quad (7)$$

Распределение остатков этого уравнения, несмотря на наличие асимметрии и эксцесса, меньше отклоняется от закона нормального распределения по сравнению с остатками уравнения (4). Уравнение (6), дополненное связью $D6(O)$, представили в виде:

$$R = 1/(0,001 + 11,163/P) \exp(O \cdot 0,041), \\ (R^2_c = 0,920; F = 207; p = 2,Е-20; T_{As} = -0,423; T_{Ex} = 2,61). \quad (8)$$

Уравнение Бивертон-Холта (6) можно было бы признать приемлемым для использования в качестве исходного, дополнение этого уравнения связью уловов с количеством осадков в пресноводном периоде жизни рыб хорошо имитирует динамику уловов, остатки распределены в соответствии с законом нормального распределения. Однако ошибка первого коэффициента уравнения на два порядка больше его среднего значения ($0,001 \pm 0,098$).

Результаты тестирования различных вариантов теоретических моделей как претендентов на выбор в качестве исходного уравнения для построения итоговой модели в целом неудовлетворительны, но описание динамики уловов усложненными моделями (5)

и (8) улучшается по мере уменьшения степени кривизны линии регрессии, задаваемой теоретическими моделями. Действительно, значения коэффициента b уравнения Рикера ($R = a \cdot P \cdot \exp(-P/b)$) и коэффициента a уравнения Бивертон-Холта ($R = 1/(a + b/P)$) как составных частей уравнения (5) и (8) фактически равны 0. Замена этих коэффициентов на 0 ($R = a \cdot P \cdot \exp(-P/0)$ и $R = 1/(0 + b/P)$) убеждает в том, что оба уравнения становятся тождественными уравнению линейной регрессии, проходящей через начало координат.

Таким образом, в качестве исходного уравнения использовали уравнение вида

$$R = a \cdot P^b, \quad (9)$$

которое приближается к уравнению прямой линии при стремлении коэффициента b к 1. Значения коэффициентов уравнения, результаты дисперсионного анализа и анализа остатков приведены в таблице.

Связь кратности отклонений фактических значений улова от значений, рассчитанных по уравнению (9) ($D9$), с количеством осадков (рис. 2) сгладили экспоненциальным уравнением:

$$D9 = a \cdot \exp(O \cdot c), \quad (10)$$

параметры которого и критериальная статистика приведены в таблице.

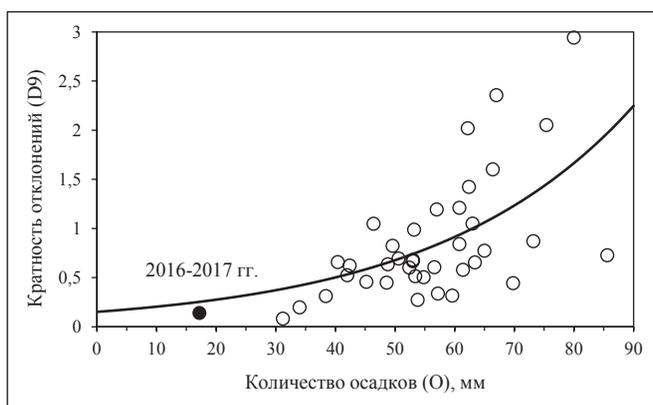


Рис. 2. Зависимость отклонений уравнения (9) от количества осадков, сглаженная уравнением (10), см. таблицу и текст

Fig. 2. Deviations of pink salmon actual recruitment from the model (Equation 9), smoothed with Equation (10), in dependence on amount of precipitation. See details in the Table and in the text

Согласно результатам дисперсионного анализа и анализа остатков уравнения (10) (см. таблицу) сильные отклонения распределения остатков уравнения (9) вполне объяснимы изменчивостью количества осадков. Совместное влияние уловов предшествующих лет и количества осадков в пресноводном периоде жизни описали уравнением

$$R = a \cdot P^b \cdot \exp(c \cdot O), \quad (11)$$

хорошо имитирующим динамику уловов (рис. 3), дополнение уравнения (9) переменной O увеличивает долю объясненной дисперсии уловов почти на 55 %. Основной вклад в увеличение этого параметра вносит изменчивость количества осадков в конце осени — начале зимы.

Так, если в уравнении (11) учитывать среднее количество осадков только в ноябре и декабре, при значениях коэффициентов $a = 0,241 \pm 0,067$, $b = 0,756 \pm 0,070$ и $c = 0,027 \pm 0,003$ значение R^2 составит 0,892 ($F = 149$; $p = 4,Е-18$; $T_{As} = 0,506$; $T_{Ex} = 0,090$), т.е. всего на 0,029 меньше, чем в уравнении (11). Теоретическое значение улова в 2018 г. в данном варианте расчета близко 4,4 тыс. т.

Согласно уравнению (11) при максимальном улове горбуши 23,1 тыс. т в 2016 г. и наибольшем количестве осадков ($O = 85,6$ мм, 1999–2000 гг.) ее вылов в 2018 г. мог составить 66,9 тыс. т. При таком же вылове в 2016 г. и наименьшем из наблюдавшихся значений фактора O (17,2 мм, 2016–2017 гг.) — 4,1 тыс. т (рис. 4). Отношение мак-

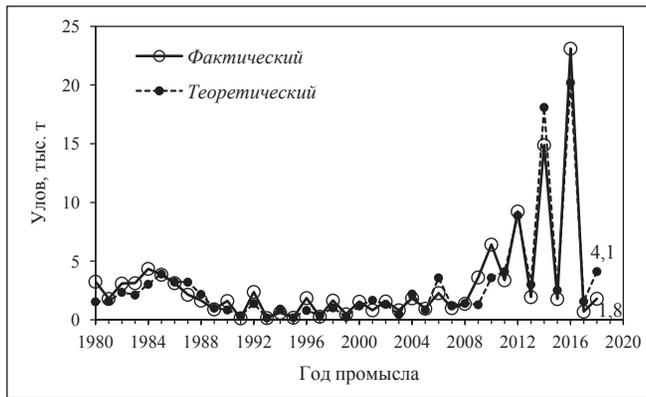


Рис. 3. Фактическая и модельная (уравнение (11)) динамика уловов амурской горбуши
 Fig. 3. Actual and modeled with Equation (11) dynamics of pink salmon annual catch in the Amur River

Значения коэффициентов и результаты анализа уравнений (9–11) (см. текст)
 Empirical coefficients and parameters of Equations (9), (10) and (11). See explanation in the text

Коэффициент	Уравнение (№), факторы		
	(9), $R(P)$	(10), $D9(O)$	(11), $R(P, O)$
$a \pm \text{a.s.e.}$	$1,784 \pm 0,533$	$0,151 \pm 0,071$	$0,102 \pm 0,032$
$b \pm \text{a.s.e.}$	$0,631 \pm 0,134$	–	$0,948 \pm 0,060$
$c \pm \text{a.s.e.}$	–	$0,030 \pm 0,007$	$0,041 \pm 0,004$
Дисперсионный анализ уравнений			
$D_c : k_c$	691,977 : 38	14,677 : 38	691,977 : 38
$D_r : k_r$	433,687 : 37	9,568 : 37	54,467 : 36
R_c^2	0,373	0,348	0,921
F	22,011	19,748	209,848
p	4,E-05	8,E-05	1,E-20
s.e.	3,471	0,516	1,247
Анализ остатков уравнений			
$M \pm \text{s.e.}$	$-0,168 \pm 0,540$	$-0,01 \pm 0,08$	$0,099 \pm 0,191$
As	1,225	0,644	0,034
Ex	9,042	1,456	1,581
T_{As}	3,241	1,703	0,089
T_{Ex}	12,243	1,972	2,141

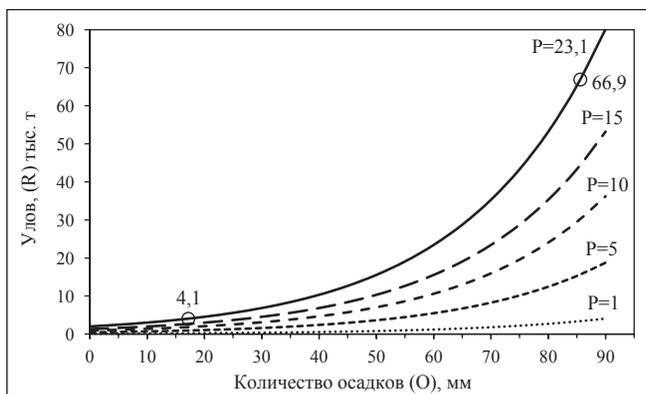


Рис. 4. Модельная зависимость уловов амурской горбуши в году X (R) от количества осадков при различных уловах в году X-2 (P)
 Fig. 4. Modeled dependence of the Amur pink salmon catches in the year X (R) on the amount of precipitation in the year X-2 (P), by ranges of the catch

симального теоретически возможного вылова к минимально возможному вылову по причине изменчивости количества осадков равно 16,5. Это соотношение постоянно, оно не зависит от вылова в году $X-2$, т.е. более чем 16-кратная изменчивость уловов может быть связана с изменчивостью условий воспроизводства.

О том, что низкий подход в 2018 г. не случайно совпал с наименьшим количеством осадков в 2016–2017 гг., свидетельствует характер зависимости кратности отклонений уравнения (10) от количества осадков (см. рис. 2). Вполне очевидно, что эта зависимость практически не изменится при исключении из анализа данных для поколения 2016 г. Следовательно, если бы данный фактор учитывался при разработке прогнозов, пониженный возврат горбуши в 2018 г. был бы предсказуем.

Однако полученные результаты не позволяют заключить, что условия воспроизводства исчерпываются исключительно малым количеством осадков, поскольку кратность отклонений уравнения (9) зависит не только от количества осадков, но и от средней температуры воздуха в октябре и ноябре в год нереста (далее — температура воздуха, T , °C). Эта связь (рис. 5) выражена слабее, чем связь с осадками (см. рис. 2), а дополнение уравнения (11) переменной T не приводит к удовлетворительным результатам.

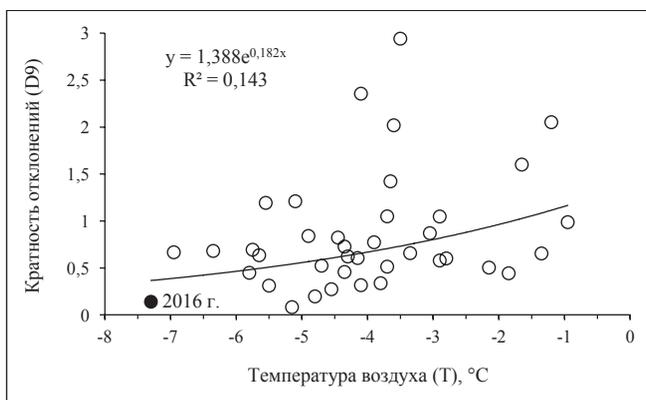


Рис. 5. Зависимость отклонений уравнения (9) от осенне-зимней температуры воздуха в год нереста (см. текст)

Fig. 5. Deviations of the pink salmon recruitment calculated with Equation (9) from its actual value, in dependence on autumn-winter air temperature (see details in the text)

Причина отсутствия предполагаемого эффекта связана с положительной корреляцией ($r = 0,493$; $p < 0,01$) факторных переменных O и T , т.е. фактор O в скрытом виде включает фактор T , однако вполне вероятно, что влияние каждого из них при синхронизации экстремальных значений, как это наблюдалось при воспроизводстве поколения 2016 г. (рис. 2, 5), усиливает комплексное влияние условий воспроизводства на численность поколений. Такое совпадение (рис. 2, 5) в рассматриваемом периоде времени наблюдалось единственный раз (рис. 6) — при формировании поколения 2016 г.

Экстремальные условия воспроизводства поколения 2016 г. можно рассматривать как выброс. В таком случае без данных по вылову в 2018 г. и учитывая, что коэффициент b уравнения (11) практически равен 1 (см. таблицу), уловы текущего года можно считать прямо пропорциональными уловам двухлетней давности и представить в виде:

$$R = 1,356 \cdot P, (R^2_c = 0,858; F = 224; p = 3, E-17; T_{As} = 2,22; T_{Ex} = 2,32). \quad (12)$$

Это уравнение в рассматриваемом периоде можно было использовать в качестве экспресс-метода прогноза вылова на предстоящий год, но прогноз вылова на 2018 г. без учета изменчивости условий воспроизводства оказался бы равным 31,3 тыс. т, т.е. завышенным более чем в 17 раз.

Таким образом, гипотеза о причинах низкого возврата амурской горбуши в 2018 г. вследствие переполнения нерестилиц не подтверждается. Данный эффект практически полностью объясним малым количеством осадков, особенно в конце осени и в начале

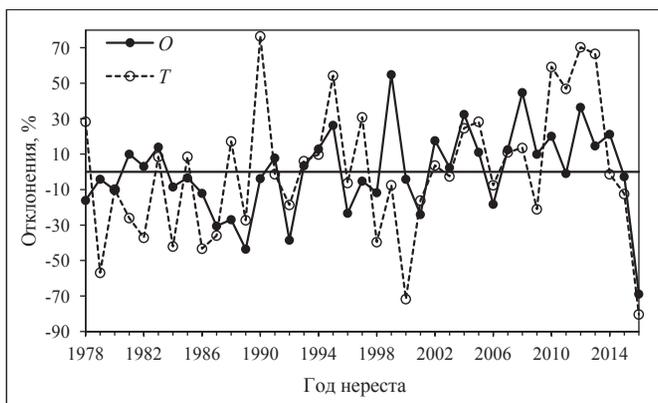


Рис. 6. Динамика отклонений количества осадков (O) и температуры воздуха (T) в местах размножения от среднееголетних значений

Fig. 6. Dynamics of precipitation (O) and air temperature (T) anomalies on the spawning grounds of pink salmon

зимы, в сочетании с экстремально низкой температурой воздуха. Проверка третьей гипотезы (дефицит производителей в 2016 г.) согласно методологическому принципу, известному как «Бритва Оккама», и полученным результатам в условиях противоречивой оценки заполнения нерестилищ [Островский, 2020] лишена смысла.

Идея проанализировать связь уловов амурской горбуши текущих лет с уловами двухлетней давности неоригинальна, такой же метод использовали и в прошлом веке [Лапин, 1971]. Полагая, что высота снежного покрова зависит от количества осадков в декабре, вывод Ю.Е. Лапина [1971] может в полной мере служить комментарием к результатам, полученным нами (см. рис. 4). «При низком снежном покрове даже многочисленное родительское стадо уже не воспроизводит многочисленного потомства, однако характерно, что даже при хороших условиях зимы малочисленное стадо не дает урожайного поколения. ...» [Лапин, 1971, с. 66]. Благоприятным для воспроизводства амурской горбуши Ю.Е. Лапин [1971] считал и подъем уровня воды перед ледоставом — его падение в этот период может привести к ухудшению водоснабжения гнезд, вплоть до их осушения, что объясняет положительную связь уловов с количеством осадков в ноябре, выявленную нами.

Полученные результаты подтверждают выводы о том, что причины изменчивости численности популяций лососей хорошо объяснимы изменчивостью численности родителей и погодных условий в период размножения [Островский, 2014, 2022; Островский, Козлова, 2023]. Росту запаса и уловов амурской горбуши после введения 200-мильной экономической зоны (см. рис. 3) способствовало постепенное увеличение количества осадков и температуры воздуха во время инкубации икры (см. рис. 6) и, соответственно, уловов через 2 года.

Восстановление запаса происходило с разной скоростью: в конце прошлого века в среднем значения рассмотренных параметров погоды были ниже среднееголетних (рис. 6). Быстрому восстановлению уловов в случаях, когда один из двух или (редко) оба фактора имели значения больше среднееголетних, препятствовала низкая численность родителей. Быстрый отклик уловов на благоприятные условия воспроизводства в череде неблагоприятных лет, сопровождающихся малым запасом, уловами и, соответственно, малой численностью родителей, невозможен (см. рис. 4).

Появление высокоурожайных поколений с 2010 г. (см. рис. 3) происходило на фоне накопления достаточного количества производителей при значениях, важных для воспроизводства погодных факторов, почти всегда и чаще всего одновременно превышающих среднееголетние значения (см. рис. 6). Исключение представляет погодная аномалия, при которой воспроизводилось поколение 2016 г.: на фоне сформированного

высокого уровня воспроизводства наименьшее количество осадков совпало с наименьшей температурой воздуха в осенне-зимний период. Примечательно, что причины формирования выбросов в динамике численности горбуши, воспроизводящейся в реках материковой части Татарского пролива [Островский, Козлова, 2023], и охотоморской кеты [Островский, 2022] также в основном связаны с количеством осадков, выпадающих в районах размножения во время инкубации икры.

Наше исследование не может претендовать на полное объяснение динамики численности поколений амурской горбуши, так как не затрагивает вопроса о причинах формирования различия урожайности поколений, воспроизводящихся в четные и нечетные годы. Уловы текущих лет рассматриваются как следствие уловов предшествующих лет, но вопрос, почему два года назад уловы были большими или малыми, сродни известному вопросу о «курице и яйце». Феномен численного доминирования горбуши линии четных или нечетных лет обсуждался неоднократно [Никольский, 1952, 1954; Семко, 1954; Ricker, 1962; Лапин, 1971; Бирман, 2004; и др.], однако полагаем, что удовлетворительного объяснения этому феномену пока нет.

Ю.Е. Лапин [1971], анализируя динамику уловов амурской горбуши, выявил закономерность — численность ее потомков прямо пропорциональна численности родителей, если выживаемость потомков постоянна. Он считал, что так называемый феномен доминирования есть не что иное как проявление этой главной закономерности в «чистом виде» [Лапин, 1971]. Результаты нашего исследования полностью подтверждают вывод относительно прямой связи уловов в году X с уловами в год $X-2$, нарушаемой изменчивостью условий воспроизводства.

Идентичность выводов, основанных на анализе уловов одной и той же группировки горбуши, полученных разными исследователями в разные годы, свидетельствует об устойчивости выявленных связей. Однако с выводом Ю.Е. Лапина о прямой связи численности потомков горбуши с численностью родителей, противопоставляемым теории У.Е. Рикера [1979], согласиться нельзя. Этот вывод основан на необоснованном отождествлении уловов в году $X-2$ с численностью родителей, а уловов в году X — с численностью потомков.

Тем не менее полагаем, что прямой связью уловов в году X и $X-2$ действительно можно объяснить феномен доминирования, если в доминантные четные годы на нерест пропускается непропорционально большее, но не избыточное количество рыб, чем в малочисленные годы. Объективная причина подобной непропорциональности может быть связана с циклическими изменениями промысловой обстановки в четные и нечетные годы. Так, например, В.Л. Костарев [1964] считал, что улов охотоморских лососей зависит от количества осадков, выпадающих во время путины, причем большее их количество выпадало именно в нечетные годы, когда в Охотском море воспроизводится горбуша доминантной линии, что увеличивало количество рыб, пропущенных на нерестилища.

Исследованиями солнечной активности, отражающейся на динамике климата, подтверждается наличие циклов с периодом 2 года, обзор по этой теме приведен в монографии И.Б. Бирмана [2004]. К вопросу о причинах двухлетнего цикла численного доминирования горбуши он приводит результаты работы Ю.Е. Лапина, в частности график динамики толщины снегового покрова и уловов горбуши через 2 года [Лапин, 1971, рис. 24, с. 66], демонстрирующий правильное синфазное чередование обеих переменных с периодом 2 года. Не отрицая возможности влияния циклически изменяющихся условий в море, он полагал, что феномен доминирования объясним циклическими изменениями толщины снежного покрова.

Учитывая, что численность потомков горбуши сильно зависит от численности родителей и погодных условий в пресноводном периоде жизни, рассмотрим 3 гипотезы относительно причин формирования эффекта доминирования. Первая основана на представлении о прямой связи численности потомков с численностью родителей [Лапин, 1971], вторая — на положительной связи численности рыб, пропущенных

на нерестилища с циклически изменяющимся количеством осадков во время путины [Костарев, 1964], третья — на основе положительной связи выживаемости потомства с циклически изменяющейся толщиной снегового покрова [Бирман, 2004].

Первая гипотеза несостоятельна, поскольку предполагает неограниченный рост численности горбуши при благоприятных условиях, под которыми в первую очередь подразумевается достаточная для успешного воспроизводства численность родителей, высота снежного покрова и благоприятная температура воздуха зимой, поскольку хорошо известно, что рост численности лососей ограничивается, как минимум, площадью нерестилищ, это признается всеми исследователями. Отметим, что когда подобный анализ выполнялся на основе соотношения численности родителей и потомков, а не уловов, наиболее приемлемыми в качестве исходных уравнений оказывались именно теоретические модели [Островский, 2014].

В частности, анализируя причины изменчивости численности горбуши, воспроизводимой в реках материковой части Татарского пролива, в качестве исходного уравнения успешно использовали модель Рикера [Островский, Козлова, 2023]. При этом полученные выводы относительно факторов, отклоняющих значения фактических подходов от модели Рикера, также оказались объяснимыми изменчивостью количества осадков в период инкубации икры. Идентичность наших выводов, сделанных при анализе разных группировок горбуши, свидетельствует о том, что причина расхождения в выборе исходных уравнений при анализе уловов и соотношения «запас–пополнение» объяснима именно природой первичных данных.

Вывод В.Л. Костарева [1964] относительно отрицательного влияния количества летних осадков во время путины на вылов охотоморских лососей подтверждается и в настоящее время [Островский, 2023]. Вероятно, аналогичная связь характерна и для амурских лососей. С другой стороны, согласно полученным нами результатам улов в году X зависит в основном от количества осенне-зимних осадков в год $X-2$, а не от их количества во время путины, что свидетельствует в пользу гипотезы И.Б. Бирмана [2004]. Чтобы отдать предпочтение второй или третьей гипотезе о причинах формирования эффекта доминирования, провели анализ изменчивости погодных условий.

Как в прошлом, так и в текущем веке амурская горбуша численно доминирует в четные годы (см. рис. 3), поэтому надеялись выявить подобное (устойчивое) чередование лет с обильным и малым количеством осадков, температурой воздуха или рекордным количеством осадков, выпадающих за одни сутки в разных месяцах. Устойчивого чередования количества осадков, такого как описано Ю.Е. Лапиным [1971] или В.Л. Костаревым [1964, табл. 3, с. 80], не выявлено ни для одного месяца, ни по одному из признаков, характеризующих погоду. Вероятно, подобное чередование является скорее исключением, чем правилом, хотя, возможно, оно наблюдалось в относительно коротких промежутках времени прошлого века.

Известно, что появившееся однажды урожайное или неурожайное поколение может проявляться в череде многих последующих поколений, так, например, неурожайное поколение 2016 г. амурской горбуши не восстановилось до сих пор. Это позволяет предположить, что для объяснения феномена доминирования не обязательно соблюдение строгого совпадения циклов объясняющей и резульативной переменных. По причине инерционности достаточно того, чтобы влияющие на численность горбуши параметры среды четных лет в среднем отличались от этих же параметров среды нечетных лет. Полагаем, что устойчивое чередование урожайности горбуши четных и нечетных лет может формироваться за счет кумулятивного эффекта даже относительно небольших, не обязательно регулярных, но часто повторяющихся различий параметров среды.

Исходя из этого предположения, согласно гипотезе И.Б. Бирмана [2004] в среднем количество зимних осадков в четные годы должно быть больше, чем в нечетные годы. Однако с 1978 по 2017 г. (40 лет), несмотря на наличие хорошо выраженного эффекта доминирования (рис. 3), по неурожайным нечетным годам в среднем выпадало $42,9 \pm 3,8$ мм, по урожайным четным — столько же или даже меньше ($40,6 \pm 4,2$ мм).

Не выявлено правильных чередований или существенных различий четных и нечетных лет по температуре воздуха и по факторам, включенным в приведенные выше уравнения. Из этого следует, что рассмотренные факторы, действительно влияя на уровень воспроизводства, не могут быть причиной эффекта доминирования.

Самая большая разность значений параметров четных и нечетных лет выявлена по количеству осадков в июле. За 20 четных лет (1978–2016 гг.) по четным годам в этом месяце их выпадало в среднем $73,8 \pm 11,5$ мм ($T_{As} = -0,189$; $T_{Ex} = -1,625$), по нечетным (1979–2017 гг.) — $48,1 \pm 7,6$ мм ($T_{As} = 1,405$; $T_{Ex} = -0,355$). Лишь в 5 из 20 пар сравнений в нечетные годы осадков выпадало больше, чем в четные годы.

Горбуша нерестится на относительно мелководных нерестилищах, где она легкодоступна для хищников. Можно предположить, что в процессе эволюции выработался механизм уменьшения подверженности истреблению хищниками за счет приуроченности нереста ко времени наибольшего количества осадков и, соответственно, уровня воды. В таком случае заход на нерест горбуши четных лет должен быть приурочен к июлю. Действительно, она в основном заходит на нерест в июле, значение средней многолетней кумуляты сезонного вылова, равное 50 %, приходится на 10 июля.

Возможно, относительно малое количество осадков в июле нечетных лет приводит к смещению сроков нерестовой миграции горбуши этих лет на август. В августе осадков выпадало больше, чем в июле (в среднем около $85,2 \pm 13,0$ мм в четные и около $88,7 \pm 10,4$ мм в нечетные годы). В этом же месяце нечетных лет значение средней многолетней кумуляты сезонного вылова, равное 50 %, приходилось на 8 августа, т.е. не исключено, что феномен доминирования лучше всего объясним гипотезой В.Л. Костарева [1964].

Многие исследователи считали, что сроки нерестового хода горбуши зависят от ее численности — при малой численности поколений улучшается обеспеченность рыб пищей [Никольский, 1952, 1954], ускоряется их созревание, поэтому малочисленные стада горбуши идут на нерест раньше [Енютина, 1972; Смирнов, 1975; и др.]. Однако в настоящее время на нерест раньше идут не малочисленные, а многочисленные поколения амурской горбуши. Следовательно, причина расхождения по времени созревания многочисленных и малочисленных поколений вряд ли связана с обеспеченностью пищей рыб в море.

Массовая миграция мальков горбуши в море часто наблюдается в период весеннего половодья и не всегда определяется степенью их готовности к смене среды обитания [Чупахин, 1975]. Расхождение амурской горбуши линий четных и нечетных лет по срокам нереста приводит к различиям условий развития икры. Молодь малочисленных поколений нечетных лет вследствие позднего нереста родителей и меньшей продолжительности развития икры в теплое время года [Соин, 1954] ко времени весенних паводков хуже подготовлена к миграции в море по сравнению с молодью многочисленных поколений четных лет, что объясняет низкую скорость восстановления численности горбуши линии нечетных лет (рис. 3).

Уравнение (11) хорошо имитирует динамику уловов, при этом в явном виде оно не учитывает такие факторы, как количество летних осадков, сроки миграций или количество градусо-дней до выклева личинок, которые согласно рассмотренным гипотезам могут приводить к формированию эффекта доминирования. Полагаем, что причина отсутствия этих факторов в уравнении (11) связана с тем, что они в скрытом виде учтены в факторе «улов в году X-2», значения которого ассоциированы с принадлежностью рыб к линии четных или нечетных лет. Для проверки адекватности рассмотренных гипотез, объясняющих эффект доминирования, необходим анализ других популяций, что выходит за рамки поставленной цели.

Заключение

Урожайность поколений амурской горбуши в основном формируется в пресноводном периоде жизни. Ее уловы в данном году прямо пропорциональны уловам

двухлетней давности, отклонения от пропорциональности связаны с изменчивостью, в основном осенне-зимних осадков. Обе факторные переменные (улов в году $X-2$ и количество осенне-зимних осадков) положительно связаны с численностью потомков и, соответственно, с уловами в году X . Совместным влиянием уловов текущих лет и количеством осенне-зимних осадков во время инкубации икры объяснимо около 90 % дисперсии уловов последующих лет. При одинаковых уловах в текущем году улов через 2 года, в зависимости от количества осадков (в пределах наблюдаемых значений), может изменяться в 17 раз.

Судя по литературным данным, сильная изменчивость запаса тихоокеанских лососей в связи с изменчивостью условий воспроизводства характерна не только для амурской горбуши. Следовательно, теоретическая концепция MSY , рассматривающая промысел в качестве единственной причины изменчивости запаса, слишком далека от реальности, чтобы ее можно было использовать в качестве руководства к регулированию вылова тихоокеанских лососей.

Кагастрофическое падение уловов и численности амурской горбуши поколения 2016 г. в основном обусловлено экстремально малым количеством осенне-зимних осадков в период инкубации икры в сочетании с экстремально низкой температурой воздуха в предзимний период. Синхронизация минимумов этих переменных за 40-летний период наблюдалась единственный раз — в 2016 г.

Выявленные факторы изменчивости уловов горбуши нельзя рассматривать в качестве причин формирования характерного для динамики ее численности и уловов эффекта доминирования. Гипотетически этот эффект связан с приуроченностью захода горбуши в нерестовые реки ко времени максимального количества летних осадков. Не исключено, что данное свойство является эволюционно-выработанным приспособлением к нересту на относительно маловодных нерестилищах, в условиях легкой доступности хищникам.

Сроки нереста влияют, с одной стороны, на количество рыб, достигших нерестилищ и участвующих в нересте, с другой — на качество и, соответственно, выживаемость потомства. Относительно малое количество июльских осадков в нечетные годы приводит к смещению сроков массовой нерестовой миграции горбуши на август, но меньшая продолжительность инкубации ее икры в теплое время года препятствует быстрому восстановлению численности даже при благоприятных условиях воспроизводства в осенне-зимний период.

Исследование не претендует на исчерпывающее объяснение причин изменчивости уловов амурской горбуши, но позволяет найти рациональное объяснение причинам изменчивости уровней воспроизводства и выбросов, приводящих к большим ошибкам прогнозов.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Выражаю глубокую признательность О.Б. Ткачевой, выполняющей основную рутинную работу отдела. Это позволяет выделять больше времени для разгадывания загадок природы.

The author is deeply grateful to O.B. Tkacheva, who performed the main routine work of the department that saved time for unraveling the mysteries of nature.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not supported by sponsors.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Работа проведена без непосредственного контакта с рыбами в качестве объекта исследования. Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

The work was made without direct contact with fish as an object of study. The author declares that he has no conflict of interest.

Список литературы

- Абрамов В.В.** Состояние запасов и пути увеличения численности амурской горбуши // Тр. совещ. по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. — М. : АН СССР, 1954. — С. 48–69.
- Бивертон Р., Холт С.** Динамика численности промысловых рыб : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1969. — 248 с.
- Бирман И.Б.** Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей : моногр. — Изд. 2-е, доп. — М. : Нацрыбресурсы, 2004. — 171 с.
- Дрейпер Н.Р., Смит Г.** Прикладной регрессионный анализ : моногр. — Изд. 3-е. — М. : Издательский дом «Вильямс», 2007. — 912 с.
- Енютина Р.И.** Амурская горбуша (промыслово-биологический очерк) // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 77. — С. 3–126.
- Каев А.М.** Снижение численности горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Сахалино-Курильском регионе как следствие действия экстремальных факторов среды // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 192. — С. 3–14. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-192-3-14.
- Колпаков Н.В., Коцюк Д.В.** Неоправдавшиеся прогнозы подходов горбуши к Амуру и в Приморье в 2018 г.: вероятные причины // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 94–105.
- Костарев В.Л.** Некоторые закономерности колебаний численности охотских лососей // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. — М. : Наука, 1964. — С. 77–83.
- Кузнецов И.И.** Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей : Изв. ТОНС. — 1928. — Т. 2, вып. 3. — 196 с.
- Курмазов А.А., Марковцев В.Г.** Лососи в рыболовных отношениях России и Японии // Рыб. хоз-во. — 2001. — № 1. — С. 25–26.
- Лапин Ю.Е.** Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла : моногр. — М. : Наука, 1971. — 176 с.
- Леванидов В.Я.** Пути усиления воспроизводства кеты Амура // Тр. совещ. по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. — М. : АН СССР, 1954. — С. 120–128.
- Максименко В.П., Антонов Н.П.** Количественные методы оценки рыбных запасов : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2003. — 256 с.
- Никольский Г.В.** Материалы по биологическим основаниям лососевого хозяйства бассейна Амура // Тр. совещ. по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. — М. : АН СССР, 1954. — С. 160–168.
- Никольский Г.В.** О типе динамики стада и характере нереста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.), кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) в Амуре // ДАН СССР. — 1952. — Вып. 86, № 4. — С. 873–875.
- Островский В.И.** Итоги лососевой путины в Хабаровском крае в 2022 г. // Бюл. № 17 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2023. — С. 79–86. DOI: 10.26428/losos_bull17-2023-79-86.
- Островский В.И.** Особенности амурской лососевой путины в 2020 году // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2020. — С. 78–83.
- Островский В.И.** Факторы, влияющие на численность покатной молодежи тихоокеанских лососей // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2014. — Вып. 6. — С. 501–508.
- Островский В.И.** Факторы, определяющие численность поколений кеты *Oncorhynchus keta* в Охотском районе // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 4. — С. 810–827. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-810-827. EDN: HXVMLB.
- Островский В.И., Козлова Т.В.** «Неблагодарная» горбуша. Случайность или закономерность? // Бюл. № 17 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2023. — С. 152–158. DOI: 10.26428/losos_bull17-2023-152-158.
- Островский В.И., Коцюк Д.В., Колпаков Н.В.** Итоги лососевой путины в Хабаровском крае в 2018 г. // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 88–93.
- Островский В.И., Семенченко Н.Н.** Зависимость численности потомков нерки *Oncorhynchus nerka* озера Дальнее (Камчатка) от численности родителей // Биол. моря. — 2002. — Т. 28, № 6. — С. 411–417.
- Островский В.И., Семенченко Н.Н.** Роль социального стресса в регуляции численности популяции нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) // Исследование и рациональное использование

биоресурсов дальневосточных и северных морей СССР и перспективы создания технических средств для освоения неиспользуемых биоресурсов открытого океана : тез. докл. Всесоюз. совещ. — Владивосток : ТИНРО, 1985. — С. 48–49.

Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики : пер. с англ. — М. : Финансы и статистика, 1982. — 344 с.

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

Розенберг Г.С. Модели в фитоценологии : моногр. — М. : Наука, 1984. — 240 с.

Семенченко Н.Н. Механизмы саморегуляции численности популяции нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопр. ихтиол. — 1988. — Т. 28, № 1. — С. 44–52.

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

Семко Р.С. Современное состояние запасов тихоокеанских лососей, степень их использования и пути воспроизводства // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. — М. : Наука, 1964. — С. 7–16.

Смирнов А.Г. Состояние запасов амурских лососей и причины их численных колебаний // Изв. ТИНРО. — 1947. — Т. 25. — С. 33–52.

Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : МГУ, 1975. — 336 с.

Соин С.Г. Закономерности развития летней кеты, горбуши и симы // Тр. совещ. по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. — М. : АН СССР, 1954. — С. 144–155.

Чухахин В.М. Естественное воспроизводство южнокурильской горбуши // Тр. ВНИРО. — 1975. — Т. 106. — С. 67–77.

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. Дальневосточная лососевая путина–2018: абсолютный исторический рекорд, обеспеченный камчатской горбушей // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 3–13.

Ricker W.E. Regulation of the abundance of pink salmon populations // H.R. MacMillan lectures in fisheries : symposium on pink salmon / ed. N.J. Wilimovsky. — Vancouver, Canada : Institute of Fisheries, University of British Columbia, 1962. — P. 155–201.

References

Abramov, V.V., The state of stocks and ways to increase the population of Amur pink salmon, in *Tr. soveshch. po voprosam lososovogo khozyaystva Dal'nego Vostoka* (Proceedings of meetings on salmon Farms in the Far East), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1954, pp. 48–69.

Beaverton, R. and Holt, S., *Dinamika chislennosti promyslovykh ryb* (Dynamics of the number of commercial fish), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1969.

Birman, I.B., *Morskoi period zhizni i voprosy dinamiki stada tikhookeanskikh lososei* (The Marine Life History and the Issues of Dynamics of the Pacific Salmon Stock), Moscow: Natsionalnye Rybnye Resursy, 2004, 2nd ed.

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

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

Kaev, A.M., Decreasing of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) abundance in Sakhalin-Kuril region as consequence of extreme environmental factors impact, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 192, pp. 3–14. doi 10.26428/1606-9919-2018-192-3-14

Kolpakov, N.V. and Kotsyuk, D.V., Unrealistic forecasts of pink salmon approaches to the Amur and Primorye in 2018: probable reasons, in *Byulleten' no. 13 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 13 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018, pp. 94–105.

Kostarev, V.L., Some patterns of fluctuations in the numbers of Okhotsk salmon, in *Lososevoe khozyaystvo Dal'nego Vostoka* (Salmon farming in the Far East), Moscow: Nauka, 1964, pp. 77–83.

Kusnetzov, I.I., Some observations on the spawning of the Amur and Kamchatka salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, 1928, vol. 2, no. 3.

Kurmazov, A.A. and Markovtsev, V.G., Salmon in fishing relations between Russia and Japan, *Rybn. Khoz.*, 2001, no. 1, pp. 25–26.

Lapin, Yu.Ye., *Zakonmernosti dinamiki populyatsiy ryb v svyazi s dlitel'nost'yu ikh zhiznennogo tsikla* (Patterns of the dynamics of fish populations in connection with the duration of their life cycle), Moscow: Nauka, 1971.

Levanidov, V.Ya., Ways to strengthen the reproduction of Amur chum salmon, in *Tr. soveshch. po voprosam lososovogo khozyaystva Dal'nego Vostoka* (Proceedings of meetings on salmon Farms in the Far East), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1954, pp. 120–128.

Maksimenko, V.P. and Antonov, N.P., *Quantitative Methods of Fish Reserves Evaluation*, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2003.

Nikolsky, G.V., Materials on the biological basis of the Amur salmon farm, in *Tr. soveshch. po voprosam lososovogo khozyaystva Dal'nego Vostoka* (Proceedings of meetings on salmon Farms in the Far East), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1954, pp. 160–168.

Nikolsky, G.V., On the type of herd dynamics and the nature of spawning pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.), chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.) in the Amur, *Doklady Akad. nauk SSSR*, 1952, vol. 86, no. 4, pp. 873–875.

Ostrovsky, V.I., Results of the salmon fishing season in Khabarovsk Region in 2022, in *Byulleten' no. 17 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 17 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2023, pp. 79–86. doi 10.26428/losos_bull17-2023-79-86

Ostrovsky, V.I., Features of the Amur salmon season in 2020, in *Byulleten' no. 15 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 15 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2020, pp. 78–83.

Ostrovsky, V.I., Factors influencing the abundance of juvenile Pacific salmon, in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Readings Commemorating Vladimir Yakovlevich Levanidov), Vladivostok: Dal'nauka, 2014, vol. 6, pp. 501–508.

Ostrovsky, V.I., Factors controlling the year-classes strength for chum salmon *Oncorhynchus keta* in the Okhotsk district, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 4, pp. 810–827. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-810-827. EDN: HXVMLB.

Ostrovsky, V.I. and Kozlova, T.V., «Unfaithful» Pink salmon. Random or regularity, in *Byulleten' no. 17 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 17 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2023, pp. 152–158. doi 10.26428/losos_bull17-2023-152-158

Ostrovsky, V.I., Kotsyuk, D.V., and Kolpakov, N.V., The results of the salmon fishing season in the Khabarovsk Territory in 2018, in *Byulleten' no. 13 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostokie* (Bulletin No. 13 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018, pp. 88–93.

Ostrovskii, V.I. and Semenchenko, N.N., Dependence of number of progeny of red salmon *Oncorhynchus nerka* from Dal'nee Lake (Kamchatka) on number of parents, *Biol. Morya (Vladivostok)*, 2002, vol. 28, no. 6, pp. 371–378.

Ostrovsky, V.I. and Semenchenko, N.N., The role of social stress in the regulation of sockeye salmon population (*Oncorhynchus nerka* Walbaum), in *Vses. Soveshch. "Issledovanie i ratsional'noe ispol'zovanie bioresursov dal'nevostochnykh i severnykh morei SSSR i perspektivy sozdaniya tekhnicheskikh sredstv dlya osvoeniya neispol'zuemykh bioresursov otkrytogo okeana"*, *Tezisy dokl.* (Proc. All.-Sov. Meet. "Research and Rational Management of Bioresources of the Far Eastern and Northern Seas of the USSR and Prospects of Creation of Technical Means for Development of Unused Bioresources of the Open Ocean), Vladivostok: TINRO, 1985, pp. 48–49.

Pollard, J.H., *A Handbook of Numerical and Statistical Techniques: with Examples Mainly from the Life Sciences*, New York: Cambridge Univ. Press, 1977.

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

Rosenberg, G.S., *Modeli v fitotsenologii* (Models in phytocenology), Moscow: Nauka, 1984.

Semenchenko, N.N., Mechanisms of abundance self-regulation in the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*, *Vopr. Ikhtiol.*, 1988, vol. 28, no. 1, pp. 44–52.

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.

Semko, R.S., The current state of the stocks of Pacific salmon, the degree of their use and ways of reproduction, in *Lososevoye khozyaystvo Dal'nego Vostoka* (Salmon farming in the Far East), Moscow: Nauka, 1964, pp. 7–16.

Smirnov, A.G., Status of Amur salmon stocks and causes of their numerical fluctuations, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1947, vol. 25, pp. 33–52.

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

Soin, S.G., Patterns of development of summer chum salmon, pink salmon and sim, in *Tr. soveshch. po voprosam lososovogo khozyaystva Dal'nego Vostoka* (Proceedings of meetings on salmon Farms in the Far East), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1954, pp. 48–69.

Chupakhin, V.M., Natural reproduction of the South Kuril pink salmon, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 106, pp. 67–77.

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. and Temnykh, O.S., *Dal'nevostochnaya lososevaya putina–2018: absolyutnyy istoricheskiy rekord, obespechenny kamchatskoy gorbushhey*, in *Byulleten' no. 13 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin no. 13 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018, pp. 3–13.

Ricker, W.E., Regulation of the abundance of pink salmon populations, in *H.R. MacMillan lectures in fisheries*, symposium on pink salmon, Wilimovsky, N.J., ed., Vancouver, Canada: Institute of Fisheries, University of British Columbia, 1962, pp. 155–201.

<http://www.pogodaiklimat.ru/history/31369.htm>. Cited July 12, 2022.

Поступила в редакцию 10.05.2023 г.

После доработки 22.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

The article was submitted 10.05.2023; approved after reviewing 22.05.2023; accepted for publication 30.05.2023

Научная статья

УДК 597.552.51(282.257.41)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-281-301

EDN: XKHPDU

**АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ ЗАПАСОВ НЕРКИ (*ONCORHYNCHUS NERKA*)
РЕКИ БОЛЬШОЙ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА) В ПЕРИОД 1929–2022 ГГ.****О.М. Запорожец, Г.В. Запорожец***

Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),

683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

Аннотация. Охарактеризовано состояние нерестовой части популяции большеречной нерки в 1929–2022 гг. Анализ собранных данных позволил оценить долговременные тенденции важнейших биологических характеристик производителей, в частности омоложение возвращающихся рыб и уменьшение их размеров, массы и плодовитости. Рассмотрены возможные причины этих процессов. Проведены статистические сравнения биологических показателей производителей разных рас, экологических форм, экотипов и пола, как за различные промежутки времени, так и между собой, а также их частотный анализ. Установлены изменения размерной и возрастной структур разных групп — уменьшение количества размерных и возрастных классов. Подтверждено несоответствие возрастной структуры нерки в морском прибрежье устья р. Большой гипотезе о наличии заметного количества нерки из оз. Курильского в прилове из неводов. В исследованный период численность нерки волнообразно менялась и к 2020 г. превысила среднее значение до 2000 г. в 6–7 раз, а в 2022 г. — более чем на порядок, причем средняя кратность воспроизводства к концу периода увеличилась в 9 раз (за счет недоучета заходов на нерест).

Ключевые слова: нерка, расы, экологические формы, биологические характеристики, нерест, динамика, учет численности

Для цитирования: Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Анализ состояния запасов нерки (*Oncorhynchus nerka*) реки Большой (западная Камчатка) в период 1929–2022 гг. // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 281–301. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-281-301. EDN: XKHPDU.

Original article

**Analysis of state for the stocks of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*)
from the Bolshaya River (western Kamchatka) in 1929–2022****Oleg M. Zaporozhets*, Galina V. Zaporozhets****

*, ** Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO),

18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia

* D.Biol., leading researcher, zaporozhets.o.m@kamniro.ru, ORCID 0000-0001-7448-7817

** Ph.D., leading researcher, zaporozhets.g.v@kamniro.ru, ORCID 0000-0003-0364-9772

* Запорожец Олег Михайлович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, zaporozhets.o.m@kamniro.ru, ORCID 0000-0001-7448-7817; Запорожец Галина Васильевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, zaporozhets.g.v@kamniro.ru, ORCID 0000-0003-0364-9772.

© Запорожец О.М., Запорожец Г.В., 2023

Abstract. The spawning stock of sockeye salmon in the Bolshaya River is evaluated for 1929–2022. Long-term tendencies are determined for their most important biological parameters, in particular, a juvenilization of returning spawners with decreasing of their body size, weight, and fecundity. Possible causes of these processes are considered. Biological indices of the sockeye salmon belonged to different races, ecological forms, ecotypes, and genders are compared statistically for different periods of time, with the frequency analysis. Changes in the size and age structure are revealed — range of the size and age variability has decreased. The age structure in the sea adjacent to the Bolshaya River mouth contradicts the hypothesis of a significant portion of sockeye salmon from Lake Kurilskoye in seine by-catch. The sockeye salmon abundance has changed periodically and recently is at the top of the wave. Compared to the 1929–2000 average, the stock has increased 6–7 times by 2020, and more than tenfold in 2022, whereas the average multiplicity of reproduction has increased 9 times (such a high value is obviously due to underestimation of spawning).

Keywords: sockeye salmon, race, ecological form, biological index, spawning, fish stock dynamics, fish stock account

For citation: Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Analysis of state for the stocks of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Bolshaya River (western Kamchatka) in 1929–2022, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 281–301. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-281-301. EDN: XKHPDU.

Введение

Нерка *Oncorhynchus nerka*, красная — один из ценных видов тихоокеанских лососей, воспроизводящихся на Камчатке. Наиболее многочисленны подходы ее производителей в реки Озерная (и далее в оз. Курильское), Большая, Камчатка и Палана. На западном побережье полуострова большещерецкая нерка в последние годы занимает второе место по численности после стада оз. Курильского.

Изучением состояния запасов этого вида в бассейне р. Большой в разные годы занимались И.И. Кузнецов [1928], И.Ф. Правдин [1928], А.С. Бараненкова [1932*, цит. по: Крохин, Крогиус, 1937], П.А. Двинин [1934**], Р.С. Семко [1935***], Е.М. Крохин и Ф.В. Крогиус [1937], В.Ф. Бугаев с соавторами [2002] и др. В 2000-е гг. сбор и анализ биологических характеристик большещерецкой нерки начали проводить и авторы этой работы [Запорожец, Запорожец, 2005, 2006, 2007, 2011, 2013, 2015, 2017, 2022; и др.]. На основе этих исследований сформировалась концепция, согласно которой большещерецкая нерка представлена двумя экологическими формами — озерной (преимущественно из оз. Начикинского и немного из оз. Сокоч) и речной (из отдельных притоков — рек Быстрая, Карымчина, Банная и др.), состоящими, в свою очередь, из ранней (весенней) и поздней (летней) рас.

За прошедшие годы накопилось достаточно много различных данных, поэтому цель настоящей работы — проанализировать состояние запасов большещерецкой нерки, включая ее биологию и численность, за весь период исследований.

Материалы и методы

Река Большая — самая протяженная на западном побережье Камчатки, образуется при слиянии двух главных притоков: рек Быстрая и Плотникова (рис. 1); последняя берет исток в верховьях оз. Начикинского, где нерестует большая часть озерной нерки.

В работе проанализированы данные по биологическим характеристикам производителей нерки бассейна р. Большой, собранные сотрудниками КоТИРХа, ВНИРО,

* Бараненкова А.С. Отчет о работе на Начикинском озере осенью 1932 г. Петропавловск-Камчатский: Камчатское отделение ТИРХ, 1932. 32 с.

** Двинин П.А. Отчет о работе экспедиции в нижнем течении бассейна реки Большой / Камчатское отделение ТИРХ. Инв. № 107. Петропавловск-Камчатский, 1934. 26 с.

*** Семко Р.С. Расовый состав красной Начикинского озера (бассейн р. Большой): отчет о НИР / Камчатское отделение ТИРХ. ГАКО № 480 3 89. Петропавловск-Камчатский, 1935. 100 с.

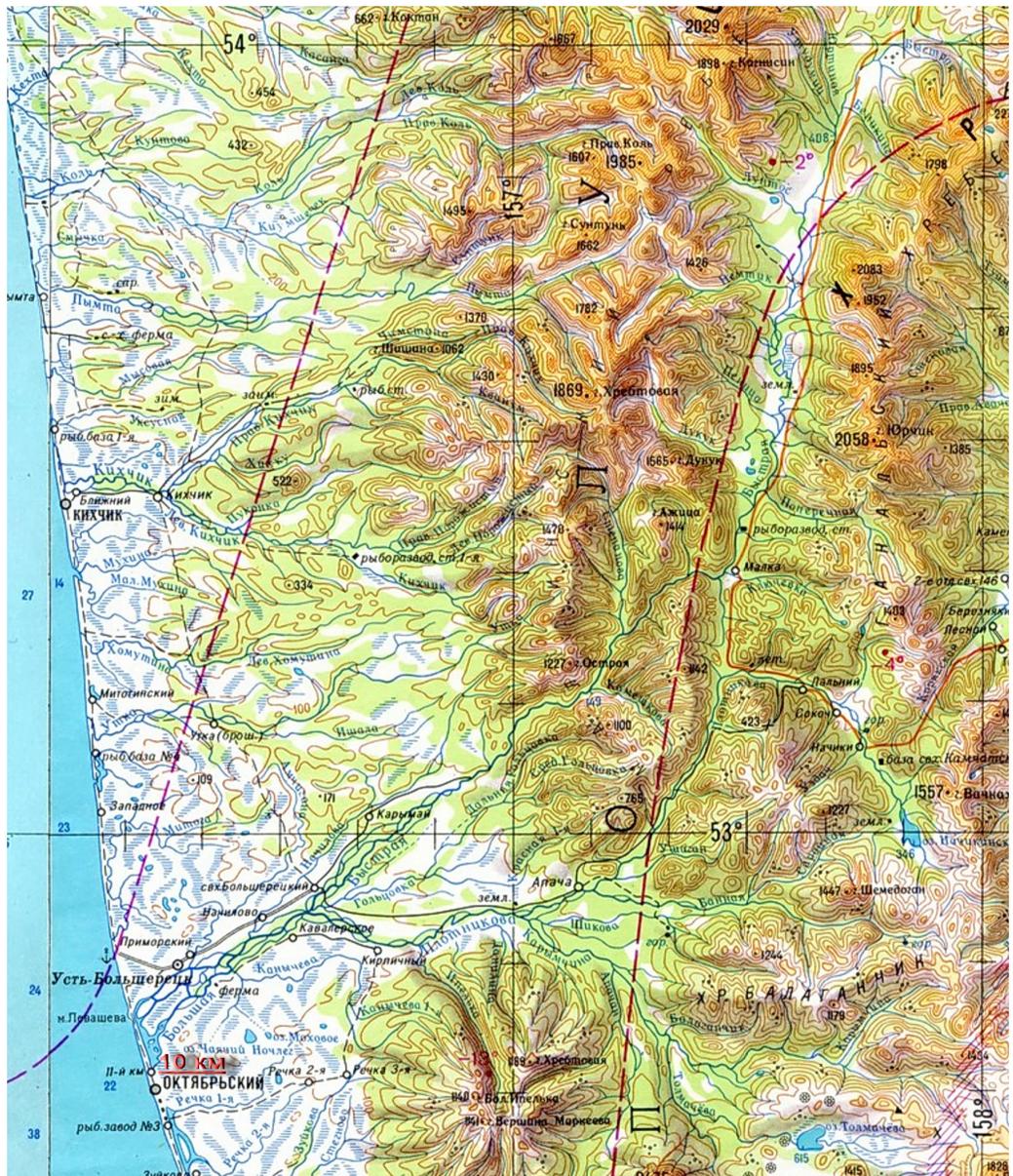


Рис. 1. Топографическая карта бассейна р. Большой (1 см = 10 км)
Fig. 1. Topographic map of the Bolshaya River basin (1 cm = 10 km)

КОТИНРО, КамчатНИРО и Севострыбвода (Камчатрыбвода) с 1929 по 2022 г. (табл. 1). К сожалению, не все первичные данные за эти годы сохранились, часть из них, собранная в первой половине XX в., по-видимому, утрачена. Возраст 68 % рыб в имеющихся выборках определен по чешуе О.М. Запорожцем; для его обозначения применяли систему классификации, при которой пресноводный возраст отделяется точкой от морского, а общий возраст возврата получается суммированием пресноводного и морского [Коо, 1962]. При измерении рыб определяли основную (стандартную) длину тела АС (по Смитту).

Результаты исследований обработаны с помощью программ Statistica и Excel. В ходе дисперсионного анализа биологических данных сравнивали основные характеристики (длину, массу, плодовитость, возраст) рыб разных экологических форм, рас и пола. При рассмотрении размерно-массовой и возрастной структуры субпопуляций

Таблица 1

Количество рыб, отловленных в разных местах бассейна р. Большой в 1929–2022 гг.

Table 1

Number of fish caught in certain places of the Bolshaya River basin in 1929–2022

Место отлова	Кол-во, экз.	Место отлова	Кол-во, экз.
Море в устье р. Большой	2216	Озера Начикинское и Сокоч	2613
Р. Большая	17845	Малкинский ЛРЗ	6584
Р. Быстрая	2984	ЛРЗ «Озерки»	5211
Р. Плотникова	2843	Всего	40336

использовали частотный анализ, взаимодействий факторов — корреляционный и множественный регрессионный анализы.

Уловы большерецкой нерки за 1934–1939 гг. рассчитаны по данным Р.С. Семко [1954] и И.В. Сафронова [1965]*, за 1940–1961 гг. — взяты из отчета И.В. Сафронова [1965]*, за 1962–2022 гг. — из материалов промысловой статистики Камчатрыбвода и СВТУ ФАР РФ. Для оценки заполнения нерестилищ использовали данные авиаучетных работ КамчатНИРО (КоТИНРО) с 1957 г. и частично съемок с беспилотных летательных аппаратов (БПЛА) на оз. Начикинском в 2018–2022 гг. [Запорожец, Запорожец, 2022].

Результаты и их обсуждение

Достаточно давно известная общая информация о времени нерестовых миграций отдельных рас большерецкой нерки и их конечных локациях (см. Введение) в ходе наших исследований приобретала новые, более конкретные детали. Так, по собранным данным ранняя нерка подходит к устью р. Большой с начала мая и идет вверх до конца июня, а через короткое время производителей уже можно видеть на оз. Начикинском и единично в оз. Сокоч. Небольшая часть производителей ранней расы нерестится в реках Быстрая, Карымчина, Банная и верхнем левом притоке р. Плотникова — р. Озерной. Поздняя красная идет по рекам преимущественно с июля по сентябрь и нерестится до поздней осени (в оз. Начикинском — до декабря). Рис. 2 показывает динамику и соотношение рыб в уловах.

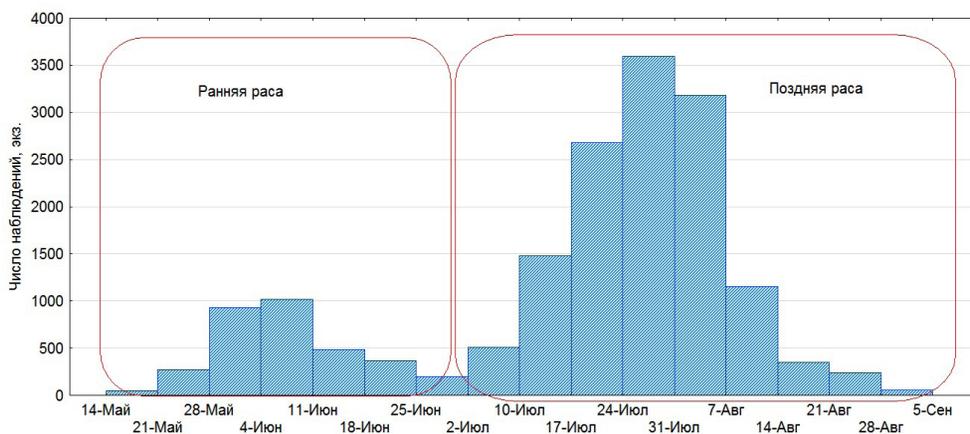


Рис. 2. Динамика встречаемости производителей большерецкой нерки в устьевых исследовательских уловах 1929–2022 гг.

Fig. 2. Dynamics of the sockeye spawners occurrence in the research catches obtained in the mouth of the Bolshaya River in 1929–2022

* Сафронов И.В. Биолого-промысловая характеристика сокращения запасов большерецких лососей и его основные причины (западное побережье Камчатки): отчет о НИР / КоТИНРО. Инв. № 1802. Петропавловск-Камчатский, 1965. 32 с.

На основе массива биологических данных, собранных в низовьях р. Большой за весь период, были построены графики изменения длины АС производителей нерки, их массы и возраста возврата для обеих рас (рис. 3), на которых хорошо заметны в целом отрицательные тренды всех показателей (особенно у ранней расы), в том числе омоложение возвращающихся рыб, что совпадает с общими тенденциями в Северной Пацифике [Quinn, 2018]. Однако при внимательном взгляде на динамику изменения длины АС и массы производителей можно интерпретировать ее не как постоянное снижение, а частично как переходы с одного уровня показателей на другой, при наличии околостационарных участков (это хорошо заметно на графиках показателей ранней нерки, рис. 3, слева). С чем это связано — попробуем разобраться в ходе анализа данных.

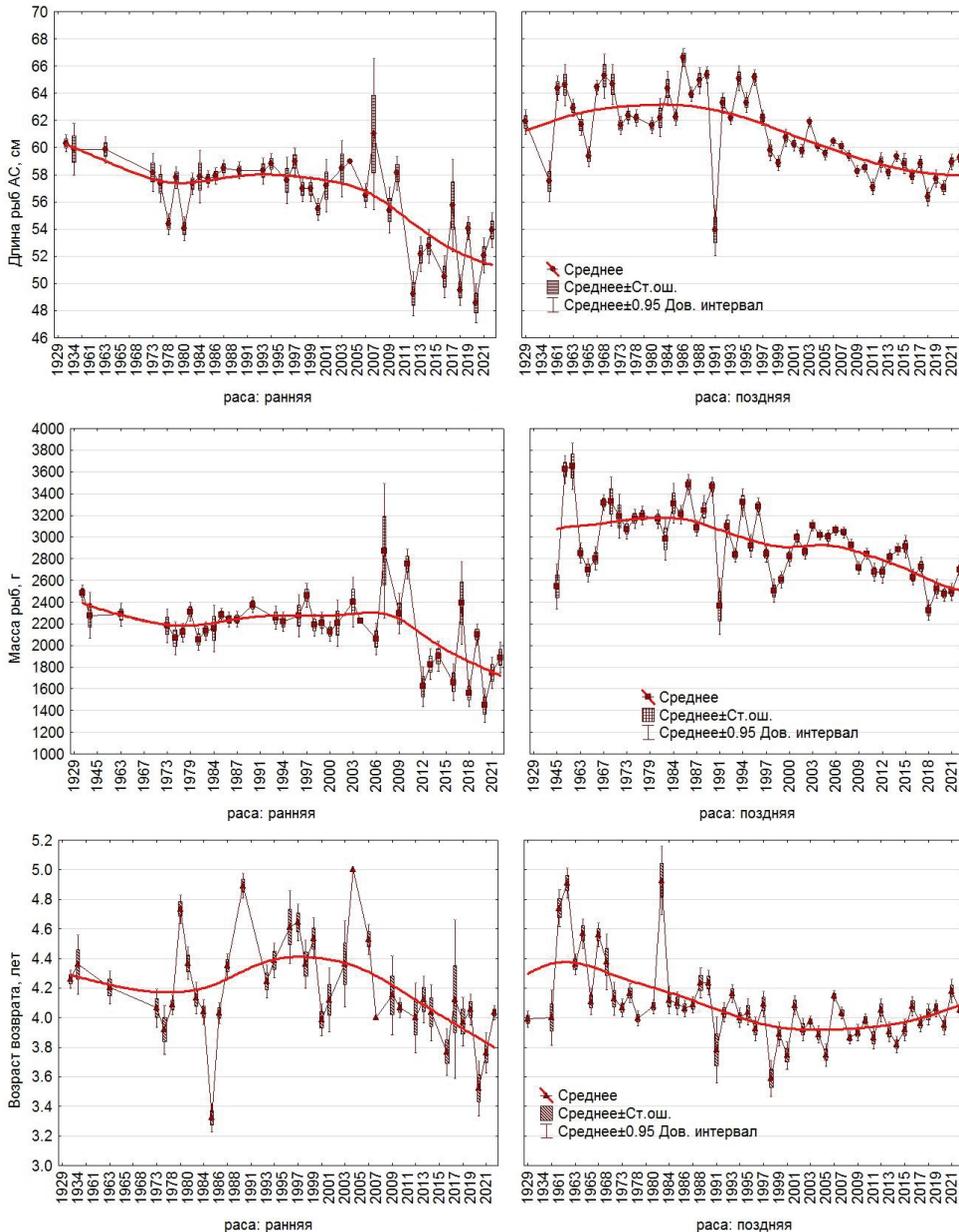


Рис. 3. Длина тела АС (17845 экз.), масса (17645 экз.) и возраст возврата (16652 экз.) ранней и поздней рас нерки р. Большой в 1929–2022 гг.

Fig. 3. Fork length (17845 ind.), weight (17645 ind.) and age of return (16652 ind.) for early and late races of sockeye salmon in the Bolshaya River in 1929–2022

Отметим, что в целом снижалась и плодовитость самок — уравнение линии аппроксимации ее тренда: $Y = 4693 - 15 \cdot X$ (отрицательный коэффициент при аргументе X свидетельствует об уменьшении функции Y). Однако не все оказалось столь однозначно и, чтобы понять происходившие на протяжении десятков лет изменения биологических характеристик, необходимо обсудить их взаимосвязи.

Известно, что размеры, массу и плодовитость производителей в заметной степени определяет их возраст, и пресноводный, и морской. В результате множественного регрессионного анализа массива биологических данных нерки р. Большой было получено следующее уравнение для зависимости длины АС производителей (L_{AC}) от их пресноводного возраста (X) и морского (Y): $L_{AC} = 42,55 - 0,68 \cdot X + 5,98 \cdot Y$, коэффициент детерминации (R^2) = 0,28 (показывает долю дисперсии, объясняемой этими переменными), критерий Фишера — $F(2,16623) = 3259$, $p < 0,0001$, стандартная ошибка оценки — 4,62. Из уравнения следует, что отрицательное влияние пресноводного возраста (коэффициент при X) на конечные размеры рыб на порядок меньше, чем положительное — морского (коэффициент при Y). Аналогичный анализ, выполненный для оценки влияния возраста (X — пресноводного, Y — морского) на массу (M) и плодовитость (Fec) производителей большерецкой нерки, дал несколько иные результаты: $M = 1632 - 193 \cdot X + 388 \cdot Y$, (R^2) = 0,16 ($p < 0,001$) и $Fec = 3055 - 346 \cdot X + 432 \cdot Y$, (R^2) = 0,06, ($p < 0,0001$), т.е. отрицательное воздействие продолжительности пресноводного возраста на конечную массу рыб лишь на 50 % меньше, чем морского, а на плодовитость самок — всего на 20 %.

Множественный регрессионный анализ отдельных выборок данных для самцов и самок ранней и поздней рас выявил, что наиболее высок коэффициент детерминации для зависимости длины АС от пресноводного и морского возраста у ранних озерных и поздних речных самцов нерки ($R^2 = 0,66$, $F(2,795) = 780,87$ $p < 0,00001$ и $R^2 = 0,51$, $F(2,773) = 409,73$ $p < 0,00001$).

Трехмерный графический анализ (методом наименьших квадратов) дал также вполне убедительные результаты, которые кратко можно обобщить и описать следующим образом: размеры производителей максимальны при их возврате после трех или четырех лет морского нагула, а минимальны у каюрок и особей, вернувшихся из океана через год (см. также ниже), практически независимо от их пресноводного возраста.

Численность особей в темпоральных и экологических группировках, по данным авиаучетов, из года в год заметно варьирует, как, впрочем, и их представительство в пробах, собираемых в ходе контрольных обловов (например, доля ранней нерки в ежегодных выборках колеблется от 0 до 100 %, в среднем ~ 22 %, а по данным авиаучетов ~ 36 %). Эти изменения наряду с вариациями представительства отдельных популяций производителей, идущих на нерест в разные локусы, а также ошибками измерений и определений являются источниками дисперсии исследуемых показателей.

Поскольку около половины рыб, данные которых использованы в этой работе, отловлено в устье и нижнем течении р. Большой, идентифицировать их происхождение (места нереста) или хотя бы экологическую форму (речную или озерную) можно только путем тщательного многомерного анализа структуры чешуи для тех особей, у которых она сохранилась на препаратах [Zaporozhets, Zaporozhets, 2000].

Приемлемым выходом в данном случае является статистический анализ биологических данных особей из так называемых «реперных» выборок, для которых известны не только раса и конкретный водоем в исследуемом речном бассейне, но и экологическая форма. Объем таких выборок, полученных в основном нами за последние ~ 20 лет, составляет около 6 тыс. экз., но, к сожалению, ранних речных особей среди всех речных всего ~ 1 %, а по данным авиаучетов их доля на речных нерестилищах ~ 23 %.

На следующем этапе анализа мы построили статистические графики (двумерные диаграммы размаха) длины АС производителей нерки, пойманных в реках Большая, Быстрая и Плотникова, а также для речной и озерной экологических форм (в бассейне в целом) в первой половине периода исследований — 1929–1968 гг. и во второй — 1969–2022 гг. (рис. 4).

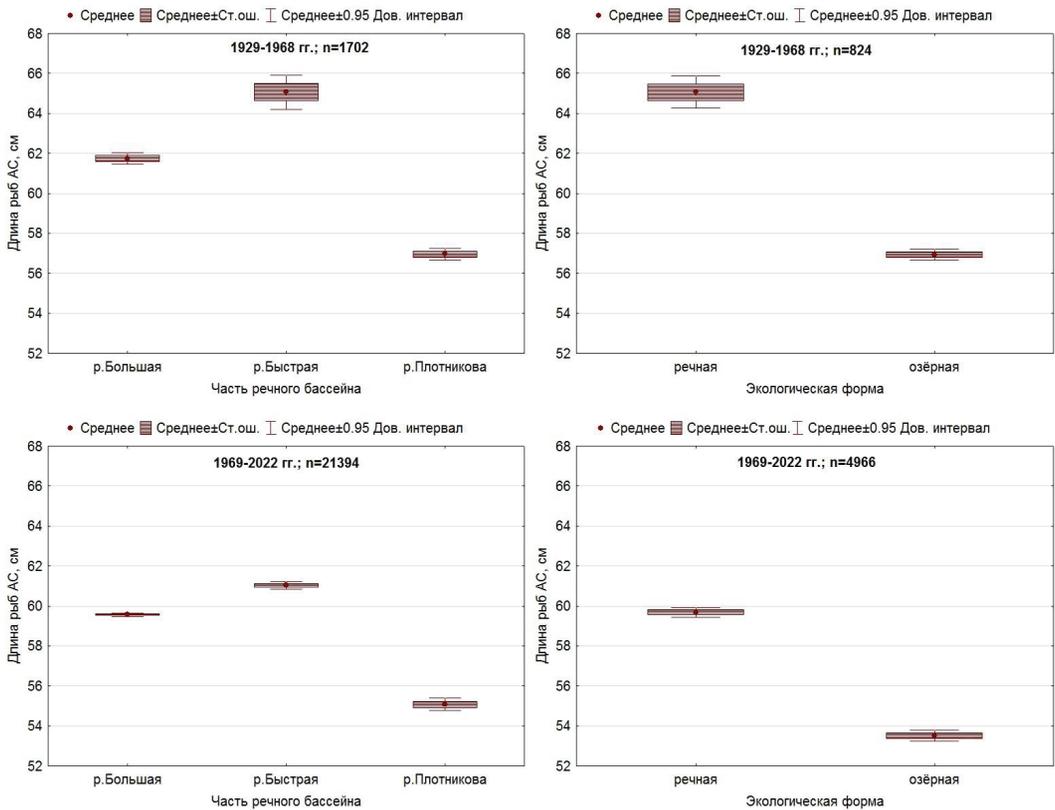


Рис. 4. Двумерные диаграммы размаха длины АС производителей нерки из рек Большая, Быстрая и Плотникова (слева), а также для речной и озёрной экологических форм (справа) в начале периода исследований (вверху) и во второй половине (внизу)

Fig. 4. 2D categorized box plots for fork length of the sockeye salmon spawners from the Bolshaya, Bystraya and Plotnikova Rivers (left panels) and of the spawners belonged to the river and lake ecological forms (right panels) in the beginning of researched period (top panels) and in its second half (bottom panels)

Сравнение статистических графиков (рис. 4), во-первых, показывает, что рыбы, пойманные в р. Большой, как в начале, так и в конце периода исследований по длине тела заметно ближе к производителям речной формы, идущим на нерест в р. Быструю, чем в р. Плотникова, где большая часть нерки, особенно ранней расы, представлена озёрной формой. Во-вторых, это может служить еще одним косвенным доказательством преобладания в выборках нерки из р. Большой рыб поздней речной расы. В-третьих, статистические различия по длине АС между производителями нерки из всех групп, представленных на рис. 4, и в начале, и в конце периода исследований высоко достоверны. В-четвертых, сравнение средних значений длины рыб, отловленных в первом и во втором периодах, подтверждает достоверность снижения этих показателей ($p < 0,01$) (см. также рис. 3), несмотря на то что доля наиболее крупной поздней речной нерки росла (за счет снижения подходов ранней озёрной [Запорожец, Запорожец, 2022]).

Далее мы оценили степень различия основных биологических характеристик у нерки разных рас и экологических группировок в конце периода исследований (в 2013–2022 гг.) (рис. 5).

На рис. 5 можно увидеть, что длина рыб АС и масса тела у ранней озёрной красной достоверно меньше ($p < 0,001$), чем у поздней озёрной и речной (выборки ранней речной в этот период отсутствовали); самцы поздней озёрной также мельче размером, чем поздней речной ($p < 0,001$); самцы поздней речной крупнее самок ($p < 0,0001$), а поздней озёрной — мельче ($p < 0,0001$). Длительность пресноводного периода у речной

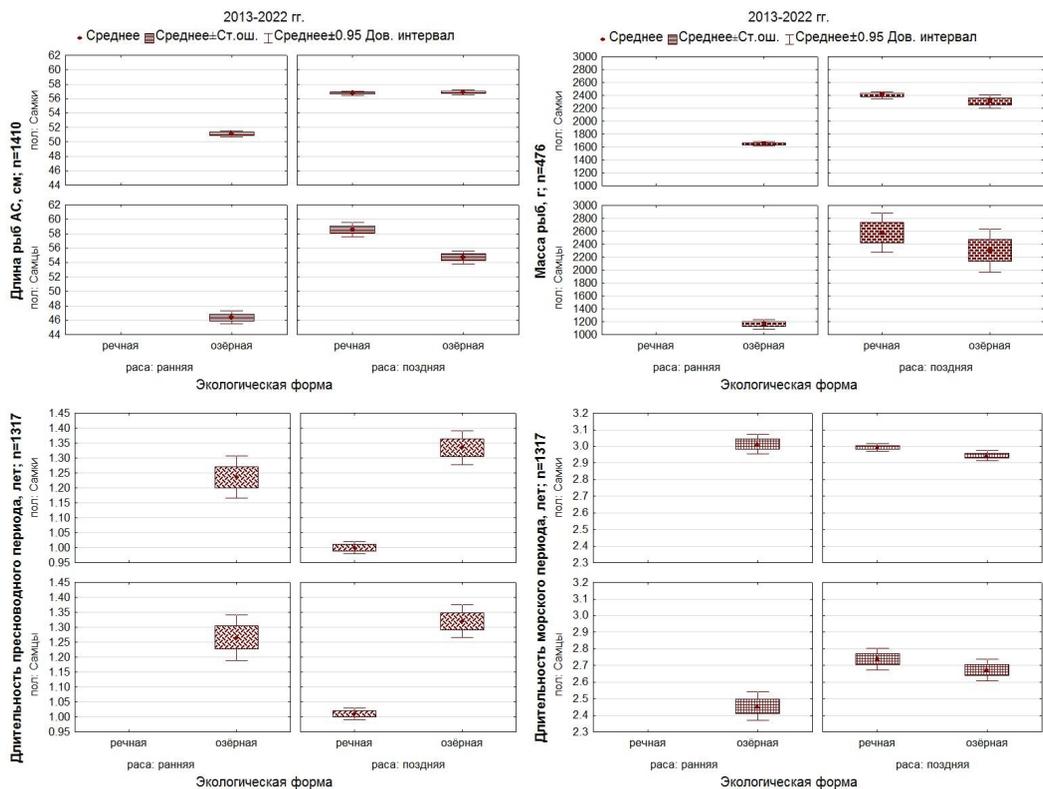


Рис. 5. Сравнение некоторых биологических характеристик у нерки разных рас и экологических группировок в конце периода исследований в 2013–2022 гг.

Fig. 5. Comparison of some biological indices for sockeye salmon of certain races and ecological groupings in the end of researched period (2013–2022)

формы заметно короче, чем у ранней и поздней озерных ($p < 0,001$), а морской нагул самый кратковременный у ранней озерной формы ($p = 0,001$) и у самцов по сравнению с самками ($p < 0,0001$); плодовитость ранних озерных самок (2714 ± 38 экз.) также минимальная ($p < 0,001$) по сравнению с поздними речными (4363 ± 58 экз.) и с поздними озерными (3945 ± 111 экз.).

Поскольку структура показателей внутри групп может сильно различаться, а ее динамика — свидетельствовать об определенных эволюционных процессах [Запорожец, Запорожец, 2022], мы выполнили частотный анализ длины рыб АС и возрастной структуры групп для двух периодов: последнего (2013–2022 гг.) и предыдущего (1929–2012 гг.).

Частотные распределения по длине тела АС в рассматриваемых группах к концу исследованного периода заметно изменились по сравнению с предыдущей его частью (рис. 6): на гистограммах размеров самок поздней речной и ранней озерной нерки правосторонняя асимметрия сменилась на левостороннюю (убавилось количество крупных рыб); диапазоны частот (а значит, и разнообразие) уменьшились у всех самок; увеличилась дистанция между модальными классами речных и озерных групп; у самцов ранней озерной формы исчезла бимодальность распределения за счет редукции его правой части — наиболее крупных особей; доля самцов также выросла.

Еще сильнее изменилась возрастная структура в группах разных рас и форм (рис. 7): у всех рыб, кроме поздних речных самцов, заметно уменьшилось количество возрастных классов (максимально — у поздних речных самок (с 11 до 5) и у ранних озерных самцов (с 8 до 4)), а следовательно, снизилась устойчивость этих

субпопуляций к элиминации по разным причинам, в том числе к антропогенному прессу; максимальным осталось разнообразие возрастных классов (7) у поздних речных и озерных самцов.

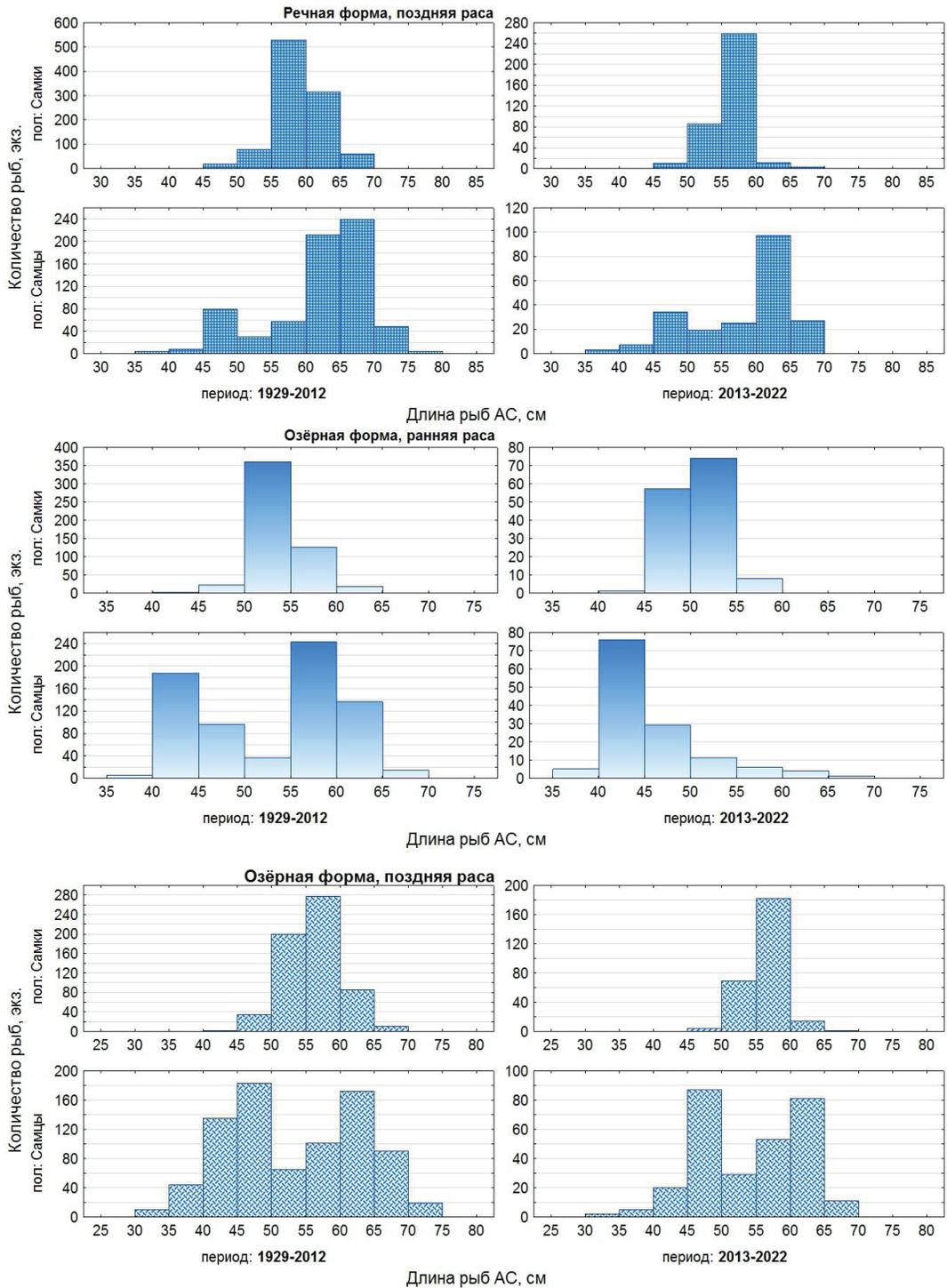


Рис. 6. Гистограммы распределения длины АС большерецкой нерки разных рас и экологических форм в 1929–2012 и 2013–2022 гг.

Fig. 6. Histograms of fork length distribution for certain races and ecological forms of sockeye salmon in the Bolshaya River for 1929–2012 and 2013–2022

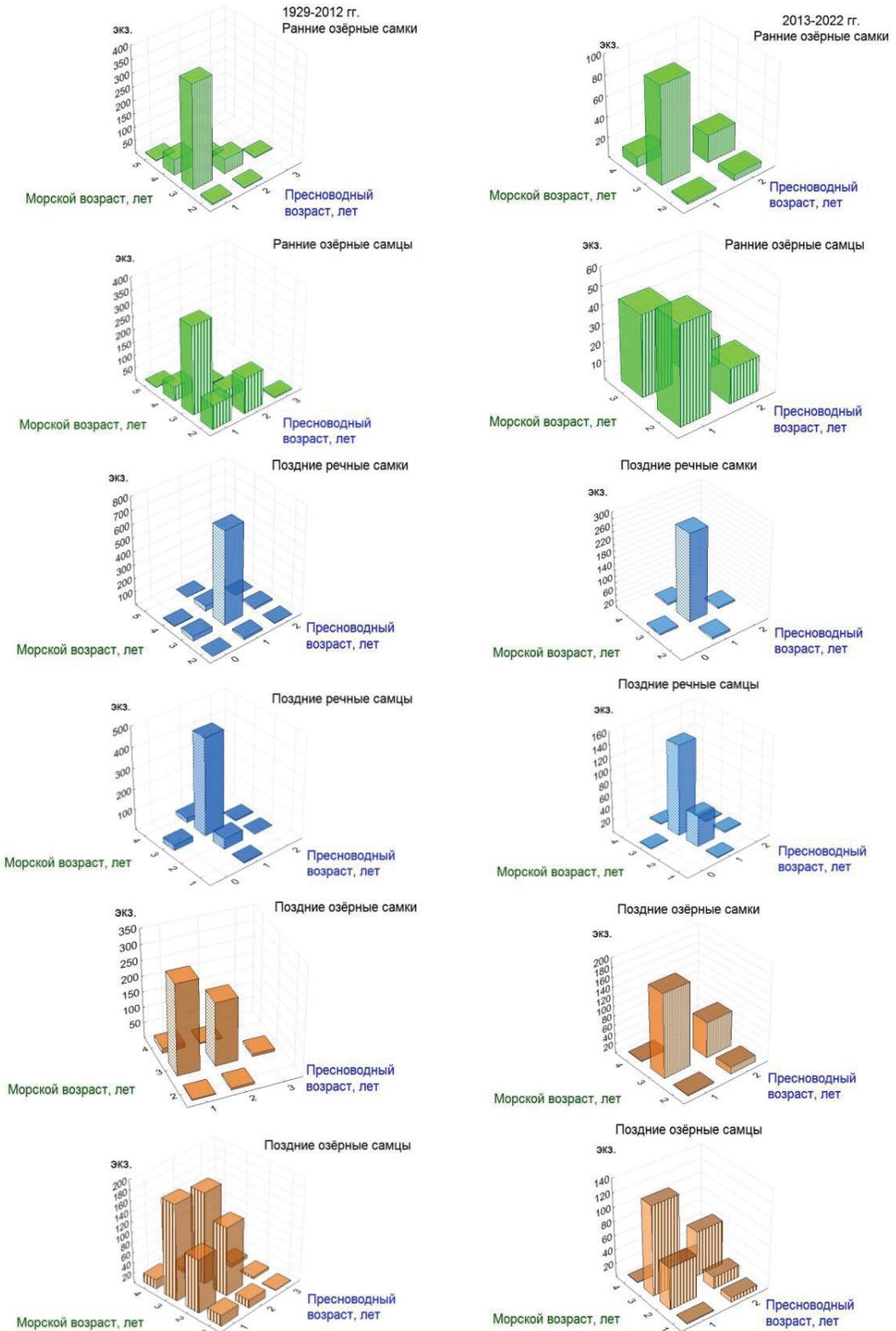


Рис. 7. Трехмерные гистограммы возрастной структуры большерецкой нерки разных рас и экологических форм в 1929–2012 гг. (слева) и 2013–2022 гг. (справа)

Fig. 7. 3D histograms of age structure for certain races and ecological forms of sockeye salmon in the Bolshaya River for 1929–2012 (left panel) and 2013–2022 (right panel)

Описанные нами ранее экотипы озерной формы нерки из оз. Начикинского (озерный, ключевой и ручьевого [Запорожец, Запорожец, 2022]) вместе с речной формой и соответствующим речным экотипом потребовали отдельного сравнения на уровне бассейна р. Большой, хотя бы по основным характеристикам: длине рыб АС, возрасту, плодовитости и полу (табл. 2). В результате выяснено, что ручьевые самцы ранней расы по длине АС меньше самок ($p < 0,0001$), дольше живут в пресной воде и меньше — в морской ($p < 0,0001$), а у рыб поздней расы самые крупные — речные самцы и самки, а самые мелкие — ручьевые, соответственно, плодовитость первых больше, чем вторых ($p < 0,01$); пресноводный возраст минимален у поздней речной нерки, а максимален — у ключевых самцов ($p < 0,01$); морской возраст поздних речных самцов больше, чем ручьевых ($p < 0,0001$), и всех самок — по сравнению с самцами ($p < 0,0001$), кроме ключевого экотипа (из-за небольших выборок).

Таблица 2

Статистические значения длины тела АС, пресноводного и морского возраста, плодовитости (среднее \pm ст. ош.; n, экз.) разных рас и экотипов большерецкой нерки в 2002–2022 гг.

Table 2

Statistic parameters (average value \pm standard error; n — number of specimens) of fork length, freshwater and marine age, and fecundity for certain races and ecotypes of sockeye salmon in the Bolshaya River in 2002–2022

Раса, пол, экотип	Длина АС, см	Пресноводный возраст, лет	Морской возраст, лет	Плодовитость, экз.
Ранняя, самки				
Озерный	55,8 \pm 0,9; 5	1,80 \pm 0,20; 5	3,00 \pm 0,00; 5	
Ручьевого	53,3 \pm 0,2; 277	1,34 \pm 0,03; 267	3,00 \pm 0,02; 267	2777 \pm 41; 134
Ключевой	51,0 \pm 0,0; 1	2,00 \pm 0,00; 1	3,00 \pm 0,00; 1	
Речной	52,3 \pm 0,6; 6	1,67 \pm 0,21; 6	3,00 \pm 0,00; 6	2751 \pm 110; 6
Ранняя, самцы				
Озерный	46,9 \pm 2,2; 10	1,10 \pm 0,10; 10	2,10 \pm 0,10; 10	
Ручьевого	47,8 \pm 0,3; 461	1,51 \pm 0,03; 414	2,33 \pm 0,02; 414	
Ключевой	44,5 \pm 0,5; 2	2,00 \pm 0,00; 2	2,00 \pm 0,00; 2	
Речной	45,0 \pm 0,6; 3	1,33 \pm 0,33; 3	2,33 \pm 0,33; 3	
Поздняя, самки				
Озерный	56,8 \pm 0,2; 255	1,33 \pm 0,03; 248	2,97 \pm 0,01; 248	3100 \pm 220; 4
Ручьевого	54,6 \pm 0,2; 190	1,36 \pm 0,04; 192	2,97 \pm 0,02; 192	3020 \pm 98; 54
Ключевой	55,4 \pm 0,6; 36	1,57 \pm 0,08; 35	3,00 \pm 0,00; 35	3695 \pm 604; 4
Речной	57,4 \pm 0,1; 927	1,00 \pm 0,01; 851	3,02 \pm 0,01; 851	4545 \pm 48; 266
Поздняя, самцы				
Озерный	52,7 \pm 0,5; 382	1,35 \pm 0,03; 325	2,54 \pm 0,04; 325	
Ручьевого	50,2 \pm 0,4; 277	1,54 \pm 0,03; 272	2,45 \pm 0,03; 272	
Ключевой	50,7 \pm 0,6; 55	1,96 \pm 0,04; 46	2,80 \pm 0,06; 46	
Речной	59,7 \pm 0,3; 628	1,00 \pm 0,01; 591	2,83 \pm 0,02; 591	

Возвращаясь к вопросу о причинах уменьшения размеров, массы, плодовитости и возраста возврата производителей в общем массиве биологических данных, собранных в низовьях р. Большой за весь период исследований, попробуем понять тенденции изменений показателей для отдельных групп, полученные на основе реперных выборок. Однако все же следует иметь в виду, что усредненные характеристики совокупности локальных групп лососей не идентичны тем, что определены в устье главной реки, где представлены все популяции и еще не прошел селективный отбор рыб с помощью браконьерских и иных сетей.

Поскольку выше было показано, что конечные значения важнейших характеристик идущих на нерест производителей заметно зависят от продолжительности морского

возраста, а возраст этот — величина дискретная, мы выполнили его частотный анализ по всем возрастным подгруппам за два периода — 1929–2012 и 2013–2022 гг. В результате было определено, что доля рыб с морским возрастом 1 и 2 во второй период увеличилась в 1,5–3,5 раза во всех группах (кроме поздних озерных самцов, у которых она уменьшилась), т.е. в основном происходило заметное омоложение возврата.

Затем в модуле «Внутригрупповые статистики и корреляции» программы Statistica были построены графические матрицы с диаграммами размаха длины АС рыб для каждой подгруппы морского возраста (AgS 1-4) в анализируемых группах (рис. 8).

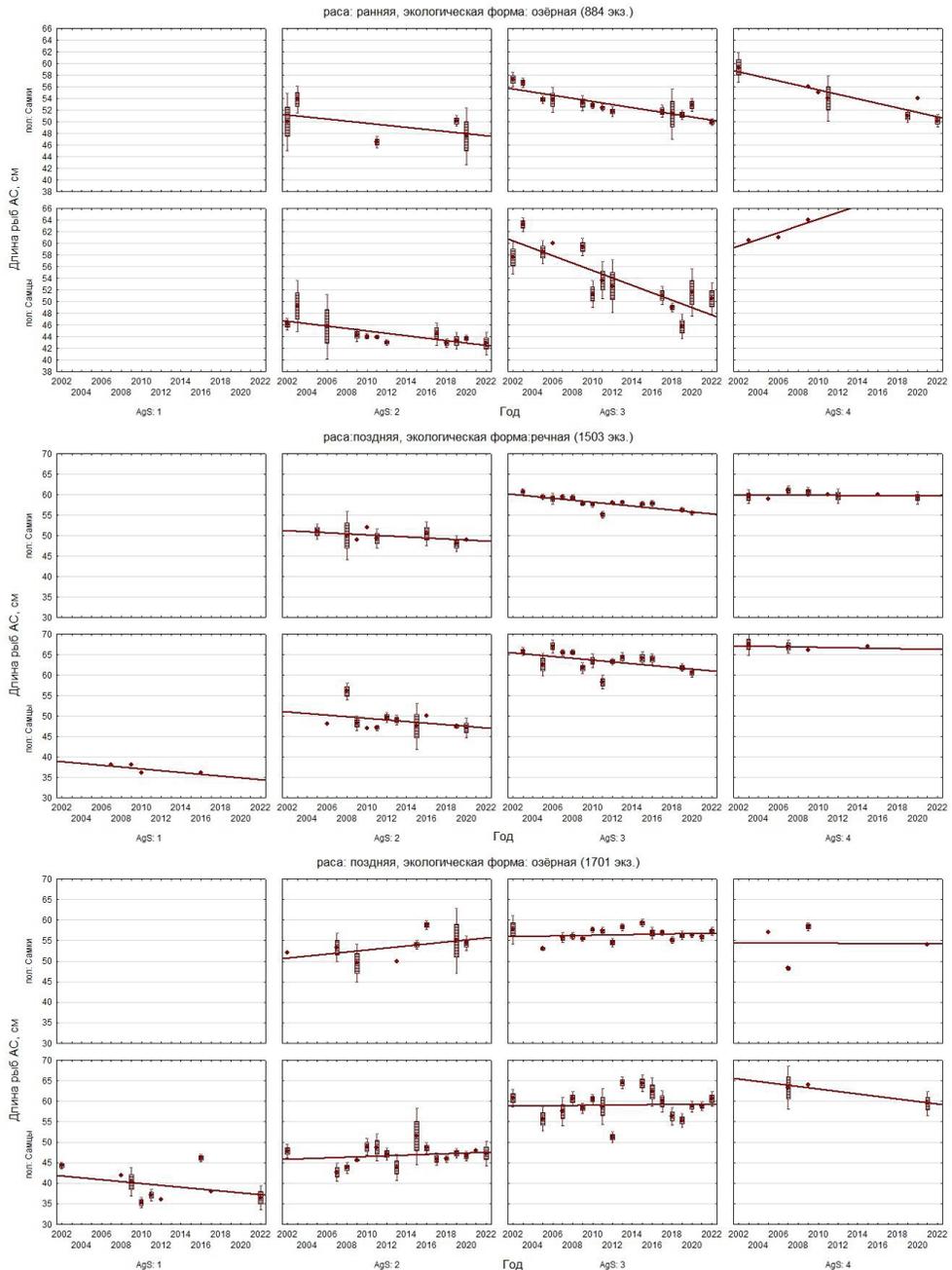


Рис. 8. Изменения длины тела АС большерецкой нерки разных рас и экологических форм в подгруппах морского возраста (AgS 1-4) в 2002–2022 гг.

Fig. 8. Dynamics of fork length for certain races and ecological forms in subgroups of marine age (AgS 1-4) of sockeye salmon in the Bolshaya River in 2002–2022

На рис. 8 можно увидеть, что размеры озерных самцов и самок ранней расы и речных поздней в основном по годам уменьшаются, а озерных поздней расы — растут либо мало меняются (за исключением поздних озерных самцов, возвращающихся после 1 и 4 лет морского нагула, у которых размеры тоже понижаются). Отсюда следует, что дрейф конечных размеров (и массы) может определяться не только возрастом созревания и возврата с моря, но и другими факторами. В их числе в первую очередь надо рассмотреть пресноводный возраст, который не только играет прямую негативную роль в определении конечной массы и плодовитости производителей (см. выше), но и косвенную, влияя на продолжительность морского периода ($R = -0,11$, $p < 0,001$): чем дольше нагуливается молодь в пресной воде, тем крупнее скатывающиеся в море смолты и тем скорее они созревают для возврата на нерест [Quinn, 2018]; мелкие же рано скатившиеся смолты быстро растут и дольше нагуливаются в море, возвращаясь более крупными, а самки — плодовитыми [Крогиус, 1960].

Ранее мы определили [Запорожец и др., 2013], что размеры возвращающихся в р. Большую производителей кеты, нерки, кижуча и чавычи в 1990–2012 гг. уменьшались (в последующий период тенденция не изменилась). При этом возраст возврата (и морского нагула) у кеты рос, у нерки — в основном уменьшался, у кижуча — мало менялся. Причем размеры производителей кеты и нерки уменьшались во всех возрастных группах, т.е. независимо от времени нахождения рыб в море. Похожие процессы происходили с размерами и массой рыб тех же видов на юго-востоке Камчатки, в реках Авача и Паратунка в 1993–2019 гг. [Запорожец, Запорожец, 2020]. Связать все это с долговременным уменьшением кормовых ресурсов в местах нагула лососей довольно трудно: по данным С.В. Найденко с соавторами [2022] обследования верхней эпипелагиали Командорской и западной части Алеутской котловин и наваринского района в 1986–2020 гг. свидетельствуют о значительных запасах кормовых планктонных ресурсов для рыб и кальмаров, а степень выедания продукции зоопланктона в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки в 2004–2018 гг. составила в среднем около 4 % [Найденко, 2022], т.е. запасы зоопланктона многократно превосходили потребности всего нектона (и лососей в том числе). Тем не менее корреляционный анализ межгодовой изменчивости подходов и массы тела производителей горбуши нечетного поколения, выполненный нами по данным, представленным С.В. Найденко и А.А. Сомовым [2022, рис. 7], показал достоверную отрицательную связь между ними в 2002–2020 гг.: $R = -0,81$, $p < 0,01$. Однако по мнению этих авторов «... в годы нагула высокочисленных поколений горбуши некормовые условия являются определяющими при формировании ее продукционных показателей» [Найденко, Сомов, 2022, с. 53].

Затем мы посчитали корреляции между численностью подходов нерки к устью р. Большой в 2002–2020 гг. и длиной рыб АС: $R = -0,83$, $p < 0,0001$, а также массой этих производителей: $R = -0,85$, $p < 0,0001$ (рис. 9), которые оказались еще выше и достовернее, чем для нечетного поколения горбуши за тот же период.

К возможным причинам, корректирующим эффективность потребления кормовых ресурсов и, соответственно, скорость роста лососей в морских водах при изменении численности нагуливающихся рыб, можно отнести, например, резкие колебания температуры, солености, турбулентности океана в последние десятилетия [Хен, Заволокин, 2015]. В частности, авторы цитируемой работы сделали вывод, что в результате изменения циркуляции вод в Беринговом море в 2007–2011 гг. по сравнению с 2002–2006 гг. снизилась численность неполовозрелой кеты, нерки и чавычи в западной части моря, а в 2012 г. после обратной смены циркуляции обилие лососей вернулось к прежнему уровню. Эта ситуация может вполне адекватно объяснить резкое увеличение размеров и массы ранней большерецкой нерки в 2007–2011 гг., а затем их снижение в 2012 г. (см. рис. 3).

Кроме этого, вполне вероятно, что и уменьшение размеров производителей, и их омоложение явились последствием значительного браконьерского изъятия лососей в р. Большой, в первую очередь крупных особей, в 1990–2000-е гг. [Запорожец, Запорожец, 2005, 2007]. Подтверждением могут служить данные о том, что интенсивный

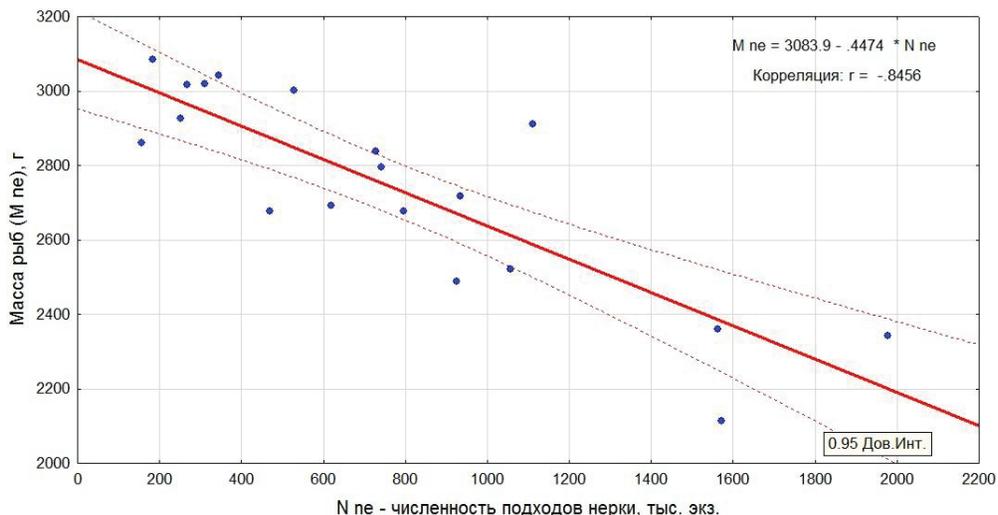


Рис. 9. Корреляция между численностью подходов нерки к устью р. Большой и массой этих производителей в 2002–2020 гг.

Fig. 9. Relationship between the number of sockeye spawners approaches to the mouth of the Bolshaya River and their weight in 2002–2020

промысел способствует не только уменьшению численности, но и смещению сроков нереста на более позднее время, измельчанию рыб и омоложению стад, при этом мелкие самцы имеют максимальный уровень гетерозиготности, а значит, и преимущества при выживании потомства [Алтухов, Варнавальская, 1983].

В бассейне р. Большой, кроме нерки естественного воспроизводства, есть и небольшая доля особей искусственного происхождения с двух лососевых рыбозаводов (ЛРЗ): Малкинского (МЛРЗ) — на р. Быстрой и «Озерки» (ОЛРЗ) — на р. Плотникова.

Тренды длины АС заводских рыб, возвращавшихся к обоим заводам в 1996–2022 гг., отрицательны (МЛРЗ: $Y = 63,9143 - 0,1688 \cdot X$, ОЛРЗ: $Y = 63,2715 - 0,0518 \cdot X$), подобно тому, что мы наблюдаем у дикой нерки в р. Быстрой ($Y = 64,2013 - 0,2845 \cdot X$), исходной популяции для обоих ЛРЗ, в отличие от поздней начикинской нерки, идущей в те же сроки в исток р. Плотникова, размеры которой в целом растут ($Y = 51,7338 + 0,1683 \cdot X$). Средний возраст возврата нерки Малкинского ЛРЗ — $3,12 \pm 0,01$ года, ЛРЗ «Озерки» — $3,95 \pm 0,01$ года (и те и другие проводят в море около трех лет).

Возрастная структура возврата заводской нерки включает 11 классов, в отличие от диких особей, у которых их 19, а значит, выше и устойчивость к антропогенным угрозам. Поэтому рыбы, выращенные в искусственных условиях, вносят негативный вклад в упрощение возрастной структуры возврата и снижение его продуктивных свойств.

Есть еще один важный аспект анализируемого массива данных, который касается как биологических характеристик, так и численности подходов нерки к устью р. Большой, в связи с существующей точкой зрения, что в уловах приустьевых морских неводов значительную долю составляет проходная нерка стада оз. Курильского [Коновалов, 1971; Антонов и др., 2007]. Этот тезис не поддержал А.В. Бугаев [2002], затем опровергли и мы на материалах 2000–2011 гг. [Запорожец, Запорожец, 2013]. Анализ данных возрастной структуры нерки р. Большой за 1932–2015 гг. дал еще более четкий ответ: если у нерки оз. Курильского пресноводный возраст представлен на 97 % группами 2+, 3+ [Дубынин, Травин, 2020*], то у большерецкой — на 87 % группами 0+ и 1+; а в морских уловах близ устья р. Большой последние две группы составляют ~ 91 % (рис. 10).

* Дубынин В.А., Травин С.А. Характеристика промысла и биологическая характеристика смолтов и половозрелой нерки стада р. Озерная в 2020 г.: отчет о НИР / КамчатНИРО. Инв. № 9055. Петропавловск-Камчатский, 2020. 37 с.

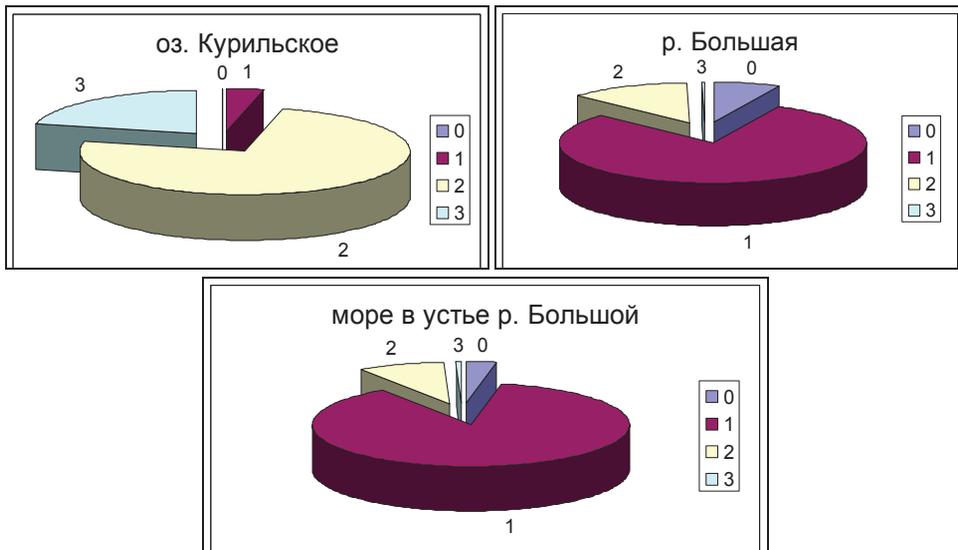


Рис. 10. Структура пресноводного возраста в выборках производителей нерки из оз. Курильского (3820 экз.) в 2011–2020 гг., р. Большой (14515 экз.) и морских неводов близ устья р. Большой (2183 экз.) в 1932–2015 гг.

Fig. 10. Structure of freshwater age in samples of sockeye salmon spawners from Lake Kuril'skoye (3820 ind. collected in 2011–2020), from the Bolshaya River (14515 ind.), and from the sea adjacent to the Bolshaya River mouth (2183 ind.) collected in 1932–2015

Структура пресноводного возраста красной в морских уловах близ устья р. Большой за весь период исследований содержит даже меньше рыб, скатившихся двух- и трехгодовиками (~ 9 %), чем в речных выборках (~ 13 %), что никак не подтверждает гипотезу о наличии заметного количества нерки оз. Курильского в приловах из неводов в морском прибрежье устья р. Большой: в соответствии с долевым критерием Фишера ее вероятность составляет $p < 0,00001$.

Численность нерки в бассейне р. Большой подвержена значительным колебаниям (рис. 11). По мнению Р.С. Семко [1954], флуктуации уловов нерки и кижуча находятся в противофазе с подходами более многочисленных видов — горбуши и кеты (по чисто техническим причинам), а изменения численности подходов нерки (как и других видов) во многом обусловлены выживаемостью конкретных поколений в локальных популяциях. Характерно, что в последние десятилетия был введен запрет на промышленный лов ранней нерки наряду с чавычей.

Отметим четыре больших «волны» увеличения уловов нерки (с периодом около 30 лет), первая из которых заканчивается в начале 1940-х гг., вторая — в начале 1970-х гг. (под давлением японского дрейфтерного промысла [Леванидов и др., 1970; Куклина, 2017]), третья — в начале 2000-х гг. (в связи с массовым браконьерством [Запорожец, Запорожец, 2007]) и резко переходит к невиданному доселе подъему, продолжающемуся и поныне (рис. 11). Последний подъем касается также и большещерцкой кеты, как и в целом численности запасов горбуши, нерки и кеты в российских водах [Темных и др., 2019]. Стоит отметить тот факт, что на протяжении значительного периода времени (как минимум с 1958 по 2003 г.) пропуск нерки на нерест по большей части превышал вылов (обеспечивая возвраты). С 2004 г. ситуация кардинально поменялась. Средняя кратность воспроизводства нерки р. Большой с 1957 по 2001 г. составила 2,3, а в 2002–2016 гг. — 21,0 (в 9 раз больше). Лишь начиная с 2017 г. учетные авианаблюдателями заходы нерки на нерестилища стали расти, но не так быстро, как уловы. Промысловое изъятие особей поздней расы в последние двадцать лет составляет в среднем 89 %. Наблюдается явный недоучет заходящих на нерест производителей в последний период, связанный, в частности, с недостаточным финансированием авиаучетных работ.

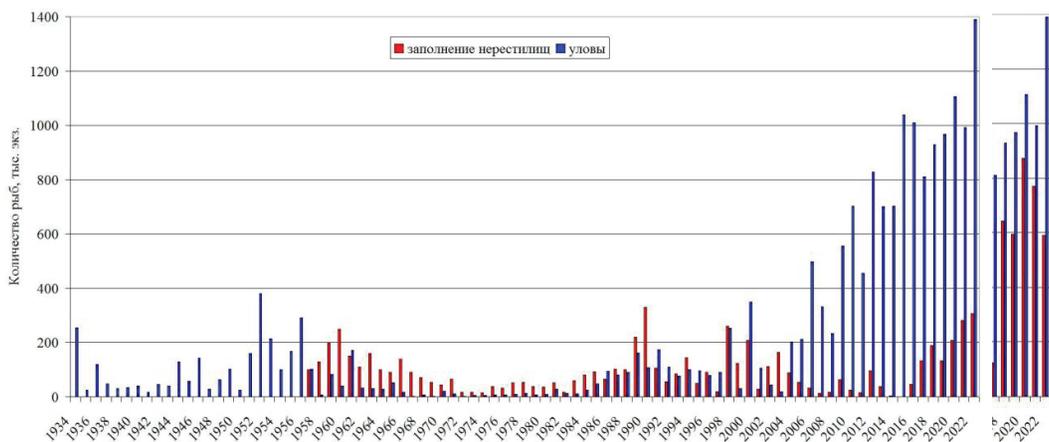


Рис. 11. Уловы нерки в 1934–2022 гг. и заходы ее на нерест в бассейн р. Большой (тыс. экз.) по данным авиаучетов в 1957–2022 гг. (слева) и в 2018–2022 гг. — по данным авиаучетов и съемок с БПЛА на оз. Начикинском (фрагмент справа)

Fig. 11. Catches of sockeye salmon in 1934–2022 and their escapement to the Bolshaya River basin in 1957–2022, by aerial counts (left panel) and summary to the Bolshaya River and Lake Nachikinskoye in 2018–2022, by aerial and UAV counts (right panel), 10³ ind.

Доказательством тому служит правый фрагмент графика (рис. 11), при построении которого использованы данные относительно частых съемок с БПЛА [Запорожец, Запорожец, 2022] вместо редких авиаучетных данных по нерке оз. Начикинского. Ясно, что первые восполняют недостаток информации лишь на этом конкретном водоеме, хоть и весьма значимом.

В связи с вышесказанным стоило бы рекомендовать внедрение новых методов учета лососей на нерестилищах (с помощью БПЛА), соответствующего оборудования и программного обеспечения, а также поиск источников финансирования этих работ, очень важных и нужных в научном и практическом отношениях.

Есть еще одно соображение, связанное с анализом данных по численности вылова и пропуска нерки на нерест: ее уловы в 2022 г. достигли 1 млн 400 тыс. экз., заметно превысив средний уровень вылова за 2016–2021 гг. (~ 1 млн экз.). Однако количество поздней красной, нерестовавшей в Начикинском озере в том же 2022 г., уменьшилось почти в 7 раз по сравнению со средними подходами 2018–2021 гг. Можно предположить, что отчасти к таким последствиям привел повышенный вылов поздней начикинской нерки во время ее захода в р. Большую (и выше по течению), хотя нельзя исключить и другие причины, например, высокую температуру воды на озерных нерестилищах (16 °C) в период ее массового нереста в сентябре 2022 г. Для поиска ответов на эти и другие возникшие вопросы необходимы дальнейшие изыскания.

Выводы

Исследования подтверждают, что в бассейне р. Большой нерка представлена двумя экологическими формами — озерной (преимущественно из оз. Начикинского и немного из оз. Сокоч) и речной (из отдельных притоков — Быстрая, Карымчина, Банная и др.), состоящими, в свою очередь, из ранней и поздней рас. Ранняя нерка идет в реку с мая до июля, поздняя — в июле-августе и нерестится до зимы. В выборках из р. Большой преобладает поздняя речная нерка, нерестящаяся преимущественно в р. Быстрой, а в р. Плотникова доминирует озерная нерка.

Анализ данных, собранных в период 1929–2022 гг., позволил оценить некоторые долговременные тенденции важнейших биологических характеристик нерки, нерестующей в бассейне р. Большой. В частности, омоложение возвращающихся рыб, уменьшение их размеров, массы и плодовитости.

Сравнение ряда биологических характеристик у нерки разных рас и экологических группировок в конце периода исследований (в 2013–2022 гг.) показало, что длина рыб АС и масса тела ранней озерной красной достоверно меньше, чем поздней озерной и речной; самцы поздней озерной нерки мельче размером, чем поздней речной; самцы поздней речной крупнее самок, а поздней озерной — мельче; длительность пресноводного периода у речной формы заметно короче, чем у ранней и поздней озерных, а морской нагул самый кратковременный у ранней озерной формы и у самцов по сравнению с самками; плодовитость ранних озерных самок также минимальная по сравнению с поздними речными и с поздними озерными.

Частотные распределения по длине тела в рассматриваемых группах к концу исследованного периода (2013–2022 гг.) изменились по сравнению с предыдущей его частью (1929–2012 гг.): на гистограммах самок поздней речной и ранней озерной нерки правосторонняя асимметрия сменилась на левостороннюю; диапазоны частот уменьшились у всех самок; увеличилась дистанция между модальными классами речных и озерных групп; у самцов ранней озерной формы уменьшилось количество наиболее крупных особей; доля самцов также выросла.

Еще сильнее изменилась возрастная структура в группах разных рас и форм: у всех рыб, кроме поздних речных самцов, заметно уменьшилось количество возрастных классов и, следовательно, снизилась устойчивость этих субпопуляций к элиминации по разным причинам, в том числе к антропогенному прессу; максимальным осталось разнообразие возрастных классов у поздних речных и озерных самцов.

При сравнении основных характеристик нерки из разных экотипов было показано, что ручьевые самцы ранней расы по длине АС меньше самок, дольше живут в пресной воде и меньше в морской, а у рыб поздней расы самые крупные — речные самцы и самки, а самые мелкие — ручьевые, соответственно, плодовитость первых больше, чем вторых; пресноводный возраст минимален у поздней речной нерки, а максимален — у ключевых самцов; морской возраст поздних речных самцов больше, чем ручьевых и всех самок по сравнению с самцами.

Доля нерки, вернувшейся после одного и двух лет морского нагула, в 2013–2022 гг. по сравнению с предыдущим периодом увеличилась в разы во всех группах (кроме поздних озерных самцов, у которых она уменьшилась), т.е. в основном происходило заметное омоложение возврата.

Конечные размеры (масса и плодовитость) нерки существенно зависят как от продолжительности пресноводного и морского нагула (особенно у ранних озерных и поздних речных самцов), так и от других факторов, включая их обеспеченность пищей при увеличении плотности рыб, а также гидрологических и иных условий обитания в океане.

Размеры тела заводских производителей красной, возвращавшихся к обоим большерецким ЛРЗ в 1996–2022 гг., уменьшались, как и в исходной популяции (у дикой нерки в р. Быстрой), в отличие от начикинской поздней озерной нерки, идущей в те же сроки в исток р. Плотникова, размеры которой в целом росли. Средний возраст возврата нерки к Малкинскому ЛРЗ меньше, чем к ЛРЗ «Озерки».

Структура пресноводного возраста нерки в морских выборках близ устья р. Большой за весь период исследований близка к таковой из речных выборок и содержит ~ 9 % рыб, скатившихся двух- и трехгодовиками, что не соответствует гипотезе о наличии заметного количества нерки из оз. Курильского в прилове из неводов в морском прибрежье устья р. Большой.

В исследованный период численность подходов нерки волнообразно менялась и к его концу превысила среднее значение до 2000 г. в 6–7 раз, а в 2022 г. — более чем на порядок, причем средняя кратность воспроизводства в XXI в. по сравнению со второй половиной XX в. увеличилась в 9 раз (за счет недоучета заходов на нерест).

Рекомендуем наряду с оперативным регулированием промысла и увеличением количества авианаблюдений внедрение беспилотных методов учета лососей на нерестилищах со съемкой рыб в автоматическом режиме.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Приносим благодарность за помощь при проведении полевых работ сотрудникам лаборатории динамики численности лососей (позже — лаборатории лососевых рыб).

The authors are thankful to the staff of the Salmon Population Dynamics Laboratory (later the Salmon Fish Laboratory) for their assistance in field works.

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 институциональные принципы использования животных (рыб) были соблюдены.

All applicable international, national and institutional principles for the use of animals (fish) have been observed.

Список литературы

Алтухов Ю.П., Варнавская И.В. Адаптивная генетическая структура и ее связь с внутривидовой дифференциацией по полу, возрасту и скорости роста у тихоокеанского лосося — нерки, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика. — 1983. — Т. 19, № 5. — С. 796–807.

Антонов Н.П., Бугаев В.Ф., Погодаев Е.Г. Биологическая структура и динамика численности двух стад нерки *Oncorhynchus nerka* западной Камчатки — рек Палана и Большая // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 150. — С. 137–154.

Бугаев А.В. К вопросу о возможном перехвате части стад нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum (Salmonidae) р. Озерной и р. Камчатки ставными неводами в некоторых районах прибрежной зоны восточной и западной Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тих. океана. — 2002. — Вып. 6. — С. 192–202.

Бугаев В.Ф., Остроумов А.Г., Непомнящий К.Ю., Маслов А.В. Некоторые особенности биологии нерки *Oncorhynchus nerka* р. Большой (западная Камчатка) и факторы, влияющие на ее биологические показатели // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 758–776.

Запорожец Г.В., Запорожец О.М. Лососевые рыболовные заводы Дальнего Востока в экосистемах северной Пацифики : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2011. — 268 с.

Запорожец Г.В., Запорожец О.М. Состояние запасов тихоокеанских лососей в бассейнах рек Авачинской Губы (юго-восточная Камчатка) в 1985–2019 гг. // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 2. — С. 334–363. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-334-363.

Запорожец Г.В., Запорожец О.М. Характеристика производителей тихоокеанских лососей разного происхождения в бассейне р. Большой (западная Камчатка) // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — С. 187–191.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Браконьерский промысел лососей в водоемах Камчатки: учет и экологические последствия. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2007. — 60 с.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Использование фото- и видеосъемки для оценки количества производителей лососей на нерестилищах и путях их миграций: некоторые методические подходы // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2017. — Вып. 47. — С. 77–90.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Методика учета браконьерского изъятия лососей, входящих на нерест // Вопр. рыб-ва. — 2005. — Т. 6, № 4(24). — С. 791–796.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Оценка запасов кеты, нерки и кижуча в бассейне реки Большой (западная Камчатка) в 2015 г. // Бюл. № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2015. — С. 62–66.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Производители нерки в бассейне Начикинского озера (юго-западная Камчатка): биология и численность // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 351–368. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-351-368. EDN: FCHNIW.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Структура запасов нерки бассейна р. Большой (Западная Камчатка) в период 1986–2012 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих

морей : докл. 12 и 13-й междунар. науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2013. — С. 107–116.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Зорбиди Ж.Х. Динамика численности и биологические характеристики тихоокеанских лососей реки Большой (западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 38–68.

Коновалов С.М. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) : моногр. — Л. : Наука, 1971. — 229 с.

Крогиус Ф.В. Темп роста и возрастные группировки красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в море // Вопр. ихтиол. — 1960. — № 16. — С. 67–88.

Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем (из работ Камчатского отделения ТИНРО) : Изв. ТИНРО. — 1937. — Т. 9. — 157 с.

Кузнецов И.И. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей : Изв. ТОНС. — 1928. — Т. 2, вып. 3. — 196 с.

Куклина А.С. Японский дрейфтерный промысел на Дальнем Востоке и российско-японские отношения в сфере рыболовства // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Серия: История. — 2017. — Т. 19. — С. 101–113.

Леванидов В.Я., Зорбиди Ж.Х., Николаева Е.Т. Современное состояние запасов тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 73. — С. 3–24.

Найденко С.В. Трофодинамика nektonных сообществ верхней эпипелагиали северо-западной части Тихого океана и западной части Берингова моря : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2022. — 47 с.

Найденко С.В., Сомов А.А. Многолетняя динамика кормовой базы и пищевой обеспеченности nekтона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря. Сообщение 2. Пищевая обеспеченность nekтона // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 1. — С. 34–60. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-34-60. EDN: HLBPEX.

Найденко С.В., Сомов А.А., Кузнецова Н.А., Шебанова М.А. Многолетняя динамика кормовой базы и пищевой обеспеченности nekтона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря. Сообщение 1. Состав и обилие зоопланктона и мелкоразмерного nekтона // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 1. — С. 3–33. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-3. EDN: QANQTX.

Правдин И.Ф. Очерк западнокамчатского рыболовства в связи с общими вопросами дальневосточной рыбопромышленности // Изв. ТОНС. — 1928. — Т. 1, вып. 1. — С. 169–266.

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

Темных О.С., Шевляков Е.А., Канзепарова А.Н. Дальневосточная лососевая путина — 2019 // Бюл. № 14 изучения лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2019. — С. 3–22.

Хен Г.В., Заволокин А.В. Перемена в циркуляции вод и ее значение в распределении и обилии лососей в западной части Берингова моря в начале 21-го столетия // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 181. — С. 95–115.

Коо T.S.Y. Age and growth studies of red salmon scales by graphical means // Studies of Alaska red salmon. — Seattle : Univ. of Washington Press, 1962. — P. 53–121.

Quinn T.P. The Behavior and Ecology of Pacific Salmon and Trout. Second edition. — Seattle : Univ. of Washington Press, 2018. — 562 p.

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Using the Coordinates of some Character Points of Scales for Differentiation of Pacific Salmon Stocks // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. — 2000. — Vol. 2. — P. 325–329.

References

Altukhov, Yu.P. and Varnavskaya, I.V., Adaptive genetic structure and its relationship with intrapopulation differentiation by sex, age and growth rate in Pacific salmon — sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), *Russ. J. Genet.*, 1983, vol. 19, no. 5, pp. 796–807.

Antonov, N.P., Bugaev V.F., and Pogodaev, E.G., Biological structure and abundance dynamics of two west Kamchatka sockeye salmon stocks — of the rivers Palana and Bolshaya, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 150, pp. 137–154.

Bugaev, A.V., On possible partial interception of sockeye salmon *Onchorhynchus nerka* stocks of Ozernaya and Kamchatka rivers by stationary nets in coastal waters of Eastern and Western Kam-

chatka, *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean*, 2002, vol. 6, pp. 192–202.

Bugayev, V.F., Ostroumov, A.G., Nepomnyashchy K.U., and Maslov, A.V., Some peculiarities on biology of Bolshaya River (west Kamchatka) sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* and factors influencing on its biological properties, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 130, pp. 758–776.

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.

Zaporozhets, G.V. and Zaporozhets, O.M., State of stocks of pacific salmon in the basin of Avacha Bay (southeastern Kamchatka) in 1985–2019, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 2, pp. 334–363. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-334-363

Zaporozhets, G.V. and Zaporozhets, O.M., Characteristics of spawners of Pacific salmon of different origin in the basin of the river. Bolshaya (western Kamchatka), *Byull. no. 1 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinnoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 1 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006, pp. 187–191.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., *Brakon'yerskiy promysel lososey v vodoyemakh Kamchatki: uchet i ekologicheskkiye posledstviya* (Salmon Poaching in the Streams and Water Bodies of the Kamchatka Peninsula), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Using the photo- and video records for assessment of pacific salmon escapement on migration routes and spawning grounds: some of methodical approaches, *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean*, 2017, no. 47, pp. 77–90.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Method of assessment of pouch harvest of Pacific Salmon coming to spawn, *Vopr. Rybolov.*, 2005, vol. 6, no. 4(24), pp. 791–796.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Assessment of stocks of chum salmon, sockeye salmon and coho salmon in the Bolshoi River basin (western Kamchatka) in 2015, in *Byull. N 10 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 10 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2015, pp. 62–66.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Sockeye salmon spawners in the basin of Nachikinskoye lake (South-Western Kamchatka): biology and abundance, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 351–368. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-351-368. EDN: FCHNIW.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Structure of sockeye salmon stocks in the basin of Bol'shaya River (Western Kamchatka) in 1986–2012, in *Mater. of 12 and 13 mezhdunar. nauchn. konf. "Sokhranenie bioraznobraziya Kamchatki i privileyushchikh morei"* (Proc. 12th and 13th Int. Sci. Conf. "Conservation of Biodiversity of Kamchatka and coastal waters"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2013, pp. 107–116.

Zaporozhets, O.M., Zaporozhets, G.V., and Zorbidi, Zh.Kh., Stock dynamics and biological parameters of pacific salmon in the Bolshaya River (West Kamchatka), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 174, pp. 38–68.

Konovalov, S.M., *Differentsiatsiya lokal'nykh stad nerki Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Differentiation of Local Sockeye Salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) Stocks), Leningrad: Nauka, 1971.

Krogius, F.V., Growth rate and age groupings of red (*Oncorhynchus nerka* Walb.) in the sea, *Vopr. Ikhtiol.*, 1960, no. 16, pp. 67–88.

Krokhin, E.M. and Krogius, F.V., *Ocherk basseyna r. Bol'shoy i nerestilishch lososevykh, raspolozhennykh v nem (iz rabot Kamchatskogo otdeleniya TINRO)* (Sketch of the river basin Large and salmon spawning grounds located in it (from the works of the Kamchatka branch of TINRO)), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1937, vol. 9.

Kusnetzov, I.I., Some observations on the spawning of the Amur and Kamchatka salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, 1928, vol. 2, no. 3.

Kuklina, A.S., Japanese drift-net fishing in the Russian Far East and Russia-Japan fisheries relations, *Izv. Irkutsk. Gos. Univ., Ser.: Istoriya*, 2017, vol. 19, pp. 101–113.

Levanidov, V.Ya., Zorbidi, Zh.Kh., and Nikolaeva, E.T., Present state of Pacific Salmon Stocks, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 73, pp. 3–24.

Naidenko, S.V., Trophodynamics of nekton communities in the upper epipelagic zone of the northwestern part of the Pacific Ocean and the western part of the Bering Sea, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2022.

Naidenko, S.V. and Somov, A.A., Long-term dynamics of forage base and food supply for nekton in the upper epipelagic layer of the western Bering sea. Part 2. Food supply for nekton, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 1, pp. 34–60. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-34-60. EDN: HLBPEX.

Naidenko, S.V., Somov, A.A., Kuznetsova, N.A., and Shebanova, M.A., Long-term dynamics of forage base and food supply for nekton in the upper epipelagic layer of the western Bering sea. Part 1. Composition and abundance of zooplankton and small-sized nekton, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 1, pp. 34–60. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-3. EDN: QAHQTX.

Pravdin, I.F., Essay on Western Kamchatka fisheries in connection with general issues of the Far Eastern fishing industry, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, 1928, vol. 1, no. 1, pp. 169–266.

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.

Temnykh, O.S., Shevlyakov, E.A., and Kanzeperova, A.N., Far Eastern Salmon Fishing Season 2019, in *Byull. N 14 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 14 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2019, pp. 3–22.

Khen, G.V. and Zavolokin, A.V., Change in water circulation and its implication for distribution and abundance of salmon in the western Bering Sea in the early 21 century, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 181, pp. 95–115.

Koo, T.S.Y., Age and growth studies of red salmon scales by graphical means, *Studies of Alaska red salmon*, Seattle: Univ. of Washington Press, 1962, pp. 53–121.

Quinn, T.P., *The Behavior and Ecology of Pacific Salmon and Trout. Second edition*, Seattle: University of Washington Press, 2018.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Using the Coordinates of some Character Points of Scales for Differentiation of Pacific Salmon Stocks, *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, 2000, vol. 2, pp. 325–329.

Baranenkova A.S. *Otchet o rabote na Nachikinskom ozere osen'yu 1932 g.* (Report on the work on Lake Nachikinskoye in the autumn of 1932), Available from Kamchatskoye otdeleniye Tikhookean. Inst. Rybn. Khoz., 1932, Petropavlovsk-Kamchatskiy.

Dvinin, P.A., *Otchet o rabote ekspeditsii v nizhnem techenii basseyna reki Bol'shoy* (Report on the work of the expedition in the lower reaches of the Bolshaya River basin), Available from Kamchatskoye otdeleniye Tikhookean. Inst. Rybn. Khoz., 1934, Petropavlovsk-Kamchatskiy, no. 107.

Semko, R.S., *Otchet o NIR «Rasovyy sostav krasnoy Nachikinskogo ozera (basseyn r. Bol'shoy)»* (Res. Rep. «The racial composition of Red Lake Nachikinskoye (Bolshoi River basin)»), Available from Kamchatskoye otdeleniye Tikhookean. Inst. Rybn. Khoz., 1935, Petropavlovsk-Kamchatskiy, State Archives of the Kamchatka Region no. 480 3 89.

Safronov, I.V., *Otchet o NIR «Biologo-promyslovaya kharakteristika vosstanovleniya zapasov bol'sheretskikh lososey i yego osnovnyye prichiny (zapadnoye poberezh'ye Kamchatki)»* (Res. Rep. «Biological and commercial characteristics of the recovery of Bolsheretsky salmon stocks and its main causes (western coast of Kamchatka)»), Available from Kamchatskoye otdeleniye TINRO, 1965, Petropavlovsk-Kamchatskiy, no. 1802.

Dubynin, V.A. and Travin, S.A., *Otchet o NIR «Kharakteristika promysla i biologicheskaya kharakteristika smoltov i polovozreloy nerki stada r. Ozernaya v 2020 g.»* (Res. Rep. «Characteristics of the fishery and biological characteristics of smolts and mature sockeye salmon from the herd of the river. Ozernaya in 2020»), Available from KamchatNIRO, 2020, Petropavlovsk-Kamchatskiy, no. 9055.

Поступила в редакцию 7.04.2023 г.

После доработки 17.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

*The article was submitted 7.04.2023; approved after reviewing 17.05.2023;
accepted for publication 30.05.2023*

Научная статья

УДК 597.552.51–116(282.257.3)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-302-308

EDN: WHXRVB

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ГОРБУШИ
ONCORHYNCHUS GORBUSCHA БАССЕЙНА ОЗЕРА СОПОЧНОГО****А.Н. Ельников¹, Г.С. Зеленихина¹, О.В. Зеленников^{2*}**¹ Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,

105187, г. Москва, Окружной проезд, 19;

² Санкт-Петербургский государственный университет,
199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

Аннотация. Исследовали производителей горбуши, выловленных в протоке, соединяющей оз. Сопочное с морским побережьем, в июле-августе 2016 г. Установили, что в партиях производителей в течение всего нерестового хода значительно преобладали самцы; по мере завершения нерестового хода в протоке отлавливали все более готовых к нересту особей. Длина и масса самок (в среднем соответственно $50,0 \pm 0,3$ см и $1,53 \pm 0,03$ кг) и самцов ($50,2 \pm 0,2$ см и $1,56 \pm 0,02$ кг), пойманных в протоке, были достоверно больше, чем масса самок и самцов (соответственно $48,5 \pm 0,1$ см и $1,32 \pm 0,01$ кг; $49,0 \pm 0,2$ см и $1,40 \pm 0,02$ кг), пойманных в эти же сроки в зал. Простор.

Ключевые слова: горбуша, *Oncorhynchus gorbuscha*, озеро Сопочное, остров Итуруп

Для цитирования: Ельников А.Н., Зеленихина Г.С., Зеленников О.В. Сравнительная характеристика производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* бассейна озера Сопочного // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 302–308. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-302-308. EDN: WHXRVB.

Original article

**Comparative characteristics for producers of pink salmon
Oncorhynchus gorbuscha in the basin of Lake Sopochnoe****Andrey N. Elnikov*, Galina S. Zelenikhina**, Oleg V. Zelennikov******, ** Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
19, Okružhnoj proezd, Moscow, 105187, Russia

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

* Ph.D., senior researcher, elnikov@rambler.ru, ORCID 0000-0001-5511-2382

** researcher, gazel@vniro.ru

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

Abstract. Pink salmon spawners in the channel connecting Lake Sopochnoe (Iturup Island) with the sea are investigated. The samples were collected in July-August, 2016. The males

* Ельников Андрей Николаевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, elnikov@rambler.ru, ORCID 0000-0001-5511-2382; Зеленихина Галина Сергеевна, научный сотрудник, gazel@vniro.ru; Зеленников Олег Владимирович, доктор биологических наук, доцент, oleg_zelennikov@rambler.ru, ORCID 0000-0001-8779-7419.

© Ельников А.Н., Зеленихина Г.С., Зеленников О.В., 2023

dominated significantly during entire spawning run. The fish became more and more ready for spawning with approaching to the end of the run. The average length and weight of females were 50.0 ± 0.3 cm and 1.53 ± 0.03 kg, the average length and weight of males — 50.2 ± 0.2 cm and 1.56 ± 0.02 kg; the fish caught in the channel were significantly larger than the pink salmon spawners caught in the adjacent Prostor Bay at the same time (on average 48.5 ± 0.1 cm, 1.32 ± 0.01 kg and 49.0 ± 0.2 cm, 1.40 ± 0.02 kg for females and males, respectively).

Keywords: pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, Lake Sopochnoye, Iturup Island

For citation: Elnikov A.N., Zelenikhina G.S., Zelennikov O.V. Comparative characteristics for producers of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the basin of Lake Sopochnoe. *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 302–308. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-302-308. EDN: WHXRVB.

Введение

Озеро Сопочное на о. Итуруп является наиболее заметным водоемом в плане исследования тихоокеанских лососей. Именно в этом озере в свое время была описана живая популяция нерки *Oncorhynchus nerka* [Иванков, 1984]. Здесь обитает одна из двух наиболее крупных и самая доступная для промысла популяция проходной нерки [Ельников, Зеленников, 2022], описаны стада речной и озерной форм кеты *O. keta* [Животовский и др., 2022] и, наконец, отмечено присутствие симы *O. masou* и кижуча *O. kisutch* [Зеленников и др., 2016]. Вместе с тем горбуша, воспроизводящаяся в бассейне озера и являющаяся самым массовым представителем тихоокеанских лососей, вылавливаемых у острова, до настоящего времени не привлекала внимание исследователей. По крайней мере, в литературе не удалось обнаружить данных о молодежи или производителях горбуши оз. Сопочного.

Цель нашей работы — дать характеристику производителей, заходящих в протоку, соединяющую оз. Сопочное с морским побережьем.

Материалы и методы

Озеро Сопочное расположено в северной части о. Итуруп, имеет подковообразную форму и вытянуто с юго-запада на северо-восток. Длина озера составляет 3 км, средняя ширина — 800 м, площадь водного зеркала — 1,3 км², средняя и наибольшая глубины — 9,0 и 21,5 м. В озеро впадают четыре ручья. Общая площадь водосбора озерно-речной системы составляет 35,0 км² [Иванков, 1984]. С морским побережьем озеро соединено протокой (см. рисунок) протяженностью около 200 м.



На переднем плане бухта Торная Охотского моря, на заднем плане оз. Сопочное. Между ними видна протока, в которой производили отлов производителей горбуши (фото А. Горчакова)

The Tornaya Bay of the Okhotsk Sea (foreground) and Lake Sopochnoye (background). A channel is visible between the bay and lake, where the spawners of pink salmon were caught (photo by A. Gorchakov)

Рыб отлавливали в протоке, соединяющей озеро с морским побережьем, в период с 26 июля по 30 сентября (табл. 1). Для отлова производителей использовали жаберную сеть производства Мотои (Япония) со следующими характеристиками: длина — 30,0 м, высота — 3,0 м, размер ячеи — 52,0 мм, толщина лески — 0,40 мм, нижний шнур — Danline, верхний шнур — Danline с поплавками L-160 (20 шт.).

Таблица 1
Характеристика производителей горбуши, пойманных в протоке, соединяющей оз. Сопочное с морским побережьем, в июле-сентябре 2016 г.

Table 1
Parameters of the pink salmon spawners caught in the channel connecting Lake Sopochnoye with the sea in July-September, 2016

Дата анализа	Число рыб, экз.	Длина рыб, см	Масса рыб, кг	Масса гонад, г	ГСИ, %	Плодовитость, шт.
Самки						
26.07.16	4	<u>50,1 ± 1,5</u> 45,5–52,0	<u>1,63±0,13</u> 1,24–1,81	<u>99,4 ± 8,2</u> 84,6–120,0	<u>7,2 ± 0,7</u> 5,5–8,3	<u>1543,6 ± 60,0</u> 1277–1652
05.08.16	5	<u>49,4 ± 1,0</u> 46,0–52,0	<u>1,51 ± 0,12</u> 1,13–1,77	<u>127,3 ± 14,4</u> 93,9–180,4	<u>10,0 ± 0,6</u> 8,1–12,1	<u>1464,7 ± 105,0</u> 1212–1725
16.08.16	6	<u>50,2 ± 1,4</u> 46,5–56,5	<u>1,63 ± 0,14</u> 1,40–2,28	<u>167,5 ± 13,5</u> 114,5–212,6	<u>12,7 ± 1,5</u> 9,4–18,2	<u>1487,2 ± 62,9</u> 1277–1717
25.08.16	18	<u>49,8 ± 0,4</u> 46,0–53,0	<u>1,51 ± 0,04</u> 1,18–1,80	<u>202,1 ± 10,3</u> 139,2–295,9	<u>16,5 ± 9,6</u> 10,1–24,2	<u>1509,8 ± 87,1</u> 1006–2713
15.09.16	3	<u>49,5 ± 0,8</u> 48,5–51,0	<u>1,33 ± 0,05</u> 1,25–1,43	<u>196,9 ± 21,5</u> 154,2–221,7	<u>18,1 ± 1,7</u> 14,6–20,3	<u>1201,8 ± 196,9</u> 816–1462
30.09.16	8	<u>50,7 ± 0,9</u> 47,5–55,0	<u>1,55 ± 0,09</u> 1,23–2,09	<u>253,1 ± 15,5</u> 184,7–324,8	<u>20,0 ± 0,9</u> 16,3–23,2	<u>1380,5 ± 75,2</u> 1085–1622
Среднее	44	<u>50,0 ± 0,3</u> 45,5–56,5	<u>1,53 ± 0,03</u> 1,13–2,28	<u>186,9 ± 8,8</u> 84,6–324,8	<u>15,0 ± 0,8</u> 5,5–24,2	<u>1460,9 ± 43,4</u> 816–2713
Самцы						
13.07.16	2	<u>49,7</u> 47,0–52,5	<u>1,53</u> 1,06–2,00	<u>44,0</u> 32–56	<u>3,3</u> 3,2–3,4	–
26.07.16	13	<u>49,0 ± 1,0</u> 41,5–56,0	<u>1,48 ± 0,11</u> 0,80–2,33	<u>84,2 ± 11,1</u> 22–174	<u>6,5 ± 0,6</u> 1,4–9,1	–
05.08.16	43	<u>49,0 ± 0,7</u> 37,5–58,0	<u>1,58 ± 0,08</u> 0,49–2,86	<u>95,0 ± 4,4</u> 32–154	<u>7,2 ± 0,3</u> 4,5–13,8	–
16.08.16	56	<u>51,0 ± 0,5</u> 42,5–61,5	<u>1,67 ± 0,06</u> 0,88–3,18	<u>122,4 ± 4,0</u> 46–176	<u>8,6 ± 0,3</u> 4,1–13,4	–
25.08.16	118	<u>50,1 ± 0,3</u> 43,0–58,5	<u>1,51 ± 0,03</u> 0,89–2,57	<u>120,2 ± 2,8</u> 38–214	<u>9,1 ± 0,2</u> 4,0–13,4	–
15.09.16	49	<u>50,6 ± 0,7</u> 44,5–67,0	<u>1,56 ± 0,07</u> 1,02–3,67	<u>93,4 ± 3,9</u> 50–178	<u>7,2 ± 0,3</u> 4,8–11,4	–
30.09.16	23	<u>51,0 ± 0,8</u> 45,0–59,5	<u>1,51 ± 0,08</u> 0,93–2,39	<u>76,6 ± 5,4</u> 52–130	<u>5,8 ± 0,3</u> 3,8–8,3	–
Среднее	304	<u>50,2 ± 0,2</u> 37,5–67,0	<u>1,56 ± 0,02</u> 0,49–3,67	<u>108,1 ± 2,0</u> 22–214	<u>8,1 ± 0,1</u> 1,4–13,8	–

Всех пойманных рыб анализировали в полевых условиях сразу после поимки. Их измеряли, взвешивали, определяли массу гонад и стадию зрелости, а также находили величины гонадосоматического индекса (ГСИ, %) и абсолютной плодовитости. Всего были исследованы 44 самки и 304 самца.

Для сравнения полученных данных исследовали производителей горбуши, пойманных в кутовой части зал. Простор от устья р. Рейдовой до бухты Консервной. Эти особи, которых случайным образом отбирали из уловов ставных неводов, в ходе миграции с севера на юг уже миновали протоку в оз. Сопочное и, вероятно, направлялись на нерестилища бассейнов других рек. Рыб, пойманных морскими неводами,

аналогичным образом исследовали в цеху рыбоперерабатывающего завода «Рейдово». Всего были исследованы 329 самок и 421 самец. Достоверность различий средних значений длины и массы рыб, пойманных в протоке и в море, устанавливали при помощи критерия Манна-Уитни ($p < 0,05$).

Результаты и их обсуждение

Представляя полученные данные, в первую очередь отметим, что объемы выборок для исследования оказались весьма различными (от 6 до 136 особей), поскольку зависели от динамики захода производителей в протоку. При этом в каждой из обследованных партий значительно преобладали самцы, в результате чего число обследованных самок оказалось в 6,9 раза меньше числа обследованных самцов. Особо следует отметить то, что в каждой из партий самцы преобладали не только в начале, что хорошо известно для лососей, но и в течение всего нерестового хода.

Длина и масса самок горбуши, а также величина абсолютной плодовитости фактически не менялись на протяжении всего периода исследования и в среднем составили 50,0 см, 1,53 кг и 1460,9 ооцитов (табл. 1). В отличие от этого, масса гонад последовательно возрастала, в результате чего за два месяца, с 26 июля по 30 сентября, величина ГСИ увеличилась в 3 раза. Очевидно, что в течение периода исследования в протоку входили все более готовые к нересту особи. Длина и масса самцов за полный период исследований также фактически не изменились и в среднем составили 50,2 см и 1,56 кг (табл. 1). То, что длина и масса самцов и самок статистически не различались, скорее всего, связано с незначительным объемом выборки самок. Масса гонад и величина ГСИ у самцов в течение периода исследования не изменялись.

В отличие от рыб, пойманных в протоке к оз. Сопочному, выборки рыб, обследованных в зал. Простор, состояли из 100 или 50 (последняя партия) экз. В результате можно увидеть, как постепенно возрастала доля самок — с 37 % в улове от 6 августа до 58 % в улове от 25 сентября. Длина и масса самок из зал. Простор — в среднем 48,5 см и 1,32 кг (табл. 2) — были достоверно меньше, чем длина и масса самок из бассейна оз. Сопочного. Масса яичников и, соответственно, величина ГСИ ожидаемо возрастали и за период исследования увеличились со 100,0 до 164,1 г и с 8,1 до 15,9 %. Очевидно, что по мере приближения путины к завершению в заливе вылавливали производителей, все больше готовых к нересту. Величина абсолютной плодовитости у самок двух групп была практически одинаковой.

Длина и масса самцов на протяжении периода исследования значимо не изменялись, а в среднем — 49,0 см и 1,40 кг (табл. 2) — были достоверно меньше, чем длина и масса самцов из бассейна оз. Сопочного.

Обобщая полученные данные, можно заключить, что производители, заходящие в оз. Сопочное, были значительно крупнее выловленных в зал. Простор и перемещающихся в направлении других водотоков. И если различия, например, в массе самок еще можно было рассмотреть как случайные из-за малого объема выборки (44 и 329 экз.), то число самцов оказалось сопоставимым (304 и 421 экз.). Можно отметить, что масса самцов из бассейна оз. Сопочного в среднем от меньшего к большему значению возрастала следующим образом — 1,48; 1,51; 1,51; 1,53; 1,56; 1,58 и 1,67 кг, тогда как масса рыб, пойманных в зал. Простор, — 1,28; 1,32; 1,40; 1,40; 1,41; 1,45; 1,48; 1,50 кг. Мы видим, что значения для рыб двух стад существенно различались в каждой из сравниваемых групп.

Хорошо известно, что горбуша отличается способностью в ходе нерестовой миграции далеко отклоняться от «родных водотоков» [Мякишев и др., 2019], а в отдельные годы, по мнению ряда исследователей, массово уходит на нерест в другие регионы [Глубоковский, Животовский, 1986]. Вместе с тем есть основание полагать, что у горбуши о. Итуруп, где для воспроизводства этого вида сформировались наиболее благоприятные условия [Глубоковский, 1995], основная масса половозрелых особей приурочена именно к своим водотокам. Такой вывод был сделан на основании резуль-

Таблица 2

Характеристика производителей горбуши, пойманных в зал. Простор
в августе-сентябре 2016 г.

Table 2

Parameters of the pink salmon spawners caught in the Prostor Bay in August-September, 2016

Дата анализа	Число рыб, экз.	Длина рыб, см	Масса рыб, кг	Масса гонад, г	ГСИ, %	Плодовитость, шт.
Самки						
06.08.16	37	$49,1 \pm 0,4$ 44,0–54,0	$1,46 \pm 0,04$ 1,05–1,99	$100,0 \pm 3,7$ 60–150	$8,1 \pm 0,2$ 5,1–12,8	$1608 \pm 142,1$ 656–3248
15.08.16	27	$48,7 \pm 0,5$ 42,0–53,0	$1,38 \pm 0,04$ 0,99–1,75	$111,0 \pm 6,2$ 50–170	$9,4 \pm 0,4$ 4,9–13,2	$1539 \pm 92,3$ 610–2133
18.08.16	34	$48,1 \pm 0,4$ 43,0–53,0	$1,33 \pm 0,04$ 0,80–1,78	$122,1 \pm 5,0$ 60–180	$10,8 \pm 0,3$ 6,6–14,1	$1286 \pm 69,0$ 665–1742
24.08.16	47	$49,6 \pm 0,3$ 46,0–54,0	$1,33 \pm 0,03$ 0,96–1,85	$131,0 \pm 3,9$ 80–180	$12,0 \pm 0,2$ 9,0–15,7	$1537 \pm 52,3$ 1026–1983
28.08.16	41	$47,6 \pm 0,3$ 44,0–53,0	$1,26 \pm 0,03$ 0,94–1,69	$132,2 \pm 5,5$ 80–230	$12,5 \pm 0,4$ 8,4–17,9	$1496 \pm 95,0$ 988–2719
04.09.16	57	$48,1 \pm 0,2$ 45,0–52,0	$1,27 \pm 0,02$ 0,93–1,60	$145,6 \pm 4,6$ 70–230	$13,9 \pm 0,3$ 6,9–19,0	$1412 \pm 79,1$ 556–2042
13.09.16	57	$48,4 \pm 0,2$ 44,0–52,0	$1,28 \pm 0,03$ 0,87–1,64	$160,9 \pm 6,0$ 60–280	$15,6 \pm 0,6$ 5,7–27,4	$1333 \pm 49,9$ 753–1765
25.09.16	29	$48,2 \pm 0,5$ 42,0–57,0	$1,27 \pm 0,04$ 0,84–2,02	$164,1 \pm 8,1$ 80–240	$15,9 \pm 0,7$ 8,7–25,6	$1321 \pm 73,1$ 776–1873
Среднее	329	$48,5 \pm 0,1$ 42–57	$1,32 \pm 0,01$ 0,80–2,02	$135,9 \pm 2,2$ 50–280	$12,6 \pm 0,2$ 4,9–27,4	$1442 \pm 31,2$ 556–3248
Самцы						
06.08.16	63	$48,1 \pm 0,6$ 41,0–59,0	$1,40 \pm 0,05$ 0,80–2,85	$74,1 \pm 4,0$ 8–180	$5,9 \pm 0,2$ 1,1–9,9	–
15.08.16	73	$48,7 \pm 0,4$ 42,0–59,0	$1,41 \pm 0,04$ 0,94–2,54	$91,9 \pm 3,3$ 40–170	$7,6 \pm 0,2$ 3,3–14,3	–
18.08.16	66	$48,5 \pm 0,5$ 40,5–59,0	$1,40 \pm 0,05$ 0,83–2,62	$98,0 \pm 3,8$ 40–180	$8,2 \pm 0,3$ 3,9–12,6	–
24.08.16	53	$50,7 \pm 0,5$ 43,0–59,0	$1,45 \pm 0,05$ 0,84–2,41	$110,2 \pm 4,1$ 50–170	$9,0 \pm 0,3$ 4,5–14,3	–
28.08.16	59	$48,0 \pm 0,4$ 40,5–58,0	$1,32 \pm 0,04$ 0,62–2,48	$110,8 \pm 3,8$ 40–210	$9,8 \pm 0,2$ 5,1–14,6	–
04.09.16	43	$48,1 \pm 0,4$ 43,0–56,0	$1,28 \pm 0,04$ 0,80–2,09	$112,6 \pm 3,6$ 60–160	$10,3 \pm 0,3$ 7,1–14,5	–
13.09.16	43	$50,7 \pm 0,5$ 43,5–60,0	$1,50 \pm 0,05$ 0,85–2,60	$122,3 \pm 5,9$ 60–210	$9,4 \pm 0,3$ 5,1–13,8	–
25.09.16	21	$50,8 \pm 0,8$ 43,5–57,5	$1,48 \pm 0,08$ 0,93–2,19	$102,9 \pm 6,6$ 50–150	$8,0 \pm 0,4$ 3,7–11,4	–
Среднее	421	$49,0 \pm 0,2$ 40,5–60,0	$1,40 \pm 0,02$ 0,62–2,85	$100,2 \pm 1,6$ 8,2–210,0	$8,4 \pm 0,1$ 1,1–14,6	–

татов отолитного маркирования заводских рыб. Так, в 2016 г. производители, имеющие на отолитах метку Курильского и Рейдового рыбоводных заводов, за единичным исключением вернулись именно к тем предприятиям, с которых ранее были выпущены мальками [Зеленников, Мякишев, 2023]. Можно предполагать, что производители горбуши, пойманные в протоке, также возвращались в район своего воспроизводства. По нашему мнению, косвенно на это указывала масса исследованных рыб, которая была достоверно больше, чем у рыб, пойманных в зал. Простор. Есть сведения, что, молодь, мигрирующая через оз. Сопочное, начинает питаться [А.М. Каев, устное сообщение]. Сам факт питания молоди горбуши в пресной воде хорошо известен [Зеленников и

др., 2020], однако данных о питании мальков в сравнительно коротких водотоках о. Итуруп пока неизвестно. Насколько интенсивно и массово питается молодь горбуши в озере, в дальнейшем можно будет проверить, как проверить и то, различается ли масса мальков, выходящих из озера и скатывающихся с обычных речных нерестилищ.

Заключение

По совокупности полученных данных и высказанных соображений мы можем заключить, что производители горбуши, как самки, так и самцы, выловленные в протоке, соединяющей оз. Сопочное с морским побережьем, на протяжении всего периода исследования были значительно крупнее, чем особи, выловленные морскими ставными неводами в кутовой части зал. Простор. В качестве рабочей гипотезы нельзя исключать, что начав питаться уже в пресной воде, молодь из бассейна оз. Сопочного, в отличие от молоди с речных нерестилищ, получит дополнительный период для роста, следствием чего и может быть их сравнительно большая масса незадолго до нереста.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность руководству ЗАО «Курильский рыбак» за помощь в организации отлова производителей горбуши, а также помощь в проведении анализов в цеху рыбоперерабатывающего завода. Авторы также благодарят Александра Горчакова за фотографию, использованную в работе.

The authors are grateful to the managers of Kurilsky Rybak Ltd. for their assistance in organizing the landing of pink salmon spawners and maintenance to biological analyses of them in the fish processing plant. Special thanks to Alexander Gorchakov for the landscape photo used in the article.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Для биологических анализов использовали рыбу только из промысловых уловов. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The fish from commercial catches only were subjected to biological analyses. The authors state that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

А.Н. Ельников и Г.С. Зеленихина участвовали в отлове рыб и проводили биологический анализ производителей. А.Н. Ельников и О.В. Зелеников совместно анализировали данные, последний из соавторов написал статью.

The fish samples collection from catches and biological analyses of them — A.N. Elnikov and G.S. Zelenikhina; the results analysis — A.N. Elnikov and O.V. Zelennikov; the article writing — O.V. Zelennikov.

Список литературы

Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб : моногр. — М. : Наука, 1995. — 343 с.

Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биол. моря. — 1986. — Т. 12, № 2. — С. 39–43.

Ельников А.Н., Зелеников О.В. Нерка острова Итуруп. 1. Новые данные о состоянии популяций в озерах Сопочное и Красивое // Тр. ВНИРО. — 2022. — Т. 187. — С. 65–70. DOI: 10.36038/2307-3497-2022-187-65-70.

Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Каев А.М. и др. Эколого-географическая и генетическая дифференциация — единицы запаса кеты *Oncorhynchus keta* южных Курильских островов // Вопр. ихтиол. — 2022. — Т. 62, № 3. — С. 335–344. DOI: 10.31857/S0042875222030249.

Зелеников О.В., Мякишев М.С. О прогнозировании вылова горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) на острове Итуруп // Вопр. ихтиол. — 2023. — Т. 63, № 2. — С. 210–217. DOI: 10.31857/S0042875223020315.

Зелеников О.В., Погодин В.П., Отставная Е.Г. Распределение молоди тихоокеанских лососей и сопутствующих видов рыб в озере Сопочное (остров Итуруп) // Биол. моря. — 2016. — Т. 42, № 2. — С. 153–155.

Зелеников О.В., Проскуряков К.А., Рудакова Г.С., Мякишев М.С. Сравнительная характеристика молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) при ее естественном и заводском воспроизводстве в Сахалинской области // Биол. моря. — 2020. — Т. 46, № 1. — С. 14–23. DOI: 10.31857/S0134347520010118.

Иванков В.Н. Проходная и жилая формы нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) о. Итуруп (Курильские острова) // Биология проходных рыб Дальнего Востока. — Владивосток : ДВГУ, 1984. — С. 65–73.

Мякишев М.С., Иванова М.А., Зеленников О.В. К вопросу о мечении молоди тихоокеанских лососей и эффективности работы рыбодонных заводов // Биол. моря. — 2019. — Т. 45, № 5. — С. 342–348. DOI: 10.1134/S0134347519050085.

References

Glubokovsky, M.K., *Evolutsionnaya biologiya lososevykh ryb* (Evolutionary Biology of Salmonid Fishes), Moscow: Nauka, 1995.

Glubokovskii, M.K. and Zhivotovskii, L.A., Population structure of pink salmon: System of fluctuating stocks, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1986, vol. 12, no. 2, pp. 92–97.

Elnikov, A.N. and Zelennikov, O.V., Sockeye salmon of Itupup Island. 1. New status data populations in lakes Sopochnoe and Krasivoe, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 187, pp. 65–70. doi 10.36038/2307-3497-2022-187-65-70

Zhivotovsky, L.A., Rubtsova, G.A., Kaev, A.M., Shitova, M.V., Smirnov, B.P., Tochilina, T.G., and Afanasiev, K.I., Ecological, geographic, and genetic differentiation and management units of chum salmon *Oncorhynchus keta* of the southern Kuril Islands, *J. Ichthyol.*, 2022, vol. 62, no. 3, pp. 466–475. doi 10.1134/S0032945222030183

Zelennikov, O.V. and Myakishev, M.S., On forecasting the catch of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) on Iturup Island, *Vopr. Ichthyol.*, 2023, vol. 63, no. 2, pp. 210–217. doi 10.31857/S0042875223020315

Zelennikov, O.V., Pogodin, V.P., and Otstavnaya, E.G., The distribution of juvenile pacific salmon and associated fish species in Lake Sopochnoye, Iturup Island, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2016, vol. 42, no. 2, pp. 190–192. doi 10.1134/S1063074016020139

Zelennikov, O.V., Proskuryakov, K.A., Rudakova, G.S., and Myakishev, M.S., The comparative characteristics of naturally produced and hatchery-reared juvenile pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792), from Sakhalin Oblast, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2020, vol. 46, no. 1, pp. 12–21. doi 10.1134/S1063074020010095

Ivanov, V.N., Anadromous and residential forms of the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) Iturup Island (Kuril Islands), in *Biologiya prokhodnykh ryb Dal'nego Vostoka* (Biology of Anadromous Fishes in the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 1984, pp. 65–73.

Myakishev, M.S., Ivanova, M.A., and Zelennikov, O.V., Marking of salmon juveniles and the efficiency of fish farming, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2019, vol. 45, no. 5, pp. 363–369. doi 10.1134/S1063074019050080

Поступила в редакцию 10.03.2023 г.

После доработки 24.04.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

The article was submitted 10.03.2023; approved after reviewing 24.04.2023;
accepted for publication 30.05.2023

Научная статья

УДК 597.552.51–15(265.546)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-309-324

EDN: WDDR XO



**ЧИСЛЕННОСТЬ И НЕКОТОРЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ
ВОСПРОИЗВОДСТВА ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*
САХАЛИНСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ТАТАРСКОГО ПРОЛИВА**

А.М. Каев, Л.В. Ромасенко*

Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),

693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196

Аннотация. Для 2003–2022 гг. представлены ежегодные данные по биомассе и численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, выловленной преимущественно ставными неводами из нагульных скоплений этого вида у сахалинского побережья Татарского пролива, количеству производителей в реках этого побережья, а также оценки численности молоди, скатывавшейся с нерестилищ, для некоторых лет. Отсутствие связи между динамикой годовых уловов горбуши в прибрежных водах и ее заходами в реки побережья подтверждает сделанные ранее заключения, что ее нагульные скопления вдоль побережья состоят из рыб разных районов происхождения. Предполагается, что основу уловов горбуши в последние годы составляли рыбы, происходящие из рек сопредельного материкового побережья. Депрессивное состояние запасов нативных популяций горбуши сахалинского побережья Татарского пролива обусловлено, скорее всего, воздействием экстремальных факторов среды в периоды ее нереста и эмбрионального развития (размыв грунта нерестилищ при мощных паводках) и последующего нагула молоди в морском прибрежье (штормы после ее массовой миграции из рек).

Ключевые слова: Татарский пролив, остров Сахалин, горбуша, численность (вылов, заход в реки, скат молоди), экстремальные факторы

Для цитирования: Каев А.М., Ромасенко Л.В. Численность и некоторые показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* сахалинского побережья Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 309–324. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-309-324. EDN: WDDR XO.

Original article

**Abundance and some parameters of reproduction for pink salmon
Oncorhynchus gorbuscha on Sakhalin coast of the Tatar Strait**

Alexander M. Kaev*, Larisa V. Romasenko**

*, ** Sakhalin branch of VNIRO (SakhNIRO),
196, Komsomolskaya, Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia

* D.Biol., principal researcher, kaev@outlook.com, ORCID 0000-0002-5989-3988

** Ph.D., leading researcher, lar.romas@mail.ru, ORCID 0000-0002-6019-1318

* Каев Александр Михайлович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, kaev@outlook.com, ORCID 0000-0002-5989-3988; Ромасенко Лариса Валериевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, lar.romas@mail.ru, ORCID 0000-0002-6019-1318.

© Каев А.М., Ромасенко Л.В., 2023

Abstract. Annual data on biomass and number of pink salmon in catches, mainly landed from their feeding aggregations by trap nets, are presented for the Sakhalin coast of the Tatar Strait in 2003–2022. Number of the spawners entered to the rivers of this coast and number of the juveniles migrated downstream are assessed for some years. Dynamics of the pink salmon run to the rivers does not correlate with the dynamics of this species catch in the coastal waters that confirms the earlier conclusion about mixed origin of pink salmon in the feeding aggregations at the coast. The basis of pink salmon catches in recent years is the fish originated from the rivers of the adjacent mainland coast, whereas the stocks of pink salmon on the Sakhalin coast of the Tatar Strait are in depression caused by unfavorable environmental conditions of their spawning and embryonic development (as the spawning grounds erosion by extreme floods) and subsequent feeding of juveniles in the coastal waters (as heavy storms in the time of their migration from rivers).

Keywords: Tatar Strait, Sakhalin Island, pink salmon, fish abundance, annual catch, upstream migration of salmon, downstream migration of salmon, extreme environments

For citation: Kaev A.M., Romasenko L.V. Abundance and some parameters of reproduction for pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* on Sakhalin coast of the Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 309–324. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-309-324. EDN: WDDR XO.

Введение

Среди тихоокеанских лососей горбуша *Oncorhynchus gorbusha* является основным объектом лососевого промысла на Сахалине. Большая меридиональная протяженность острова, сложный рельеф и разный термический режим омывающих его морей создают существенные климатические различия не только между северными и южными районами, но и между восточным и западным побережьями [Атлас..., 1967]. Вследствие этого сильно разнятся условия воспроизводства горбуши. По результатам экологических и морфологических исследований были выделены локальные стада этого вида, нерестовая часть ареала которых приурочена к рекам, впадающим соответственно в заливы Анива и Терпения, в Охотское море с юго-восточного и северо-восточного побережий, в Сахалинский залив и Амурский лиман с северо-западного побережья, а также в Татарский пролив с западного побережья острова. Причем в последнем районе, судя по результатам изучения морфометрических показателей рыб и мечения, в процессе промысла на морских рыболовных участках массово облавливаются рыбы, происходящие из других районов воспроизводства и принадлежащие к группе япономорских стад, в то время как в других районах Сахалина — в основном охотоморских стад [Двинин, 1950; Воловик, 1967а; Гриценко, 1990, 2002]. Так, в 1960-е гг. была установлена миграция рыб из юго-восточной акватории Татарского пролива не только в разные районы Сахалина, но и в Приморье, Амурский лиман и далее по охотоморскому побережью вплоть до Магадана [Ландышевская, 1962]. В 1995–1998 гг. вторичная помка меченых рыб, кроме прибрежных вод и рек сахалинского побережья Татарского пролива, зафиксирована также на сопредельном материковом побережье пролива, в заливах Анива и Терпения, у мыса Соя (о. Хоккайдо) и на юго-западном побережье Хоккайдо [Ivanova, 2000]. Эта особенность определяет наиболее ранние сроки промысла горбуши у юго-западного побережья Сахалина, где первые подходы фиксировались в конце мая с формированием наибольшей плотности скоплений рыб в июне и первой половине июля [Двинин, 1950; Ландышевская, Воловик, 1967; Иванова, 2003], в то время как на восточном побережье острова разгар промысла этого вида приходится на вторую половину июля и август [Каев, 2011].

Короткоциклоевой горбуше свойственны наиболее заметные среди лососей колебания численности, связанные как с природными многолетними циклами и провинциальными особенностями их проявления [Бирман, 1969, 1973; Шунтов, 2000; Klyashtorin, 2001; Шунтов, Темных, 2011а; Котенев и др., 2015], так и по смежным годам вследствие практически репродуктивно изолированных между собой двух генеративных линий четных и нечетных лет [Aspinwall, 1974; Салменкова и др., 1981; Животовский и др.,

1989; Sato, Urawa, 2017], обычно различающихся по уровню запаса. Высокая изменчивость уловов в сочетании с интенсивным промыслом требует проведения мониторинга состояния стада. Большое значение в такого рода деятельности принадлежит созданию многолетних рядов наблюдений с унифицированными для всех лет методиками расчета используемых показателей воспроизводства. Такие ряды сформированы и продолжают поддерживаться для зал. Анива, юго-восточного, северо-восточного и северо-западного побережий Сахалина [Каев и др., 2004; Каев, Klovach, 2014; Каев, Irvine, 2016; Каев, 2019а, б]. Задержка с созданием такого ряда для западного побережья острова во многом связана с неопределенностями в расчетах численности возвратов горбуши местного стада вследствие массового облова при промысле в прибрежных водах рыб, происходящих из разных районов воспроизводства.

Цель настоящей статьи — оценить показатели воспроизводства горбуши местного стада на основе систематизации и анализа имеющихся данных, а также установить некоторые из возможных причин его депрессивного состояния в последние годы.

Материалы и методы

Материалом послужили данные по вылову горбуши, заходу производителей в реки и последующему скату молоди.

Промышленный лов горбуши вели в основном ставными неводами. В разного рода ведомственных документах имеются расхождения по величине годовых уловов. До 1970 г. использованы данные из сводного документа, подготовленного ВНИРО*; для 1971–1993 гг. — систематизированные в ТИНРО-центре сведения по вылову, подготовленные для Северотихоокеанской комиссии по анадромным рыбам (далее NPAFC). Для последующих лет использованы ежегодные статистические документы NPAFC [http://www.npafc.org/new/pub_documents.html], подготовленные на основе официальной статистики компетентных государственных органов, с 2007 г. — Сахалино-Курильского территориального управления Росрыболовства (СКТУ).

Для расчета числа выловленной горбуши использовали значения средней массы ее тела в соответствии с проведенными по общепринятой методике [Правдин, 1966] биологическими анализами на рыбах из промысловых уловов ставными неводами и из исследовательских уловов в реках (ставные сети). Годовые и помесечные значения количества выловленных рыб представлены в соответствующих ежегодных статистических документах NPAFC.

Оценка численности производителей на нерестилищах осуществлялась по результатам их визуального учета сотрудниками Сахалинского филиала Главрыбвода (далее Сахалинрыбвод) в процессе пешего обхода некоторых рек. По установленной средней плотности скоплений рыб на нерестилищах рассчитывали суммарный заход производителей во все реки побережья, нерестовый фонд в которых составлял 4192 тыс. м². В некоторые из 1970–1980-х гг. осуществляли аэровизуальный учет производителей с последующей корректировкой данных по результатам пешего обхода. С учетом огромной протяженности изучаемого района и разнообразия его геоморфологических характеристик начиная с 2003 г. расчет суммарного захода производителей в реки стали осуществлять отдельно по группам рек северной, центральной и южной частей побережья (рис. 1), в которых к этому времени нерестовый фонд горбуши составлял 4113 тыс. м², оставаясь близким к первоначально озвученной величине 4087 тыс. м² [Рухлов, 1970]. В последние годы специалисты управления «Сахалинрыбвод» скорректировали в сторону уменьшения нерестовый фонд горбуши в ряде рек, где он был чрезвычайно завышен, кроме того, появились данные по площади нерестилищ в некоторых небольших реках, которые ранее не обследовались.

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

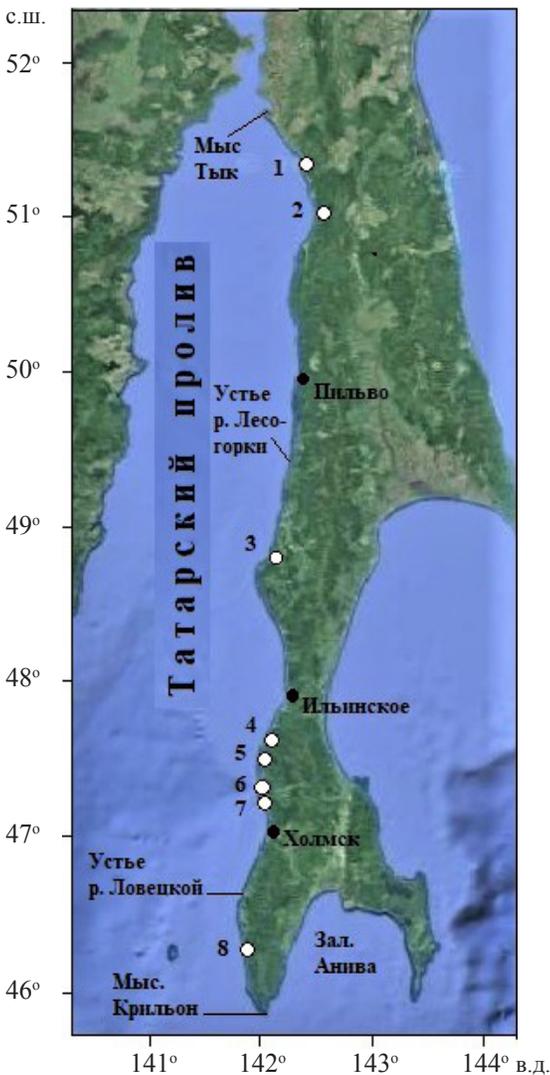


Рис. 1. Сахалинское побережье Татарского пролива: светлыми кружками обозначены пункты учета покатной молоди горбуши в реках Большая Уанди (1), Танги (2), Покосная (3), Черная Речка (4), Новоселка (5), Красноярка (6), Кострома (7) и Обутонай (8)

Fig. 1. Scheme of the data collection on Sakhalin coast of the Tatar Strait: light circles — field stations for registration of migrating juveniles on the rivers Bolshaya Uandy (1), Tangy (2), Pokosnaya (3), Chernaya Rechka (4), Novoselka (5), Krasnoyarka (6), Kostroma (7), and Obutonai (8)

Мы исходим из того, что при поддержке многолетнего ряда наблюдений должны использоваться одни и те же значения, так как площадь нерестилищ горбуши в значительной мере связана с геоморфологией рек [Montgomery et al., 1999]. Вследствие этого проведен перерасчет численности рыб на нерестилищах начиная с 2003 г. В реках северной части побережья площадь нерестилищ изменена с 552 на 556 тыс. м², центральной части — с 3081 на 2977 тыс. м², южной — с 480 на 176 тыс. м², в итоге суммарно она составила во всех реках 3709 тыс. м². Таким образом, представляемые в статье данные по количеству производителей в реках в эти годы отличаются от указанных ранее в соответствующих документах NPAFC. Кроме того, для изученного нами ряда поколений все данные по вылову приведены к тотальным значениям (сумма коммерческих, потребительских и спортивно-любительских уловов).

Численность скатывающейся из рек молоди определена по данным ее выпусков с лососевых рыбодовных заводов (ЛРЗ) и количества покатников, скатывающихся с нерестилищ. Официальные данные по выпускам молоди с ЛРЗ разных форм собственности представляются в статистических документах Сахалино-Курильского территориального управления Росрыболовства. Учет численности «диких» покатников осуществляли методом выборочных обловов, адаптированным к небольшим сахалинским рекам [Воловик, 19676]. Специалисты управления «Сахалинрыбвод» многие годы проводили учеты в реках Большая Уанди и Покосная, которые были

прекращены соответственно с 2011 и 2012 гг. В то же время учет стали вести в реках Новоселка, Кострома и Обутонай (2009–2011 гг.), Танги (2011 г.), Красноярка (2006, 2011, 2013, 2014, 2016, 2017 гг.) и Черная Речка (2013–2015 гг.). Как видим, по шкале лет этот учет носил фрагментарный характер, что неприемлемо для мониторинга. К тому же расширение географии учетных работ не во всех случаях сопровождалось их качественным исполнением, вследствие чего результаты учетов в реках Красноярка (2014 и 2017 гг.) и Обутонай (2009 г.) не были использованы при расчетах суммарной численности покатников по всему побережью, как и в реках Покосная (2005 и 2014 гг.), Черная (2014 г.) и Красноярка (2016 г.), из-за отсутствия данных по заполнению нерестилиц производителями этих поколений. Экстраполяция данных учета покатников в контрольных реках на другие водоемы осуществляется через так называемый индекс ската (ИС), рассчитываемый как отношение числа скатившейся молоди в контрольной реке к числу производителей, зашедших в нее для нереста [Kaev, Irvine, 2016]. Индекс ската фактически показывает эффективность воспроизводства в пресных водах, отражая величину донерестовой гибели производителей, потерь икры при нересте и смертности в процессе эмбрионального и личиночного развития.

Для характеристики метеоусловий использованы данные ежесуточных измерений [<https://tr5.ru>, данные с 2005 г.] на гидрометеорологических постах (ГМП) в населенных пунктах Холмск (ГМП 32128), Ильинское (ГМП 32121) и Пильво (ГМП 32069).

Статистическая обработка проведена в программе Microsoft Office Excel, при этом использованы следующие символы: M — среднее значение, SD — среднее квадратичное отклонение, r — коэффициент корреляции Пирсона, p — уровень значимости нуль-гипотезы, n — объем выборки. Разность между средними значениями выборок оценена по критерию Фишера (F).

Результаты и их обсуждение

Сахалинское побережье Татарского пролива — это участок берега протяженностью более 700 км, на котором от мыса Крильон на юге до мыса Тык на севере (рис. 1) насчитывается 87 рек с определенной площадью нерестилиц. В 2003–2022 гг. (период корректировки данных) в эти реки заходило от 18,6 до 2715,6 тыс. производителей (см. таблицу). В то же время характер водотоков весьма различен по морфологии, что в сочетании с их расположением в разных климатических областях — среднесахалинской горной и южносахалинской — и с дополнительной их подразделенностью на отдельные климатические районы [Атлас..., 1967] вносит разнообразие в условия воспроизводства горбуши. Все реки стекают со склонов Камышового хребта или его западных отрогов. В северных районах отроги хребта подходят вплотную к береговой линии, поэтому реки текут в узких долинах под большим уклоном с многочисленными порогами и даже водопадами. В центральной части побережья вследствие отдаления хребта уклоны водотоков меньше, а реки в среднем крупнее. Площадь водосборного бассейна трех крупнейших рек в этой части составляет в среднем около 1200 км², в то время как в северной части — 697 км². Южная часть побережья вследствие прижима непосредственно горного хребта отличается в среднем наиболее короткими горными водотоками, средняя площадь водосбора трех самых крупных из них — 173 км² [Ресурсы..., 1973; Государственный водный кадастр, 1988*; и др.]. В средних по величине реках (площадь водосбора от 200 до 400 км²) площадь нерестилиц горбуши по отношению к площади бассейна наиболее велика в средней части побережья (0,77 %), в северных и южных районах значения этого показателя

* Государственный водный кадастр. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Т. 1: РСФСР. Вып. 22: Бассейны рек о. Сахалина и Курильских островов. Южно-Сахалинск: Сахалинское территориальное управление по гидрометеорологии и контролю природной среды, 1988. 148 с.

Вылов горбуши у сахалинского побережья Татарского пролива в 2003–2022 гг., заход производителей в реки этого побережья и последующая численность покатной молоди
 Annual catches of pink salmon on the Sakhalin coast of the Tatar Strait in 2003–2022 and abundance of the spawners and juveniles in the rivers of this coast in some years of this period

Год	Вылов		Заход в реки, тыс. рыб				Покатная молодь, млн экз.		
	Т	Тыс. рыб	По участкам побережья			Всего	Год	Скат	ЛРЗ
			Юг	Центр	Север				
2003	440,0	338,5	53,1	125,1	17,7	195,9	2004	4,9	1,7
2004	66,9	53,4	23,2	226,1	42,2	291,5	2005	Н.д	12,4
2005	285,0	226,5	63,5	246,4	46,9	356,8	2006	66,6	13,5
2006	369,7	300,6	64,6	655,3	86,7	806,6	2007	207,8	16,2
2007	519,7	344,4	1,8	1018,2	254,2	1274,2	2008	77,5	11,1
2008	541,2	416,1	31,4	1867,8	549,1	2448,3	2009	125,8	19,4
2009	1204,1	873,8	232,7	255,6	11,3	499,6	2010	44,8	20,4
2010	2910,9	2604,6	70,4	1961,5	683,7	2715,6	2011	251,5	17,7
2011	63,6	33,9	74,5	30,4	11,7	116,6	2012	Н.д	2,8
2012	3054,7	2657,7	111,6	922,6	160,9	1195,1	2013	162,5	4,4
2013	4,9	3,4	56,2	18,4	2,9	77,5	2014	Н.д	6,8
2014	1835,5	1496,4	135,7	474,6	8,8	619,1	2015	186,5	13,8
2015	8,6	5,4	5,8	41,7	2,8	50,3	2016	Н.д	0,7
2016	2924,3	4114,0	9,2	402,9	75,3	487,4	2017	«	10,5
2017	0	0	1,7	14,9	2,8	19,4	2018	«	0
2018	1139,6	834,9	29,2	174,0	32,5	235,7	2019	«	6,4
2019	0,4	0,3	2,9	13,5	2,2	18,6	2020	«	1,4
2020	251,0	185,7	7,4	288,8	54,0	350,2	2021	«	6,2
2021	1,1	0,8	2,6	16,5	3,0	22,1	2022	«	0,5
2022	19,1	12,9	4,6	67,9	12,7	85,2	2023	–	–

Примечание. Под термином «скат» понимается численность молоди, скатывающейся с нерестилищ, под термином «ЛРЗ» — выпускаемой с лососевых рыбоводных заводов, Н.д — нет данных.

существенно ниже — соответственно 0,20 и 0,15 ‰. Естественно, что относительная площадь нерестилищ в наиболее крупных реках (площадь водосбора более 500 км²) снижается, тем не менее в центральных районах она почти вдвое выше в сравнении с северными районами (0,26 против 0,14 ‰), хотя и бассейны центральных рек также вдвое больше северных по площади. Среди небольших горных рек (площадь водосбора от 20 до 50 км²), которые преобладают в северных и южных районах, южные заметно доминируют по относительной площади нерестилищ (0,29 против 0,14 ‰).

При расчетах численности заходов горбуши в реки показанные различия по величине их бассейнов и относительной площади нерестилищ в них стали одной из причин группировки водотоков по трем районам — северному, центральному и южному. В дополнение к этому данные районы характеризуются и различной плотностью скоплений производителей на нерестилищах. За рассматриваемый период с 2003 г. в среднем наиболее плотные их скопления (экз./м²) отмечались в реках южного района ($M = 0,28$; $SD = 0,330$; $n = 20$), в реках центрального района — вдвое реже ($M = 0,15$; $SD = 0,196$; $n = 20$). В реках северного района плотность скоплений рыб ($M = 0,21$; $SD = 0,309$; $n = 14$) была выше, чем в центральном районе, однако отчасти такое расхождение связано с отсутствием в некоторые годы наблюдений в северном районе, особенно при слабых заходах производителей.

В условиях редких наблюдений за покатной миграцией молоди сравнить эффективность воспроизводства в пресноводном цикле возможно только для рек северного и центрального районов, в которых учет покатников проводился синхронно в течение 7 лет. Индекс ската в центральном районе ($M = 127,9$; $SD = 90,03$) оказался в 2,5 раза

выше, чем в северном ($M = 49,9$; $SD = 31,0$), поэтому численность покатников в реках южного района, где наблюдения за покатной миграцией проводились всего в течение двух лет, рассчитывали на основе индекса ската, установленного для рек центрального района. В целом для побережья увеличение заходов производителей в реки сопровождалось ростом численности покатников, связь между этими переменными с наибольшим уровнем аппроксимации описывается линейной зависимостью. В вариантах для предыдущего (рис. 2, а) и современного периодов (рис. 2, б: новая схема расчета суммарной численности горбуши в реках побережья) наблюдается сходный характер распределений, в которых большинство значений при малой численности производителей находятся выше линии тренда, а при наибольших их заходах в реки более значимыми становятся отклонения в меньшую сторону. Так, средние значения отклонений точек от линии тренда при малых и больших (до и более 1,5 млн рыб) заходах производителей в 1971–2002 гг. составили соответственно 30,8 и –18,8 млн экз., в современный период — 43,4 и –44,6 млн экз. Такой характер распределений может свидетельствовать о проявлении в некоторые годы действия плотностных факторов, хотя плотность скоплений производителей в годы их наибольших заходов в реки данного побережья остается существенно меньше принятой для этого вида в качестве оптимальной (2 экз./м²) исходя из площади нерестовых бугров [Рухлов, 1971, 1972]. Не исключено, что это связано с худшим состоянием нерестилищ в реках сахалинского побережья Татарского пролива. По оценкам специалистов Сахалинрыбвода, только 40,7 % нерестилищ являются хорошими, 43,9 — средними и 15,4 % — плохими по качеству, в то время как по юго-восточному побережью острова нерестилища по такой градации составляют соответственно 66,0, 31,4 и 2,7 %. Разница еще заметнее, если для последнего района не учитывать притоки озер, в которые, как правило, горбуша заходит слабо (соответственно 72,5, 24,6 и 2,9 %).

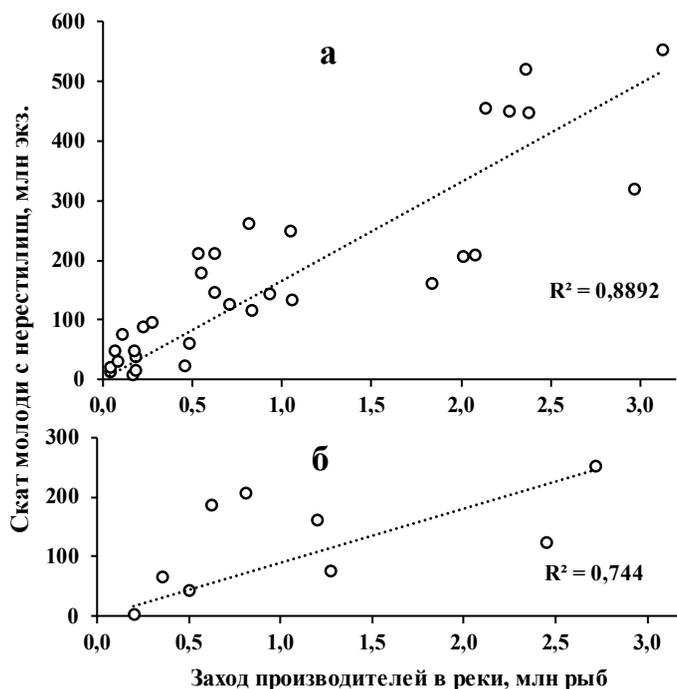


Рис. 2. Связь между численностью заходов производителей горбуши в реки сахалинского побережья Татарского пролива и последующего ската молоди у поколений 1971–2002 (а) и 2003, 2005–2010, 2012, 2014 (б) годов нереста

Fig. 2. Relationship between the number of pink salmon spawners in the rivers on Sakhalin coast of the Tatar Strait and the number of juveniles subsequently migrated downstream for the year-classes spawned in 1971–2002 (а) and 2003, 2005–2010, 2012, and 2014 (б)

Численность заводской молоди горбуши невелика (см. таблицу), вследствие чего она мало влияет на формирование будущих возвратов соответствующих поколений.

Судя по имеющимся с 1971 г. данным по численности горбуши, отсутствует связь между величинами ее вылова у сахалинского побережья Татарского пролива и захода производителей в реки ($r = 0,27$; $p > 0,05$). Для более глубокого понимания причин такого соотношения полезно сопоставить изменения уловов и заходов рыб в реки в разных районах, где основу подходов горбуши составляют особи из япономорской группировки стад. Другим таким районом является сопредельное материковое побережье Татарского пролива, где сроки основных уловов горбуши во многом совпадают. Так, в мае, июне и июле 1994–2010 гг. на материковом побережье вылавливали в среднем 0, 27,1 и 72,9 % рыб, а в эти же годы на сахалинском побережье на эти месяцы приходилось соответственно по 0,1, 41,9 и 58,0 % уловов. Понятно, что несколько более ранние сроки лова на сахалинском побережье связаны с обловом в том числе рыб из нагульных скоплений, в то время как при промысле у материкового побережья пролива облавливаются в основном рыбы, подходящие к «родным» рекам. Известны подходы япономорской горбуши в Амурский лиман, где ее промысел сосредоточен в основном в районе впадения р. Амур [Каев, 2019а]. Однако выделение доли япономорских особей в общих уловах горбуши на побережье Амурского лимана довольно проблематично, не говоря уже о выделении доли этих рыб на нерестилищах. Такая же ситуация характерна и для восточного побережья Сахалина, к тому же в его различных районах япономорская горбуша не облавливается при промышленном лове из-за крайне низкой ее численности [Каев, 2006].

На обоих побережьях пролива до середины 1990-х гг. вылов в нечетные годы обычно был выше, причем на сахалинском побережье это доминирование выглядело ярче (рис. 3). Затем после резкого сокращения уловов в нечетные годы доминирование перешло к линии четных лет, более выраженным этот процесс стал уже на материковом побережье пролива. Напомним, что со второй половины 1980-х гг. в Сахалино-Курильском регионе начался рост запасов горбуши, в результате которого в первом десятилетии XXI в. годовые уловы достигли рекордных значений. При этом в 1993 г. произошел резкий спад подходов горбуши, после чего на восточном побережье Сахалина ее запас по линии нечетных лет быстро восстановился, а на о. Итуруп, напротив, произошла смена доминант. В какой-то мере динамика вылова горбуши на материковом побережье Татарского пролива сходна с таковой на о. Итуруп, с той лишь разницей, что в последний период резко упал уровень запаса в нечетные годы. На сахалинском побережье внешне также произошла смена доминант, но заметного роста запасов по линии четных лет не последовало.

В условиях частых в нечетные годы ограничений на ведение промысла из-за низкого уровня запаса горбуши сопоставление динамик уловов и заходов рыб в реки по этой линии является некорректным. По линии четных лет с 1994 по 2020 г. численность производителей в реках сахалинского побережья слабо коррелировала с количеством выловленных рыб ($r = 0,33$; $p > 0,05$), а при более коротком диапазоне лет (начиная с 2004 г., после которого последовал очередной период повышения уловов) эта связь еще более ослабела ($r = 0,17$). На сопредельном материковом побережье пролива плотность связи между численностью рыб в уловах и в заходах в реки за такой же период с 1994 г. оказалась выше средней ($r = 0,57$; $p < 0,05$), причем она не изменилась и в последние годы (с 2004 г.: $r = 0,57$). Эти данные являются еще одним свидетельством того, что величина уловов горбуши у сахалинского побережья Татарского пролива во многом определяется приловом нагульных рыб, мигрирующих затем в другие районы воспроизводства. Особенно это характерно для последних лет при сокращении уровня запасов местного стада, о чем можно судить по количеству производителей в реках (см. таблицу). Учитывая крайне низкую численность япономорской горбуши в текущем веке на восточном побережье Сахалина и ее сравнительно слабые подходы к

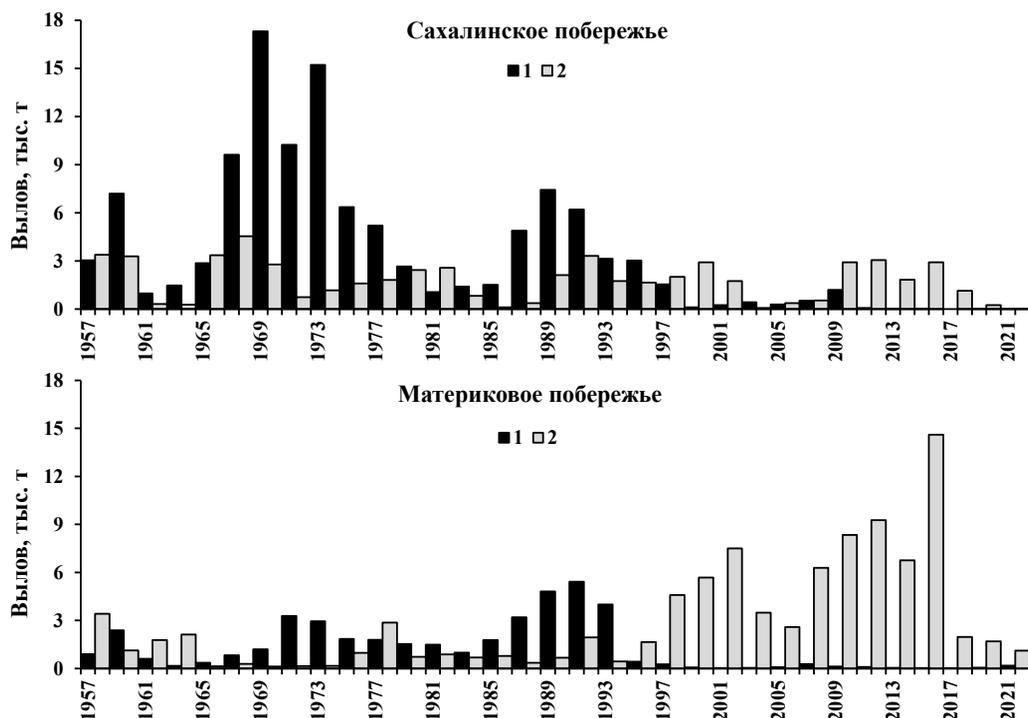


Рис. 3. Динамика вылова горбуши на сахалинском и материковом побережьях Татарского пролива в 1957–2022 гг.: 1 — нечетные годы, 2 — четные годы

Fig. 3. Dynamics of the pink salmon annual catch on the coasts of Sakhalin Island and mainland in the Tatar Strait in 1957–2022: 1 — odd years, 2 — even years

побережью Амурского лимана, основу прилова у сахалинского побережья Татарского пролива составляют, видимо, рыбы с сопредельного материкового побережья.

Существенный прилов транзитных рыб при отсутствии количественных оценок их идентификации не позволяет корректно оценивать эффективность воспроизводства горбуши, происходящей из рек сахалинского побережья Татарского пролива. При этом под воспроизводством понимается непрерывный процесс формирования численности поколения в результате складывающегося соотношения пополнения и убыли в течение всего жизненного цикла. Расчет соотношения пополнения к числу родителей (индекс воспроизводства) возможен лишь для некоторых поколений с низким уровнем численности, в годы возврата которых вводился полный запрет на промысел в прибрежных морских водах. Анализ таких поколений свидетельствует об очень высокой смертности в процессе формирования пополнения, вследствие чего возврат рыб в 2013, 2015, 2017 и 2022 гг. был меньше числа их родителей, индекс воспроизводства находился в пределах от 0,3 до 0,7, составив в среднем 0,52. В 2019 г. по этому индексу зафиксирован паритет между потомками и родителями (1,0), и только при возврате поколения в 2021 г. обозначилось расширенное воспроизводство (1,2).

На сахалинском побережье Татарского пролива промышленный лов горбуши ведут пассивными орудиями лова (ставные невода) и отсутствует жесткая система управления пропуском производителей в реки (отлов рыб в устьях для предотвращения заморов при чрезвычайно больших заходах). Это позволяет полагать, что величина заходов на нерестилища в определенной мере отражает урожайность поколений, для которых не проведена непосредственная оценка численности вследствие облова в прибрежных водах нагульных скоплений горбуши разного происхождения по районам нереста. Численность производителей на нерестилищах в последнее десятилетие многократно снизилась в сравнении с предыдущими годами (см. таблицу), чему должны быть веские

причины. Существенные изменения уровня элиминации в большей мере могут быть детерминированы случайными (редкими, необычными) воздействиями среды [Каев, 1989; Криксунов, 1995], так как в пределах диапазона широко меняющихся параметров среды популяции способны сохранять относительную стабильность вследствие естественной устойчивости рыб к их варьированию. Применительно к лососям к таким факторам в первую очередь следует отнести аномально высокие осенние паводки (разрушение нерестовых гнезд при размыве грунта) и штормы в морском побережье в период ската молоди из рек, во время которых недавние покотники не питаются, сбиваясь в пассивные стаи, слабо реагирующие на приближение наблюдателя (не исключено, что и хищников). Тестирование этой версии на примере горбуши восточного побережья Сахалина и о. Итуруп привело к положительному результату [Каев, 2018; Каев, Колпаков, 2022].

Проверка вероятных результатов воздействия данных факторов на воспроизводство горбуши осуществлена только для центрального участка. Северный участок исключен из анализа по причине того, что из-за редких учетов численность рыб в его реках в некоторые годы оценивали по результатам учетов в реках центрального участка. А к южной оконечности западного побережья Сахалина наблюдается проникновение тихоокеанской горбуши [Каев и др., 2010], вследствие чего в годы ее высокоурожайных подходов к анивскому побережью п-ова Крильонского заметно увеличивается численность производителей в реках южного участка, вызывая диспропорцию в изменениях плотности заполнения нерестилищ в его реках с реками центрального участка, что наиболее ярко проявилось в 2009 г. (см. таблицу).

О вероятном прохождении дождевых паводков в реках судили по величине суточных атмосферных осадков, за их пиковые значения принимали сумму наибольших осадков в течение двух смежных суток, о возникновении штормовых условий — по среднему значению максимальных порывов ветра, зафиксированных при 4–8-кратных измерениях в течение суток. Применительно к центральной части побережья использованы средние значения этих параметров, рассчитанные по трем ГМП. За нижнюю границу экстремально больших осадков принято их значение 40 мм, штормовых ветров — 15 м/с. Для лучшего восприятия времени воздействия этих факторов каждый год подразделен на 7 фрагментов. В отношении осадков — это последняя половина июля и далее первая и вторая половины августа, сентября и октября, тем самым охватывается период появления производителей на нерестилищах, их нереста и вероятного разрушения гнезд при осенних паводках (в ноябре не зафиксировано больших осадков). В отношении ветров — это пятидневки с 6 мая по 10 июня, охватывающие весь период ската молоди из рек.

По линии нечетных лет (рис. 4, а) снижение количества производителей до минимального уровня произошло в 2011 г., вернувшееся поколение в процессе становления своей численности подверглось сначала воздействию паводка во время нереста, а затем штормовых ветров при массовом скате молоди. По линии четных лет (рис. 4, б) поколения высокой численности возврата в 2008 и 2010 гг. практически не подвергались воздействию экстремальных факторов на нерестилищах (паводки до начала массового нереста) и во время раннего морского периода жизни молоди (в шторм попала небольшая часть молоди раннего ската). Резкое снижение численности рыб у поколений возврата в 2012 и 2014 гг. произошло преимущественно за счет воздействия паводка в период эмбрионального развития в гнездах (у поколения возврата в 2012 г. первый паводок наблюдался в начале нереста родителей, а шторм — в начале покотной миграции молоди). Восстановление численности последующих поколений уже само по себе являлось проблематичным при значительном дефиците производителей (экологические аспекты), при этом они продолжали подвергаться воздействию осенних паводков (в основном по линии нечетных лет) и штормов (в основном по линии четных лет).

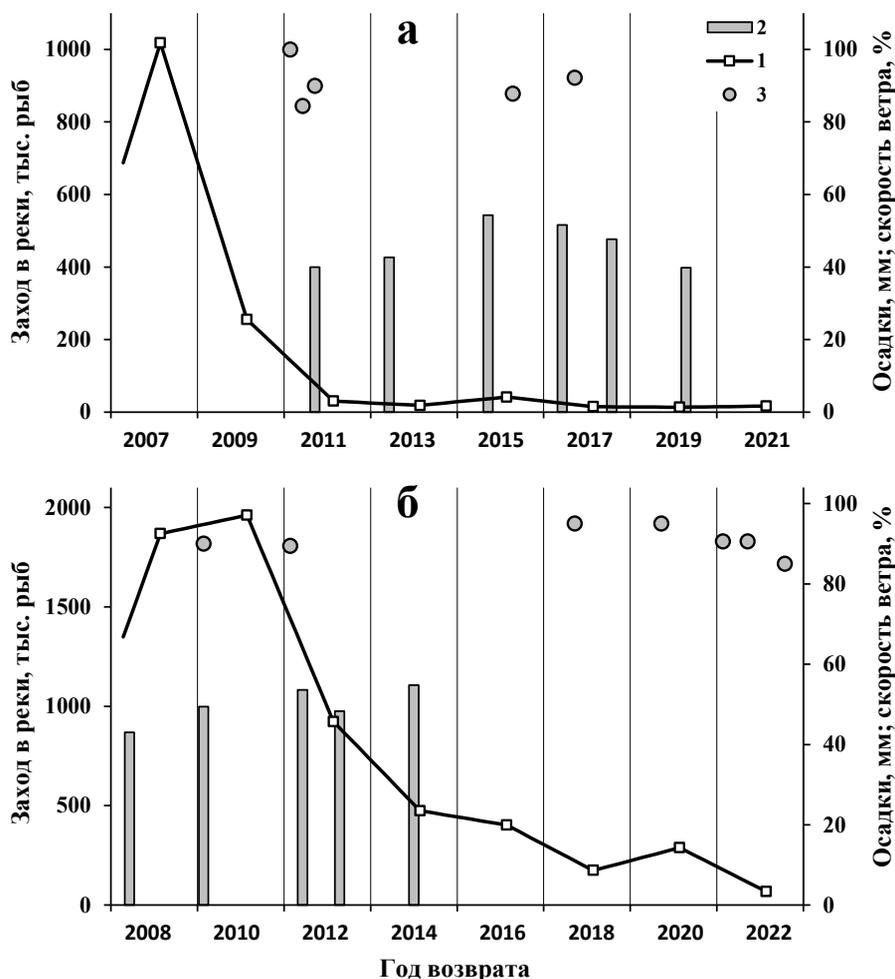


Рис. 4. Численность заходов горбуши в реки центрального участка сахалинского побережья Татарского пролива в нечетные (а) и четные (б) годы при разном уровне воздействия на воспроизводство поколений экстремальных факторов среды: 1 — численность производителей в реках, 2 — величина осадков, 3 — скорость ветра (% от максимального значения 18 м/с)

Fig. 4. The number of pink salmon spawned entered to the rivers in the central part of Sakhalin coast of the Tatar Strait in odd (a) and even (b) years (1) on the background of changing environmental factors, as amount of precipitation (2, mm) and mean wind rate relative to the maximum value of 18 m/s (3, %)

Действием рассмотренных факторов не объясняется снижение численности заходов рыб в сравнении с предыдущим циклическим годом только у двух поколений, 2009 и 2016 годов возврата. В этом нет ничего неожиданного, так как процессы формирования численности лососей происходят под действием целого комплекса внешних и внутренних факторов [Коновалов, 1985], многие из которых входят в блок «черный ящик» в процессе широко применяемых в последние годы разного рода моделей при прогнозировании состояния запасов. Априори ухудшением условий воспроизводства прогнозируемого объекта считается появление «неблагоприятных» значений у выбранных в процессе моделирования предикторов, характеризующих развитие глобальных процессов. В то же время нельзя не согласиться с точкой зрения, что многообразие и гибкость системы связей объекта со средой обитания обуславливают неодинаковую цикличность в динамике численности разных популяций и видов, живущих в одних и тех же экосистемах [Шунтов, 2000; Шунтов, Темных, 2011а]. При этом одной из важнейших причин несинхронных и неодинаковых тенденций в развитии фи-

зико-географических условий, динамики популяций и биоты в целом является хорошо выраженная региональная специфика, подразумевающая преобладающее влияние на развитие явлений и процессов именно местных условий [Шунтов, Темных, 2011б]. Такие местные условия создаются, в частности, при прохождении тайфунов, причем вполне понятны механизмы их негативного воздействия на формирование численности горбуши в периоды ее нереста и эмбрионального развития в реках и последующего нагула молоди в прибрежье моря [Каев, 2018].

Заключение

Многие годы на сахалинском побережье Татарского пролива по уловам доминировали сравнительно высокоурожайные поколения нечетных лет нереста. Переход в середине 1990-х гг. доминирования к поколениям четных лет нереста не ознаменовался ростом уровня их запасов, а явился следствием наступления глубокой депрессии у смежной генеративной линии. Исходя из соотношения заходов горбуши в реки и последующей численности ее покатной молоди можно судить о проявлении в некоторые годы действия плотностных факторов, хотя плотность скоплений производителей на нерестилищах в годы их наибольших заходов в реки данного побережья остается существенно меньше принятой для этого вида в качестве оптимальной. Отсутствие связи между годовыми величинами вылова горбуши и ее заходами в реки побережья подтверждает сделанные ранее заключения о формировании нагульных скоплений этого вида в прибрежных водах рыбами разного происхождения в соответствии с районами своего нереста. Основу уловов горбуши в последние годы составляют, видимо, рыбы, происходящие из рек сопредельного материкового побережья Татарского пролива. Депрессивное состояние запасов горбуши на сахалинском побережье Татарского пролива обусловлено, скорее всего, воздействием экстремальных факторов среды в периоды ее нереста и эмбрионального развития (размыв грунта нерестилищ при мощных паводках) и последующего нагула молоди в морском прибрежье (штормы в период ее массового ската).

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы благодарны Сахалино-Курильскому управлению Росрыболовства и сахалинскому филиалу Главрыбвода за качественное представление ежегодных дискретных данных по вылову горбуши и ее численности в реках рассматриваемого района.

The authors are grateful to the Sakhalin-Kuril office of the Fisheries Agency of Russia (Rosrybolovstvo) and the Sakhalin branch of Glavrybvod for high-quality data on annual catch of pink salmon at the Sakhalin coast of the Tatar Strait and number of the spawners entered to the rivers of this area.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.
This study had no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Соблюдены все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных.

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

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

А.М. Каев возглавил проведение данного исследования. Оба автора совместно анализировали данные и готовили данную статью.

Both authors jointly collected and analyzed the data and wrote and illustrated the manuscript, under management of A.M. Kaev.

Список литературы

- Атлас Сахалинской области [Карты]** / ред. кол.: гл. ред. Г.В.Комсомольский и И.М. Сирый. — М. : ГУГК, 1967. — 135 с.
- Бирман И.Б.** Гелиогидробиологические связи как основа для долгосрочного прогнозирования запасов промысловых рыб (на примере лососей и сельди) // *Вопр. ихтиол.* — 1973. — Т. 13, вып. 1. — С. 23–37.
- Бирман И.Б.** Периодические колебания численности лососевых и солнечная активность // *Тр. ВНИРО.* — 1969. — Т. 67. — С. 171–189.
- Воловик С.П.** Структура нерестовых стад и эффективность естественного воспроизводства горбуши на Южном Сахалине : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Калининград : АтлантНИРО, 1967а. — 25 с.
- Воловик С.П.** Методы учета и некоторые особенности поведения поклатной молоди горбуши в реках Сахалина // *Изв. ТИНРО.* — 1967б. — Т. 61. — С. 104–117.
- Гриценко О.Ф.** Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // *Вопр. ихтиол.* — 1990. — Т. 30, № 5. — С. 825–835.
- Гриценко О.Ф.** Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел) : моногр. — М. : ВНИРО, 2002. — 248 с.
- Двинин П.А.** О миграциях и морфометрической характеристике западно-сахалинской горбуши // *ДАН СССР.* — 1950. — Т. 75, № 6. — С. 863–864.
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторовский Р.М. и др.** Генетическая дифференциация горбуши // *Генетика.* — 1989. — Т. 25, № 7. — С. 1261–1274.
- Иванова И.М.** Видовой состав, биологическая структура и динамика уловов лососей рода *Oncorhynchus* в прибрежье юго-западного Сахалина // *Тр. СахНИРО.* — 2003. — Т. 5. — С. 64–84.
- Каев А.М.** Некоторые методические аспекты прогнозирования численности кеты и горбуши // *Биол. моря.* — 1989. — № 2. — С. 61–66.
- Каев А.М.** Некоторые результаты изучения динамики численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* на северо-западном побережье острова Сахалин // *Вопр. ихтиол.* — 2019а. — Т. 59, № 5. — С. 567–577. DOI: 10.1134/S0042875219040106.
- Каев А.М.** Некоторые результаты изучения динамики численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на северо-восточном побережье острова Сахалин // *Вопр. ихтиол.* — 2019б. — Т. 59, № 6. — С. 672–680. DOI: 10.1134/S0042875219060043.
- Каев А.М.** О влиянии экстремальных факторов среды на динамику численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // *Вопр. ихтиол.* — 2018. — Т. 58, № 2. — С. 179–191. DOI: 10.7868/S0042875218020078.
- Каев А.М.** Оценка эффективности прогнозирования и управления промыслом горбуши в Сахалино-Курильском регионе // *Изв. ТИНРО.* — 2011. — Т. 167. — С. 32–53.
- Каев А.М.** Страсти лососевой путины // *Рыб. хоз-во.* — 2006. — № 2. — С. 46–49.
- Каев А.М., Авдеев Д.В., Антонов А.А. и др.** Результаты мониторинга подходов горбуши в основных районах ее промысла в Сахалинской области в 2010 г. // *Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей».* — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 30–35.
- Каев А.М., Антонов А.А., Ким Хе Юн, Руднев В.А.** Показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южной части острова Сахалин // *Тр. СахНИРО.* — 2004. — Т. 6. — С. 3–38.
- Каев А.М., Колпаков В.Н.** Состояние запасов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) Восточного Сахалина // *Тр. СахНИРО.* — 2022. — Т. 18. — С. 3–20.
- Коновалов С.М.** Факторы, лимитирующие численность и биомассу тихоокеанских лососей // *Биологические исследования лососевых.* — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 5–25.
- Котенев Б.Н., Кровнин А.С., Кловач Н.В. и др.** Влияние климато-океанологических факторов на состояние основных запасов горбуши в 1950–2015 гг. // *Тр. ВНИРО.* — 2015. — Т. 158. — С. 143–161.
- Криксунов Е.А.** Теория пополнения и интерпретация динамики популяций рыб // *Вопр. ихтиол.* — 1995. — Т. 35, № 3. — С. 302–321.
- Ландышевская А.Е.** Мечение горбуши у юго-западного побережья Сахалина // *Рыб. пром-сть Дальнего Востока.* — 1962. — № 4. — С. 21–22.

Ландышевская А.Е., Воловик С.П. Скопления преднерестовой горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb) в юго-восточной части Татарского пролива // *Вопр. ихтиол.* — 1967. — Т. 7, вып. 1. — С. 69–74.

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

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 18 : Дальний Восток. Вып. 4 : Сахалин и Курилы / под ред. М.Г. Васильковского. — Л. : Гидрометеиздат, 1973. — 264 с.

Рухлов Ф.Н. Изменение условий и эффективности естественного воспроизводства горбуши и осенней кеты Сахалина в связи с хозяйственным освоением острова : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1971. — 18 с.

Рухлов Ф.Н. Нерестилища лососей рода *Oncorhynchus* на Сахалине // *Зоол. журн.* — 1970. — Т. 49, вып. 3. — С. 390–398.

Рухлов Ф.Н. О параметрах нерестовых бугров горбуши и осенней кеты // *Рыб. хоз-во.* — 1972. — № 8. — С. 24–25.

Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Малинина Т.В. и др. Популяционно-генетические различия между смежными поколениями у горбуши, размножающейся в реках азиатского побережья Северной Пацифики // *Генетика и размножение морских животных.* — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 95–104.

Шунтов В.П. Результаты изучения макроэкосистем дальневосточных морей России: задачи, итоги, сомнения // *Вестн. ДВО РАН.* — 2000. — № 1. — С. 19–29.

Шунтов В.П., Темных О.С. Современные перестройки в морских экосистемах в связи с климатическими изменениями: приоритетность глобальных или региональных факторов? // *Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке.* — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011а. — С. 49–64.

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

Aspinwall N. Genetic analysis of North American populations of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, possible evidence for the neutral mutation-random drift hypothesis // *Evolution.* — 1974. — Vol. 28, № 2. — P. 295–305. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1974.tb00749.x.

Ivanova I.M. Early summer movements of tagged pink salmon off southwestern Sakhalin Island, 1995–1998 // *Bull. NPAFC.* — 2000. — № 2. — P. 277–282.

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

Каев А.М., Klovach N.V. Revision of data on pink salmon abundance in East Sakhalin and Kuril Islands : *NPAFC Doc.* — 2014. — № 1501. — 11 p.

Klyashtorin L.B. Climate change and long-term fluctuations of commercial catches: the possibility of forecasting : *FAO Fish. Techn. Pap.* — Rome : FAO, 2001. — № 410. — 86 p.

Montgomery D.R., Beamer E.M., Pess G.R., Quinn T.P. Channel type and salmonid spawning distribution and abundance // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1999. — Vol. 56, № 3. — P. 377–387. DOI: 10.1139/f98-181.

Sato S., Urawa S. Genetic variation of Japanese pink salmon populations inferred from nucleotide sequence analysis of the mitochondrial DNA control region // *Environ. Biol. Fish.* — 2017. — Vol. 100, № 10. — P. 1355–1372. DOI: 10.1007/s10641-017-0648-4.

References

Atlas Sakhalinskoy oblasti (Atlas of the Sakhalin Region), Komsomolsky, G.V. and Siryk, I.M., eds, Moscow: GUGK, 1967.

Birman I.B. Helio-Hydrobiological relations as a basis for long-term forecasts of commercial fish stocks (with reference to salmon and herring), *Voпр. Ikhtiol.*, 1973, vol. 13, no. 1, pp. 23–37.

Birman I.B. Periodic fluctuations in the abundance of salmon and solar activity, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1969, vol. 67, pp. 171–189.

Volovik, S.P., The structure of spawning stocks and success of natural reproduction of pink salmon in southern Sakhalin, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Kaliningrad: AtlantNIRO, 1967.

Volovik, S.P., Methods of accounting and some features of the behavior of downstream pink salmon juveniles in the Sakhalin rivers, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 61, pp. 104–117.

Gritsenko, O.F., The population structure of the Sakhalin pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, *Voпр. Ikhtiol.*, 1990, vol. 30, no. 5, pp. 825–835.

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

Dvinin, P.A., On migrations and morphometric characteristics of the West Sakhalin pink salmon, *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 1950, vol. 75, no. 6, pp. 863–864.

Zhivotovsky, L.A., Glubokovsky, M.K., Viktorovsky, R.M., Bronevsky, A.M., Afanasiev, K.I., Efremov, V.V., Ermolenko, L.N., Kalabushkin, B.A., Kovalev, V.G., Makoedov, A.N., Malinina, T.V., Pustovoi, S.P., and Rubtsova, G.A., Genetic differentiation of pink salmon, *Genetika*, 1989, vol. 25, no. 7, pp. 1261–1274.

Ivanova, I.M., Species composition, biological structure and dynamics of salmon catches from the genus *Oncorhynchus* in the southwestern Sakhalin coastal zone, *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 5, pp. 64–84.

Kaev, A.M., Some methodic aspects of forecasting the abundance of the chum and hump-back salmon, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1989, no. 2, pp. 61–66.

Kaev, A.M., Some results of studying the dynamics of the population of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* and chum salmon *O. keta* on the north-west coast of Sakhalin Island, *Vopr. Ikhtiol.*, 2019, vol. 59, no. 5, pp. 567–577. doi 10.1134/S0042875219040106

Kaev, A.M., Some results of studying the dynamics of the abundance of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* on the northeastern coast of Sakhalin Island, *Vopr. Ikhtiol.*, 2019, vol. 59, no. 6, pp. 672–680. doi 10.1134/S0042875219060043

Kaev, A.M., Influence of extreme environmental factors on the dynamics of abundance of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, *J. Ichthyol.*, 2018, vol. 58, no. 2, pp. 204–216. doi 10.1134/S0032945218020066

Kaev, A.M., Testing of forecasting and managing efficiency for pink salmon fishery in Sakhalin-Kuril region, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 167, pp. 32–53.

Kaev, A.M., Passions of the salmon season, *Rybn. Khoz.*, 2006, no. 2, pp. 46–49.

Kaev, A.M., Avdeev, D.V., Antonov, A.A., Zhivoglyadov, A.A., Zakharov, A.V., Ignatiev, Yu.I., Kachur, D.A., Kovtun, M.V., Kim, H Yu., Koinov, A.A., Korablina, O.V., Ogorodnikov, V.S., Onishchenko, I.E., Romasenko, L.V., Rudnev, V.A., Results of monitoring approaches of pink salmon in the main areas of its fishery in the Sakhalin region in 2010, in *Byull. N 5 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoï programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 5 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2007, pp. 30–35.

Kaev, A.M., Antonov, A.A., Kim, Khe Yun, and Rudnev, V.A., Reproduction indices of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the southern part of Sakhalin Island, *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 6, pp. 3–38.

Kaev, A.M. and Kolpakov, N.V., Stock status of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) in Eastern Sakhalin, *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 18, pp. 3–20.

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.

Kotenev, B.N., Krovnin, A.S., Klovach, N.V., Mordasova, N.V., and Muriy, G.P., Influence of climatic and oceanological factors on the status of the main stocks of pink salmon in 1950–2015, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 158, pp. 143–161.

Kriksunov, E.A., Recruitment theory and interpretation of fish population dynamics, *Vopr. Ikhtiol.*, 1995, vol. 35, no. 3, pp. 302–321.

Landyshevskaya, A.E., Pink salmon tagging off the southwestern coast of Sakhalin, *Rybnaya promyshlennost' Dal'nego Vostoka*, 1962, no. 4, pp. 21–22.

Landyshevskaya, A.E. and Volovik, S.P., Accumulations of pre-spawning pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb) in the southeastern part of the Tatar Strait, *Vopr. Ikhtiol.*, 1967, vol. 7, no. 1, pp. 69–74.

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

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR, vol. 18: Dal'niy Vostok, vyp. 4: Sakhalin i Kurily (Resources of surface waters of the USSR, vol. 18: Far East, no. 4: Sakhalin and the Kuriles), Vas'kovskiy, M.G., ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1973.

Rukhlov, F.N., Changes in the conditions and efficiency of natural reproduction of pink salmon and autumn chum salmon in Sakhalin in connection with the economic development of the island, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO, 1971.

Rukhlov, F.N., Spawning grounds for salmon of the genus *Oncorhynchus* on Sakhalin, *Zool. Zh.*, 1970, vol. 49, no. 3, pp. 390–398.

Rukhlov, F.N., On parameters of spawning redds of pink salmon and autumn-run chum salmon, *Rybn. Khoz.*, 1972, no. 8, pp. 24–25.

Salmenkova, E.A., Omelchenko, V.T., Malinina, T.V., Afanasiev, K.I., and Altukhov, Yu.P., Population-genetic differences between adjacent generations in pink salmon breeding in the rivers of the Asian coast of the North Pacific, in *Genetika i razmnozheniye morskikh zhivotnykh*, Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1981, pp. 95–104.

Shuntov, V.P., Outcomes of the study of macroecosystems in the Far Eastern seas of Russia: objectives, results, doubts, *Vestn. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2000, no. 1, pp. 19–29.

Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S., Modern reorganizations in marine ecosystems due to climate change: priority of global or regional factors?, *Byull. N 6 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 6 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011, pp. 49–64.

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

Aspinwall, N., Genetic analysis of North American populations of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, possible evidence for the neutral mutation-random drift hypothesis, *Evolution*, 1974, vol. 28, no. 2, pp. 295–305. doi 10.1111/j.1558-5646.1974.tb00749.x

Ivanova, I.M., Early summer movements of tagged pink salmon off southwestern Sakhalin Island, 1995–1998, *Bull. NPAFC*, 2000, no. 2, pp. 277–282.

Kaev, A.M. and Irvine, J.R., Population dynamics of pink salmon in the Sakhalin-Kuril Region, Russia, *NPAFC Bull.*, 2016, no. 6, pp. 297–305. doi 10.23849/npafcb6/297.305

Kaev, A.M., and Klovach, N.V., Revision of data on pink salmon abundance in East Sakhalin and Kuril Islands, *NPAFC Doc.*, 2014, no. 1501.

Klyashtorin, L.B., Climate change and long-term fluctuations of commercial catches: the possibility of forecasting, *FAO Fish. Techn. Pap.*, Rome: FAO, 2001, no. 410.

Montgomery, D.R., Beamer, E.M., Pess, G.R., and Quinn, T.P., Channel type and salmonid spawning distribution and abundance, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1999, vol. 56, no. 3, pp. 377–387. doi 10.1139/f98-181

Sato, S. and Urawa, S., Genetic variation of Japanese pink salmon populations inferred from nucleotide sequence analysis of the mitochondrial DNA control region, *Environ. Biol. Fish.*, 2017, vol. 100, no. 10, pp. 1355–1372. doi 10.1007/s10641-017-0648-4

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

<https://tp5.ru>, data from 2005.

Gosudarstvennyy vodnyy kadastr. Yezhegodnyye dannyye o rezhime i resursakh poverkhnostnykh vod sushi. T. 1: RSFSR. Vyp. 22: Basseyny rek o. Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov (State Water Cadastre. Annual data on the regime and resources of land surface waters. Vol. 1: RSFSR. Iss. 22: River basins Sakhalin and the Kuril Islands). Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalinskoye territorial'noye upravleniye po gidrometeorologii i kontrolyu prirodnoy sredy, 1988.

Поступила в редакцию 17.02.2023 г.

После доработки 20.03.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

The article was submitted 17.02.2023; approved after reviewing 20.03.2023; accepted for publication 30.05.2023

Научная статья

УДК 597.541–152.6(265.53)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-325-341

EDN: VZHGNS



**РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASII*
НА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОМ ШЕЛЬФЕ О. САХАЛИН
В СОВРЕМЕННЫЙ ПЕРИОД**

Э.Р. Ившина, И.Н. Мухаметов*

Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),
693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196

Аннотация. Описано распределение тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* у северо-восточного побережья о. Сахалин (Охотское море) на основе данных учетных съемок с применением снорревода, донных и пелагических тралов, выполненных в июне–октябре 1989, 1997–2020 гг. Показано, что, несмотря на повсеместное распространение сельди, основные ее скопления формируются на глубинах до 100 м на акватории от зал. Луньского до зал. Пильгун, где проходит нагул рыб, относимых к популяции северо-восточного Сахалина. В более глубоководных участках акватории нагуливается предположительно сельдь охотской популяции.

Ключевые слова: сельдь, Охотское море, шельф, северо-восточный Сахалин, распределение

Для цитирования: Ившина Э.Р., Мухаметов И.Н. Распределение тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* на северо-восточном шельфе о. Сахалин в современный период // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 325–341. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-325-341. EDN: VZHGNS.

Original article

**Spatial distribution of pacific herring *Clupea pallasii*
on the northeastern shelf of Sakhalin Island in the modern period**

Elsa R. Ivshina*, Ilias N. Mukhametov**

*, ** Sakhalin branch of VNIRO (SakhNIRO),

196, Komsomolskaya Str., Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia

* Ph.D., leading researcher, e.ivshina@sakhniro.ru, ORCID 0009-0000-1602-6924

** Ph.D., head of sector, i.muhametov@sakhniro.ru, ORCID 0009-0003-6147-2052

Abstract. Spatial distribution of pacific herring *Clupea pallasii* in the Okhotsk Sea waters on the northeastern coast of Sakhalin Island is described on the data of surveys conducted in June–October of 1989 and 1997–2020 using bottom and midwater trawls and Danish seine. The herring distribute widely, with the main aggregations in the area with depth up to 100 m between the Lunsy Bay and Piltun Bay. These aggregations are formed by the native herring

* Ившина Эльза Рудольфовна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e.ivshina@sakhniro.ru, ORCID 0009-0000-1602-6924; Мухаметов Ильяс Нуазович, кандидат биологических наук, заведующий сектором, i.muhametov@sakhniro.ru, ORCID 0009-0003-6147-2052.

© Ившина Э.Р., Мухаметов И.Н., 2023

of the North-East Sakhalin population, whereas the herring in the deeper waters belong to the Okhotsk population.

Keywords: herring, Okhotsk Sea, shelf, northeastern Sakhalin, fish distribution

For citation: Ivshina E.R., Mukhametov I.N. Spatial distribution of pacific herring *Clupea pallasii* on the northeastern shelf of Sakhalin Island in the modern period, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 325–341. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-325-341. EDN: VZHGNS.

Введение

Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* является обычным видом в шельфовых водах о. Сахалин, включая его восточное побережье. Более того, она входит в пятерку наиболее многочисленных пелагических видов рыб на восточносахалинском шельфе [Науменко, 2001; Шунтов, Темных, 2018]. В северной части шельфа обитает сельдь относительно малочисленной популяции северо-восточного Сахалина. Нерестится сельдь этой популяции в мае-июле в крупных заливах — Луньский, Набильский, Ныйский, Чайво, Пильтун. После нереста она не задерживается в заливах и мигрирует для нагула и зимовки в море. Нагул происходит на акватории, близкой к заливам, предположительно в пределах влияния Восточно-Сахалинского течения, при этом она не образует плотных скоплений и не совершает протяженных миграций [Веденский, 1950; Фролов, 1957, 1968; Румянцев и др., 1958; Андреев, 1968; Гриценко, Шилин, 1979]. Ограниченная область распространения сельди, нерестящейся в заливах северо-восточного Сахалина, являлась одним из признаков, по которым ее отнесли к прибрежной форме [Pushnikova, 1996; Науменко, 2001]. В ряде исследований представлены данные о нагуле в летний период во внешней части северо-восточного шельфа Сахалина сельди охотской популяции [Шунтов и др., 1998; Мельников, 2002; Melnikov, Loboda, 2004]. В отдельных работах упоминается о приуроченности основных скоплений рыб к северной и центральной частям шельфа северо-восточного Сахалина, в основном к участку между 51 и 53° с.ш., и преимущественной встречаемости рыб в осенний период на глубинах менее 100 м [Румянцев и др., 1958; Фролов, 1968; Пушникова, Ившина, 1998; Атлас..., 2003; Великанов, 2004; Шубин и др., 2007; Макрофауна пелагиали..., 2012].

Таким образом, в целом известны общие сведения по сельди на северо-восточном шельфе о. Сахалин. Однако с практической точки зрения, например с целью определения запасов или решения задач по оценке популяционной принадлежности сельди, обитающей у северо-восточного Сахалина, имеющихся разрозненных сведений зачастую недостаточно. В 1990–2000-е гг. исследования морской фауны у восточного побережья о. Сахалин активизировались и были получены новые данные, позволяющие в том числе детализировать распределение сельди.

Цель настоящей работы — обобщение накопленных к настоящему времени сведений по распределению сельди, обитающей на северо-восточном шельфе о. Сахалин на основе данных научных учетных съемок за последние годы.

Материалы и методы

Материалы, послужившие основой для характеристики распределения сельди, собраны сотрудниками СахНИРО в ходе учетных съемок, выполненных у северо-восточного побережья о. Сахалин среднетоннажными (СТР-420 «Дмитрий Песков», СРТМ-К «Профессор Пробатов») и малотоннажными судами (МРС-150). Траления выполнялись на глубине от 5 до 550 м в июне-октябре 1989, 1997–2012, 2014, 2019 и 2020 гг. В качестве орудий лова использовали донные тралы с длиной нижней подборы 23,6 м (МРС, август 1989 г.), 34,0, 31,5, 30,0 и 27,1 м с мелкоячейной вставкой в кутце 9–10 мм и снюрревод 76/16/24 м (МРС, сентябрь 2003 г.). Всего обработаны результаты 23 донных съемок (2107 станций). Кроме того, использованы материалы двух рейсов, направленных на изучение миграций молоди тихоокеанских лососей: 136 пелагических тралений разноглубинным тралом 54,5/192 с мелкоячейной вставкой в кутце 9 мм над глубиной 29–1747 м [Шубин и др., 2007] (рис. 1).

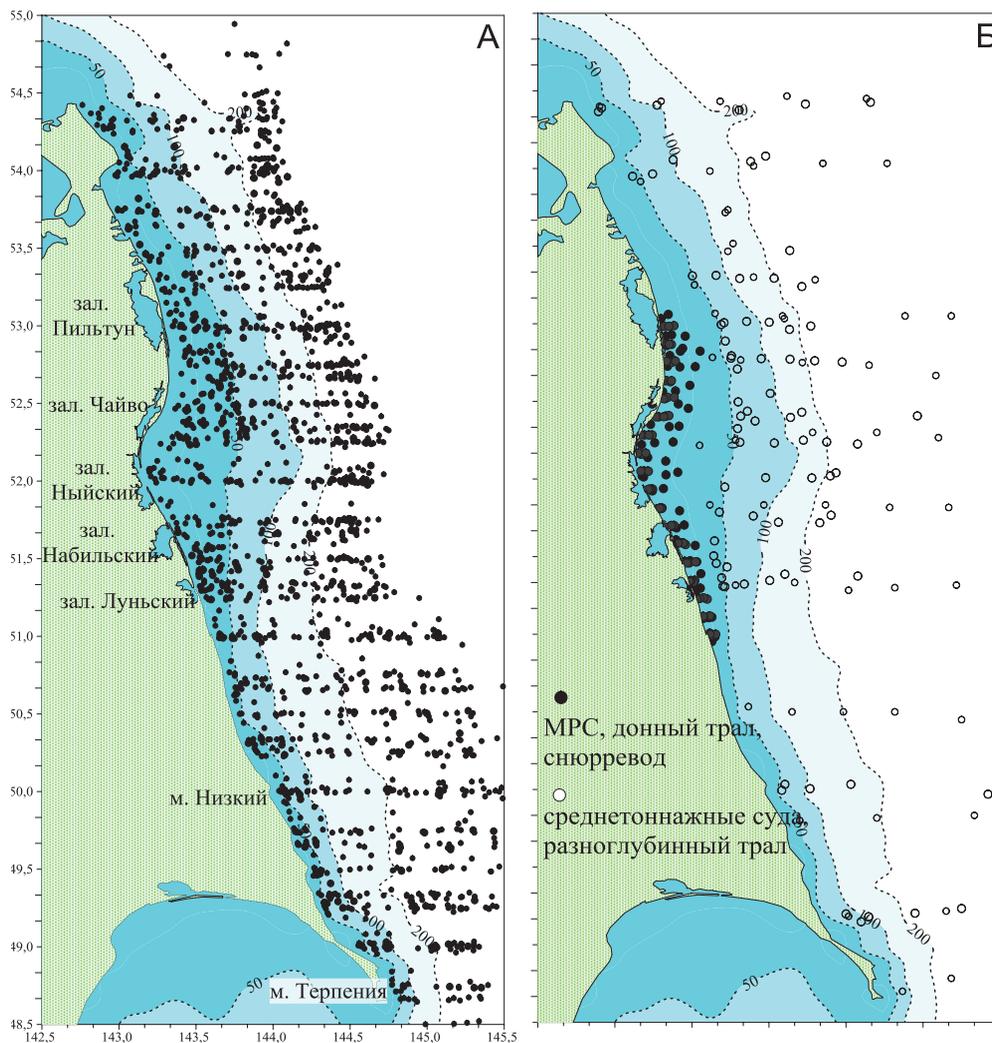


Рис. 1. Схема станций, выполненных в ходе проведения учетных съемок донными травами среднетоннажными судами в июне-октябре 1997–2020 гг. (А), малотоннажными судами типа МРС в июле 1989, сентябре 2003 гг. и разноглубинными травами среднетоннажными судами в июле-августе 2002, 2003 гг. (Б)

Fig. 1. Scheme of the surveys conducted with medium-tonnage fishing boats equipped by bottom trawl in June-October of 1997–2020 (A), with small-tonnage fishing boats equipped by bottom trawl or Danish seine in July 1989 and September 2003 — dark dots, and with medium-tonnage fishing boats equipped by midwater trawl in July-August of 2002, 2003 — light dots (B)

Плотности скопления рыб определяли по величине уловов и площади траления, которую рассчитывали исходя из параметров трава, продолжительности и скорости облова. Коэффициент уловистости во всех случаях принят равным единице [Тарасюк и др., 2000]. Длину сельди измеряли по Смитту (АС), т.е. от конца рыла до конца средних лучей хвостового плавника. Разделение на ландшафтные биотопы шельфа северо-восточного Сахалина приведено в соответствии с работой А.Ф. Волкова [2013]: внутренний шельф (прибрежная зона) — глубины до 100 м, внешний шельф (надшельфовая зона) — глубины 100–200 м и глубоководная зона — глубины более 200 м.

Результаты и их обсуждение

Распределение. Сельдь у северо-восточного побережья острова встречается по всей акватории от п-ова Шмидта до южной оконечности п-ова Терпения, о чем

свидетельствуют литературные данные [Атлас..., 2003; Макрофауна пелагиали..., 2012] и материалы рассматриваемых учетных съемок. Наибольшее число траловых станций с уловами сельди (67%), несмотря на повсеместное ее распределение, отмечено в северной части шельфа в прибрежной зоне на акватории от 51,0 до 53,5° с.ш., ориентировочно от зал. Луньского до зал. Пильтун. Привязанность сельди к этому относительно небольшому участку шельфа зафиксирована для половозрелой сельди и молоди длиной менее 15 см (рис. 2, 3).

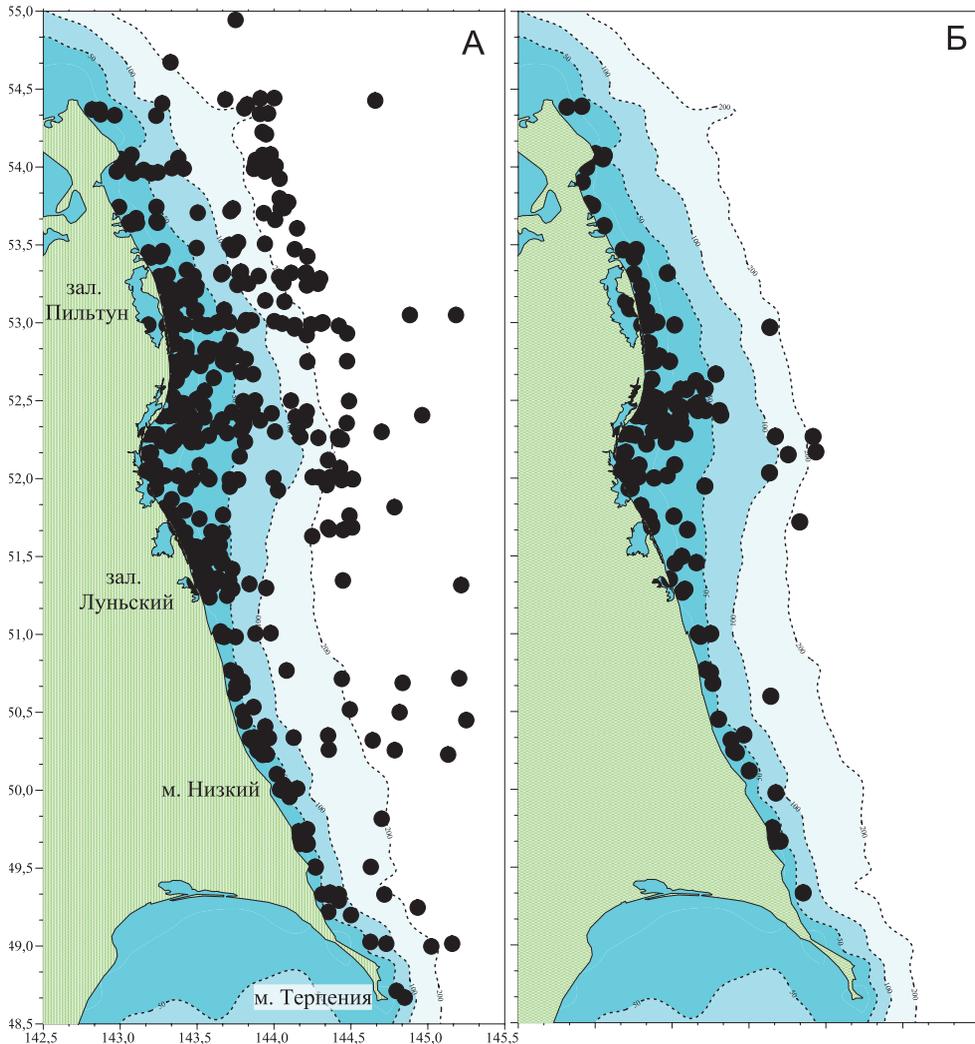


Рис. 2. Точки поимок половозрелой сельди (А) и молоди длиной менее 15 см (Б) у северо-восточного побережья о. Сахалин (суммированные данные донных и пелагических тралений)

Fig. 2. Catches of mature herring (A) and juvenile herring with length < 15 cm (B) at northeastern Sakhalin (for bottom and midwater trawls)

На северо-восточном шельфе основные скопления сельди, как и в других районах Охотского моря, в целом совпадают с участками повышенной биомассы зоопланктона, которые, в свою очередь, приурочены к динамически активным зонам [Науменко, 2001; Пискунов, 2006; Лабай и др., 2008; Шунтов и др., 2010; Волков, 2013]. Это акватория до $\approx 51\text{--}52^\circ$ с.ш., где формируется гидрологический фронт, отделяющий более холодные и соленые водные массы южной части шельфа от более теплых и менее соленых в северной, и район мыс Низкий — мыс Терпения [Пищальник и др., 2003; Власова и др., 2008; Шевченко, Частиков, 2019].

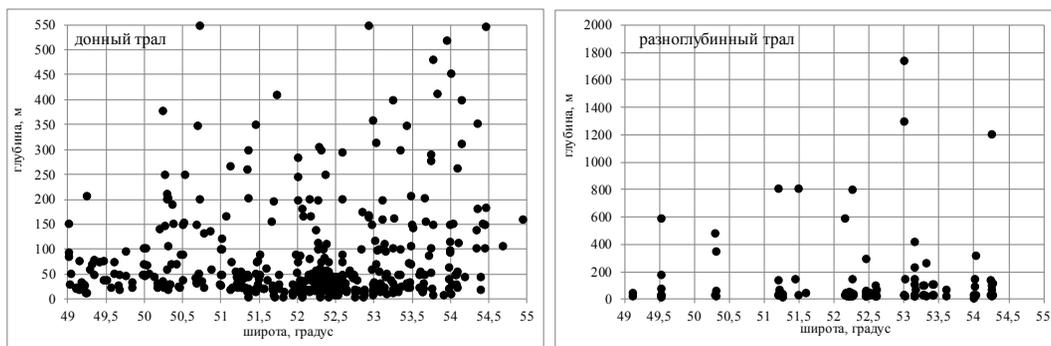


Рис. 3. Точки поимок сельди в зависимости от глубины и географической широты у северо-восточного побережья о. Сахалин

Fig. 3. Cases of herring catch at the northeastern coast of Sakhalin Island in dependence on depth and geographical latitude (bottom trawl — left panel, midwater trawl — right panel)

Согласно результатам донных тралений сельдь встречается на глубине до 550 м, при этом почти все результативные траления (90 %) приурочены к глубинам до 200 м, основные скопления сельди формируются вдоль побережья на глубине менее 100 м. За пределами 100-метровой изобаты наиболее часто рыбы фиксировались в северной части шельфа, южнее 51° с.ш. такие случаи были заметно реже (рис. 2, 3). В отдельных учетных съемках (июнь 2002, октябрь 2005 гг.) глубже 100 м сельдь не встречалась, а в другие периоды наблюдений (июль 1997, август 2010 гг.) встречаемость на глубинах более 100 м достигала 30–50 % случаев.

Работы, проведенные с применением разноглубинного трала, также показали, что сельдь предпочитает (45 % тралений) прибрежную зону при встречаемости за пределами шельфа над глубинами до 1750 м (рис. 4).

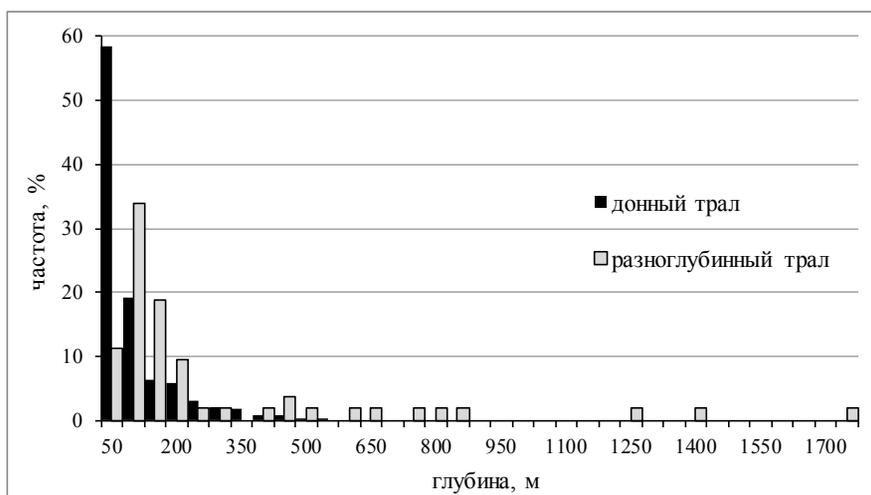


Рис. 4. Частота встречаемости сельди в зависимости от глубины у северо-восточного побережья о. Сахалин (суммированные данные)

Fig. 4. Occurrence of herring in catches at the northeastern coast of Sakhalin Island in dependence on depth (for all fishing gears)

Соответственно, максимальная численность и биомасса рыб наблюдается на глубинах до 100 м. При этом численность на глубинах до 50 м заметно выше таковой в диапазоне глубин 50–100 м, тогда как биомасса сельди в этих диапазонах глубин в среднем оказывается сходной. Так, средняя удельная биомасса в диапазоне глубин 8–50 и 51–100 м составляла по данным обработанных съемок 0,58 и 0,54 т/милю², тогда как

средняя удельная численность была равна соответственно 7,41 и 2,71 тыс. шт./милю² (рис. 5). В надшельфовой и глубоководной зонах численность и биомасса сельди в среднем находятся на одном уровне — около 0,07 т/милю² (0,38 тыс. шт./милю²).

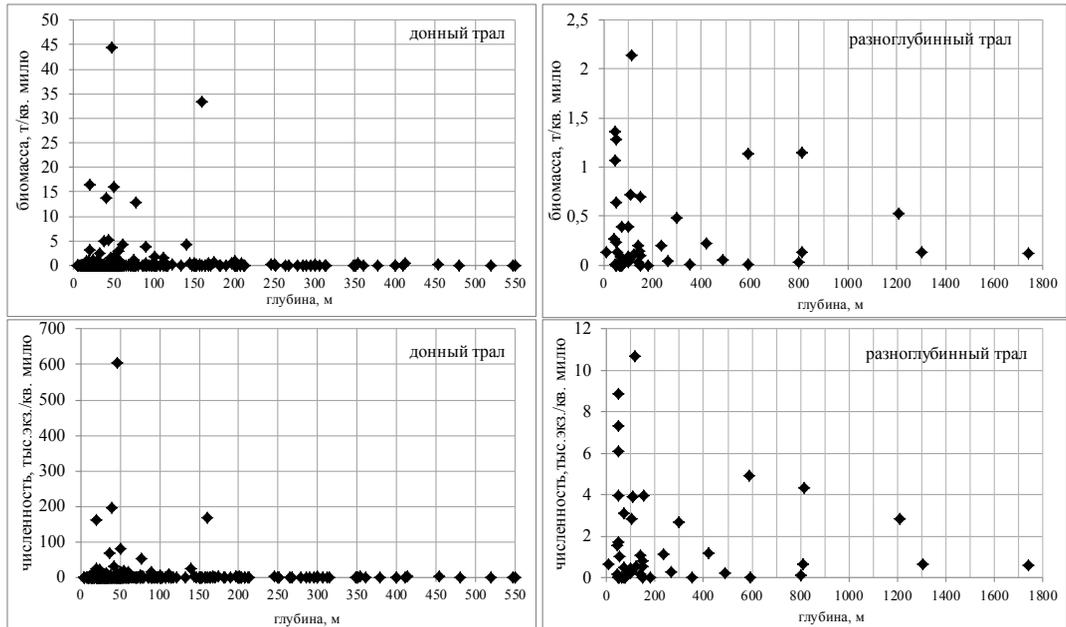


Рис. 5. Распределение сельди (по численности и биомассе) в зависимости от глубины у северо-восточного побережья о. Сахалин

Fig. 5. Spatial distribution of the herring catches at the northeastern coast of Sakhalin Island (biomass in the upper row, abundance in the bottom row) in dependence on depth. **Left panel** — bottom trawl; **right panel** — midwater trawl

По результатам работ разноглубинным тралом также максимальная численность и биомасса рыб отмечены для глубины до 100 м, и лишь в отдельных случаях довольно высокие показатели плотности зафиксированы за пределами шельфа над глубиной 600–800 м (см. рис. 2, 5).

Распределение сельди в разные месяцы кардинально не изменяется. Рыбы после нереста в заливах, проходящего с середины-конца мая до конца июня — начала июля с пиком в первой-второй декаде июня, практически сразу мигрируют в море [Андреев, 1968; Фролов, 1968; Ившина, 2003]. Распределение сельди в июне в полной мере неизвестно по причине ограниченности области тралений, ориентированных на вылов минтая, преимущественно в надшельфовой и глубоководной зонах. В пределах обследованной акватории отмечена повсеместная встречаемость сельди на глубинах от 10 до 260 м. Можно полагать ее наличие в значительном количестве и в прибрежной зоне, поскольку в июне еще проходит нерест во всех крупных заливах северо-восточного побережья, и посленерестовые и преднерестовые рыбы, вероятно, концентрируются вблизи заливов.

Наиболее широко сельдь распределяется на шельфе в июле-августе — в месяцы, на которые приходится также максимальное развитие зоопланктона, как прибрежного сообщества, так и надшельфовых и открытых вод [Пискунов, 2006]. В этот период года в пределах шельфа Восточно-Сахалинское течение выражено наименее слабо и вдольбереговое пространство занимает в общем единая структура вод [Пищальник, Архипкин, 1999; Пищальник и др., 2014], что способствует широкому распределению «местной» сельди. К осени скопления сельди смещаются ближе к берегу на глубины порядка 60 м, доля станций с уловами сельди за пределами 100-метровой глубины от июля к октябрю изменяется в следующем порядке: 66, 42, 16 и 11 % (рис. 6, 7).

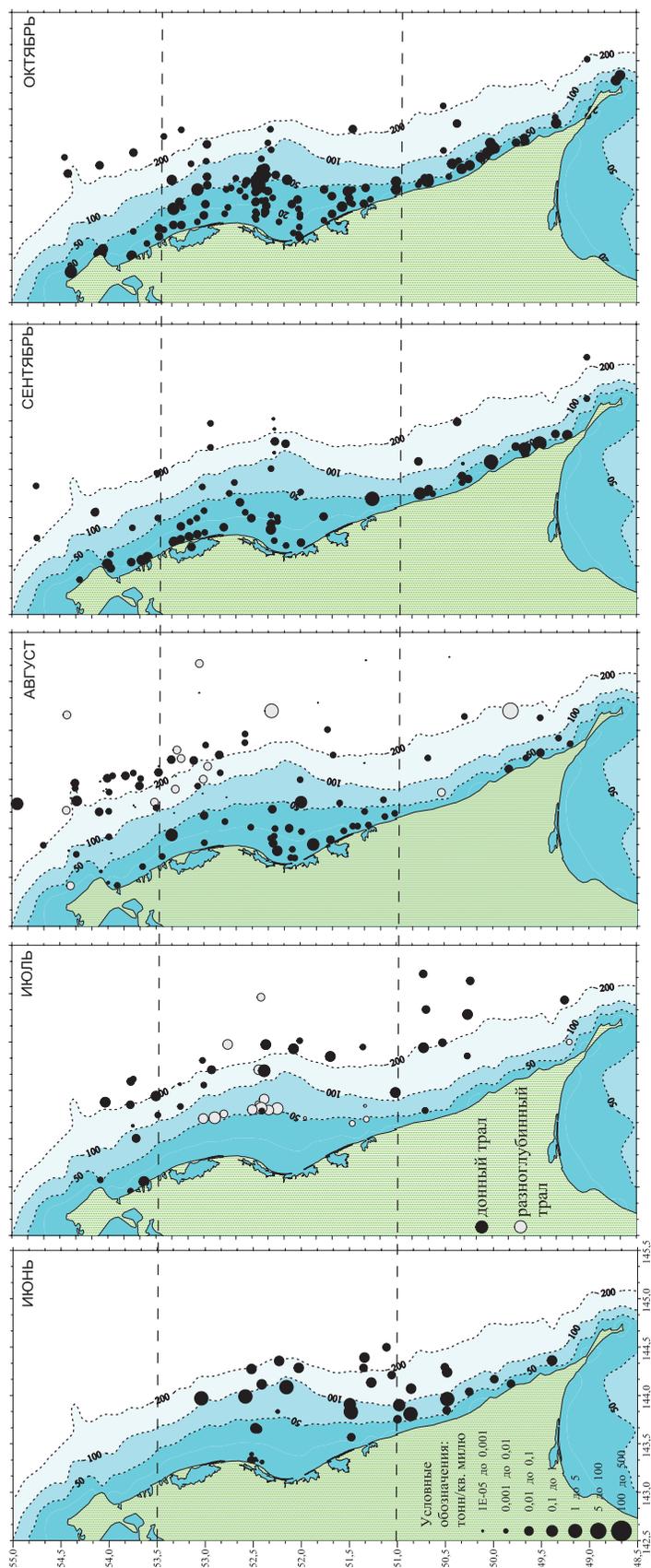


Рис. 6. Распределение сельди в июне-октябре по данным тралений у северо-восточного побережья о. Сахалин (суммированные данные)
 Fig. 6. Spatial distribution of the herring catches at the northeastern coast of Sakhalin Island from June to October (in order from left to right) obtained by both bottom trawl (dark dots) and midwater trawl (light dots)

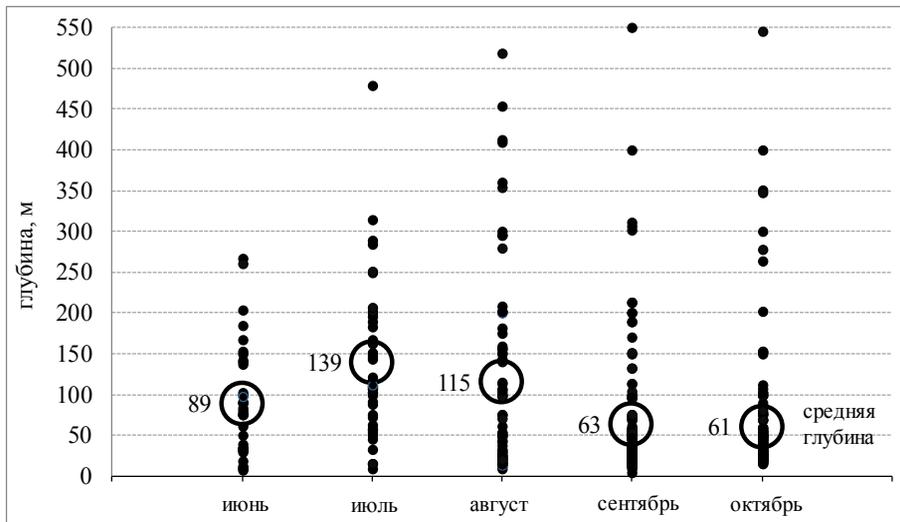


Рис. 7. Батиметрическое распределение сельди у северо-восточного побережья о. Сахалин (суммированные данные донных тралений среднетоннажными судами)

Fig. 7. Bathymetric distribution of the herring catches at the northeastern coast of Sakhalin Island obtained by medium-tonnage boats with both bottom and midwater trawls

В эти месяцы, приходящиеся на период интенсивного откорма и миграционной активности сельди [Науменко, 2001; Melnikov, Loboda, 2004; Горбатенко, Мельников, 2016], расположение основных скоплений остается относительно стабильным. В целом в июле-октябре выделяются две области распределения рыб, которые условно можно разделить на прибрежную и глубоководную, включая надшельфовую зону с глубинами 100–200 м. В прибрежной зоне рыбы концентрируются в наиболее широкой центральной и северной частях шельфа преимущественно в районе 51,0–53,5° с.ш., и лишь незначительная часть рыб — в узкой южной части, в районе мыс Низкий — мыс Терпения. В глубоководной части шельфа сельдь отмечается в июле-сентябре севернее 52° с.ш., в октябре смещается севернее 53° с.ш. (рис. 6).

Такая привязанность к прибрежным водам является характерной особенностью сельди, обитающей у о. Сахалин. Сезонные протяженные миграции для сельди северо-восточного шельфа, как, например, для сахалино-хоккайдской в годы ее высокой численности или сельди охотской и гижигино-камчатской популяций, неизвестны. Так, в начальные годы (1950–1960-е) исследований сельди в северо-восточных водах считалось, что в открытой части шельфа, на удалении 40–80 миль от берега, отмечается сахалино-хоккайдская сельдь, дальние миграции которой прекратились с 1960-х гг. в связи со значительным снижением ее численности [Фролов, 1957, 1968; Румянцев, 1967; Pushnikova, 1996; Науменко, 2001].

Показанное распределение рыб в 1990–2010-е гг. хорошо согласуется также и с данными о миграциях охотской сельди в летний период в южной части ее ареала. Если принять во внимание, что «местная» сельдь концентрируется преимущественно в прибрежной зоне на глубинах до 100 м, то в надшельфовой и глубоководной зонах отмечается в основном охотская сельдь. Известно, что сельдь этой популяции в летний и ранний осенний периоды совершает протяженные горизонтальные перемещения и может встречаться вплоть до 48° с.ш. при преимущественном распределении до 52° с.ш. в глубоководной части шельфа [Радченко, Глебов, 1995; Шунтов и др., 1998; Шубин и др., 2007], и обычно это половозрелые рыбы [Мельников, Воробьев, 2001].

В октябре-ноябре, как правило, летний нагул сельди в Охотском море заканчивается [Науменко, 2001]. На северо-восточном шельфе в октябре происходит перестройка

океанологических условий, наблюдается спад в развитии сообщества зоопланктона [Пискунов, 2006; Шевченко, Частиков, 2019]. В середине осени практически вся рыба отмечается уже в пределах прибрежной зоны, за 100-метровой изобатой численность рыб минимальная (рис. 8, 9). Весьма низкая встречаемость рыб в глубоководной зоне в сентябре-октябре, очевидно, является следствием миграции рыб охотской популяции в северную часть Охотского моря к районам зимовки [Мельников, Кузнецова, 2002; Горбатенко и др., 2004, 2010; Лобода, Мельников, 2004; Лобода, 2007].

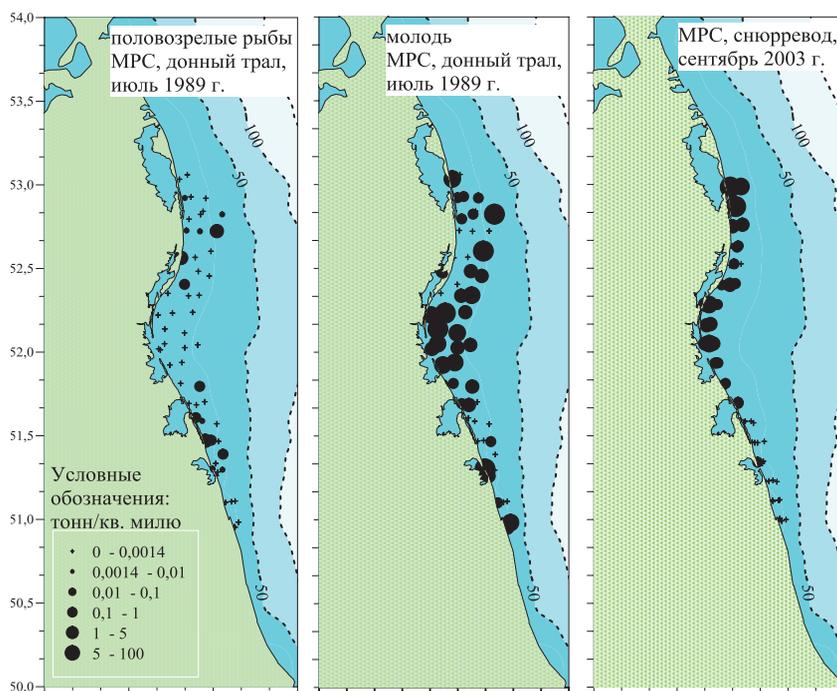


Рис. 8. Распределение сельди по данным тралений малыми рыболовными судами у северо-восточного побережья о. Сахалин

Fig. 8. Spatial distribution of the herring catches at the northeastern coast of Sakhalin Island obtained by small-tonnage boats with bottom trawl (left and center panels) and Danish seine (right panel)

Размерный состав. Минимальный размер сельди, зафиксированный в уловах донного трала МРС, — 4,5 см, в донных и разноглубинных тралах среднетоннажных судов — 7,5 см. Сеголетки длиной менее 10 см встречаются в массе на глубинах до 30 м, отмечены лишь единичные случаи поимки рыб этой размерной группы над глубинами от 50 до 150 м. В целом неполовозрелые рыбы (сеголетки, годовики) длиной до 15 см наблюдаются вдоль всего северо-восточного побережья о. Сахалин на глубинах до 40 м (90 % случаев поимки) с единичными уловами до 200 м. Концентрируется молодь преимущественно на мелководье в районе северных заливов Ныйский — Пильтун ($\approx 53\text{--}52^\circ$ с.ш.) (см. рис. 2, Б). В частности, в ходе съемок донным тралом в июле 1989 г. и снюрреводом в сентябре 2003 г. на глубинах до 30 м сельдь встречалась практически повсеместно в пределах обследованной акватории, с максимальными по плотности уловами и наибольшей частотой встречаемости от зал. Ныйского до зал. Пильтун (см. рис. 8). Основу уловов на этих глубинах составляли неполовозрелые рыбы: 74 % — в 2003 и 95 % — в 1989 гг.

Молодь сельди в летний период является довольно обычной, хотя и немногочисленной в верхней сублиторальной зоне, в зоне облова закидными неводами на участке побережья от зал. Луньского до п-ова Шмидта. Частота встречаемости достигает 30–60 %, доля в уловах по биомассе не превышает 10 %, по численности — 25 %. Длина рыб варьирует от 6 до 17 см с преобладанием рыб длиной 7–10 см [Гудков и др., 2004].

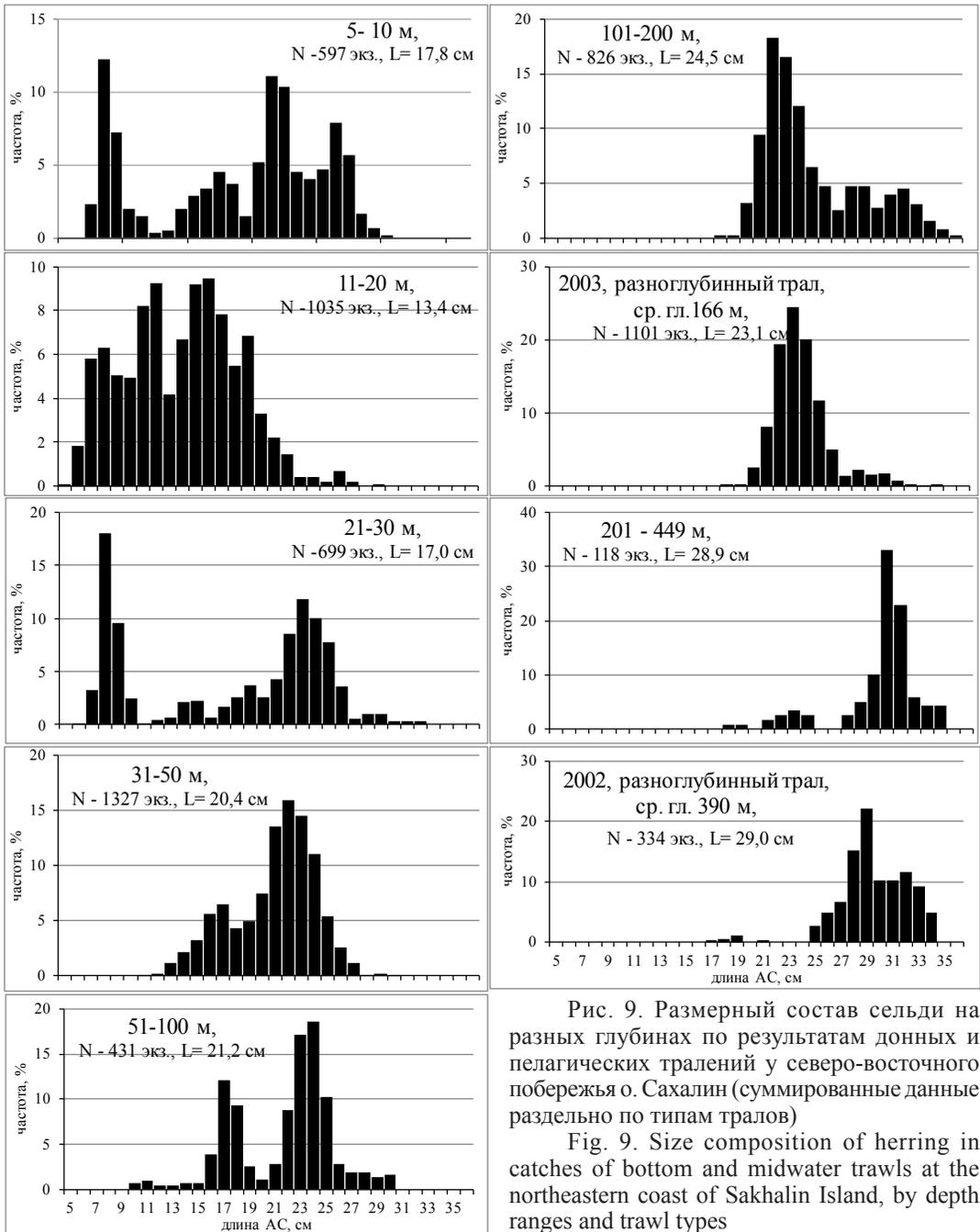


Рис. 9. Размерный состав сельди на разных глубинах по результатам донных и пелагических тралений у северо-восточного побережья о. Сахалин (суммированные данные раздельно по типам тралов)

Fig. 9. Size composition of herring in catches of bottom and midwater trawls at the northeastern coast of Sakhalin Island, by depth ranges and trawl types

Максимальная длина рыб, отмеченная в уловах донных тралов, — 36 см (рис. 9), в нерестовых скоплениях в зал. Ныйском предельная длина рыб составляет 37 см. В ходе проведения пелагической съемки в июле-августе 2003 г. зафиксирован случай поимки рыбы длиной 39 см [Шубин и др., 2007]. По мере удаления от побережья и уменьшения температуры воды размер сельди увеличивается, что довольно четко прослеживается до глубины 150–200 м. На больших глубинах такая зависимость выражена довольно слабо, на глубинах более 150–200 м наблюдаются рыбы длиной 17–36 см; и в донных, и в пелагических уловах рыбы менее 25 см отмечаются единично, преобладают особи длиной 27–33 см. В широтном направлении различий в размерном составе рыб не отмечено (рис. 9, 10).

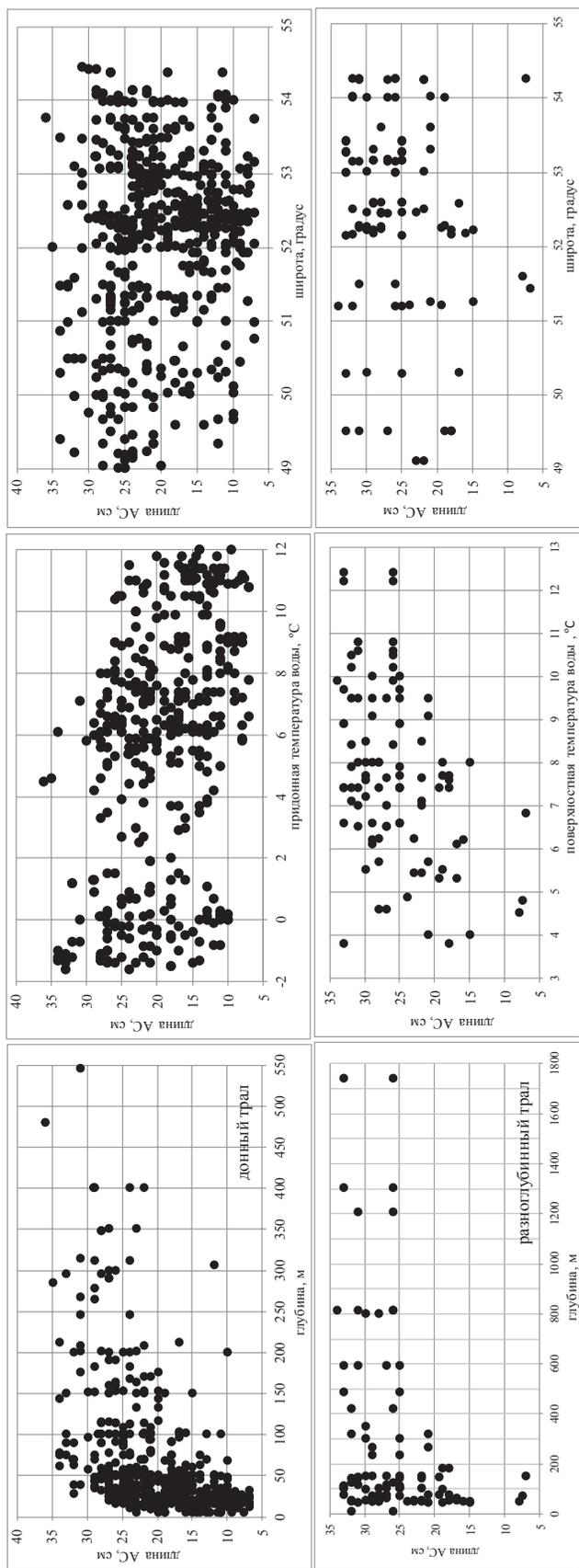


Рис. 10. Батиметрическое, термометрическое и широтное распределение сельди в зависимости от размера у северо-восточного побережья о. Сахалин (суммированные данные)

Fig. 10. Bathymetric (left), thermographic (center) and latitudinal (right) distribution of herring depending on size off the northeastern coast of Sakhalin Island (bottom trawl — upper row, mid-water trawl — bottom row)

Судить достоверно о популяционной принадлежности сельди по имеющимся материалам без сведений о темпе роста не представляется возможным, однако с учетом литературной информации и данных о размерном составе рыб на различных глубинах можно с большой долей вероятности предполагать нагул рыб охотской популяции в северной части северо-восточного шельфа за пределами 200-метровой изобаты. На глубине 100–200 м возможен нагул рыб и «местной», и охотской популяций сельди. Смешение сельди различных популяций в период нагула является обычным в дальневосточных морях и отмечено, например, для сахалино-хоккайдской и де-кастринской сельдей в Татарском проливе, охотской и гижигинско-камчатской сельдей в северной части Охотского моря, корфо-карагинской, восточноберингово-морской и сельди Анадырского залива в Беринговом море [Науменко, 2001; Смирнов, 2014; Смирнов и др., 2022].

В пределах шельфа сельдь отмечена при температуре воды у дна от $-1,7$ до $+11,0$ °С (донный трал) и от $3,8$ до $12,4$ °С — в поверхностном слое воды (разноглубинный трал), т.е. в довольно широком температурном диапазоне, характерном для этого вида рыб [Дружинин, 1964; Науменко, 2001]. При этом по данным донных тралений наблюдается последовательное уменьшение придонной температуры воды с глубиной и отмечается увеличение размеров рыб (рис. 10). По результатам обловов разноглубинным тралом картина несколько иная: размер сельди в пелагиали увеличивается по мере удаления от берега и увеличения температуры воды. Подобное изменение обусловлено тем, что в летний период в мористой части шельфа температура поверхности воды возрастает за счет влияния ветров южного направления [Власова и др., 2008; Шевченко, Частиков, 2019].

Показанные данные по распределению сельди у северо-восточного Сахалина в полной мере согласуются с установленной пространственной дифференциацией различных размерных групп сельди в северной части Охотского моря: в прибрежных относительно теплых водах сельдь обычно преобладает по численности, главным образом за счет неполовозрелых рыб; в более глубоководных районах отмечаются повышенные биомассы, связанные с формированием скоплений половозрелых рыб, совершающих более протяженные миграции [Мельников, Воробьев, 2001; Мельников, 2002; Горбатенко и др., 2004, 2010; Лобода, Мельников, 2004; Лобода, 2007].

Заключение

В результате анализа материалов научно-исследовательских съемок обобщены и детализированы разрозненные сведения о сельди, обитающей на северо-восточном шельфе о. Сахалин в летние и первые осенние месяцы. Несмотря на то что сельдь у северо-восточного побережья острова является типичным видом, район ее преимущественного обитания довольно ограничен. Наиболее широко сельдь распределяется в июле-августе как на шельфе, так и за его пределами, в осенние месяцы при относительно широком распространении преимущественно держится в прибрежной зоне. Основные скопления сельди наблюдаются исключительно во внутренней части шельфа на глубинах до 100 м на акватории, приуроченной к заливам от Луньского до Пильтун, ориентировочно от $51,0$ до $53,5^\circ$ с.ш. Подобная локализация основных скоплений сельди прослеживается во все месяцы наблюдений. На глубинах до 100–200 м проходит нагул разноразмерной сельди длиной до 33–36 см «местной» популяции северо-восточного Сахалина, в более глубоководных участках нагуливается сельдь, как правило, длиной более 25 см предположительно охотской популяции. Нагул сельди, относимой к охотской популяции, приходится в основном на июль-август и ограничивается акваторией к северу от 52 – 53° с.ш. и глубинами более 200 м.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают признательность всем коллегам, участвовавшим в экспедициях на северо-восточном шельфе о. Сахалин.

The authors are thankful to their colleagues who worked together in the research cruises to the Okhotsk Sea at northeastern Sakhalin.

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 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, анализ данных, обсуждение результатов, написание текста — Э.Р. Ившина, И.Н. Мухаметов; сбор материала в июне 2012, 2020 гг. — И.Н. Мухаметов.

Concept of the study, data analysis, discussion of results, text writing — E.R. Ivshina, I.N. Mukhametov; data collection in 2012, 2020 — I.N. Mukhametov.

Список литературы

Андреев В.Л. Результаты мечения сельди в заливе Ныйво (северо-восточный Сахалин) в 1963 году // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 257–258.

Атлас количественного распределения nekтона в Охотском море / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2003. — 1040 с.

Веденский А.П. Некоторые данные о сельди восточного Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1950. — Т. 32. — С. 55–63.

Великанов А.Я. О состоянии сообществ пелагических рыб у западного и восточного Сахалина в 2002 г. // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 137. — С. 207–225.

Власова Г.А., Васильев А.С., Шевченко Г.В. Пространственно-временная изменчивость структуры и динамики вод Охотского моря : моногр. — М. : Наука, 2008. — 359 с.

Волков А.Ф. Сезонная и многолетняя динамика в планктоне эпипелагиали присахалинских вод Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 170–186.

Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е., Лобода С.В. Распределение, питание и некоторые физиологические показатели тихоокеанской сельди гижигинского и охотского стад в северной части Охотского моря в весенний период // Биол. моря. — 2004. — Т. 30, № 5. — С. 352–358.

Горбатенко К.М., Мельников И.В. Трофические исследования охотоморской сельди в 2000-е гг. (состав пищи, суточные рационы, оценка выедания кормовых объектов в годовом цикле) // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 185. — С. 185–193. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-185-185-193.

Горбатенко К.М., Мельников И.В., Лаженцев А.Е., Павловский А.М. Распределение, питание и некоторые биохимические показатели тихоокеанской сельди северной части Охотского моря на разных этапах онтогенеза // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 77–91.

Гриценко О.Ф., Шилин Н.И. Экология размножения сельдей Ныйского залива (Сахалин) // Биол. моря. — 1979. — № 1. — С. 58–65.

Гудков П.К., Заварзина Н.К., Метленков А.В. и др. Видовой состав и распределение рыб в лагунах и прибрежье северо-восточного Сахалина (по результатам летней съемки) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 5-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2004. — С. 295–298.

Дружинин А.Д. Материалы по биологии нагульной сельди (*Clupea harengus pallasii* Val.) в водах Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1964. — Т. 55. — С. 3–38.

- Ившина Э.Р.** Характеристика нереста тихоокеанской сельди в заливе Ныйский (северо-восточное побережье о. Сахалин) // Тр. СахНИРО. — 2003. — Т. 5. — С. 124–132.
- Лабай В.С., Мотылькова И.В., Коновалова Н.В. и др.** Краткая гидробиологическая характеристика прибрежных мелководий Охотского моря у северо-восточного Сахалина // Тр. СахНИРО. — 2008. — Т. 10. — С. 3–34.
- Лобода С.В.** Основные результаты исследования тихоокеанской сельди в Охотском море в 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 150. — С. 102–110.
- Лобода С.В., Мельников И.В.** Распределение и некоторые черты биологии тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* (Val.) в осенне-зимний период в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 169–179.
- Макрофауна пелагиали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1984–2009** / В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров, И.В. Волвенко, В.В. Кулик ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — 800 с.
- Мельников И.В.** Результаты оценки запаса сельди в северной части Охотского моря по траловым съемкам 2000 г. // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 1142–1158.
- Мельников И.В., Воробьев П.В.** Распределение и миграции неполовозрелой сельди в северной части Охотского моря // Вопр. рыб-ва. — 2001. — Т. 2, № 3(7). — С. 403–421.
- Мельников И.В., Кузнецова Н.А.** Особенности формирования скопления охотской сельди в притауйском районе в сентябре 1998 и 1999 гг. // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 1159–1170.
- Науменко Н.И.** Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчат. печат. двор, 2001. — 330 с.
- Пискунов И.Б.** Видовой состав зоопланктона северо-восточного шельфа Сахалина весной 1998–2002 гг. // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 144. — С. 219–225.
- Пищальник В.М., Архипкин В.С.** Сезонные вариации циркуляции вод на охотоморском шельфе острова Сахалин // Гидрометеорологические и экологические условия дальневосточных морей: оценка воздействия на морскую среду : тр. ДВНИГМИ. — 1999. — Тематич. вып. № 2. — С. 84–95.
- Пищальник В.М., Архипкин В.С., Леонов А.В.** Восстановление годового хода термohалинных характеристик и циркуляции вод на северо-восточном шельфе Сахалина // Водные ресурсы. — 2014. — Т. 41, № 4. — С. 362–374. DOI: 10.7868/S0321059614040129.
- Пищальник В.М., Архипкин В.С., Юрасов Г.И., Ермоленко С.С.** Сезонные вариации циркуляции вод в прибрежных районах о. Сахалин // Метеорол. и гидрол. — 2003. — № 5. — С. 87–95.
- Пушикова Г.М., Ившина Э.Р.** Нерестовая сельдь заливов Северо-Восточного Сахалина // Рыб. хоз-во. — 1998. — № 2. — С. 38–41.
- Радченко В.И., Глебов И.И.** Состояние запасов и перспективы промысла охотской сельди // Рыб. хоз-во. — 1995. — № 3. — С. 23–27.
- Румянцев А.И.** Методы, применяемые для оценки запасов и прогнозирования возможных уловов промысловых рыб в сахалинских водах // Тр. ВНИРО. — 1967. — Т. 62. — С. 107–121.
- Румянцев А.И., Фролов А.И., Козлов Б.М. и др.** Миграции и распределение сельдей в водах Сахалина. — М. : ВНИРО, 1958. — 44 с.
- Смирнов А.А.** Биология, распределение и состояние запасов гижигинско-камчатской сельди : моногр. — Магадан : СВГУ, 2014. — 170 с.
- Смирнов А.А., Датский А.В., Антонов Н.П.** Сельди западной части Берингова моря: распределение, основные черты биологии, состояние запасов и промысел // Вопр. рыб-ва. — 2022. — Т. 23, № 2. — С. 86–107. DOI: 10.36038/0234-2774-2022-23-2-86-107.
- Тарасюк С.Н., Бирюков И.А., Пузанков К.Л.** Методические аспекты оценки сырьевых ресурсов донных рыб шельфа и свала северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районов Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. — М. : ВНИРО, 2000. — С. 46–54.
- Фролов А.И.** Новый район нагула сельди в Охотском море // Рыб. хоз-во. — 1957. — № 3. — С. 51–55.
- Фролов А.И.** Распределение и условия обитания озерных сельдей в водах Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 20–34.
- Шевченко Г.В., Частиков В.Н.** Сезонная изменчивость гидрологических характеристик на северо-восточном шельфе о. Сахалин // Океанологические исследования. — 2019. — Т. 47, № 3. — С. 246–263. DOI: 10.29006/1564-2291.JOR-2019.47(3).19.

Шубин А.О., Коряковцев Л.В., Коваленко С.А., Мтоминоков Д.Ю. Молодь горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) в ихтиоценозах верхней эпипелагиали шельфа и свала глубин восточного Сахалина и южных Курильских островов в летний период 2002–2004 гг. // Тр. СахНИРО. — 2007. — Т. 9. — С. 16–36.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Долганова Н.Т. и др. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 2. Состав, запасы и динамика зоопланктона и мелкого нектона — кормовой базы тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 160. — С. 185–208.

Шунтов В.П., Горбатенко К.М., Надточий В.В. и др. Современное состояние планктонных и нектонных сообществ эпипелагиали Сахалино-Курильского региона // Биол. моря. — 1998. — Т. 24, № 3. — С. 161–168.

Шунтов В.П., Темных О.С. Среднегодовалая биомасса и доминирующие виды рыб в донных и придонных биотопах Охотского моря. Сообщение 1. Состав и количественное соотношение видов на шельфе разных районов моря // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 193. — С. 3–19. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-193-3-19.

Melnikov I.V., Loboda S.V. Interannual variation of the pacific herring stocks in the Okhotsk Sea in connection with the last year's cooling // PICES Sci. Rep. — 2004. — № 26. — P. 127–131.

Pushnikova G.M. Features of the southwest Okhotsk Sea herring // PICES Sci. Rep. — 1996. — № 6. — P. 378–383.

References

Andreev, V.L., The results of tagging herring in Nyvvo Bay (northeastern Sakhalin) in 1963, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1968, vol. 65, pp. 257–258.

Atlas kolichestvennogo raspredeleniya nektona v Okhotskom more (Atlas of Quantitative Distribution of Nekton Species in the Okhotsk Sea), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds, Moscow: Natsionalnye Rybnye Resursy, 2003.

Vedenskii, A.P., Some data on the herring of Eastern Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1950, vol. 32, pp. 55–63.

Velikanov, A.Ya., On the status of pelagic fish communities off the west and east Sakhalin Island in 2002, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 137, pp. 207–225.

Vlasova, G.A., Vasilev, A.S., and Shevchenko, G.V., *Prostranstvenno-vremennaya izmenchivost' struktury i dinamiki vod Okhotskogo morya* (Spatial and temporal variability of the water structure and dynamics of the Sea of Okhotsk), Moscow: Nauka, 2008.

Volkov, A.F., Seasonal and long-term dynamics of epipelagic plankton in Sakhalin waters, the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 174, pp. 170–186.

Gorbatenko, K.M., Lazhentsev, A.E., and Loboda, S.V., Distribution, feeding, and some physiological parameters of the Pacific herring from the Gizhigin and Okhotsk populations in the north part of the Sea of Okhotsk in the spring season, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2004, vol. 30, no. 5, pp. 298–305.

Gorbatenko, K.M. and Melnikov, I.V., Trophic studies on the Okhotsk Sea herring in the 2000s (food composition, daily rations, assessment of consumption in the annual cycle), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 185, pp. 185–193. doi 10.26428/1606-9919-2016-185-185-193

Gorbatenko, K.M., Melnikov, I.V., Lazhentsev, A.E., and Pavlovsky, A.M., Distribution, feeding and some biochemical parameters of Pacific herring from the northern Okhotsk Sea at certain stages of its ontogenesis, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 162, pp. 77–91.

Gritsenko, O.F. and Shilin, N.I., Reproduction ecology of herring from Nyjisky Bay (Sakhalin Island), *Sov. J. Mar. Biol.*, 1979, no. 1, pp. 58–65.

Gudkov, P.K., Zavarzina, N.K., Metlenkov, A.V., Marchenko V.I., and Nikitin V.D., Species composition and distribution of fishes in lagoons and sea shore in northeast of Sakhalin (results of summer investigation), in *Mater. 5 nauchn. konf. "Sokhranenie bioraznobraziya Kamchatki i prilgayushchikh morei"* (Proc. 5th Int. Sci. Conf. "Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2004, pp. 295–298.

Druzhinin, A.D., Materials on the biology of feeding herring (*Clupea harengus pallasii* Val.) in the waters of Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1964, vol. 55, pp. 3–38.

Ivshina, E.R., Description of Pacific herring spawning in the Nyjisky Bay (northeastern Sakhalin coast), *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 5, pp. 124–132.

Labay, V.S., Motyl'kova, I.V., Konovalova, N.V., Nemchinova, I.A., Moukhametova, O.N., Zhukovskiy, S.B., and Samatov, A.D., Brief hydrobiological description of the Okhotsk Sea coastal shallows along northeastern Sakhalin Island, *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 10, pp. 3–34.

Loboda, S.V., Main results of the pacific herring studies in the Okhotsk Sea in 2002–2006, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 150, pp. 102–110.

Loboda, S.V. and Melnikov, I.V., Distribution and some aspects of biology of Pacific herring *Clupea pallasii* (Val.) in the Okhotsk Sea in autumn-winter, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 139, pp. 169–179.

Shuntov, V.P., Bocharov, L.N., Volvenko, I.V., and Kulik, V.V., *Makrofauna pelagiali Okhotskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1984–2009* (Pelagic Macrofauna of the Okhotsk Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1984–2009), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2012.

Melnikov, I.V., Results of estimation of herring stock in the northern part of the Okhotsk Sea by trawl surveys in 2000, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 130, pp. 1142–1158.

Mel'nikov, I.V. and Vorobyev, P.V., Distribution and migration of immature herring in the northern Sea of Okhotsk, *Vopr. Rybolov.*, 2001, vol. 2, no. 3(7), pp. 403–421.

Mel'nikov, I.V. and Kuznetsova, N.A., Features of the formation of a cluster of Okhotsk herring in the Pritauisk region in September 1998 and 1999, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 130, pp. 1159–1170.

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

Piskunov, I.B., Species composition of zooplankton at the north-eastern Sakhalin shelf on spring of 1998–2002, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 144, pp. 219–225.

Pishchalnik, V.M. and Arkhipkin, V.S., Seasonal variations of water circulation on the Okhotsk Sea shelf of Sakhalin Island, *Tematicheskii vypusk DVNIGMI N 2*, (Thematic Issue of the Far Eastern Regional Hydrometeorological Research Institute no. 2), Vladivostok: Dal'nauka, 1999, pp. 84–95.

Pishchal'nik, V.M., Arkhipkin, V.S., and Leonov, A.V., Reconstruction of the annual variations of thermohaline characteristics and water circulation on the northeastern Sakhalin Shelf, *Water Resour.*, 2014, vol. 41, no. 4, pp. 385–395. doi 10.1134/S0097807814040113

Pishchal'nik, V.M., Arkhipkin, V.S., Yurasov, G.I., and Ermolenko, S.S., Seasonal variations of water circulation in the coastal regions of Sakhalin, *Meteorol. Gidrol.*, 2003, no. 5, pp. 87–95.

Pushnikova G.M. and Ivshina, E.R., Spawning herring of the bays of northeastern Sakhalin, *Rybn. Khoz.*, 1998, no. 2, pp. 38–41.

Radchenko, V.I. and Glebov, I.I., State of the Okhotsk herring stock and fisheries outlook, *Rybn. Khoz.*, 1995, no. 3, pp. 23–27.

Rumyantsev, A.I., Methods used for estimation of stocks and forecasting of possible commercial fish catches in Sakhalin waters, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 62, pp. 107–121.

Rumyantsev, A.I., Frolov, A.I., Kozlov, B.M., Sokolov, V.A., and Druzhinin, A.D., *Migratsii i raspredeleniye sel'dey v vodah Sahalina* (Migrations and distribution of herring in Sakhalin waters), Moscow: VNIRO, 1958.

Smirnov, A.A., *Biologiya, raspredeleniye i sostoyaniye zapasov gizhiginsko-kamchatskoy sel'di* (Biology, distribution and state of stocks of the Gizhiginsko-Kamchatka herring), Magadan: SVGU, 2014.

Smirnov, A.A., Datsky, A.V., and Antonov, N.P., Herring in the Western Bering Sea: distribution, main biological features, stock status and fishing, *Vopr. Rybolov.*, 2022, vol. 23, no.2, pp. 86–107. doi 10.36038/0234-2774-2022-23-2-86-107

Tarasyuk, S.N., Biryukov, I.A., and Puzankov, K.L., Methodical aspects of the bottom fish resources estimate on the Northern Kuril Islands shelf and slope, in *Promyslovo-biologicheskie issledovaniya ryb v tikhookeanskikh vodakh Kuril'skikh ostrovov i prilozhashchikh raionakh Okhotskogo i Beringova morei v 1992–1998 gg.* (Fisheries and biological studies of fish in the Pacific waters off the Kuril Islands and adjacent areas of the Sea of Okhotsk and the Bering Sea in 1992–1998), Moscow: VNIRO, 2000, pp. 46–54.

Frolov, A.I., New feeding area of herring in the Okhotsk Sea, *Rybn. Khoz.*, 1957, no. 3, pp. 51–55.

Frolov, A.I., Distribution and conditions of habitat of the lake herrings in Sakhalin waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1968, vol. 65, pp. 20–34.

Shevchenko, G.V. and Chastikov, V.N., Seasonal variability of oceanological conditions on the Northeastern Sakhalin shelf based on the surveys on standard sections, *Journal of Oceanological Research*, 2019, vol. 47, no. 3, pp. 246–263. doi 10.29006/1564-2291.JOR-2019.47(3).19

Shubin, A.O., Koryakovtsev, L.V., Kovalenko, S.A., and Stominok, D.Yu., Juvenile pink *Oncorhynchus gorbusha* and chum *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) salmon in ichthyocenoses of the upper epipelagic shelf zone and depth slope of the eastern Sakhalin and southern Kuril islands during the summer period of 2002-2004, *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 9, pp. 16–36.

Shuntov, V.P., Volkov, A.F., Dolganova, N.T., Zavolokin, A.V., Temnykh, O.S., Naydenko, S.V., and Volvenko, I.V., To substantiation of carrying capacity of the Far-Eastern Seas and Subarctic Pacific for pacific salmon pasturing. Report 2. Composition, stock, and dynamics of zooplankton and small nekton as forage base of pacific salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 160, pp. 185–208.

Shuntov, V.P., Gorbatenko, K.M., Nadtochii, V.V., Kuznetsova, N.A., Samko, E.V., and Zyablitskaya, T.A., Recent condition of plankton and nekton communities in the epipelagic zone of the Sakhalin-Kuril region, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1998, vol. 24, no 3, pp. 161–169.

Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S., Long-term average biomass and dominant fish species in the bottom biotopes of the Okhotsk Sea. Part 1. Composition and quantitative ratio of species on shelves in different areas of the Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 193, pp. 3–19. doi 10.26428/1606-9919-2018-193-3-19

Melnikov, I.V. and Loboda, S.V., Interannual variation of the pacific herring stocks in the Okhotsk Sea in connection with the last year's cooling, *PICES Sci. Rep.*, 2004, no. 26, pp. 127–131.

Pushnikova, G.M., Features of the southwest Okhotsk Sea herring, *PICES Sci. Rep.*, 1996, no. 6, pp. 378–383.

Поступила в редакцию 20.02.2023 г.

После доработки 12.04.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

*The article was submitted 20.02.2023; approved after reviewing 12.04.2023;
accepted for publication 30.05.2023*

Научная статья

УДК 597.556.35–113.4(265.5)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-342-356

EDN: VOVPVK



**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОЦЕНОК ВОЗРАСТА
ЧЕРНОГО ПАЛТУСА *REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES MATSUURAE*
СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА НА ОСНОВЕ
РАЗЛИЧНЫХ МЕТОДИЧЕСКИХ ПОДХОДОВ**

О.З. Бадаев, И.С. Черниенко, С.Л. Овсянникова*

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

Аннотация. Значительное сокращение численности черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* в северо-западной Пацифике явилось одной из причин для исследования методов определения его возраста по разным регистрирующим структурам. Работа проведена в соответствии с рекомендациями Организации по рыболовству в северо-западной части Атлантического океана (НАФО) и Международного совета по исследованию моря (ИКЕС). Анализ данных определения возраста исследуемого вида по разным регистрирующим структурам показал, что при оценке по чешуе и цельным отолидам возраст черного палтуса занижается по сравнению с методом по срезам отолидов через бугорок. Предполагаем, что стратегия эксплуатации, основанная на некорректном определении возраста, может быть основной причиной или оказывать совместное с естественными причинами негативное воздействие на состояние запаса черного палтуса.

Ключевые слова: черный палтус, возраст, чешуя, отолиды, сравнение методов, северо-западная Пацифика, численность

Для цитирования: Бадаев О.З., Черниенко И.С., Овсянникова С.Л. Сравнительный анализ оценок возраста черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* северо-западной части Тихого океана на основе различных методических подходов // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 342–356. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-342-356. EDN: VOVPVK.

* Бадаев Олег Зинурович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, badayev@yandex.ru, ORCID 0000-0001-9797-7763; Черниенко Игорь Сергеевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, igor.chernienko@tinro.ru, ORCID 0000-0002-6410-0081; Овсянникова Светлана Леонидовна, и.о. заведующего лабораторией, svetlana.ovsyannikova@tinro.ru, ORCID 0009-0009-4165-3706.

© Бадаев О.З., Черниенко И.С., Овсянникова С.Л., 2023

Original article

Comparative analysis of the age estimates for greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* in the North-West Pacific based on different methodological approaches

Oleg Z. Badaev*, **Igor S. Chernienko****, **Svetlana L. Ovsyannikova*****

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

4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

* Ph.D., leading researcher, badayev@yandex.ru, ORCID 0000-0001-9797-7763

** Ph.D., leading researcher, Igor.chernienko@tinro.ru, ORCID 0000-0002-6410-0081

*** acting head of laboratory, svetlana.ovsyannikova@tinro.ru, ORCID 0009-0009-4165-3706

Abstract. Significant decline in abundance of greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* in the North-West Pacific is one of the reasons for development the methods of this species age determination using different age-recording structures. The study is based on recommendations of the Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO) and International Council for the Exploration of the Sea (ICES). Underestimation of age is found for the records on scales or whole otoliths, compared to records on the otolith slices through the tubercle. An exploitation strategy based on improper age determination can have a negative impact on the state of the greenland halibut stock, in combination with natural causes, or even be a major reason of this species depression.

Keywords: greenland halibut, fish age, scales, otolith, corroboration of methods, North-West Pacific, fish species abundance

For citation: Badaev O.Z., Chernienko I.S., Ovsyannikova S.L. Comparative analysis of the age estimates for greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* in the North-West Pacific based on different methodological approaches, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 342–356. (In Russ.) DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-342-356. EDN: VOVPVK.

Введение

Черный палтус *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* является важным элементом в донном ихтиоценозе северо-западной Пацифики [Шунтов, 1985; Дудник, Долганов, 1992; Иванов, Шунтов, 2022], имеет сложную размерно-возрастную структуру [Дьяков, 1985]. Наибольшую численность в водах Дальнего Востока исследуемый вид имеет в Охотском море, здесь его вылов в 1977 г. достигал 16,2 тыс. т [Антонов, 2011]. Кроме известных трех крупных нерестилищ — в прол. Дэвис, к северу от Алеутских островов в Беринговом море и на континентальном склоне вдоль побережья Норвегии в сторону архипелага Шпицбергена в Баренцевом море [Vihtakari et al., 2021], район северной части Охотского моря (материковый склон западной Камчатки, впадина ТИНРО и район северо-восточнее о. Сахалин) можно отнести к основным районам нереста вида. Возможно, факторы, влияющие на снижение численности черного палтуса на всем его ареале, одни и те же.

Одной из причин для начала данного исследования по сравнению методов определения возраста черного палтуса по разным возрастнорегистрирующим структурам (ВРС) явилось сокращение запасов этого важного промыслового вида в дальневосточных морях России [Антонов, 2011; Кулик и др., 2022; Шунтов, 2022].

В 2004 г. Научный совет НАФО* рекомендовал созвать семинар для рассмотрения вопроса, связанного с трудностью оценки возраста черного палтуса. Семинар был проведен в 2006 г. с участием ведущих лабораторий стран, в водах которых обитает исследуемый вид, и других стран [Treble, Dwyer, 2008]. Были представлены резуль-

* Организация по рыболовству в северо-западной части Атлантического океана является межправительственной, уполномоченной предоставлять научные консультации и управлять рыболовством в северо-западной части Атлантического океана. Головной офис НАФО находится в Дартмуте, Новая Шотландия, Канада.

таты применения методов возрастной валидации и обнаружено, что возраст более крупных образцов был недооценен, хотя определить степень недооценки с помощью имеющихся в то время доступных методов не представлялось возможным [Gregg et al., 2006; Matta, Kimura, 2012]. Большинство участников семинара отметило, что наибольший потенциал открывает метод чтения по срезам отолита. В 2011 г. в г. Виго (Испания) состоялось совещание рабочей группы ИКЕС* по определению возраста черного палтуса, где также произошел обмен информацией, и Россия вновь отставала метод определения возраста по чешуе и поверхности отолитов. Работу по сравнению методов оценки возраста черного палтуса было предложено продолжить, расширив круг участников. В российской части северо-западной Пацифики оценка возраста до последнего времени проводилась по чешуе [Кулик и др., 2022] или эпизодически по отолитам методом слом-обжиг [Пальм и др., 1999; Кузнецова и др., 2018].

Цель настоящей работы — сравнение результатов определения возраста черного палтуса из северо-западной части Тихого океана по чешуе, цельным отолитам и срезам отолитов через бугорок. Итоговые материалы могут быть учтены при рассмотрении гипотез, объясняющих причины снижения численности палтуса, и в определении стратегии управления запасом этого промыслового вида.

Материалы и методы

Глоссарий терминов, как в работе Treble, Dwyer [2008].

Возрастрегистрирующие структуры (ВРС) собирались научными сотрудниками во время траловых съемок и на промысловых судах в Охотском (БМРТ «27 съезд КПСС» и «Анаголий Пономарев» в 2021 г.) и северо-западной части Берингова моря (НИС «ТИНРО», 2020 г.) в рамках ежегодного государственного мониторинга состояния водных биологических ресурсов. Количество подготовленных препаратов (поступило для работы / пригодные для использования): чешуя — 175/161 шт.; цельные отолиты (sagitta) — 175/131; отолиты, срез через бугорок — 83/50. Сравнение велось по 50 экз., у которых удалось получить качественные препараты для чтения возраста по всем трем методам. Так как не ставилась задача сравнения возраста черного палтуса из разных морей, использовали смешанный материал.

Подготовка и просмотр чешуи и цельных отолитов описаны ранее [Бадаев и др., 2022]. Для определения возраста по цельному отолиту брали неповрежденный отолит без разбора на правый и левый. Затем после осветления он просматривался в проходящем свете.

Методика сбора, хранения и обработки ВРС принята на основе опыта ведущих профильных лабораторий мира с собственной модификацией, учитывающей особенность работы ТИНРО [Чугунова, 1959; Chilton, Beamish, 1982; Gregg et al., 2006]. Был выбран способ с одним поперечным срезом, разделяющим бугорок пополам [Gregg et al., 2006; Treble, Dwyer, 2008; Matta, Kimura, 2012] (рис. 1). Бугорок — это куполообразная выпуклость в районе ядра на дистальной стороне левого отолита черного палтуса.

Мы не располагали низкоскоростной высокоточной пилой, поэтому сечения отолитов получали путем шлифования, которые аналогичны сечениям отолитов, полученным путем резки пилой, поэтому в тексте используем термин «срез отолита». Небольшое количество отолитов с качественным срезом связано с ручной обработкой, при которой часть отолитов отбраковывалась. При стачивании отолита вручную нередко случался, когда специалист, занимающийся подготовкой препаратов, промахивался и стачивал оптимальную поверхность, что вело к потере нескольких годовых колец.

Отолит фиксировали в эпоксидном клее-компаунде ПЭО-510КЭ-20/0. После затвердевания отолит шлифовали с одной из сторон перпендикулярно (90°) к шлифо-

* Региональный консультативный орган по рыболовству и старейшая в мире межправительственная научная организация. Штаб-квартира ИКЕС находится в Копенгагене, Дания.

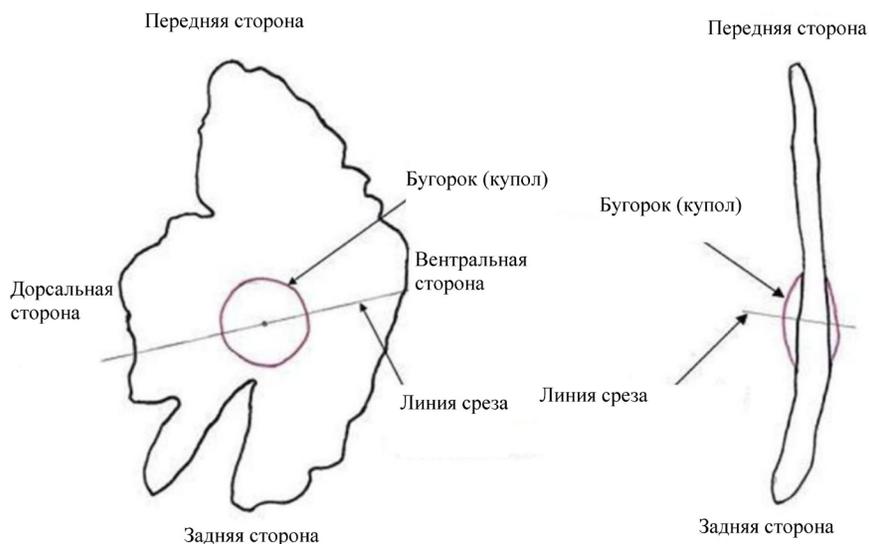


Рис. 1. Схема проксимальной стороны и вид с дорсальной стороны левого отолита черного палтуса (как у Treble, Dwyer, 2008)

Fig. 1. Scheme of the proximal side and dorsal side view for the left otolith of greenland halibut (as in Treble, Dwyer, 2008)

важной бумаге так, чтобы образовалась достаточная площадка для надежного приклеивания к предметному стеклу. На шлифовальную бумагу время от времени спринцовкой наносили воду. Шлифованной площадкой отолит приклеивался суперклеем Loctite 401 к предметному стеклу, после чего стачивался с другой стороны. По мере проявления годовых колец к центру менялась зернистость бумаги от грубой (P-600) к тонкой (P-2000). Шлифованную поверхность просматривали при отраженном свете с добавлением капли воды или любой иммерсионной жидкости (глицерин, репейное масло и т.д.).

На большинстве отолитов не удавалось получить максимальное количество годовых колец по поперечному сечению от дорсального до вентрального края и одновременно максимальное количество годовых колец на бугорке. Чаще, если обращать внимание на максимальное количество меток в дорсо-вентральном разрезе, теряются четкость и максимальное количество меток на бугорке. И наоборот, если сосредоточиться на максимальном количестве меток на бугорке, теряется наибольшее количество меток в дорсо-вентральном направлении. На срезе в дорсо-вентральном направлении от края до края отолита было видно большое количество меток, но так как большинство из них не замкнуты, идентифицировать, какие из них годовые или добавочные, не представляется возможным. Поэтому мы отказались от этого метода и сосредоточились на срезах отолита через бугорок. Во время шлифования нами отмечено, что, кроме основных колец, множество добавочных на срезе в дорсо-вентральном направлении сходятся в бугорке в одну метку, которую мы идентифицируем как годовую. На фотографиях в тексте статьи мы не стали откладывать метки, указывающие на годовые кольца, так как между операторами существовал разброс в прочтении возраста рыб.

Просмотр ВРС осуществлялся на микроскопе с цифровой камерой и программным обеспечением Zeiss в Центре коллективного пользования при Дальневосточном центре электронной микроскопии (ДВЦЭМ) Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской академии наук (ННЦМБ ДВО РАН).

Возрастные структуры читали три оператора с различным опытом работы. Первый оператор имеет опыт изучения возраста донных рыб по различным ВРС, второй — возраста короткоцикловых пелагических рыб по чешуе и отолитам, третий — возраста

по чешуе и сломам отолитов придонных среднеживущих рыб. Среди разнообразия методов определения возраста черного палтуса в процессе работы были выбраны три основных — по чешуе, цельным отолитам и срезам отолитов через бугорок [Бадаев и др., 2022]. Три независимых оператора оценивали возраст самцов и самок черного палтуса по выбранным методам. Определения возраста вторым оператором значительно отличались от определений первым и третьим, поэтому были исключены при дальнейшем сравнении методов.

Сравнение определения возраста между операторами и возрастными структурами выполняли с использованием теста на симметрию Макнимара-Бовкера (McNemar-Bowker symmetry test)*. Тест анализирует $k \times k$ таблицу сопряженности, где k — число возрастных групп. Строки таблицы (i) содержат возрастные категории, принятые в качестве стандарта. Столбцы (j) — сравниваемые со стандартом методы или операторы.

Таблица содержит частоты n_{ij} , соответствующие количеству особей, находящихся в возрастной категории, стандартной для каждой возрастной категории сравниваемого образца.

Нулевая гипотеза $H_0: n_{ij} = n_{ji} \forall i, j$. Статистика Макнимара-Бовкера (McNemar-Bowker statistic) рассчитывается как:

$$T_{MB} = \sum_{i < j} \frac{(n_{ij} - n_{ji})^2}{n_{ij} + n_{ji}}. \quad (1)$$

Статистика следует распределению χ^2 с числом степеней свободы $\frac{k(k-1)}{2}$. При малых значениях уровня значимости p делается вывод о наличии систематического смещения.

Для определения степени рассеивания результатов между стандартом и образцом использовали коэффициент вариации CV [Campana et al., 1995]:

$$CV_j = 100 \times \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R-1}}}{X_j}. \quad (2)$$

Уравнение (2) оценивает коэффициент вариации CV для одной особи, оно может быть усреднено, чтобы получить среднее значение CV .

Анализируемые выборки обозначили следующим образом: А — оператор 1, чешуя-срез, самцы; В — оператор 1, чешуя-срез, самки; С — оператор 1, цельный отолит-срез, самцы; D — оператор 1, цельный отолит-срез, самки; Е — срез, операторы 1 и 3, самцы; F — срез, операторы 1 и 3, самки.

Для расчетов и построения графиков использовали язык сценариев R с пакетами ggplot2 (визуализация), data.table (обработка первичных данных) FSA (расчет и тестирование смещений)**.

Результаты и их обсуждение

В качестве стандарта для дальнейшего сравнения методов выбрали возраст, определенный по срезам отолитов первым оператором, имеющим большой опыт изучения возраста донных видов рыб, в том числе черного палтуса, по разным ВРС. Для метода среза отолитов через бугорок было показано высокое сходство между двумя опера-

* Ogle D. FSA: Fisheries Stock Analysis R package version 0.9.1. 2021. <https://github.com/droglenc/FSA>. R.

** Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer International Publishing: Imprint: Springer, Cham., 2nd ed. 2016. 268 p. DOI: 10.1007/978-3-319-24277-4; Dowle M., Srinivasan A. data.table: Extension of «data.frame». R package version 1.14.2. 2021. <https://CRAN.R-project.org/package=data.table>; Ogle D. FSA: Fisheries Stock Analysis R package version 0.9.1. 2021. <https://github.com/droglenc/FSA>. R; R Core Team 2022. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

торами (рис. 2). Этот метод продемонстрировал более высокие значения возраста исследуемого вида.

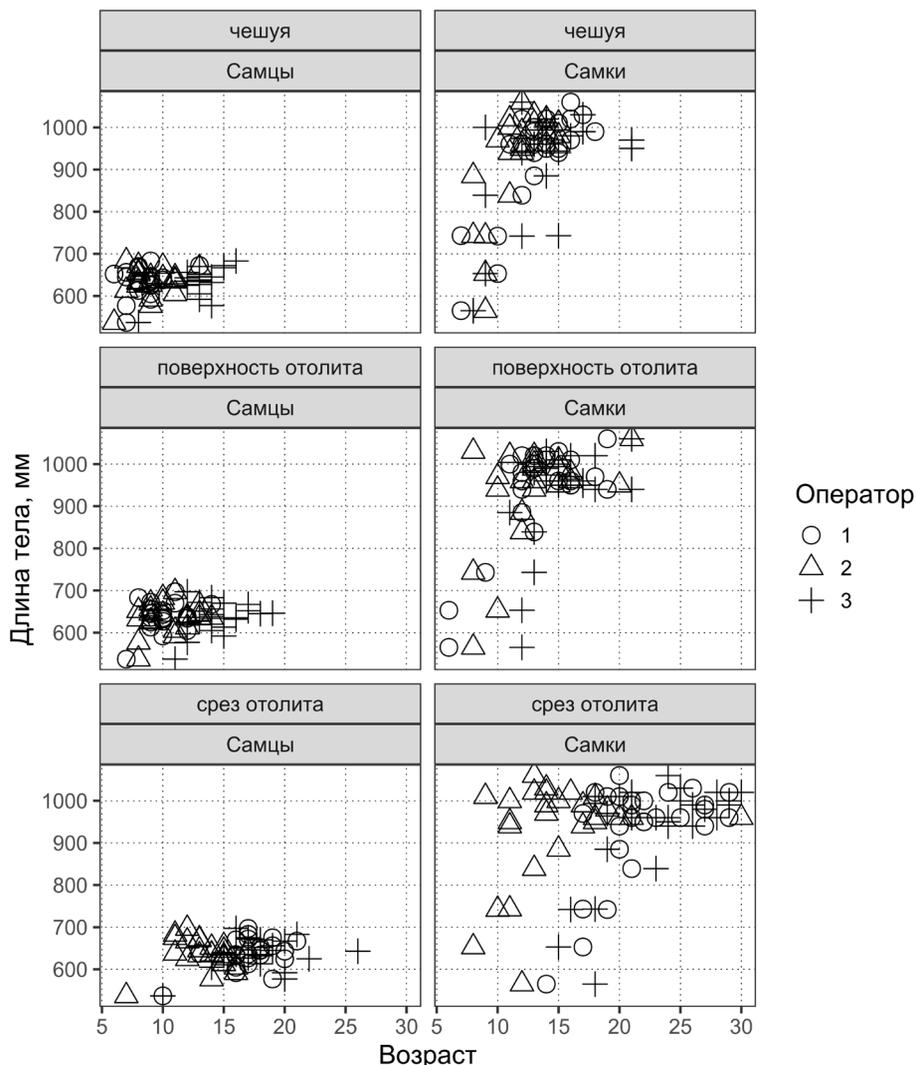


Рис. 2. Размерно-возрастная зависимость для черного палтуса из северо-западной Пацифики. Возраст определен тремя различными методами и тремя операторами

Fig. 2. Size-age relationship for greenland halibut from the North-West Pacific. The age was determined by three different methods and three operators

Результаты исследования иллюстрируются рис. 3 и данными таблицы. Видно значительное систематическое смещение определенного возраста по сравнению с принятым стандартом для выборок А–D. Выборки Е–F демонстрируют сходимость определений возраста между операторами.

Внутри возрастных классов наблюдается некоторый разброс, однако значение CV менее 10 % является незначительным [Campana et al., 1995]. Степень рассеивания результатов между операторами при использовании метода среза отолитов составляет для самцов $CV_{SO13M} = 6,5 \%$, а для самок $CV_{SO13F} = 7,0 \%$. Для сравнения: при определении возраста по чешуе $CV_{S13} = 21,3 \%$, что свидетельствует о ненадежности данного метода.

Мы согласны с большинством исследователей лабораторий мира, занимающихся изучением возраста и роста рыб и участвовавших в семинаре [Treble, Dwyer, 2008], что существует проблема с чтением возраста по чешуе и поверхности отолита у крупных

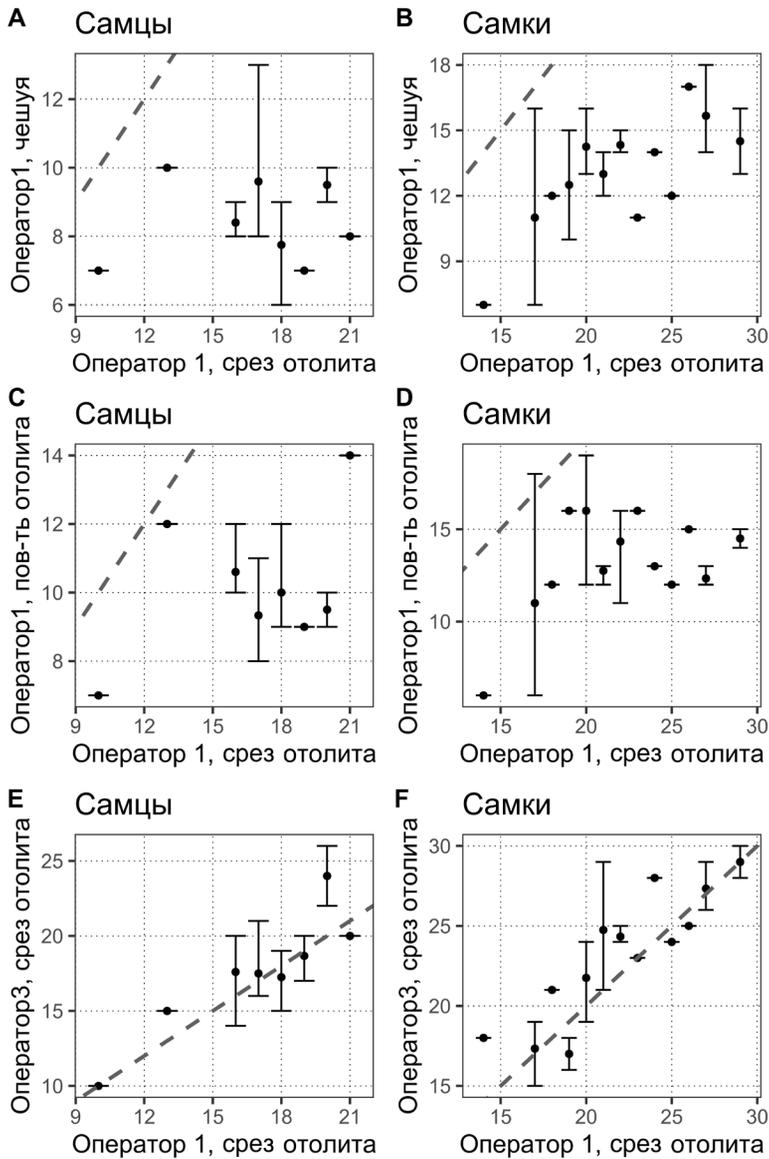


Рис. 3. Смещение возраста (годы) черного палтуса северо-западной Пацифики, определенного по разным возрастрестрирующим структурам (чешуя, цельные отолиды (поверхность), срез отолидов) от принятого стандарта (пунктирная линия). Обозначение выборок см. в тексте

Fig. 3. Deflections (years) of the age estimates by different age-recording structures (scales, whole otolith surface, slice of otolith) from the accepted standard (dashed line) for greenland halibut from the North-West Pacific

Анализ смещения возраста черного палтуса, определенного по разным ВРС, от принятого стандарта (тест Макнимара-Боекера)

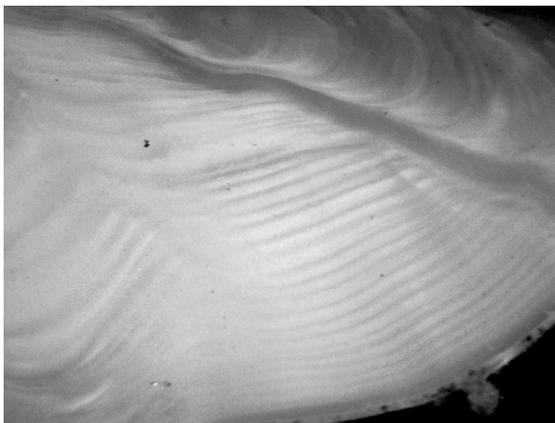
Analysis of the certain age estimates deflection from the accepted standard (McNemar-Bowker test) for greenland halibut from the North-West Pacific

Выборка	Описание	χ^2	ρ
A	Оператор 1, чешуя-срез, самцы	21,00	$4,6 \cdot 10^{-6}$
B	Оператор 1, чешуя-срез, самки	27,00	$2,0 \cdot 10^{-7}$
C	Оператор 1, цельный отолит-срез, самцы	21,00	$4,6 \cdot 10^{-6}$
D	Оператор 1, цельный отолит-срез, самки	22,15	$2,5 \cdot 10^{-6}$
E	Срез, операторы 1 и 3, самцы	0,89	0,36
F	Срез, операторы 1 и 3, самки	2,13	0,14

особей. Исследование в северо-западной части Атлантического океана с использованием мечения с помощью радиоактивного изотопа C^{14} подтвердило, что поверхность отолитов и простые методы поперечного сечения недооценивают возраст более крупного черного палтуса. Радиоуглеродный анализ показал продолжительность жизни этого вида как минимум в 27 лет [Treble, Dwyer, 2008]. Максимальный возраст особи неопредельного размера (94 см) в наших пробах по оценкам операторов достигал 29–34 лет (рис. 4), что согласуется с данными по возрасту черного палтуса из Берингова моря других исследователей [Gregg et al., 2006].

Рис. 4. Срез бугорка отолита самки черного палтуса (длина 94 см, возраст по оценкам разных операторов 29–34 года). Зона чтения возраста по прямой диагонали с левого верхнего угла изображения отолита на фотографии в правый нижний

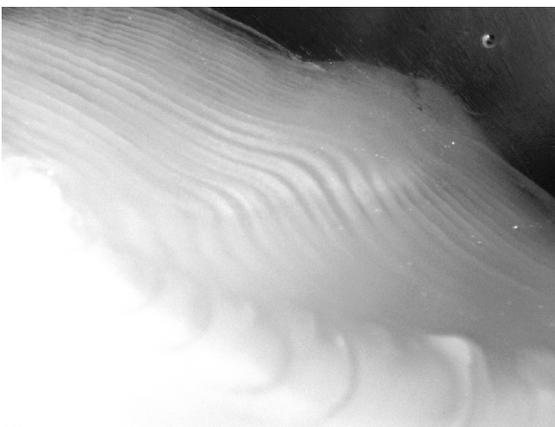
Fig. 4. Slice of the otolith tubercle of female greenland halibut (length 94 cm, age estimated by different operators 29–34 years). The age reading area is located diagonally from the upper left corner to the lower right corner of the otolith image



Нами отмечено наличие бугорка на отолите со слепой стороны рыбы у нескольких видов (предварительно просмотренных нами) других камбал сем. Pleuronectidae. Причем на небольшом материале мы увидели, что чем большей способностью к плаванию в пелагиали обладает вид (например, палтусы), тем меньше места занимает бугорок на отолите. И наоборот, камбалы с низкой миграционной активностью имеют бóльший «наплыв» на отолите со слепой стороны тела. Эти данные являются предварительными и нуждаются в дальнейшем исследовании. На срезах бугорков отолитов долгоживущих камбал видно значительное число годовых меток (рис. 5). В нашем образце неопредельного размера 56 см определен возраст 25 лет. Максимальный для этого вида приводится в 33 полных года [Золотов, 2007].

Рис. 5. Срез бугорка отолита самки четырехбугорчатой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* (длина 56 см, возраст 23–25 лет)

Fig. 5. Slice of the otolith tubercle of female flounder *Pleuronectes quadrituberculatus* (length 56 cm, age 23–25 years)



Метод среза отолита через бугорок имеет и свои недостатки. Близко расположенные на равном расстоянии годовые кольца не позволяют провести работы по определению темпов роста палтуса по крайней мере при 12–50-кратном увеличении.

Полученные результаты показывают, что оценки возраста черного палтуса по чешуе и цельным отолитам хорошо коррелируют. Высокую степень идентичности результатов между опытными независимыми операторами имеет метод по срезам ото-

литов через бугорок. По сравнению с методом по срезам отоликов через бугорок при оценке по чешуе и цельным отоликам возраст черного палтуса существенно занижается даже для рыб размером менее 50 см (рис. 6). В том числе поэтому, на наш взгляд, метод автоматизированной обработки изображений целых осветленных отоликов, например основанный на сверточных нейронных сетях [Martinsen et al., 2022], не может быть приемлемым для массовой обработки ВРС при получении размерно-возрастных ключей.

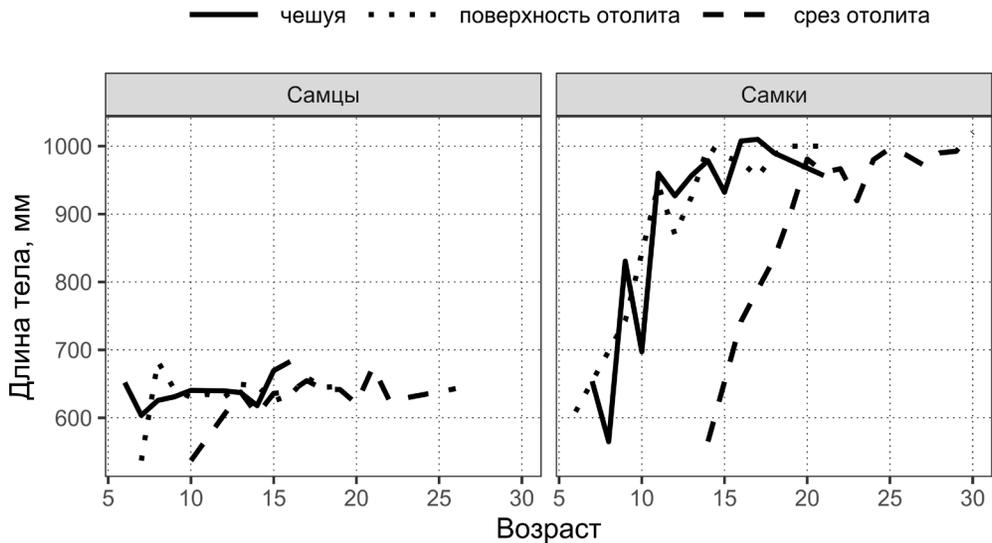


Рис. 6. Кривые роста самцов и самок черного палтуса из северо-западной Пацифики, построенные по разным возрасторегистрирующим структурам (чешуя, цельные отолики (поверхность), срезы отоликов)

Fig. 6. Growth curves for males and females of greenland halibut from the North-West Pacific built on different age-recording structures (scales, whole otolith surface, slice of otolith)

Канадские ученые [Rideout et al., 2012], опираясь на собственные данные и обобщая результаты других исследований, в том числе с применением метода мечения, показали, что неполовозрелые самки черного палтуса в среднем дают линейный прирост $3,87 \pm 1,64$ см, а вступившие в нерестовую часть популяции — $1,92 \pm 1,16$ см в год. Массовое созревание (доля зрелых 50 %) тихоокеанского черного палтуса в целом по ареалу происходит у самцов при достижении ими длины 40–61 см, а у самок — 40–72 см [Дьяков, 2015]. Возраст, определенный нами по срезу бугорка отолика, вполне сопоставим с этими данными. Например, самка размером 94 см (см. рис. 4) при таком темпе роста и длине массового созревания может иметь возраст в среднем 30–36 лет, а созревать в возрасте 10–18 лет. Исходя из полученных нами результатов и данных по росту и длине созревания рыб можно предварительно говорить о вероятности того, что недооценивался не только общий возраст исследуемого вида, но и возраст полового созревания [Дьяков, 2015]. Очевидно, что смысл значительного возраста полового созревания в выбранной стратегии эволюции вида состоит в том, что черному палтусу до наступления половой зрелости, когда часть энергии будет направлена на развитие половых продуктов, необходимо достичь размеров, которые позволят избегать хищников и осваивать кормовую базу (более крупную добычу) вне шельфа в пределах материкового склона.

На состояние популяции могут оказывать воздействие как естественные, так и антропогенные факторы. Долгоживущие виды со сложной размерно-возрастной структурой в первом случае имеют преимущество перед короткоцикловыми рыбами и, наоборот, более уязвимы, если значительное влияние на них оказывает промысел.

Недооценка возраста (общей продолжительности жизни, полового созревания и продолжительности репродуктивного возраста) дает ошибочное представление об уровне эксплуатации, который может выдержать запас. До 2017 г. по всем подзонам в

Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне, а с 2018 по 2021 г. для Берингова моря и Восточно-Сахалинской подзоны к запасам черного палтуса применялся завышенный целевой ориентир по изъятию — 10 % от общей биомассы. К примеру, в Международном совете по исследованию моря для запасов черного палтуса в северо-восточной Арктике он составляет 3,5 % от промысловой биомассы. С 2022 г. рекомендовано к изъятию 5,2 % в Охотском море и 5,3 % в Беринговом от промысловой биомассы [Кулик и др., 2022]. Некорректность определения уровня изъятия связана с неверными расчетами возрастной структуры вида из-за неточного метода определения возраста рыб по чешуе.

Судя по статистике вылова и общего допустимого улова черного палтуса в Баренцевом море после 1980–1990-х гг., дальнейшего сокращения его запасов не наблюдается [<http://barenzevo.arktiskfish.com/index.php/ekosistema-barentseva-morya-i-rybolovstvo/168-dinamika-vylova-paltusa>] [Борисов и др., 2016]. В северо-восточной Пацифике, как и в северо-западной, после интенсивного промысла вида произошло значительное уменьшение его запасов. В настоящее время вылов и запас палтуса в восточной части Берингова моря и водах Алеутских островов стабилизировались [<https://www.npfmc.org>] [Bryan et al., 2020], и группировки черного палтуса из северо-восточной и восточной Камчатки могут частично пополняться из группировок восточной части Берингова моря [Дьяков, 1991; Золотов и др., 2018].

Существует немало гипотез, которыми исследователи пытались объяснить причины снижения запасов черного палтуса в разных частях его ареала. Имеются многочисленные свидетельства негативного влияния промысла. Кроме выедания улова косатками *Orcinus orca* и иных известных потерь [Николенко, 2010], есть и другие. Например, не известен объем сверхстатистических потерь черного палтуса от значительного количества «экологических мин длительного действия» в виде сетей высотой 6 м (более 3000 шт., или более 90000 м в год), выброшенных с судов, особенно интенсивно проводивших промысел в районах нереста в Охотском море [Бадаев, 2011]. Известно, что японские суда в Охотском море продолжают вести сетной промысел палтуса [Курмазов, 2022]. На значительный прилов молоди черного палтуса при промысле креветки в Баренцевом море указывает О.В. Смирнов [2002]. Следует отметить, что основной промысел северной креветки *Pandalus borealis* в Охотском море ведется на шельфе северо-восточной части [Михайлов и др., 2003] как раз в местах, где раньше постоянно встречалась молодь черного палтуса [Николенко, 1998].

Очевидно, что наряду с чрезмерной промысловой нагрузкой на состояние запаса черного палтуса могут оказывать влияние естественные факторы окружающей среды. Среди них деоксигенация и воздействие колебаний температуры на распределение [Yousef et al., 2013; Зуенко и др., 2021; Кулик и др., 2022], изменения в циркуляции вод, в которых совершаются пассивные миграции икры и личинок [Кулик и др., 2020]. Как повлияла сложившаяся экосистема на снижение мощности нереста палтуса? Возможно, численность икры и личинок черного палтуса не выдерживает обычной нагрузки хищников, и, как следствие, молоди палтуса в северо-западной Пацифике в последнее время наблюдается очень мало [Золотов и др., 2018]. На какой стадии онтогенеза наиболее уязвим черный палтус? Его икра батипелагическая, приспособлена к условиям пониженного содержания кислорода, а личинки и молодь развиваются на шельфе в богатых кислородом водах [Sohn et al., 2010]. Камбалы с пелагической икрой в ходе эволюции приспособились к изменению условий, способных повлиять на выживание икры и личинок [Bailey et al., 2008; Sohn et al., 2010]. Возможно, распределение вида опосредованно связано с распределением предпочтительных кормовых объектов (рыбы, кальмары, ракообразные), для которых отмеченные причины (температура, деоксигенация, интенсивность течений) существенны.

За четвертичный период вид пережил несколько глобальных климатических изменений, в том числе пульсации температуры и содержания кислорода в воде, а также мезоциркуляций водных систем. Очевидно, что пережить неблагоприятные условия

помогала в том числе продолжительность жизни, которая нивелирует значительную часть неблагоприятных факторов.

Заключение

Анализ данных определения возраста черного палтуса по разным регистрирующим структурам показал, что высокую степень идентичности результатов между операторами имеет метод по срезам отолитов через бугорок. При оценке по чешуе и поверхности отолитов возраст рыб занижается. Наши исследования сравнения методов оценки возраста черного палтуса в российской зоне северо-западной Пацифики подтверждают результаты, полученные в большинстве лабораторий мира, занимающихся вопросами возраста и роста данного вида.

В северо-западной части Тихого океана черный палтус имеет большую продолжительность жизни, чем считалось ранее при определении возраста по чешуе и поверхности отолитов, а значит, лучше приспособлен для поддержания численности популяции в случае неблагоприятных условий среды, но более уязвим перед воздействием промысла.

Необходимо продолжить работы по выяснению комплекса факторов, оказывающих влияние на изменения численности черного палтуса на всем его ареале.

Следующим шагом должен стать сбор материалов и построение размерно-возрастных ключей самцов и самок черного палтуса из различных частей северо-западной Пацифики, определение изменений в его росте и созревании. Репрезентативный материал, обработанный с использованием метода среза отолитов через бугорок, позволит более точно определить предельный возраст, возраст созревания и репродуктивной продолжительности жизни, возраст и длину, при которых начинается расхождение оценок возраста по чешуе, цельным отолитам и срезам отолитов для черного палтуса северо-западной части Тихого океана. Итоговым результатом будет разработка оптимальной стратегии управления промыслом этого ресурса.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Благодарим за содействие сотрудника лаборатории ихтиологии ННЦМБ ДВО РАН В.А. Шелехова, сотрудников ТИНРО канд. биол. наук А.Б. Савина и Е.Н. Андрееву.

The authors are thankful to their colleagues V.A. Shelekhov (Lab. of ichthyology of the Natl. Sci. Center of Marine Biology) and A.B. Savin and E.N. Andreeva (TINRO) for their assistance in the study.

Финансирование работы (FUNDING)

Это исследование не получило специального финансирования.

This study did not receive special funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Соблюдались все применимые международные, национальные и/или институциональные рекомендации по уходу и использованию животных. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for the care and use of animals have been followed. The authors declare that there is no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

О.З. Бадаев — идея работы, подготовка возрастрегистрирующих структур и определение возраста, анализ данных и написание статьи, обсуждение полученных результатов.

И.С. Черниенко — анализ данных, обсуждение полученных результатов, участие в написании статьи.

С.Л. Овсянникова — определение возраста, участие в написании статьи.

O.Z. Badaev — concept of the study, preparation of age-recording structures, age determination, data analysis, results discussion, the text writing and illustrating, final editing of the article; I.S. Chernienko — data analysis, results discussion, partial text writing; S.L. Ovsyannikova determined age, took part in writing the article.

Список литературы

Антонов Н.П. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел : моногр. — М. : ВНИРО, 2011. — 244 с.

Бадаев О.З. Нерациональное использование водных биоресурсов на примере некоторых видов промыслов // Вопр. рыб-ва. — 2011. — Т. 12, № 1(45). — С. 162–174.

Бадаев О.З., Шелехов В.А., Черниенко И.С. и др. Определение возраста черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*) по чешуе и отолитам: методика сбора, обработки, интерпретация // 7-я Междунар. науч.-техн. конф. «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана». — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2022. — С. 23–30.

Борисов В.М., Древетняк К.В., Греков А.А., Русских А.А. Использование рыбопромысловых запасов Баренцева моря и сопредельных вод отечественным флотом в 2013 г. // Тр. ВНИРО. — 2016. — Т. 160. — С. 95–115.

Дудник Ю.И., Долганов В.Н. Распределение и запасы рыб на материковом склоне Охотского моря и Курильских островов летом 1989 года // Вопр. ихтиол. — 1992. — Т. 32, вып. 4. — С. 83–98.

Дьяков Ю.П. Половое созревание дальневосточных камбалообразных рыб (Pleuronectiformes) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2015. — Вып. 39. — С. 5–69. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.39.5-69.

Дьяков Ю.П. Популяционная структура тихоокеанского черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* // Вопр. ихтиол. — 1991. — Т. 31, вып. 3. — С. 404–414.

Дьяков Ю.П. Популяционная структура черного палтуса северной части Тихого океана : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВНЦ АН СССР, 1985. — 22 с.

Золотов А.О. О предельном возрасте камбал (Pleuronectidae) Охотского и Берингова морей и тихоокеанского побережья Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 8-й междунар. науч. конф., посвящ. 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732–1733 гг.). — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2007. — С. 251–253.

Золотов А.О., Мазникова О.А., Дубинина А.Ю. Многолетняя динамика запасов черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* в Беринговом море и тихоокеанских водах Камчатки и Курильских островов // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 195. — С. 28–47. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-195-28-47.

Зуенко Ю.И., Асеева Н.Л., Матвеев В.И. Батиметрическое распределение черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в условиях деоксигенации промежуточного слоя Охотского моря // Вопр. рыб-ва. — 2021. — Т. 22, № 2. — С. 27–39. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-2-27-39.

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

Кузнецова Е.Н., Антонов Н.П., Мазникова О.А., Трофимова А.О. Современная характеристика роста черного палтуса северо-западной части Берингова моря // Тр. ВНИРО. — 2018. — Т. 171. — С. 80–94.

Кулик В.В., Глебов И.И., Асеева Н.Л., Новиков Р.Н. Оценка состояния запаса черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*) в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 466–497. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-466-497. EDN: FHOWDD.

Кулик В.В., Пранц С.В., Будянский М.В. и др. Связь запасов черного палтуса в Охотском море с факторами внешней среды // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 1. — С. 58–81. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-58-81.

Курмазов А.А. Промысел черного палтуса японскими рыболовными судами в открытой части Охотского моря (международно-правовой и регионально-экономический аспект) // Рыб. хоз-во. — 2022. — № 2. — С. 4–10. DOI: 10.37663/0131-6184-2022-2-4-10.

Михайлов В.И., Бандурин К.В., Горничных А.В., Карасев А.Н. Промысловые беспозвоночные шельфа и материкового склона северной части Охотского моря : моногр. — Магадан : МагаданНИРО, 2003. — 284 с.

Николенко Л.П. Распределение икры, личинок и пелагической молоди черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в Охотском море // Биол. моря. — 1998. — Т. 24, № 1. — С. 16–20.

Николенко Л.П. Сверхстатистические потери черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*), равношипого краба (*Lithodes aequispina*) и краба-стригуна (*Chionoecetes angulatus*) при глубоководном сетном и ярусном промыслах в Охотском море // Вопр. рыб-ва. — 2010. — Т. 11, № 3(43). — С. 592–600.

Пальм С.А., Чикилев В.Г., Датский А.В. Биология, промысел и распределение черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в анадырско-наваринском районе Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 252–261.

Смирнов О.В. Биология, промысел и динамика запасов черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) норвежско-баренцевоморской популяции : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : ВНИРО, 2002. — 24 с.

Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по ихтиологии). — М. : АН СССР, 1959. — 164 с.

Шунтов В.П. Биологические ресурсы Охотского моря : моногр. — М. : Агропромиздат, 1985. — 224 с.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России : в 3 томах : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 2022. — Т. 3. — 445 с.

Bailey K.M., Abookire A.A., Duffy-Anderson J.T. Ocean transport paths for the early life history stages of offshore-spawning flatfishes: a case study in the Gulf of Alaska // Fish and Fisheries. — 2008. — Vol. 9(1). — P. 44–66. DOI: 10.1111/j.1467-2979.2007.00268.x.

Bryan M.D., Barbeaux S.J., Ianelli J. et al. Assessment of the Greenland turbot stock in the Bering Sea and Aleutian Islands : NPFMC Bering Sea and Aleutian Islands SAFE. — North Pacific Fishery Management Council, Anchorage, AK, 2020. — 96 p.

Campana S.E., Annand M.C., McMillan J.I. Graphical and Statistical Methods for Determining the Consistency of Age Determinations // Trans. Am. Fish. Soc. — 1995. — Vol. 124. — P. 131–138. DOI: 10.1577/1548-8659(1995)124<0131:GASMFMD>2.3.CO;2.

Chilton D.E., Beamish R.J. Age determination methods for fishes studied by the groundfish program at the Pacific Biological Station : Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. — 1982. — Vol. 60. — 102 p.

Gregg J.L., Anderl D.M., Kimura D.K. Improving the precision of otolith-based age estimates for Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) with preparation methods adapted for fragile sagittae // Fish. Bull. — 2006. — Vol. 104, Iss. 4. — P. 643–648.

Martinsen I., Harbitz A., Bianchi F.M. Age prediction by deep learning applied to Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) otolith images // PLoS ONE. — 2022. — Vol. 17(11): e0277244. DOI: 10.1371/journal.pone.0277244.

Matta M.E., Kimura D.K. Age determination manual of the Alaska Fisheries Science Center Age and Growth Program : NOAA Professional Paper NMFS. — 2012. — Vol. 13. — 97 p.

Rideout R., Morgan M.J., Lambert Y. et al. Oocyte development and vitellogenin production in Northwest Atlantic Greenland Halibut *Reinhardtius hippoglossoides* // J. Northw. Atl. Fish. Sci. — 2012. — Vol. 44. — P. 15–29. DOI: 10.2960/J.v44.ms679.

Sohn D., Ciannelli L., Duffy-Anderson J.T. Distribution and drift pathways of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) during early life stages in the eastern Bering Sea and Aleutian Islands // Fish. Oceanogr. — 2010. — Vol. 19(5). — P. 339–353. DOI: 10.1111/j.1365-2419.2010.00549.x.

Treble M.A., Dwyer K.S. Report of the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) Age Determination Workshop // NAFO Sci. Coun. Studies. — 2008. — № 41. — P. 1–90. DOI: 10.2960/S.v41.m1.

Vihtakari M., Hordoir R., Treble M. et al. Pan-Arctic suitable habitat model for Greenland halibut // ICES J. Mar. Sci. — 2021. — Vol. 78, Iss. 4. — P. 1340–1356. DOI: 10.1093/icesjms/fsab007.

Youcef W.A., Lambert Y., Audet C. Spatial distribution of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in relation to abundance and hypoxia in the estuary and Gulf of St. Lawrence // Fish. Oceanogr. — 2013. — Vol. 22(1). — P. 41–60. DOI: 10.1111/fog.12004.

References

Antonov, N.P., *Commercially harvested species of fish of the Kamchatka Region: biology, stocks and fisheries*, Moscow: VNIRO, 2011.

Badaev, O.Z., Irrational use of aqueous bioresources based on the example of some forms of trades, *Vopr. Rybolov.*, 2011, vol. 12, no. 1(45), pp. 162–174.

Badaev, O.Z., Shelekhov, V.A., Chernienko, I.S., Ovsyannikova, S.L., and Andreeva, E.N., Determination of the age of the black halibut (*Reinhardtius hippoglossoides matsurae*) by scales

and otoliths: methods of collection, processing, interpretation, in *The 7th International Scientific and Technical Conference «Urgent problems of the World Ocean biological resources development»*, Vladivostok: Dal'rybvtuz, 2022, pp. 23–30.

Borisov, V.M., Drevetnjak, K.V., Grekov, A.A., and Russkikh, A.A., The use of the fishing stocks by the native fleet in the Barents Sea and adjacent waters in 2013, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 160, pp. 95–115.

Dudnik, Yu.I. and Dolganov, V.N., Fish distribution and stock on the continental slope of the Okhotsk Sea and Kuril Islands in summer, 1989, *Vopr. Ikhtiol.*, 1992, vol. 32, no. 4, pp. 83–98.

Diakov, Yu.P., Maturation of far eastern flounders (Pleuronectiformes), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2015, vol. 39, pp. 5–69. doi 10.15853/2072-8212.2015.39.5-69

Dyakov, Yu.P., Population structure of the Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides*, *Vopr. Ikhtiol.*, 1991, vol. 31, no. 3, pp. 404–414.

Dyakov, Yu.P., Population structure of Greenland halibut in the northern Pacific Ocean, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1985.

Zolotov, A.O., On the limiting age of flounders (Pleuronectidae) of the Okhotsk and Bering seas and the Pacific coast of Kamchatka, in *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters: Materials of VIII scientific conference, is dedicated to The 275th anniversary of the start of the Second Kamchatka Expedition (1732–1733)*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007, pp. 251–253.

Zolotov, A.O., Maznikova, O.A., and Dubinina, A.Yu., Long-term dynamics of stocks of greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* in the Bering Sea and Pacific waters at Kamchatka and Kuril Islands, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 195, pp. 28–47. doi 10.26428/1606-9919-2018-195-28-47

Zuenko Yu.I., Aseeva N.L., and Matveev, V.I., Bathymetric distribution of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in conditions of deoxygenation in the intermediate layer of the Okhotsk Sea, *Vopr. Rybolov.*, 2021, vol. 22, no. 2, pp. 27–39. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-2-27-39

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

Kuznetsova, E.N., Antonov, N.P., Maznikova, O.A., and Trofimova, A.O., Modern characteristic of the growth of the Greenland Turbot in the northwestern part of the Bering Sea, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 171, pp. 80–94.

Kulik, V.V., Glebov, I.I., Aseeva, N.L., and Novikov, R.N., Assessment of the stock status for greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*) in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 466–497. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-466-497. EDN: FHOWDD.

Kulik, V.V., Prants, S.V., Budyansky, M.V., Uleysky, M.Y., Fayman, P.A., Glebov, I.I., Glebova, S.Y., and Novikov, R.N., Relationship of the greenland halibut stocks in the Okhotsk sea with environmental factors, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 1, pp. 58–81. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-58-81

Kurmazov, A., Greenland halibut fishing *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum, 1792) in open part of the Sea of Okhotsk, *Rybn. Khoz.*, 2022, no. 2, pp. 4–10. doi 10.37663/0131-6184-2022-2-4-10

Mikhailov, V.I., Bandurin, K.V., Gornichnykh, A.V., and Karasev, A.N., *Commercial invertebrates of shelf and continental slope of the northern part of the Okhotsk sea*, Magadan: Magadan. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr., 2003.

Nikolenko, L.P., Distribution of Eggs, Larvae, and Pelagic Young of the Greenland Turbot *Reinhardtius hippoglossoides* in the Sea of Okhotsk, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1998, vol. 24, no. 1, pp. 16–20.

Nikolenko, L.P., The losses of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) and two crab species (*Lithodes aequispina* and *Chionoecetes angulatus*) during deep-sea net and longline fishery in the Okhotsk Sea, *Vopr. Rybolov.*, 2010, vol. 11, no. 3(43), pp. 592–600.

Palm, S.A., Chikilev, V.G., and Datsky, A.V., Biology, fishery, and distribution of Greenland turbot in Anadyr-Navarin area of Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1999, vol. 126, pp. 252–261.

Smirnov, O.V., Biology, fisheries and stock dynamics of the black halibut *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) of the Norwegian-Barents Sea population, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: VNIRO, 2002.

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

Shuntov, V.P., *Biologicheskiye resursy Okhotskogo morya* (Biological Resources of the Sea of Okhotsk), Moscow: Agropromizdat, 1985.

Shuntov, V.P., *Biologiya dal'nevostochnykh morei Rossii* (Biology of the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: TINRO, 2022, vol. 3.

Bailey, K.M., Abookire, A.A., and Duffy-Anderson, J.T., Ocean transport paths for the early life history stages of offshore-spawning flatfishes: a case study in the Gulf of Alaska, *Fish and Fisheries*, 2008, vol. 9, no. 1, pp. 44–66. doi 10.1111/j.1467-2979.2007.00268.x

Bryan, M.D., Barbeaux, S.J., Ianelli, J., Zador, S., and Hoff, J., Assessment of the Greenland turbot stock in the Bering Sea and Aleutian Islands, in *Stock assessment and fishery evaluation document for groundfish resources in the Bering Sea/Aleutian Islands region as projected for 2019*. Section 5. North Pacific Fishery Management Council, Anchorage, AK, 2020.

Campana, S.E., Annand, M.C., and McMillan, J.I., Graphical and Statistical Methods for Determining the Consistency of Age Determinations, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1995, vol. 124, pp. 131–138. doi 10.1577/1548-8659(1995)124<0131:GASMFD>2.3.CO;2

Chilton, D.E. and Beamish, R.J., Age determination methods for fishes studied by the groundfish program at the Pacific Biological Station, *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 1982, vol. 60.

Gregg, J.L., Anderl, D.M., and Kimura, D.K., Improving the precision of otolith-based age estimates for Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) with preparation methods adapted for fragile sagittae, *Fish. Bull.*, 2006, vol. 104, no. 4, pp. 643–648.

Martinsen, I., Harbitz, A., and Bianchi, F.M., Age prediction by deep learning applied to Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) otolith images, *PLoS ONE*, 2022, vol. 17, no. 11, e0277244. doi 10.1371/journal.pone.0277244

Matta, M.E. and Kimura, D.K., Age determination manual of the Alaska Fisheries Science Center Age and Growth Program, *NOAA Professional Paper NMFS*, 2012, vol. 13.

Rideout, R., Morgan, M.J., Lambert, Y., Cohen, A.M., Banoub, J., and Treble, M.A., Oocyte development and vitellogenin production in Northwest Atlantic Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides*, *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 2012, vol. 44, pp. 15–29. doi 10.2960/J.v44.ms679

Sohn, D., Ciannelli, L., and Duffy-Anderson, J.T., Distribution and drift pathways of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) during early life stages in the eastern Bering Sea and Aleutian Islands, *Fish. Oceanogr.*, 2010, vol. 19, no. 5, pp. 339–353. doi 10.1111/j.1365-2419.2010.00549.x

Treble, M.A. and Dwyer, K.S., Report of the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) Age Determination Workshop, *NAFO Sci. Coun. Studies*, 2008, no. 41, pp. 1–90. doi 10.2960/S.v41.m1

Vihtakari, M., Hordoir, R., Treble, M., Bryan, M.D., Elvarsson, B., Nogueira, A., Hallfredsson, E.H., Christiansen, J.S., and Albert, O.Th., Pan-Arctic suitable habitat model for Greenland halibut, *ICES J. Mar. Sci.*, 2021, vol. 78, iss. 4, pp. 1340–1356. doi 10.1093/icesjms/fsab007

Youcef, W.A., Lambert, Y., and Audet, C., Spatial distribution of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in relation to abundance and hypoxia in the estuary and Gulf of St. Lawrence, *Fish. Oceanogr.*, 2013, vol. 22, no. 1, pp. 41–60. doi 10.1111/fog.12004

Ogle, D., *FSA: Fisheries Stock Analysis R package version 0.9.1*, 2021. <https://github.com/droglenc/FSA>. R. Cited December, 2021.

Wickham, H., *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer International Publishing: Imprint: Springer, Cham., 2nd ed., 2016. doi 10.1007/978-3-319-24277-4.

Dowle, M. and Srinivasan, A., *data.table: Extension of «data.frame». R package version 1.14.2*, 2021. <https://CRAN.R-project.org/package=data.table>. Cited December, 2021.

R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria, 2022, version 4.1.3. <https://www.R-project.org/>. Cited December, 2021.

<http://barenzevo.arktifiksh.com/index.php/ekosistema-barentseva-morya-i-rybolovstvo/168-dinamika-vylova-paltusa>. Cited December, 2021.

<https://www.npfmc.org>. Cited December, 2021.

Поступила в редакцию 16.02.2023 г.

После доработки 3.04.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

The article was submitted 16.02.2023; approved after reviewing 3.04.2023; accepted for publication 30.05.2023

Научная статья

УДК [597.541–113.4.08:591.478](265.54)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-357-370

EDN: XKDNUO



ОСОБЕННОСТИ ЛИНЕЙНОГО РОСТА И ФОРМИРОВАНИЯ ГОДОВОГО КОЛЬЦА НА ЧЕШУЕ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASII* В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО

Л.А. Черноиванова*

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

Аннотация. На основании многолетних данных установлено, что начало зоны роста на чешуе сельди зал. Петра Великого отмечается в апреле-мае, сроки образования очередного годового кольца растянуты от октября до января. Фенологический сезон активного соматического роста для сельди залива начинается в апреле-мае, наибольшие приросты приходятся на вторую половину лета и начало осени и в основном завершаются к ноябрю-декабрю. Кроме «стартовых» различий длины тела сельди, полученных на первом году жизни, в онтогенезе увеличение изменчивости размеров младших возрастов зависит от вариаций времени наступления половозрелости. В старшевозрастных классах размерное разнообразие формируется на основе ускорения роста части особей поколения, имеющей более длительный период вегетации в связи с благоприятными локальными условиями или за счет внутренних резервов организма.

Ключевые слова: тихоокеанская сельдь, залив Петра Великого, линейный рост, возраст, регистрирующие структуры

Для цитирования: Черноиванова Л.А. Особенности линейного роста и формирования годового кольца на чешуе тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* в заливе Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 357–370. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-357-370. EDN: XKDNUO.

Original article

Patterns of linear growth and formation of annulus on scales of pacific herring in Peter the Great Bay

Ludmila A. Chernoiwanova

Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia
leading specialist, ludmila.chernoivanova@tinro.ru, ORCID 0009-0004-6736-1246

Abstract. The data on linear growth and the scale annuli forming are generalized for pacific herring in Peter the Great Bay. The growth zone on scales begins in April-May, whereas the annuli of slow growth are formed from October to January. The phenological season of active somatic growth also starts in April-May for herring in this area, the largest gains of the body

* Черноиванова Людмила Алексеевна, ведущий специалист; ludmila.chernoivanova@tinro.ru, ORCID 0009-0004-6736-1246.

length are detected in late summer — early autumn, and the active growth ends by November–December. Size diversity for young fish depends on starting conditions of growth in the first year of life and the timing of puberty. The diversity increases for adults because of the growth accelerating for the fish dwelling in local favorable environments with longer growing season.

Keywords: pacific herring, Peter the Great Bay, linear growth, age, age recording structure

For citation: Chernoiivanova L.A. Patterns of linear growth and formation of annulus on scales of pacific herring in Peter the Great Bay, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 357–370. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-357-370. EDN: XKDNUO.

Введение

Параметры роста обуславливают многие аспекты состояния популяций рыб, размерно-возрастной состав и его динамика являются индикаторами уровня урожайности поколений, формирования жизненной стратегии. Исследование сезонного роста рыб и установление времени закладки годового кольца на регистрирующих структурах необходимо прежде всего для определения размерно-возрастной структуры популяции, становления размерного разнообразия рыб в пределах отдельных видов [Поляков, 1975; Дгебуадзе, 2001].

В работах по изучению тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* рост как морфологический признак в основном используется для характеристики межпопуляционных различий темпа роста и для анализа его динамики в зависимости от уровня численности популяции [Амброз, 1931; Дружинин, 1957; Правоторова, 1965; Козлов, 1968; Тюрнин, 1975; Посадова, 1995; Науменко, 2001, 2002; Ившина, 2008; Смирнов, 2009; и др.]. В некоторых публикациях обозначены наиболее активные сезоны роста в годовом биологическом цикле, но исследование по определению времени закладки годового кольца на чешуе, начала и длительности периода роста особей в течение годового цикла в дальневосточных популяциях известно только для корфо-карагинской сельди [Качина, 1967].

Для популяции зал. Петра Великого, обитающей на южной окраине ареала тихоокеанских сельдей морской группы [Науменко, 2001], определение времени формирования годового кольца на чешуе и фенологического периода роста в течение годового и жизненного циклов не проводилось.

Для сельди зал. Петра Великого характерен невысокий уровень запасов, за почти столетнее время ее изучения известны кратковременные периоды высокой численности и более продолжительные — низкой. Самый высокий уровень запасов сельди наблюдался в 1920–1930 гг., заметное увеличение было отмечено в 1948–1959 гг., более мощный подъем произошел в 1973–1986 гг. Низкая численность сельди в заливе фиксировалась в 1932–1949, 1960–1973 гг. и с 1988 г. практически до настоящего времени. В 2010–2020 гг. наблюдались небольшие флюктуации запаса, но заметного подъема общей численности не зарегистрировано. Анализ размерно-возрастного состава поколений сельди зал. Петра Великого 1918–1925 и 1934–2013 годов рождения показал, что в одно-возрастных классах каждого из рассматриваемых поколений в разных соотношениях существуют категории крупных, средних и мелких рыб, статистически достоверно различающиеся линейными размерами. Выделенные группировки различаются не только по темпу роста, но и по длительности жизненного цикла, минимальной длине и возрасту полового созревания. В многолетней динамике соотношения размерных категорий в рассматриваемых поколениях в периоды подъема запасов доминируют крупные и средние рыбы, в годы низкой численности преобладают группировки мелкого и среднего рангов [Черноиванова, 2020]. В современный длительный период низкой численности в поколениях также присутствуют сельди крупной, средней и мелкой категорий с преобладанием мелких и средних рыб.

Целью данной работы является установление времени закладки годового кольца на чешуе, длительности фенологического сезона и скорости линейного роста в категориях мелких, средних и крупных сельдей зал. Петра Великого в течение онтогенеза.

Материалы и методы

В основу работы положен материал, собранный в зал. Петра Великого в 1996–2019 гг. Данный период характеризуется низким уровнем запасов сельди. За это время в популяции появлялись в основном малочисленные и реже средние по численности генерации, высокоурожайных поколений не зарегистрировано.

В преднерестовый и нерестовый периоды сборы проводили из уловов ставных орудий лова в прибрежной зоне зал. Петра Великого. В нагульный период материал собирали в научно-исследовательских рейсах ТИНРО. Всего с целью анализа сезонного роста проанализировано 4982 экз., из них с января по май — 3331, с июня по август — 397, с сентября по декабрь — 1254 экз. Для всех особей был проведен биологический анализ, возраст определяли по чешуе. В данной работе рассматривали сельдь в возрасте от двухлеток до 10-годовиков. Распределение рыб по длине тела в одновозрастных классах на категории мелких, средних и крупных основывалось на градациях, достоверно установленных ранее по статистическим данным для сельди зал. Петра Великого [Черноиванова, Ким, 2016]. Обратные расчисления длины тела проводили для каждой особи по формуле Э. Леа [Правдин, 1966] с применением поправочных коэффициентов, специфичных для каждого годового класса сельди зал. Петра Великого [Черноиванова, 2015]. При оценке величины сезонных приростов использовали промеры чешуи от последнего годового кольца до края на момент взятия пробы, так называемый маргинальный индекс [Дгебуадзе, 2001]. Анализ роста сельди зал. Петра Великого на первом году жизни в период 1999–2014 гг. был проведен нами ранее [Черноиванова, 2017].

Для оценки удельной скорости роста (или мгновенного темпа роста) C использовали уравнение Шмальгаузена–Броди [Мина, Клевезаль, 1976; Рикер, 1983]:

$$C = (\ln L_n - \ln L_0) / (t_n - t_0),$$

где L_n — длина особи в возрасте t_n ; L_0 — длина особи в возрасте t_0 .

Результаты и их обсуждение

Функциональной основой адаптаций времени формирования годового кольца на чешуе у рыб являются фенологический период роста и годовой репродуктивный цикл [Казанский, 1975]. Нерест сельди зал. Петра Великого наблюдается с конца февраля до конца мая, массовый нерест, как правило, проходит в марте-апреле [Амброз, 1931; Посадова, 1985]. Соответственно, предполагается, что в основном начало годового репродуктивного цикла и сезона вегетации для этой популяции приходится на апрель.

По усредненным данным за 1996–2019 гг. приросты на чешуе сельди зал. Петра Великого в апреле наблюдались у 18,1 % рыб (от 2,5 до 37,9 % в разных выборках). В мае частота встречаемости сельди с приростами на чешуе заметно увеличивалась, достигая с мая по сентябрь 100 %. Зоны роста текущего года регистрировались на чешуе сельди также до ноября и декабря. У небольшого числа особей на чешуе приросты отмечались и в январе-марте следующего календарного года (рис. 1, А). Сформированное годовое кольцо у небольшой доли рыб было отмечено в октябре, к ноябрю-декабрю число рыб с годовым кольцом по краю чешуи резко возрастало, доходя до 100 %, в большинстве случаев оставаясь высоким и в январе-марте (рис. 1, Б).

На фоне общей закономерности необходимо отметить большой размах колебаний частоты встречаемости рыб как с приростами на чешуе, так и со сформированным годовым кольцом в разных выборках (рис. 1). Поэтому подробный анализ времени формирования годового кольца на чешуе и сезонной динамики роста проводили отдельно для категорий мелких, средних и крупных рыб, ранее выделенных в пределах одновозрастных классов. Как отмечалось выше, данные категории, статистически достоверно различающиеся, одновременно присутствуют в поколениях сельди зал. Петра Великого и сохраняются в течение онтогенеза в одновозрастных классах [Черноиванова, 2020].

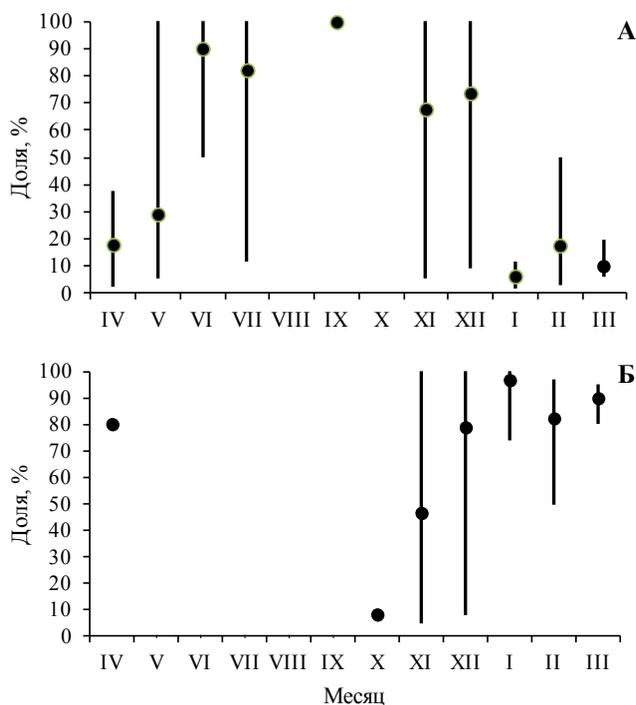


Рис. 1. Сезоны линейного роста и формирования годового кольца на чешуе сельди зал. Петра Великого в течение годового цикла: А — доля особей с приростом на чешуе после очередного годового кольца; Б — доля особей со сформированным годовым кольцом без видимого прироста. Представлены средние значения (обозначены точками) и их варьирование в период 1996–2019 гг.

Fig. 1. Seasons of linear growth and forming annuli on scales in the annual cycle of pacific herring in Peter the Great Bay: А — portion of the fish with the scale growth after the last annulus; Б — portion of the fish without visible scale growth after the last annulus. Average values for 1996–2019 (*dots*) and their variations are shown

В рассматриваемых нами возрастных классах для мелких, средних и крупных категорий сельди сроки появления прироста на чешуе в основном совпадали и приходились на апрель и май. В апреле у двух- и трехлеток начало приростов было отмечено с частотой встречаемости от 20,0 до 37,9 %, у рыб старших возрастов встречаемость чешуи с приростами оказалась ниже и составила 5–10 %. В пробах, полученных в мае, только рыбы крупной категории на третьем году жизни на 100 % оказались с приростами, в остальных выборках приросты имели от 5 до 40 % особей. В июне приросты текущего сезона наблюдались на чешуе исследуемых образцов с частотой встречаемости от 50 до 100 %, в пробах июля и августа она составила 100 % (рис. 2).

Календарные даты образования очередного годового кольца на чешуе сельди в зал. Петра Великого регистрировались от октября до января. Самый ранний срок формирования годового кольца встречался в октябре у части двухлеток мелкой и крупной категорий, у другой группы двухлеток этих категорий второе годовое кольцо на чешуе образовывалось или к декабрю (крупная категория сельди), или к январю (мелкая категория). У двухлеток средней категории даты формирования второго годового кольца наблюдались позже — частично в ноябре, а в большинстве случаев к январю и февралю. У большинства рыб мелкой и средней категорий в возрастных классах 2+ и старше очередное годовое кольцо формировалось в ноябре-декабре. У небольшого числа особей этих категорий зоны прироста на чешуе фиксировались и в январе-феврале, при этом часто в поле годового роста отмечались дополнительные кольца, иногда видимые только на части чешуйной пластинки или имеющие нечеткие границы.

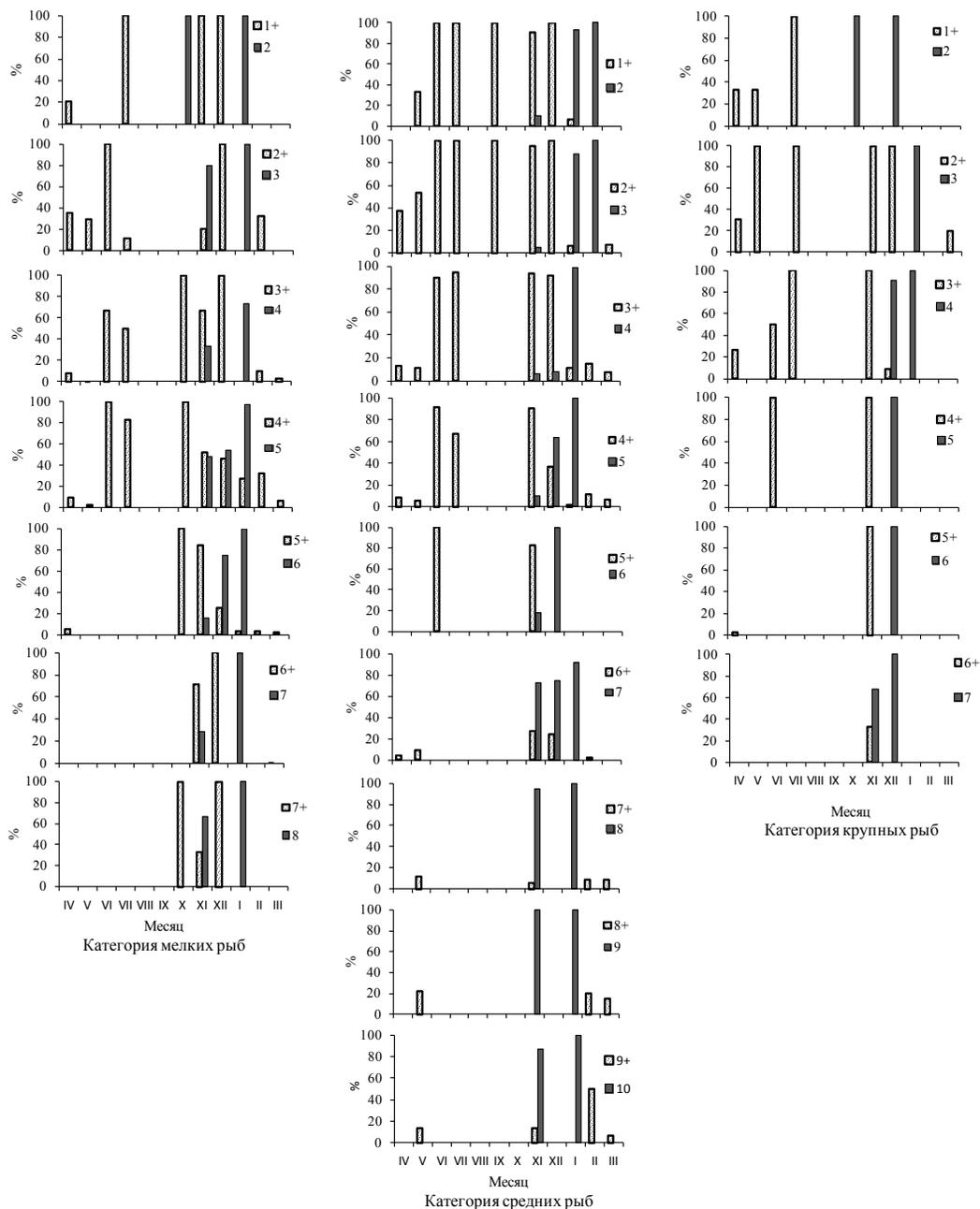


Рис. 2. Частота встречаемости (%) сельди зал. Петра Великого с приростами на чешуе (светлые столбики — возраст, годы, 1+...9+) и со сформированным годовым кольцом (темные столбики — возраст, годы, 2–10) в течение годового цикла роста для рыб мелкой, средней и крупной категорий

Fig. 2. Percentage of the fish with scale growth after the last annulus (light bars indicate the age from 1+ to 9+) and the fish with formed last annulus without further growth (dark bars indicate the age from 2–10) in the annual cycle of small-, medium-, and large-sized herring in Peter the Great Bay

У старшевозрастных рыб в крупной категории сельдей годовое кольцо было сформировано к декабрю, исключение составили семилетки: у 66,7 % из них завершённое годовое кольцо отмечалось уже в ноябре. До января очередное годовое кольцо на чешуе рыб крупной категории было отчетливо выражено и до весны приростов не наблюдалось (рис. 2).

Продолжительность календарного периода от даты начала прироста до завершения очередной зоны роста и формирования годового кольца на чешуе рыб характеризуется как вегетационный сезон с благоприятными для роста рыб абиотическими условиями среды [Лапин и др., 1985; Дгебуадзе, 2001]. Распределение величины линейных приростов сельди зал. Петра Великого в течение вегетационного сезона по данным обратных расчислений длины тела, полученным в соответствии с величиной маргинального индекса, показано на рис. 3.

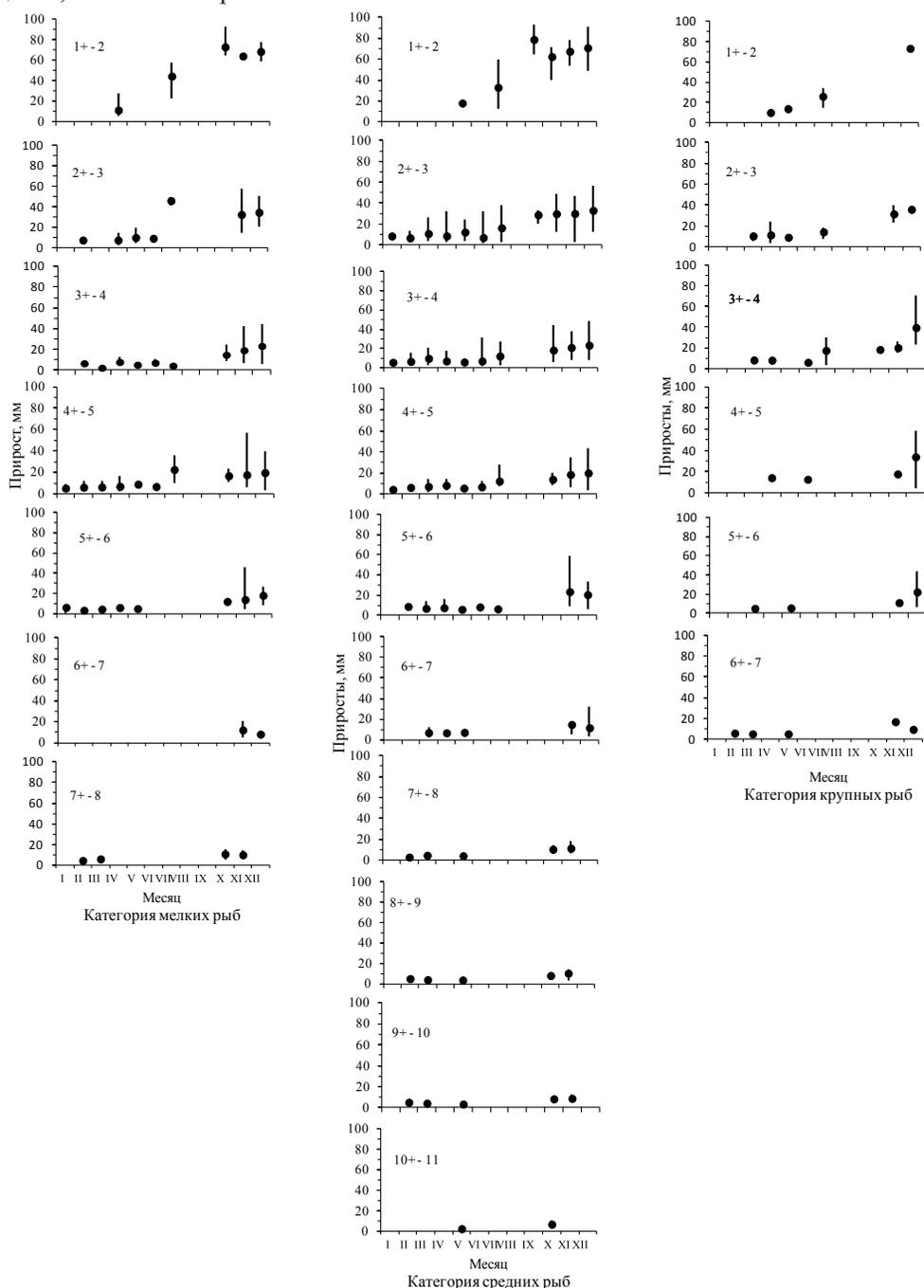


Рис. 3. Сезонные приросты длины тела сельди зал. Петра Великого в категориях мелких, средних и крупных рыб

Fig. 3. Seasonal gains of body length for small-, medium-, and large-sized pacific herring in Peter the Great Bay

У сельди на втором году жизни линейные приросты в апреле составляли от 7,3 до 30,0 % от годового уровня, к июлю — от 33,3 до 74,2 %. В осенний период в категориях мелких и средних рыб наблюдалось две группы двухлеток, достигших 100 % годового прироста: у одной — в октябре, у другой — к ноябрю-декабрю. Двухлетки крупной категории сельди завершали период активного роста к декабрю (рис. 3).

У старшевозрастных рыб всех категорий наибольшая величина линейных приростов наблюдалась начиная с июля, активный рост продолжался до ноября. Приросты к июлю в разных группах рыб составили приблизительно от 40 до 80 %, к ноябрю-декабрю достигли от 80 до 100 % годовых. Кроме того, у небольшого количества сельди в категории крупных рыб на третьем году жизни, а в категориях мелких и средних рыб в возрасте от трех лет и старше было отмечено наличие приростов в январе-марте (рис. 3).

Таким образом, на чешуе сельди в зал. Петра Великого начало зоны роста отмечается в апреле, при этом частота встречаемости рыб с начальными приростами на чешуе у двухлеток и трехлеток в апреле выше, чем у старшевозрастных групп. К концу июня — началу июля зона роста имеется на чешуе сельди всех возрастных классов. На протяжении фенологического сезона во всех возрастных классах формируются группы рыб с различными сроками образования очередного годового кольца, растянутыми во времени от октября до января. Завершенное годовое кольцо в октябре наблюдается у части двухлеток мелкой и крупной категорий, в старшевозрастных группах оно формируется позднее. Наиболее единообразно и одновременно отчетливое годовое кольцо формируется в декабре у старшевозрастных рыб крупной категории.

Сезон активного линейного роста сельди в зал. Петра Великого потенциально может продолжаться с апреля до декабря. На протяжении этого времени выделяются различные по длительности периоды роста мелких, средних и крупных рыб. Наиболее быстрый темп роста для всех категорий отмечается с июля по ноябрь. Кроме того, иногда, в основном в старшевозрастных классах категорий мелких и средних рыб, встречаются небольшие приросты в январе, феврале и марте, но и в этих случаях начало активного роста нового фенологического сезона отмечается в апреле и в мае. Наблюдаемые различия в длительности сезона роста сельди зал. Петра Великого, вероятно, могут быть связаны с многообразием локальных условий обитания в период нагула. Категория крупной сельди в зал. Петра Великого наиболее соответствует экологической форме морских сельдей, совершающих длительные миграции в периоды нагула и зимовки в открытых частях залива. Рыбы мелкой и частично средней категорий лучше адаптированы к прибрежным условиям, обитая в период нагула на мелководьях в распресненных водах, где наблюдаются очень резкие колебания температур воды и в среднем более высокие температуры в течение большей части вегетационного сезона.

У весеннерестующих рыб важным завершением вегетации осенью и в начале зимы является синтез белка и накопление липидов, необходимых для созревания ооцитов к очередному нерестовому сезону. У бореальных видов рыб в южных популяциях синтез липидов в значительной мере лимитируется повышенными температурами; в то же время более длительный вегетационный сезон у южных популяций рыб бореальной зоны дает возможность синтезировать структурный белок параллельно с процессами накопления желтка в ооцитах. Более высокие температуры обеспечивают возможность из белка экзогенного происхождения синтезировать «резервный» белок, поступающий в мышечные, соединительные ткани, в печень и другие органы в организме рыб и используемый в зимний период как для генеративного, так и для соматического роста. В северных популяциях рыб бореальной зоны условия короткого вегетационного сезона, завершающегося при низких температурах, приводят к пониженным темпам синтеза белка, и, напротив, к эффективному процессу жиронакопления [Лапин и др., 1985].

У охотской сельди, относящейся к северным популяциям, в притауйском районе в течение годового цикла старшевозрастные группы нагульный период с замедлением линейного роста и с достаточно накопленным количеством жира заканчивают раньше,

чем молодь. У неполовозрелой сельди этой популяции, продолжающей питание, в осенне-зимний период отмечены линейные приросты [Мельников, Кузнецова, 2002], которые возможны при поступлении белка экзогенного происхождения. У сельди зал. Петра Великого в летний период величина суточного рациона снижается по мере роста рыб, оценка интенсивности питания в июне-августе близка к таковой у сельди корфо-карагинской популяции, в то же время для сельди северной части Охотского моря известны более высокие значения интенсивности питания [Пушина и др., 2014]. В осенне-зимний период у сельди зал. Петра Великого, по нашим наблюдениям, в основном встречаются пустые желудки, интенсивность питания заметно снижена.

Если в Беринговом море для корфо-карагинской популяции тихоокеанской сельди начало приростов в разные годы наблюдается от середины июня до конца июля, и рост, как у молодых, так и у старых рыб, заканчивается в ноябре [Качина, 1981], то для сельди зал. Петра Великого, обитающей в южной части ареала, формируется более длительный сезон роста, чем в северных районах, не только по причине раннего нереста, в марте-апреле, и раннего начала нового сезона вегетации, в апреле-мае, но и в связи с растянутым окончанием периода роста от октября до декабря и, вероятно, за счет возможности накопления и использования «резервного» белка. Кроме того, в зал. Петра Великого в некоторых возрастных классах мелкой и средней категорий сельди наблюдающиеся в январе-марте приросты, вероятно, также могут происходить на основе внутренних резервов организма.

Часто (по нашим неопубликованным наблюдениям) во время осенних заходов сельди на мелководье в период сезонных перестроек прибрежных водных масс отмечается резорбция ооцитов в гонадах у самок, которая тоже может инициировать соматический рост. Изменение типичного хода годового биологического цикла отражается на структуре чешуи. Добавочный период роста и последующая его приостановка не приводят к резким изменениям скорости роста, но на чешуе образуются дополнительные кольца. В случае тотальной атрезии (резорбции) половых продуктов, добавочного времени линейного роста и, соответственно, пропуска очередного нереста также образуются дополнительные кольца на чешуе (вследствие свойственного сельди зимнего снижения интенсивности питания). У сельдевых рыб изменение длительности сезона роста и пропуск нереста под воздействием более теплой, чем обычно, воды в преднерестовый период зарегистрированы для западнобалтийской сельди *Clupea harengus tembras* [Ojaveer et al., 2015].

Определение времени формирования очередного годового кольца на чешуе и длительности периода активного линейного роста в годовом цикле позволяют выделить онтогенетические закономерности роста для мелких, средних и крупных категорий сельди зал. Петра Великого (рис. 4, 5).

По материалам 1999–2014 гг. установлено, что уже на первом году жизни формируются «медленнорастущие» и «быстрорастущие» группы сельди, различающиеся величиной приростов и длительностью интенсивного осеннего роста [Черноиванова, 2017]. Согласно расчисленным данным средний прирост длины тела на первом году составил у рыб мелкой категории 131,3 мм (удельная годовая скорость — 2,86), средней категории — 141,5 мм (удельная годовая скорость — 2,93), крупной категории — 173,1 мм (удельная годовая скорость — 3,12) (рис. 4).

На втором году годовая удельная скорость роста снизилась на порядок, т.е. почти в 10 раз, и имела близкие значения, от 0,31 у мелких и крупных рыб до 0,37 у средних (рис. 5). Снижение величины приростов на втором году, наблюдаемое у всех категорий, связано, вероятно, с одной стороны, с усилением миграционной активности, с другой — с физиологическими перестройками в организме, т.е. с началом генеративного роста, более интенсивного в возрасте двух лет у рыб мелкой категории и более растянутого на период от двух до пяти лет у рыб средней и крупной категорий.

С возрастом величина годовых приростов и удельная скорость роста всех сельдей постепенно уменьшались, но характер роста в категориях мелких, средних и крупных

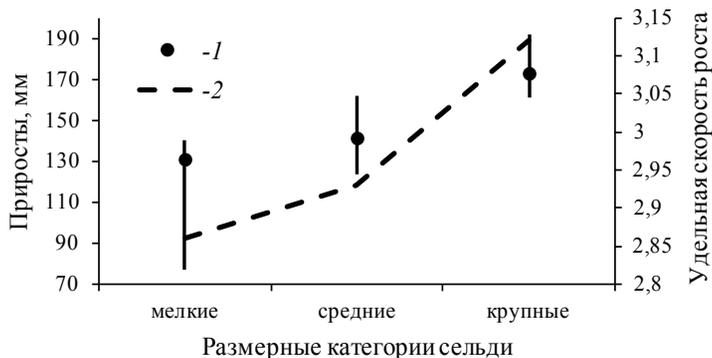


Рис. 4. Средние значения линейных годовых приростов (1), их варьирование (вертикальная линия) и удельная скорость роста (2) на первом году жизни сельди зал. Петра Великого для размерных категорий мелких, средних и крупных рыб

Fig. 4. Average annual gains of body length and their variations (1) and specific growth rate in the first year of life (2) for small-, medium-, and large-sized pacific herring in Peter the Great Bay

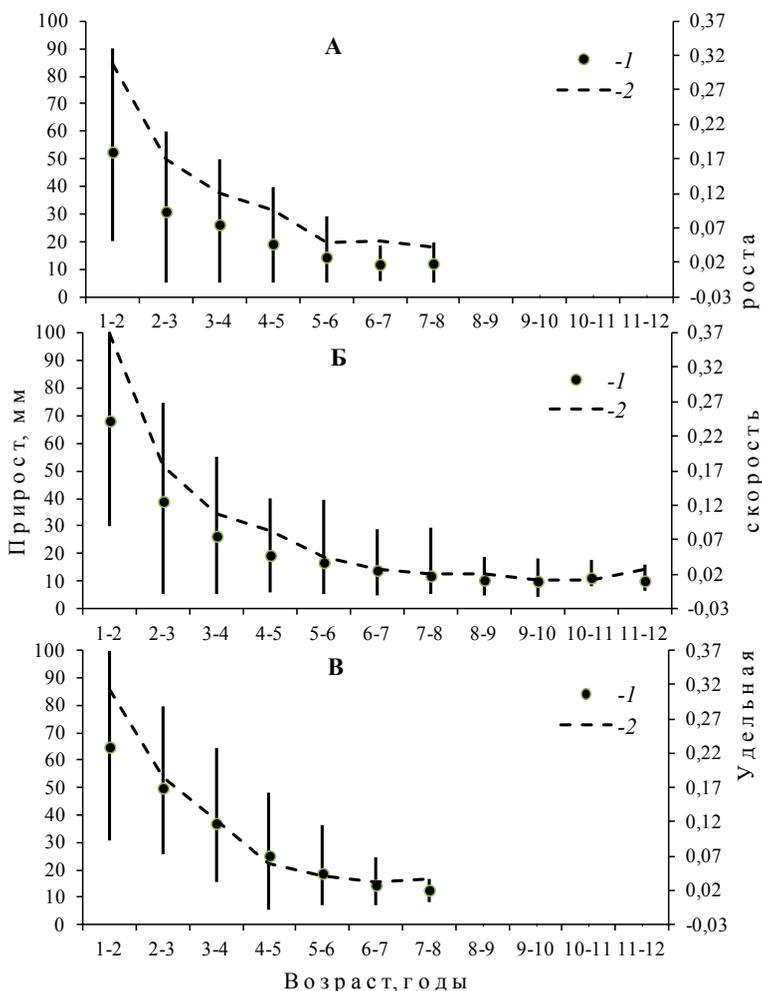


Рис. 5. Средние значения линейных годовых приростов (1), их варьирование и удельная годовая скорость роста (2) в возрастных классах сельди зал. Петра Великого для категорий мелких (А), средних (Б) и крупных (В) рыб (по данным обратных расчислений)

Fig. 5. Average annual gains of body length and their variations (1) and specific growth rate in the first year of life (2) for small- (A), medium- (B), and large-sized (B) pacific herring in Peter the Great Bay, by age classes (inverse calculation)

рыб различался (рис. 5). На третьем году наименьшей скоростью роста отличались рыбы средней категории, в большинстве созревающие в возрасте трех лет. Если на третьем и четвертом годах сельди крупной категории были самыми быстрорастущими, то на пятом году снижение годовой скорости роста в крупной категории оказалось наиболее заметным, что свидетельствует об активном половом созревании рыб в этом годовом классе. На шестом году установилась примерно равная скорость роста для всех категорий сельди. В последующие годы жизни скорость роста постепенно снижалась, при этом медленнее всего росли сельди средней категории, имеющие наиболее продолжительный 12-летний жизненный цикл. Отметим, что «стартовые» различия длины тела, сформированные на первом году жизни, сохраняются в онтогенезе.

На фоне обычной для рыб закономерности постепенного снижения темпа роста с возрастом у сельди зал. Петра Великого в возрастных классах выделялись группы рыб, у которых годовой прирост в последующем возрасте оказался больше предыдущего, младшего. В рассматриваемых нами выборках такие группы рыб присутствовали во всех возрастных классах, их доля варьировала от 2,9 до 26,0 %. Увеличение удельной годовой скорости роста относительно средних значений изменялось в 1,1–1,6 раза, в абсолютном выражении прироста превышали средние значения на 1,2–15,8 мм за год (см. таблицу).

Доля (n, %) сельди зал. Петра Великого с превосходящей годовой скоростью роста в возрастном классе t по сравнению с предыдущим (t-1) и соотношение скорости роста $C_{тn}$ этой группы особей со средней скоростью роста C_t в соответствующих возрастных классах t
Portion (number, %) of fish with the annual growth rate above the growth rate in previous year, by age groups, and the ratio of mean growth rate of these fish to the mean growth rate of entire age group for each age of pacific herring in Peter the Great Bay

Категория рыб	Показатель	Возрастные классы (t)						
		2–3	3–4	4–5	5–6	6–7	7–8	8–9
Мелкие	n, %	11,3	14,1	12,9	10,7	3,8	–	–
	$C_{тn}/C_t$	1,3	1,1	1,1	1,1	1,6	–	–
Средние	n, %	7,7	7,7	7,7	12,6	26,0	5,8	2,9
	$C_{тn}/C_t$	1,2	1,2	1,5	1,1	1,6	1,6	1,5
Крупные	n, %	25,1	12,7	9,5	14,2	21,8	6,4	–
	$C_{тn}/C_t$	1,2	1,3	1,4	1,5	1,1	1,2	–

Формирование относительно быстро растущих группировок сельди в зал. Петра Великого в одновозрастных классах происходит, вероятно, на основе возможности части рыб иметь более длительный период вегетации в связи с благоприятными локальными условиями или за счет внутренних резервов (накопления «резервного» белка, пропуска очередного нереста). Ускорение темпа роста в отдельные годы в течение онтогенеза отмечено для некоторых поколений корфо-карагинской сельди, как правило, в периоды снижения численности стада и, соответственно, в условиях улучшения кормовой базы [Качина, 1967]. Отличие подобных явлений для сельди зал. Петра Великого заключается в том, что на фоне современного низкого уровня запасов практически в каждом поколении сельди выделяются группы рыб, имеющие более высокие приросты в последующие годы онтогенеза по сравнению с предыдущими.

Известно, что длительность периода интенсивного роста для всех онтогенетических групп у рыб согласована с экологическими факторами, особенно с сезонной ритмикой термических условий [Бретт, 1983; Вдовин и др., 2022; и др.]. В зал. Петра Великого ежегодно отдельные скопления сельди, перемещаясь, некоторое время обитают в районах с различным гидрологическим режимом, изменчивость и нестабильность которого высока, особенно в прибрежных зонах [Зуенко, 2008]. Локальные условия во многом могут определять внутривидовую изменчивость длительности сезона вегетации, сроков формирования годовых колец на регистрирующих структурах и темпа роста сельди в онтогенезе.

Заключение

Начало зоны роста на чешуе сельди зал. Петра Великого отмечается в апреле-мае, сроки образования очередного годового кольца растянуты во времени от октября до января. В течение сезона во всех возрастных классах формируются группы рыб с различной длительностью вегетации.

Новый фенологический сезон активного соматического роста для сельди зал. Петра Великого начинается в апреле-мае, наибольшие приросты приходятся на вторую половину лета и начало осени и в основном завершаются к ноябрю-декабрю. В течение сезона формируются группы рыб с окончанием активного роста в сентябре-октябре и группы рыб, имеющие заметный рост в ноябре-декабре, а в отдельных случаях и в январе-марте.

Наблюдаемые вариации в длительности вегетации у сельди зал. Петра Великого, вероятно, могут быть связаны с условиями обитания в период нагула. Категория крупной сельди в заливе наиболее соответствует экологической форме морских сельдей, совершающих длительные миграции в периоды нагула и зимовки в открытых частях залива. У старшевозрастных рыб в крупной категории сельдей сезон вегетации завершается к декабрю, отчетливое годовое кольцо формируется в декабре, и в зимние месяцы приростов не наблюдается. Сельди категорий мелких и частично средних рыб лучше адаптированы к прибрежным условиям, обитая в период нагула на мелководьях в распресненных водах, где наблюдаются очень резкие колебания температур воды и в среднем более высокие температуры в течение большей части фенологического сезона. Среди сельдей мелкой и средней категорий отмечается мозаичная картина продолжительности вегетационного сезона роста и срока образования годового кольца на чешуе.

Для сельди зал. Петра Великого, обитающей в южной части ареала, формируется более длительный сезон роста, чем в северных районах, не только по причине ранних сроков нереста и начала нового сезона роста, но и в связи с растянутым окончанием периода роста.

В онтогенезе наибольшими приростами длины тела и удельной годовой скоростью характеризуется рост на первом и втором годах жизни, при этом годовая скорость роста на втором году снижается относительно первого года на порядок. С возрастом величина годовых приростов и удельная скорость роста всех сельдей постепенно уменьшается, но характер роста для категорий мелких, средних и крупных рыб различается. Кроме «стартовых» различий длины тела, полученных на первом году жизни, увеличение изменчивости размеров сельди в одновозрастных классах в первые годы жизни происходит в зависимости от вариаций возраста наступления половозрелости, в старшевозрастных группах размерное разнообразие формируется из-за ускорения роста части особей поколения.

Формирование относительно быстрорастущих группировок в одновозрастных классах происходит, вероятно, на основе возможности части рыб иметь более длительный период вегетации в связи с благоприятными локальными условиями или за счет внутренних резервов организма.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарит ведущего научного сотрудника к.б.н. А.Н. Вдовина за конструктивные замечания при подготовке рукописи.

The author thanks the leading researcher, Ph.D. A.N. Vdovin for his constructive comments during the study and the manuscript writing.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все приемлемые национальные, институциональные и международные этические принципы соблюдены.

All acceptable national, institutional and international ethical principles are observed.

Список литературы

Амброз А.И. Сельдь (*Clupea harengus pallasii* C. V.) залива Петра Великого : Изв. ТИРХ. — 1931. — Т. 6. — 313 с.

Бретт Д.Р. Глава 5. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. — С. 275–345.

Вдовин А.Н., Бойко В.М., Четырбоцкий А.Н. Динамика роста желтополосой камбалы *Pseudopleuronectes herzensteini* (Pleuronectidae) // Вопр. рыб-ва. — 2022. — Т. 23, № 1. — С. 62–73. DOI: 10.36038/0234-2774-2022-23-1-62-73.

Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб : моногр. — М. : Наука, 2001. — 276 с.

Дружинин А.Д. Материалы по биологии анивской сельди // Изв. ТИНРО. — 1957. — Т. 44. — С. 13–38.

Зуенко Ю.И. Промысловая океанология Японского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — 227 с.

Ившина Э.Р. Основные черты биологии и современное состояние запасов сельди (*Clupea pallasii* Valenciennes, 1847) юго-западного Сахалина : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2008. — 19 с.

Казанский Б.Н. Закономерности гаметогенеза и экологическая пластичность размножения рыб // Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. — Л. : ЛГУ, 1975. — С. 3–32.

Качина Т.Ф. Рост корфо-карагинской сельди и время закладки годового кольца // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 57. — С. 142–153.

Качина Т.Ф. Сельдь западной части Берингова моря : моногр. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1981. — 121 с.

Козлов Б.М. Биология и промысел сельди в северной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 3–11.

Лапин В.И., Лапина Н.Н., Шатуновский М.И. Закономерности внутривидовой изменчивости обменных процессов и характера воспроизводства у рыб // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. — М. : Наука, 1985. — С. 65–77.

Мельников И.В., Кузнецова Н.А. Особенности формирования скопления охотской сельди в Притауйском районе в сентябре 1998 и 1999 гг. // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 1159–1170.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных: анализ на уровне организма : моногр. — М. : Наука, 1976. — 291 с.

Науменко Н.И. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчат. печат. двор, 2001. — 330 с.

Науменко Н.И. О росте тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Valenciennes (Clupeidae) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2002. — Вып. 6. — С. 67–74.

Поляков Г.Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб : моногр. — М. : Наука, 1975. — 158 с.

Посадова В.П. Межгодовая изменчивость нерестовых подходов сельди залива Петра Великого // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток : ТИНРО, 1985. — С. 22–29.

Посадова В.П. Состояние запасов и структура популяции сельди залива Петра Великого : отчет о НИР (промежут.) / ТИНРО. № ГР 01880073029; Инв. № 22028. — Владивосток, 1995. — 26 с.

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

Правоторова Е.П. Некоторые данные по биологии гижигинско-камчатской сельди в связи с колебанием ее численности и изменением ареала нагула // Изв. ТИНРО. — 1965. — Т. 59. — С. 102–128.

Пушина О.И., Соломатов С.Ф., Борисов Б.М. Особенности питания тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*, мнятая *Theragra chalcogramma* и южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в зал. Петра Великого (Японское море) в летний период // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 189–200.

Рикер У.Е. Количественные показатели и модели роста рыб // Биоэнергетика и рост рыб. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. — С. 346–402.

Смирнов А.А. Гижигинско-камчатская сельдь : моногр. — Магадан : МагаданНИРО, 2009. — 149 с.

Тюрнин Б.В. Структура нерестовой популяции сельди северо-западной части Охотского моря, ее динамика и биологические основы прогнозирования улова : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1975. — 23 с.

Черноиванова Л.А. Динамика показателей линейного роста сельди *Clupea pallasii* залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиол. — 2020. — Т. 60, № 2. — С. 183–191. DOI: 10.31857/S0042875220020046.

Черноиванова Л.А. К методике проведения обратных расчислений линейных размеров сельди *Clupea pallasii* Val. залива Петра Великого (Японское море) // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : мат-лы 6-й Всерос. науч.-практ. конф. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2015. — Ч. 1. — С. 154–159.

Черноиванова Л.А. Рост молоди сельди *Clupea pallasii* залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиол. — 2017. — Т. 57, № 3. — С. 282–289. DOI: 10.7868/S0042875217020059.

Черноиванова Л.А., Ким Л.Н. Дифференциация по размерам в однообразных классах сельди *Clupea pallasii* Val. залива Петра Великого (Японское море) // Морские биологические исследования: достижения и перспективы : сб. мат-лов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции. — Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. — Т. 3. — С. 475–478.

Ojaveer H., Tomkiewicz J., Arula T., Klais R. Female ovarian abnormalities and reproductive failure of autumn-spawning herring (*Clupea harengus membras*) in the Baltic Sea // ICES J. Mar. Sci. — 2015. — Vol. 72, Iss. 8. — P. 2332–2340. DOI: 10.1093/icesjms/fsv103.

References

Ambrose, A.I., The herring (*Clupea harengus pallasii* C. V.) of Peter the Great Bay, *Izv. Tikhookeanskogo Nauchnyogo Instituta Rybnogo Khozyaystva*, 1931, vol. 6.

Brett, J.R., Environmental factors and growth, in *Fish Physiology*, vol. 8: *Bioenergetics and Growth*, Hoar, W.S., Randall, D.J., Brett, J.R., Eds., New York: Academic Press, 1979, vol. 10, pp. 599–675.

Vdovin, A.N., Boyko, V.M., and Chetyrbotsky, A.N., Growth dynamics of yellow-striped flounder *Pseudopleuronectes herzensteini* (Pleuronectidae), *Vopr. Rybolov.*, 2022, vol. 23, no. 1, pp. 62–73. doi 10.36038/0234-2774-2022-23-1-62-73

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

Druzhinin, A.D., Materials on the biology of Aniv herring, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1957, vol. 44, pp. 13–38.

Zuenko, Yu.I., *Promyslovaya okeanologiya Yaponskogo morya* (Fisheries Oceanography of the Japan Sea), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008.

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

Kazanskiy, B.N., Patterns of gametogenesis and ecological plasticity of fish reproduction, in *Ekologicheskaya plastichnost' polovykh tsiklov i razmnozheniya ryb* (Ecological plasticity of sex cycles and fish reproduction), Leningrad: Leningrad. Gos. Univ., 1975, pp. 3–32.

Kachina, T.F., The growth of Korfo-Karagin herring and the time of laying the annual ring, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 57, pp. 142–153.

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

Kozlov, B.M., Biology and herring fishing in the northern part of the Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1968, vol. 65, pp. 3–11.

Lapin, V.I., Lapina, N.N., and Shatunovsky, M.I., Patterns of intraspecific variability of metabolic processes and reproduction patterns in fish, in *Osobennosti reproduktivnykh tsiklov u ryb v vodoyemakh raznykh shirot* (Features of reproductive cycles in fish in reservoirs of different latitudes), Moscow: Nauka, 1985, pp. 65–77.

Melnikov, I.V. and Kuznetsova, N.A., Features of herring concentration in the northern Okhotsk Sea in September of 1998 and 1999, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 130, pp. 1159–1170.

Mina, M.V. and Klevezal', G.A., *Rost zhivotnykh: analiz na urovne organizma* (Animal Growth: An Analysis on the Level of Organism), Moscow: Nauka, 1976.

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

Naumenko, N.I., On the growth of Pacific herring *Clupea pallasii* Valenciennes (Clupeidae), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2002, vol. 6, pp. 67–74.

Polyakov, G.D., *Ekologicheskiye zakonomernosti populyatsionnoy izmenchivosti ryb* (Ecological patterns of fish population variation), Moscow: Nauka, 1975.

Posadova, V.P., Interannual variability in the spawning of herring in the gulf of Peter the Great Bay, in *Sel'devyye severnoy chasti Tikhogo okeana* (Herring of the North Pacific Ocean), Vladivostok: TINRO, 1985, pp. 22–29.

Posadova, V.P., *Otchet Nauchno-Issled. Rab. "Sostoyaniye zapasov i struktura populyatsii sel'di zaliva Petra Velikogo"* (Res. Rep. "Status of stocks and population structure of the herring population of Peter the Great Bay"), Available from TINRO-Tsentr, 1995, Vladivostok, no. GR 01880073029; inv. no. 22028.

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

Pravotorova, E.P., Some data on the biology of the Gizhiga–Kamchatka herring due to the fluctuation of its number and the change in the feeding range, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1965, vol. 59, pp. 102–128.

Pushchina, O.I., Solomatov, S.F., and Borisov, B.M., Features of feeding for pacific herring *Clupea pallasii*, walleye pollock *Theragra chalcogramma*, and arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* in Peter the Great Bay (Japan Sea) in summer season, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 176, pp. 189–200.

Ricker, W.E., Quantitative indicators and models of fish growth, in *Fish Physiology*, vol. 8: *Bioenergetics and Growth*, Hoar, W.S., Randall, D.J., Brett, J.R., eds, New York: Academic Press, 1979, vol. 10.

Smirnov, A.A., *Gizhiginsko-kamchatskaya sel'd'* (The Gizhigin-Kamchatka Herring), Magadan: MagadanNIRO, 2009.

Turnin, B.V., Structure of the spawning population of herring in the northwestern part of the Sea of Okhotsk, its dynamics and biological basis for predicting catch, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO, 1975.

Chernoivanova, L.A., Dynamics of linear growth rate in herring, *Clupea pallasii*, from Peter the Great Bay, Sea of Japan, *J. Ichthyol.*, 2020, vol. 60, no. 2, pp. 280–288. doi 10.1134/S0032945220020046

Chernoivanova, L.A., To the method of back calculation of length of herring *Clupea pallasii* Val. in Peter the Great Bay (the Japan Sea), in *Mater. 6-y Vseross. Nauchno-Pract. Konf. "Prirodnye resursy, ikh sovremennoe sostoyanie, okhrana, promyslovoe i tekhnicheskoe ispol'zovanie"* (Proc. 6th All-Russ. Sci.-Pract. Conf. "Natural Resources, Their Current State, Conservation, and Commercial and Technical Use"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskii Gos. Tekh. Univ., 2015, part 1, pp. 154–159.

Chernoivanova, L.A., Growth of young Pacific herring *Clupea pallasii* of Peter the Great Bay (Sea of Japan), *J. Ichthyol.*, 2017, vol. 57, no. 3, pp. 372–379. doi 10.1134/S0032945217020047

Chernoivanova, L.A. and Kim, L.N., Size differentiation in even-aged classes of herring *Clupea pallasii* Val. in Peter the Great Bay (Japan Sea), *Marine Biological Research: achievements and perspectives: Proceedings of All-Russian Scientific-Practical Conference with International Participation dedicated to the 145th anniversary of Sevastopol Biological Station*, Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2016, vol. 3, pp. 475–478.

Ojaveer, H., Tomkiewicz, J., Arula, T., and Klais, R., Female ovarian abnormalities and reproductive failure of autumn-spawning herring (*Clupea harengus membras*) in the Baltic Sea, *ICES J. Mar. Sci.*, 2015, vol. 72, no. 8, pp. 2332–2340. doi 10.1093/icesjms/fsv103

Поступила в редакцию 23.03.2023 г.

После доработки 15.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

The article was submitted 23.03.2023; approved after reviewing 15.05.2023;
accepted for publication 30.05.2023

**УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ
ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES**

Научная статья

УДК 599.745.3(282.256.341)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-371-391

EDN: XERUKI

**СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ ОЗ. БАЙКАЛ
КАК МЕСТО ОБИТАНИЯ БАЙКАЛЬСКОЙ НЕРПЫ *PUSA SIBIRICA*
В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД**Е.А. Петров¹, А.Б. Купчинский¹, М.Е. Овдин^{2*}¹ Байкальский музей Сибирского отделения РАН,
664520, Иркутская обл., пос. Листвянка, ул. Академическая, 1;² «Заповедное Подлеморье»,
671624, пос. Усть-Баргузин, Баргузинский район, ул. Ленина, 71, Бурятия

Аннотация. Впервые проведена инструментальная съемка северо-восточного берега оз. Байкал (в границах особо охраняемой природной территории), на котором исторически располагались основные береговые лежбища байкальской нерпы *Pusa sibirica*. Основной целью исследования было определить локации, которые по своим литологическим параметрам могут использоваться нерпой для образования лежбищ (залежек), оценить интенсивность использования известных лежбищ в современных условиях антропогенного освоения указанного побережья. Всего обследованы ≈ 246 км береговой линии, из них 170 км — с помощью БПЛА фирмы «ДJI», остальной берег — визуально (бинокль, наземная фото-киносъемка). Общая продолжительность проанализированных авиасъемок составила 317 мин. Выделены типы берегов, которые по своим литологическим характеристикам не могут использоваться или не используются байкальской нерпой (песчаные, песчано-галечные, мелкокаменистые, скалистые), а также «нерпичьи» типы берега. Установлено, что только 9% исследованной береговой полосы (> 21 км) нерпы могут использовать для образования постоянных лежбищ. Эти локации в основном находятся в северной части маршрута, хотя мест (в виде отдельных камней-глыб) для формирования малочисленных и кратковременных залежек на северо-восточном побережье очень много. Однако констатируется, что эти локации в настоящее время нерпой почти не используются, а если используются, то кратковременно и спорадически (преимущественно сразу после полного очищения озера от плавающих льдов, т.е. главным образом в июне). Основная причина отсутствия зверей на лежбищах в июле-августе — это интенсивная антропогенная нагрузка, направленная именно на места, где исторически существовали лежбища (губы Фролиха, Аяя, Хакусы и др., мысы Хаман-Кит, Понгонье и др.). Авторы предполагают, что исторически существовавшие лежбища в настоящее время почти не используются нерпами, что находится в противоречии с возросшей потребностью зверей в твердом субстрате для завершения линьки (на фоне потепления климата). Возможно, угроза потери берега как места летнего обитания значительной части популяции недооценена.

* Петров Евгений Аполлонович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, evgen-p@uandex.ru, ORCID 0000-0001-8976-8291; Купчинский Александр Борисович, кандидат биологических наук, директор, albor67@mail.ru, ORCID 0000-0001-8884-8636; Овдин Михаил Евгеньевич, директор, ovdin@pdmr.ru, ORCID 0009-0003-9856-3986.

Ключевые слова: Байкал, байкальская нерпа, береговые лежбища, залежки, оценка использования лежбищ, авиаучет

Для цитирования: Петров Е.А., Купчинский А.Б., Овдин М.Е. Северо-восточное побережье оз. Байкал как место обитания байкальской нерпы *Pusa sibirica* в летний период // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 371–391. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-371-391. EDN: XEPUKI.

Original article

Northeastern coast of Lake Baikal as a habitat of baikal seal *Pusa sibirica* in the summer period

Evgeny A. Petrov*, **Alexander B. Kupchinsky****, **Mikhail E. Ovdin*****

*, ** Baikal Museum of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
Akademicheskaya Str. 1, Listvyanka 664520, Russia

*** Fed. Inst. Reserved Podlemorye, Lenin Str. 71, Ust-Barguzin 671624, Russia

* D.Biol., principal researcher, evgen-p@yandex.ru, ORCID 0000-0001-8976-8291

** Ph.D., director, albor67@mail.ru, ORCID 0000-0001-8884-8636

*** Director, ovdin@pdmr.ru, ORCID 0009-0003-9856-3986

Abstract. Filling of the rookeries of baikal seal *Pusa sibirica* on the northeastern coast of Lake Baikal is surveyed instrumentally for the first time within the boundaries of protected area. The main coastal haulouts of the species are located in this area, so all places suitable by their lithological parameters for the seals rookeries were examined to assess intensity of their use in modern conditions of anthropogenic impact. In total, ≈ 246 km of the coastline were traced, including 170 km surveyed with unmanned aerial vehicle DJI (in 317 minutes) and visual observations on the rest of the coast with binoculars and ground photo- and video-recording. Only 9 % of the surveyed coastline (> 21 km) is suitable for rookeries, located mainly in the northern part of the area. Unfavorable lithological properties (sands, sandy pebbles, small stones, rocks) prevail on the other part of the coast, though many places (usually big boulders) are available for small rookeries there, too. Currently all these places are almost never used by seals, except of short, sporadic haulouts, mainly in June, immediately after complete disappearance of the floating ice. The main reason why the animals leave their traditional rookeries in this area in July-August is an intensive anthropogenic load, in particular at the places where the largest rookeries existed previously, as the bays Frolikha, Ayaya, Khakusy, capes Khaman-Kit, Pongonye, and some others. The leaving of rookeries contradicts to increasing needs of seals for a solid substrate to complete their molt in conditions of climate warming. Possibly, the threat of losing the northeastern coast as a summer habitat for a significant part of the baikal seal population is underestimated.

Keywords: Baikal, baikal seal, coastal rookery, haulout, feeling of rookery, aerial survey

For citation: Petrov E.A., Kupchinsky A.B., Ovdin M.E. Northeastern coast of Lake Baikal as a habitat of baikal seal *Pusa sibirica* in the summer period, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 371–391. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-371-391. EDN: XEPUKI.

Введение

Байкальская нерпа *Pusa sibirica* — единственное млекопитающее в пресноводной экосистеме озера Байкал, является пагетодным видом с ярко выраженными морфофункциональными адаптациями, направленными на повышение выживаемости в ледовых условиях [Пастухов, 1993]. Нерпа 5–6 мес. в году проводит подо льдом или на льду, в это время она приносит и выкармливает в снежных логовищах щенков, спаривается, отдыхает и линяет. В условиях глобального потепления климата и меняющегося в сторону смягчения ледового режима у нерпы стали появляться проблемы с протеканием такого важного физиологического процесса как ежегодная линька. Кроме всего прочего, для чего нужна линька, успешность и своевременность ее протекания обеспечивают нормальную репродукцию и физическое состояние животных [Beltran et al., 2018; Niemi et al., 2022]. В ледовых условиях 1960–1980-х гг. для успешного протекания линьки

нерпам было достаточно провести на плавающих льдах 15–20 дней — столько времени требовалось для ее завершения [Иванов, 1982].

Теперь же плавающие льды на Байкале пропадают на 2–3 нед раньше и какая-то часть популяции ежегодно не успевает вылинять на льдах и после их преждевременного исчезновения вынуждена искать твердый субстрат, необходимый для завершения этого важного процесса, поскольку в водной среде линька затягивается и превращается в патологический процесс [Петров, Купчинский, 2023]. Животные вынуждены выходить на берег, поэтому роль и значение летних береговых лежбищ увеличиваются [Петров и др., 2021; Petrov et al., 2021, 2022].

Одним из первых, кто упомянул о наличии береговых лежбищ у байкальской нерпы, был Н. Витковский [1890]. Он писал, что к концу июня нерпы со всего Байкала собираются на Ушканьих островах*, где скопления нерп («тыщи») сохраняются весь июль, хотя небольшие стада встречаются в августе и даже в сентябре. Все последующие исследователи береговых лежбищ акцентировали свое внимание практически исключительно на островных лежбищах [Иванов, 1938; Пастухов, 1993; Петров, 1997]. Эти лежбища по праву считаются на оз. Байкал главными: ежегодно за летне-осенний сезон их посещают тысячи животных.

Но лежбища существовали и в других местах, в частности на северо-восточном берегу озера, в недавнем прошлом редко посещаемых людьми. Эти лежбища практически не изучались. Полный список и оценка известных по литературе лежбищ приведены в таблице [Petrov et al., 2021], а список обследованных нами лежбищ в северной части озера — на рис. 1. Некоторые лежбища со временем перестают посещаться животными (отмирают) [Иванов, 1938; Пастухов, 1993], и этот феномен всегда связан с деятельностью человека [Пастухов, 1977]. Мы полагаем, что на фоне негативных изменений ледового режима у байкальской нерпы меняется поведение в нагульный период, в частности с преждевременной потерей субстрата, необходимого для физиологически нормального протекания линьки, животные вынуждены прибегать к альтернативной стратегии поведения. Выражается это в увеличении потребности животных в береговых лежбищах, а значит в уменьшении времени нагула. Однако главным образом в связи с развитием туризма одновременно с негативными изменениями ледового режима резко и значительно возросла антропогенная нагрузка на озеро, что также должно отразиться на поведении животных.

Цель настоящей работы — исследовав северо-восточное побережье Байкала, где, не считая Ушканьих островов, исторически находилась бóльшая часть лежбищ, определить локации, которые по литологическим условиям могут быть использованы байкальской нерпой для формирования береговых лежбищ (залежек), и дать их количественную оценку, а также оценить интенсивность антропогенной нагрузки на указанное побережье, особенно на участки, где существовали или существуют лежбища нерп, и выяснить, как нерпа в настоящее время использует локации, которые в недавнем прошлом играли роль лежбищ.

Материалы и методы

Для обследования береговой линии мы использовали малые БПЛА, хорошо зарекомендовавшие себя при проведении дистанционного мониторинга популяций тюленей [Баймуханов и др., 2020; Катин, Нестеренко, 2021], включая байкальскую нерпу [Иванов и др., 2022]. Визуальная рекогносцировка северо-восточной береговой линии оз. Байкал проводилась в августе 2021 г., а инструментальная съемка — в мае и августе 2022 г.

Обследован берег (с юга на север) от мыса (устья реки) Большой Чивыркуй до губы Фролиха (мыс Немнянка) (рис. 1). Маршрут проходил в пределах центральной

* Н. Витковский в качестве лежбища также указывал мыс Колокольный.

Протяженность берегов разного литологического состава по визуальной (бинокль) и воздушной (БПЛА) оценке на северо-восточном берегу оз. Байкал
 Length of the shore types by lithological composition on the northeastern coast of Lake Baikal, on the data of visual (binoculars) and aerial (UAV) observations

Участок маршрута, реперные точки (протяженность)	Тип берегов											
	Песчаные, песчано-галечные		Мелкокаменистые		Среднекаменистые		Крупнокаменистые (хаос)		Скальные			
	Км	%	Км	%	Км	%	Км	%	Км	%		
<i>Южный участок:</i> р. Б. Чивыркуй — губа Сосновая (55,4 км)	9,6	17	10,9	20	12,3	22	1,2	2	21,4	39		
<i>Средний участок:</i> р. Сосновка — мыс Кабаний (60,7 км)	36,3	60	4,0	7	20,4	33	0	0	0	0		
<i>Северный участок:</i>												
Мысы Кабаний — Понгонье (Малое) (24,9 км)	15,0	60	0	0	4,5	18	5,4	22	0	0		
Мыс Понгонье — губа Амнундакан (20,1 км)	12,4	62	2,0	10	3,3	16	2,4	12	0	0		
Губа Амнундакан — р. Амнундакан 2 (25,8 км)	10,4	40	11,6	45	3,8	15	0	0	0	0		
Р. Амнундакан 2 — мыс Хаман-Кит (16,4 км)	8,1	50	0,4	2	3,0	18	4,7	29	0,2	> 1		
Мысы Хаман-Кит — Хакусы (с заливом) (5,7 км)	4,8	84	0	0	0,3	5	0,6	11	0	0		
Мысы Хакусы — Тукала-Рагды (7,8 км)	3,1	40	0,8	10	3,0	38	0	0	0,9	12		
Мысы Тукала-Рагды — Лаканда, с губой Ая (13,5 км)	1,6	12	4,5	33	1,4	10	6,0	45	0	0		
Мысы Фролова — Немнянка (14,3 км)	4,3	30	4,8	34	4,2	29	1,0	7	0	0		
<i>Всего северный участок (128,5 км)</i>	59,7	46	24,1	19	23,5	18	20,1	16	1,1	< 1		
<i>Итого по маршруту (244,6 км)</i>	105,6	43	39,0	16	56,2	23	21,3	9	22,5	9		

Примечание. Проценты округлены до целых.

экологической зоны Байкальской природной территории, включая Забайкальский национальный парк, Баргузинский государственный природный биосферный заповедник и Государственный природный заказник федерального значения «Фролихинский». Эти структуры находятся под управлением Объединенной дирекции Баргузинского государственного природного биосферного заповедника и Забайкальского национального парка «Заповедное Подлеморье».

Во время движения экспедиционного судна «Профессор А.А. Тресков» по маршруту, проложенному на минимально возможном удалении от берега (по условиям навигации), всю береговую линию обследовали визуально с помощью бинокля. Для запуска БПЛА судно ложилось в дрейф. Применяли квадрокоптеры фирмы «DJI» Mavic 2 Zoom (взлетная масса 905 г) и Air 2 S (взлетная масса 595 г). Иногда применяли 2-кратный оптический зум, а также 2- и 4-кратный цифровой зум. Характеристики получаемых видео — 4К, 25 кадров/с; видео- и фото-съемка проходила под контролем GPS. Подробные технические характеристики аппаратов приведены на сайте производителя.

Съемку проводили с высоты 100 и 200 м (в зависимости от конкретных ландшафтных условий) в дневные часы, когда скорость ветра не превышала



Рис. 1. Общий вид северо-восточного берега оз. Байкал с указанием местонахождения основных реперных локаций, упоминаемых в тексте. **А** — карта-схема северной части оз. Байкал с указанием лежищ байкальской нерпы [по: Иванов, 1938]: 1 — мыс Немнянка, 2 — губа Ая, 3 — мыс Фролиха, 4 — мыс Тукала-Рагда, 5 — мыс Бирея, 6 — мыс Хакусы, 7 — мыс Турали, 8 — мыс Ширигли, 9 — мыс Амнундакан, 10 — мыс Оргокон, 11 — мыс Томпуда, 12 — мыс Омагачан, 13 — мыс Шудин-Нокон, 14 — мыс Понгонье, 15 — мыс Индинский (Немнянка, Давша), 16 — мыс Зырянский (Валукан), 17 — мыс Воронинский, 18 — устья рек Большой и Малой Черемшанки, 19 — р. Сухие Ручья; 20 — мыс Котельниковский; 21 — р. Ледяная и мыс Северный Кедровый; 22 — Ушканьи острова; **В** — южный участок маршрута (от р. Большой Чивыркуй до р. Сосновка); **С** — средний (от мыса Валукан до мыса Кабаний) и начало северного участка маршрута (от мыса Урбикан); **Д** — окончание маршрута (до мыса Немнянка). На рис. **А** и **В** красной звездочкой отмечено начало маршрута, на рис. **Д** желтой меткой — окончание маршрута, стрелки показывают направление движения на маршруте (картографическая основа Google Earth)

Fig. 1. General view of the northeastern shore of Lake Baikal. The main reference locations mentioned in the text are indicated. **A** — scheme of the baikal seal rookeries in northern Lake Baikal [according to: Ivanov, 1938]: 1 — Cape Nemnyanka, 2 — Ayaya Bay, 3 — Cape Frolikha, 4 — Cape Tukala-Ragda, 5 — Cape Bireya, 6 — Cape Khakusy, 7 — Cape Turali, 8 — Cape Shirigli, 9 — Cape Amnundakan, 10 — Cape Orgokon, 11 — Cape Thompuda, 12 — Cape Omagachan, 13 — Cape Shudin-Nokon, 14 — Cape Pongonye, 15 — Cape Indian (Nemnyanka, Davsha), 16 — Cape Zyryansky (Valukan), 17 — Cape Voroninsky, 18 — mouth of the Bolshaya and Malaya Cheremshanka Rivers, 19 — Sukhiye Ruchya River; 20 — Cape Kotelnikovsky; 21 — Ledyanaya River and Cape Severny Kedrovyy; 22 — Ushkany Islands; **B** — scheme of the southern section of survey (from Bolshoi Chivyrkui River to Sosnovka River); **C** — scheme of the middle (from Cape Valukan to Cape Kabany) and partially the northern section of survey (from Cape Urbikan); **D** — scheme of the northernmost section of survey (to Cape Nemnyanka). Red and yellow asterisks mark the beginning and the ends of the survey routes, respectively, the arrows show the direction of routes. The cartographic basis of Google Earth is used

10–12 м/с. Общая протяженность обследованной береговой линии составила ≈ 246 км. Анализ отснятого материала проводили на срезах (стоп-кадры видеосъемок переводили в фото).

В работе использованы видеоматериалы продолжительностью > 317 мин (282,47 мин в мае, 34,7 мин в августе); общая протяженность берега, отснятого с воздуха, составила 170 км (соответственно 155 и 15 км). Учитывая результаты рекогносцировки, некоторые участки берега были намеренно пропущены (облеты БПЛА не делали), поскольку они по литологическим параметрам не могли использоваться нерпой или потому что они подвергаются интенсивному антропогенному воздействию, исключающему возможность их использования байкальской нерпой. Самые значительные из них — большая часть губ Давша (6,3 км), Томпуда (3,8 км), Хакусы (4,7 км) и некоторые другие. Около 40 км береговой линии были обследованы только визуально с помощью бинокля, поскольку применение БПЛА ограничивалось погодными условиями (характерные локации фотографировали). В тексте приводятся координаты описываемых локаций в десятичном формате.

При описании берегов, где это было возможно, использовали общую гранулометрическую классификацию структур осадочных пород и классификацию обломков по их размеру [Справочник..., 1983].

Согласно этим классификациям утес имеет размер более 10,0 м, крупная глыба — 5,0–10,0 м (в поперечнике), средняя — 2,5–5,0 м, малая глыба — 1,0–2,5 м (глыбы могут быть окатанными и неокатанными); валун — окатанный обломок размером 1–100 см, далее по уменьшению размера следует щебенка, или, если она окатанная, — галька (1–10 см) трех градаций и, наконец, самые мелкие частицы — гравий (1–10 мм). Замыкают ряд крупно- и мелкозернистые песчаные грунты, которые мы, разумеется, не дифференцируем.

По литологическому составу обследованная береговая линия весьма разнообразна. Мы выделили несколько «типов» берегов в аспекте возможности их использования животными (как они выглядят, показано на рисунках по тексту). Песчаный, галечный или гравийный пляж (или их сочетание, на снимках они не всегда различаются) по факту состоит из мелкой гальки и крупного песка; сюда же отнесены устья (дельты) рек и речек негорного типа. На таких пляжах могут лежать отдельные валуны и мелкие глыбы как в урезе воды, так и на удалении от кромки воды. Глыбы могут быть полузатопленными или высываться над водой только при низком уровне воды. Амплитуда сезонного колебания уровня воды превышает 1 м, поэтому этот фактор существенно влияет на доступную площадь субстрата для залежек нерп. Уровень воды во время съемок различался в среднем на 50 см: 20 мая 2022 г. составлял 456,36, а 20 августа — 456,82 м над уровнем моря [www.rushydro.ru], но затопление некоторых участков берега не было критичным.

Далее идут каменистые берега. Мы стремились выделить каменистые пляжи, состоящие из мелкозернистых валунов, часто перемежающихся небольшими песчано-галечными участками, и пляжи из средних и крупных валунов. Берега устьев рек горного типа часто состоят из глыб (рис. 2). На каменистых берегах на пляже, или в урезе воды, или в прибрежье (в воде) обычно также разбросаны отдельные глыбы.

Следующий тип каменистого берега мы условно и для краткости назвали «хаос». Это берега, представляющие собой беспорядочно (хаотично) наваленные малые и/или даже средние глыбы, т.е. по большей части плохо окатанные или вовсе не окатанные осколки коренных пород, а также на некоторых участках — продукты разрушения высоких морен. Такие берега распространены на северном участке маршрута, главным образом на мысах, и именно такой субстрат является «нерпичьим».

Также мы выделили скалистые берега двух вариантов. Первый — это так называемый «нависающий» берег из высоких, вертикально спадающих утесов, под которыми отсутствует пляж, т.е. утесы уходят в воду, и второй, «с коренной бровкой» — такие



Рис. 2. Горные реки южного участка маршрута: **A** — устье р. Громотуха с северной стороны (фото В. Резунова); **B** — берег около устья р. Громотуха (фото Е.А. Петрова); **C** — каменистый берег около устья р. Шумилиха; **D** — она же с высоты 200 м (стоп-кадр 25.05.2022 г.)

Fig. 2. Views of the mountain rivers in the southern section of survey (May 25, 2022): **A** — Gromotuha River mouth view from the north (photo by V. Rezunov, www.nature.baikal.ru); **B** — the coast near the Gromotuha River mouth (photo by E.A. Petrov); **C** — rocky coast near the Shumiliha River mouth; **D** — the same from the height of 200 m

же утесы, но имеющие относительно узкий пляж, заваленный продуктами разрушения скальных стен (глыбами разного размера). При описании берегов мы использовали географические названия и терминологию из двух изданий*.

Интенсивность использования нерпой локаций, которые играли роль лежбищ в недавнем прошлом, а также уровень антропогенной нагрузки на северо-восточное побережье оз. Байкал и ее влияние на поведение и летнее распределение нерп оценивались непосредственно в трех рейсах (по наличию нерп, фиксации плавающих средств, наличию строений на берегу и т.д.) с учетом опросных данных, полученных от местных сотрудников особо охраняемой природной территории (ООПТ).

Результаты и их обсуждение

Обследование береговой линии. На северо-восточном побережье Байкала в прежние времена находились самые многочисленные лежбища (не считая островных), и, по утверждению В.Д. Пастухова [1993], это побережье «детально обследовано». Однако в цитируемой монографии кроме полемики с Т.М. Ивановым [1938] о классификации

* Лоция и физико-географический очерк озера Байкал. СПб. : Товарищество Р. Голике и А. Вильборг, 1908. 443 с.; Атлас озера Байкал № 65064. Прибрежная часть. СПб. : ГУНиО МО РФ, 2001. 238 с.

лежбищ никаких «деталей» мы не обнаружили, а других публикаций на эту тему нет. Рекогносцировочное обследование береговой линии, проведенное в 2021 г., показало, что береговая полоса на разных географических участках маршрута имеет характеристики, далеко не одинаковые с точки зрения возможности использования их байкальской нерпой в качестве субстрата для залежек.

В южной части маршрута между мысами Большой Чивыркуй — Малый Черемшаный (27 км) и дальше до устья р. Сосновой (еще 29 км, общая протяженностью около 56 км* (см. рис. 1, В) преобладает высокий и скалистый берег (рис. 3), открытый ветрам западных направлений**. Немного севернее устья р. Большой Сухой тянется нависающий берег, сменяющийся берегом с коренной бровкой в виде узких галечных пляжей, часто заваленных осколками скал и утесов (хаос). До устья р. Кедровой очень прямой берег (тектонический сброс, высота отвесных утесов 200–300 м) вместе с узкой абразивной платформой составляет монолитную структуру (рис. 3). На платформе много глыб и слабоокатанных валунов, некоторые из них возвышаются над водой. Начиная от устья р. Малой Черемшаной до мыса Разбор берег также с коренной бровкой и преимущественно прямой, за исключением широкой губы Сосновка с песчаным побережьем, в которую впадают две реки (Кудалда и Сосновка). В южной части маршрута

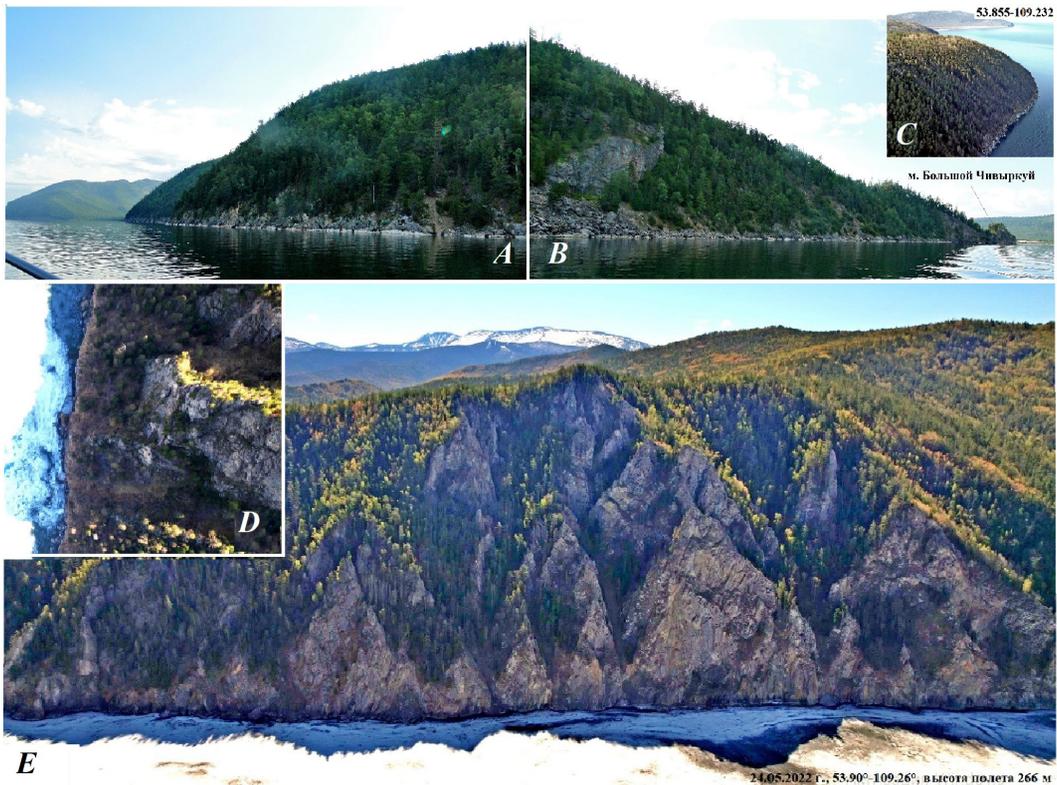


Рис. 3. Начало маршрута с юга: А, В — от мыса Большой Чивыркуй на север; С — эта же гора с высоты > 200 м, на дальнем плане — край долины р. Большой Чивыркуй; D — скальный берег севернее р. Большой Сухой (вид сверху); E — утесы на том же участке с высоты 266 м, вдоль берега лед (стоп-кадры 24.05.2022 г.)

Fig. 3. Views of the southern section of survey (May 24, 2022): A, B — the view from Cape Bolshoi Chivyrkui to the north; C — the same mountain from the height > 200 m, with the valley of the Bolshoi Chivyrkui River on the background; D — rocky coast northward from the Bolshoi Sukhoy River; E — cliffs in the same area with ice along the coast, from the height of 266 m

* Здесь и ниже все расстояния округлены до целых (знак ≈ опущен).

** Атлас... [2001].

большое количество надводных и подводных глыб лежат на прибрежной мелководной террасе шириной несколько десятков метров. На южном участке маршрута скальные берега занимают 39 % маршрута, но к «нерпичьим» отнесены всего 2 % береговой линии (см. таблицу). На этих берегах возможны временные залежки нерп и в редких случаях — устройство малочисленных лежбищ. Здесь расположены 5 локаций, входящих в список известных береговых лежбищ [Petrov et al., 2021]. Они оценены либо как «слабо посещаемые» (устья рек Сухие Ручья, Большая и Малая Черемшанка), либо вообще как сомнительные (мысы Чивыркуйский и Воронинский) [Пастухов, 1993]. Фактов, свидетельствующих об обратном, у нас нет, поэтому всю южную часть северо-восточного берега Байкала следует признать практически не востребованной байкальской нерпой.

Средняя часть маршрута — от р. Сосновой до мыса Черного (26 км) — включает губу Давша и простирается на север еще на 35 км до мыса Кабаньего (см. рис. 1, С). По сравнению с предыдущим участком на средней части маршрута продольная ось Баргузинского хребта и береговая линия озера начинают расходиться под углом, что меняет характер берега вплоть до северной оконечности озера: обширные низменные участки с протекающими по ним реками чередуются с отрогами хребта, многие из которых достигают уреза воды и создают каменистые берега, однако скальных берегов и участков с хаосом нет. В итоге преобладают песчаные и песчано-галечные берега (60 % береговой линии) (см. таблицу). Самыми заметными на этом участке являются мысы Валуکان (54,31° N 109,46° E), Давша (Тоненький) (54,37° N 109,47° E) и Черный (Немнянда) (54,41° N 109,47° E)*, а также устья преимущественно малых рек (с юга на север: Туртулик, Валуқан, Давша, Большая, Куркавка, Кабанья), создающих «свой» береговой ландшафт (рис. 4).

От р. Сосновой до низкого мыса Валуқан каменистые участки составляют 25 % береговой линии, они перемежаются песчаными и песчано-галечными пляжами. За мысом Валуқан начинается обширная песчаная губа Давша (там расположен поселок, бывший центр Баргузинского заповедника), северной границей которой служит каменистый мыс Черный (Немнянда) (рис. 4). Севернее до долины р. Большой отроги хребта подходят к водной глади, и берег до мыса Кабаньего (Тукалакка) (54,63° N 109,51° E) (28 км) становится более каменистым (41 %), представляющим собой широкие пляжи из гальки и небольших валунов.

В средней части маршрута (61 км) множество отдельно лежащих глыб как на берегу, так и в прибрежной зоне, а «нерпичьих» берегов (в виде хаоса) мы не обнаружили.

Однако в упомянутом списке мысы Валуқан (Зырянский) и Немнянда (Индинский) значатся как локация, используемые нерпой в качестве лежбищ (рис. 4). В прошлом эти лежбища активно «работали»: например, в 1938 г. нерпы первый раз вышли на берег 24 июня именно в районе Давши [Иванов, 1938]. В 1960–1970-е гг. отмечено [Пастухов, 1993], что звери здесь зачастую вообще не встречаются, а если и выходят, то в единичных экземплярах; оба лежбища отнесены к «слабо посещаемым». Но и в настоящее время, судя по опросу сотрудника ООПТ, на «берегу Черского» (местное название «Кошели»), т.е. на мысе Валуқан, сразу после исчезновения плавающих льдов можно наблюдать нерп. Об их численности на залежках ничего определенного сотрудник не сообщил, но очевидно, что животных было немного — массовые залежки непременно обратили бы на себя внимание.

Северная часть маршрута (между мысами Кабаний — Понгонье — Немнянка) (см. рис. 1, С, В) самая протяженная (≈ 129 км). Ее берега представляют по сути чередование многочисленных мысов, окруженных надводными камнями, вымываемыми прибоем. Между мысами лежат широкие губы, берег которых наращивается вследствие аккумуляции прибойного материала (рис. 1, С). Севернее, в 15 км от Кабаньего (считая по береговой линии), находится мыс Бирақан (54,73° N 109,63° E), за ним тянется 7-километровый

* Здесь и далее координаты указаны только для локаций, которые нерпы использовали раньше или спорадически посещают сейчас.



Рис. 4. Береговая линия в районе губы Давша (А): с юга губу ограничивает мыс Валукан, с севера — мысы Черный и Немнянда; мыс Валукан в плане с высоты 200 м (В); р. Кудалда с двумя устьями с высоты 200 м (С, D); устье р. Кабаньей на мысу Кабаньем (Е) (стоп-кадры 24 мая 2022 г.). Стрелками показаны «нерпичьи» участки берега

Fig. 4. View of the coast at the Davsha Bay (May 24, 2022): A — Cape Valukan in the south and Capes Cherny and Nemnyanda in the north; Cape Valukan from the height of 200 m; B — the Kudalda River with two mouths from the height of 200 m; C, D — the Kabanya River mouth; E — Cape Kabany. The arrows show the places suitable for the seal haulouts

почти прямой участок берега с мелкокаменистым пляжем, ограниченный мысом Урбикан ($54,80^{\circ}$ N $109,62^{\circ}$ E). За очередной губой с р. Ириндой горные отроги подходят к берегу и образуют обрывистый и скалистый мыс Понгонье ($54,89^{\circ}$ N $109,67^{\circ}$ E). Здесь появляется берег, напоминающий каменный хаос, состоящий из осыпавшейся горной породы: глыбы разного размера и крупные валуны занимают 22 % береговой линии между мысами Кабаний — Понгонье (≈ 25 км) (см. таблицу). Соседние мысы Туркукит ($54,90^{\circ}$ N $109,69^{\circ}$ E; рис. 5) и Малое Понгонье ($54,91^{\circ}$ N $109,70^{\circ}$ E; рис. 5, С), каменистое побережье которого в глубине губы Шегнанда резко сменяется песчано-галечным пляжем (рис. 5, D), в целом мало чем отличаются от мыса Понгонье.

От мыса Понгонье до мысов Фролова и Немнянка (см. рис. 1, С, D), на береговой полосе протяженностью 95 км (с воздуха обследованы 36 км), ярко проявляются остатки ледниковых явлений (хотя таковые встречаются и на некоторых южных участках севе-

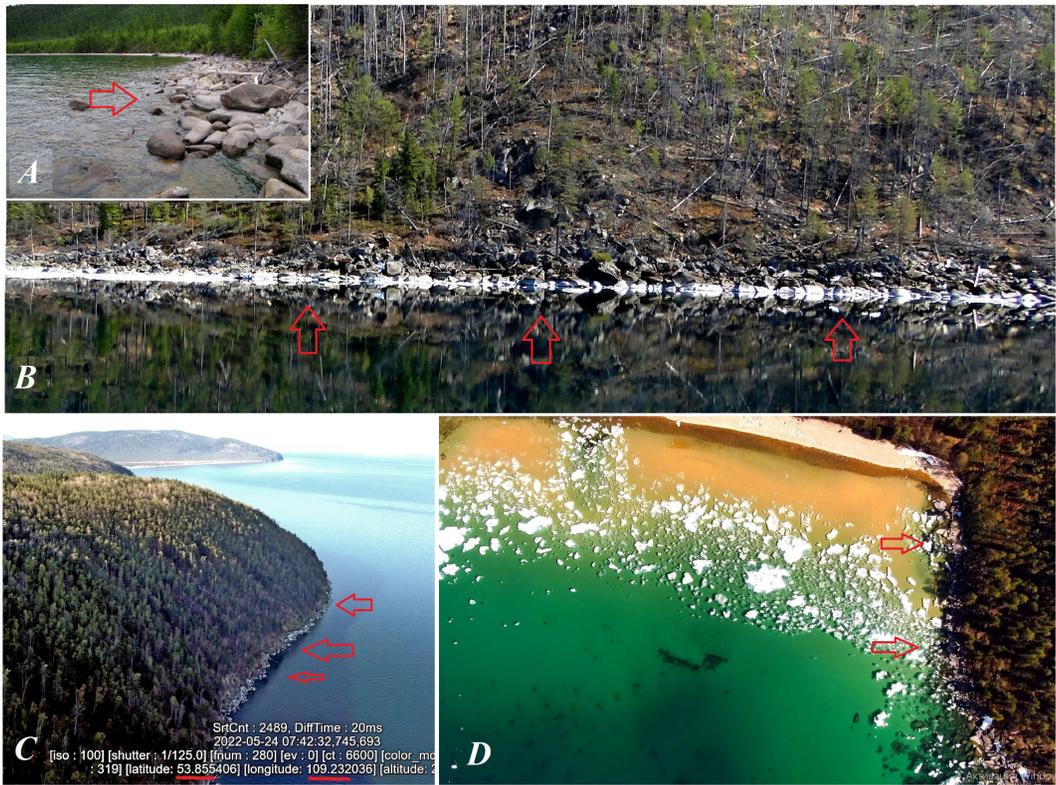


Рис. 5. Северный берег: **A** — каменистая часть губы Туркутит (фото В. Резунова); **B** — каменистый мыс Понгонье; **C** — мыс Малое Понгонье (вдали — мыс Понгонье, вид на юг); **D** — северный берег мыса Малое Понгонье завален мелкими глыбами, в глубине губы Шегнанда берег резко переходит в песчаный пляж (на фото у берега льдины) (стоп-кадры 25.05.2022 г., высота съемки > 200 м). Стрелками показаны «нерпичьи» участки берега

Fig. 5. Views of the northern section of survey (May 25, 2022): **A** — rocky part of the Turkutit Bay (photo by V. Rezunov, www.nature.baikal.ru); **B** — rocky Cape Pongonye; **C** — Cape Maloye Pongonye (54.91° N 109.70° E; in the distance — Cape Pongonye); **D** — the northern coast of Cape Maloye Pongonye with small boulders and the Shegnanda Bay with sandy beach, from the height > 200 m. The arrows show the places suitable for the seal haulouts

ро-восточного берега). Большинство мысов (Хакусы, Бирея, Тукала-Рагда, Ширакка, Фролова, Немнянка и др.) сложены моренами, непосредственно омываемыми водой, и только высокий мыс Турали образован горным отрогом. В низовьях всех крупных долин побережья также имеются конечные морены. Однако характер 95-километровой береговой полосы разный, он меняется резко, почти без переходов.

Так, на 20-километровом участке от мыса Понгонье до мыса Омагачан (Гулукан) (55,08° N 109,74° E) прибрежная полоса имеет валунно-каменистый характер, но 12 % береговой линии представляют собой каменный хаос. В большой губе Шегнанда береговая полоса на протяжении 1 км преимущественно песчаная, но следующие 2,4 км берега также близки к каменному хаосу, а на следующем 26-километровом участке (мыс Омагачан, р. Амнундакан — р. Амнундакан 2) каменистого хаоса нет (см. таблицу). Мыс Омагачан — это высокий, размывающийся край ледниковой морены, окаймленный глыбами (малого размера), скатившимися с осыпи. Мыс ограничивает с юга обширную заселенную людьми губу Томпуда (рис. 6).

С севера губа ограничивается каменистым и обрывистым мысом Оркогон, окаймленным подводной песчаной косой с большим количеством надводных камней. Далее идет довольно высокий берег, прерываемый долинами рек, который в губе Турали пре-

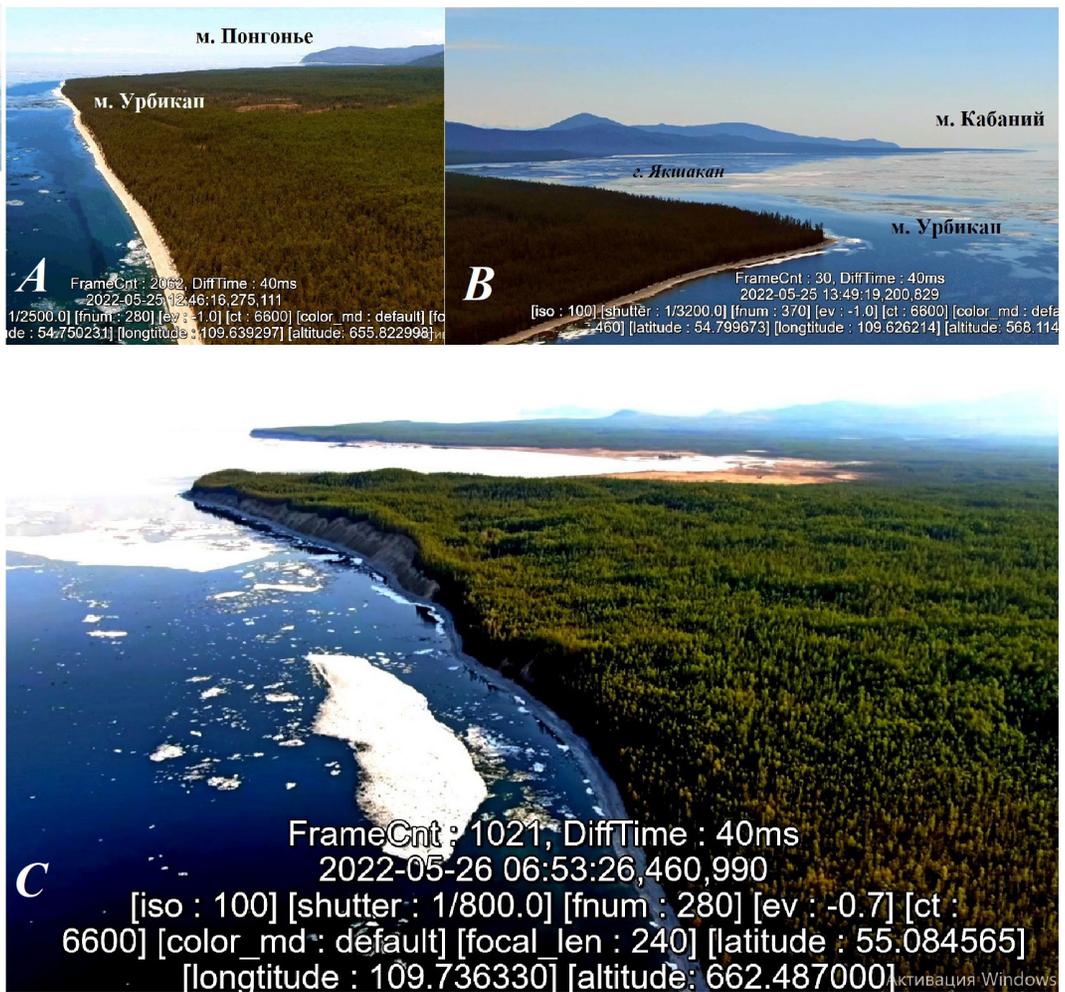


Рис. 6. Северный берег: мыс Омагачан — край разрушающейся морены создает каменистый берег, вдали устье р. Томпуда (стоп-кадры 26.05.2022 г., высота съемки 112 м)

Fig. 6. View of the coast at Cape Omagachan with rocks at the edge of decaying moraine and the Tompuda River mouth, from the height of 112 m (May 26, 2022)

вращается в песчаные дюны («поющие» пески) (рис. 7, А). Но в губе есть и «нерпичьи» участки берега (рис. 7, А), а сразу после песков начинается одноименный скалистый мыс, побережье которого завалено обломками скал — глыбами разного размера (рис. 7, В). Видеосъемка показала, что каменный хаос с северной стороны мыса Турали ($55,28^{\circ}$ N $109,76^{\circ}$ E), включая губу Малая Самдака (см. рис. 1, В, С), продолжается на протяжении 2,2 км (рис. 7, В). На отдельных участках скальные останцы стоят прямо на кромке воды, и пляж почти исчезает. Затем тянется обычный мелкокаменистый берег, который ближе к высокой, почти отвесной скале, образующей мыс Хаман-Кит ($55,32^{\circ}$ N $109,78^{\circ}$ E), становится скалистым и обрывистым. Всего на участке берега от р. Амнундакан 2 до мыса Хаман-Кит (≈ 16 км) 29 % береговой полосы занимает каменный хаос (см. таблицу).

Севернее, от мыса Хаман-Кит до мыса Хакусы ($55,38^{\circ}$ N $109,80^{\circ}$ E), берег (длиной ≈ 6 км) на 84 % песчаный и песчано-галечный (в том числе в губе Хакусы). Но сразу за мысом Хаман-Кит имеются два каменных участка с огромными обвалами осколков скал (хаос). Такой берег занимает 11 % побережья описываемого отрезка. Губа Хакусы — знаковое место на северном Байкале: кроме туристических объектов там

A

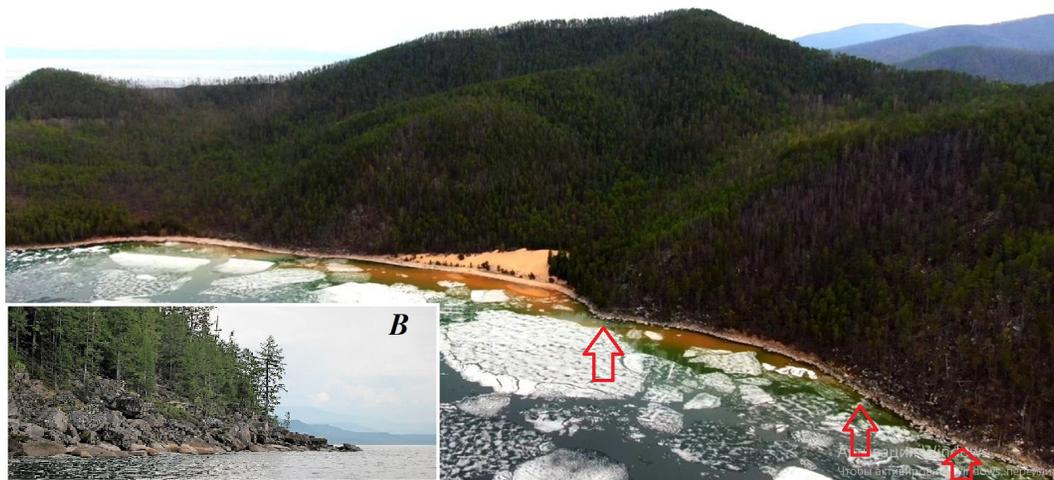


Рис. 7. Северный берег: **A** — губа Турали, одноименный мыс слева вне кадра (стоп-кадр 26.05.2022 г.); **B** — северная сторона мыса Турали (фото В. Резунова). Стрелками показаны «нерпичьи» участки берега

Fig. 7. Views of the northern side of survey (May 26, 2022): **A** — Turali Bay (Cape Turali on the left outside; **B** — northern side of Cape Turali (photo by V. Rezunov). The arrows show the places suitable for the seal haulouts

расположена популярная водолечебница. На мысе Хакусы (в губе) есть «нерпичьи» участки берега, некогда служившие лежбищами [Иванов, 1938], но позже эти локации в качестве лежбищ уже не фигурировали [Пастухов, 1993], что не удивительно. Начиная с 1970-х гг. губа Хакусы испытывает огромное антропогенное воздействие, ожидать там выхода нерп на берег в настоящее время не приходится.

На следующем коротком участке (≈ 8 км) от мыса Хакусы до мыса Тукала-Рагды ($55,43^\circ$ N $109,83^\circ$ E) примечательна губа Бирея, окаймленная каменистым берегом и высоким откосом размываемой морены. Но «нерпичьих» берегов на этом участке нет, если не считать отдельные прибрежные камни в урзе воды и на литорали (см. таблицу).

Особое внимание при обследовании было уделено северной оконечности оз. Байкал. На участке между мысами Тукала-Рагды — Лаканда (Ширакки) ($55,47^\circ$ N $109,83^\circ$ E) выделяется губа Ая. Губа глубоко врезана в материк, а ее береговая линия тянется на 11,5 км (см. рис. 1, D). По характеру берегов губа Ая почти вся может служить пристанищем для нерп: 45 % береговой линии представляют собой осыпи глыб разного размера, местами в виде хаоса. Однако по факту в прошлом нерп наблюдали только у мыса Тукалакан и на некоторых других внутренних участках губы, причем в июле нерп там почти никогда не было. Максимальная численность нерп в районе губы Ая отмечена в сентябре 1967 г. (до 600 особей, локация залежек не уточнена) [Пастухов, 1993]. По опросам сотрудников ООПТ (В.В. Жуковой и др.) в последние годы залежки нерп численностью до нескольких десятков ежегодно наблюдали в начале лета; нерпы лежали на камнях ближе к выходам из губы, на мысах Лаканда (с морской стороны) и Тукалакан, но животные вскоре уходили. Есть свидетельство, что нерпы в начале июня заходили во внутреннюю часть бухты, вплоть до песчаных берегов (может быть, они попали туда случайно — на плавающих льдах) (рис. 8, E). В конце августа 2021 г. мы наблюдали единичных особей на камнях и в воде с северной стороны скалистого мыса Лаканда, ограничивающего губу с севера, но в мае и августе 2022 г. нерп не было.



Рис. 8. Некоторые «пляжистые» локации, указанные как не посещаемые нерпой [Пастухов, 1993], на самом деле могут использоваться животными: **A** — берег у мыса Хаман-Кит; **B** — каменистый участок у мыса Такула-Рагда; **C** — мыс Бирая (вид с юга); **D** — мыс Шудин-Нокон со стороны губы Шегнанда (фото В. Резунова); **E** — пример залежки нерпы (> 150 особей) на льду в глубине бухты Аяя 15 июня 2021 г. (фото Е.В. Костина); со слов автора фото, после исчезновения льдов животные вышли на берег (сколько и на какой именно, не уточнено)

Fig. 8. Some «beachy» places considered as unsuitable for the seal haulouts [Pastukhov, 1993] but actually sometimes used by the seals: **A** — coast near Cape Khaman-Kit; **B** — rocky area near Cape Takula-Ragda; **C** — Cape Biraya, view from the south; **D** — Cape Shudin-Nokon, view from the Shegnanda Bay (photo by V. Rezunov, www.nature.baikal.ru); **E** — a seal haulout (> 150 ind.) on the ice in the Ayaya Bay on June 15, 2021 (photo by E.V. Kostin), after the ice disappearance, the seals came ashore

Севернее мыса Лаканда до следующего мыса Фролова (55,50° N 109,83° E) берег преимущественно каменистый со множеством крупных камней в прибрежье. За мысом Фролова раскинулась большая губа Фролиха. Берега внутри губы по характеру разные (см. таблицу), только 7 % берега могут использоваться нерпами, однако эти места открыты западным ветрам и волнению*, что, конечно, понижает ценность потенциальных лежбищных участков. С севера губа ограничивается мысом Немнянка (55,54° N 109,82° E), между этим мысом и мысом Фролова — 14 км. Оба пограничных мыса являются пологими скатами возвышающихся над ними холмов, под которыми на

* Лоция... [1908].; Атлас... [2001].

пляже и в воде много больших и удобных для целей нерп камней (глыб), периодически используемых зверями. В. Парфенов (сотрудник ООПТ) в 2022 г. после освобождения озера ото льда видел малочисленные залежки (до 20–30 особей) на мысах, но во время нашего посещения зверей на фролихинских лежбищах не было. По данным 1960–1970-х гг. эти лежбища считались слабо посещаемыми [Пастухов, 1993].

Авиасъемка показала, что в работе В.Д. Пастухова [1993] были допущены ошибки. В частности, он писал, что мыс Омагачан как лежбище нерп Т.М. Ивановым указан ошибочно, поскольку здесь преимущественно пляжистые, лишенные камней песчаные берега, на которых залежки нерпы никогда не возникают. Между тем на мысу множество камней, как лежащих в урезе воды, так и в прибрежье, и они могут использоваться нерпой для создания некрупных залежек, особенно с северной стороны мыса, защищенного от ветров восточного и северо-восточного направлений. Такая же оценка дана мысам Тукала-Рагда и Шудин-Нокон и губам Бирея, Ширигли, Амнундакан, Тампуда и др., что тоже не соответствует действительности — не во всех указанных местах берег «пляжистый» (рис. 8, А, В, С, D). К тому же выходы нерп на песчано-галечный берег мыса Иркана в Чивыркуйском заливе (даже частично поросший травой) все же случались [Иванов, 1938], правда, источник добавляет, что такой феномен отмечался в начале 1900-х гг., но в 1930-е гг. уже не наблюдался.

В результате обследования практически всего северо-восточного берега мы установили, что локаций, которые по литологическим условиям могут быть использованы байкальской нерпой для формирования береговых лежбищ, не так уж много. В целом из 245 км береговой линии к «нерпичьим» берегам мы отнесли ≈ 21 км (9%). Это каменистые берега, условно названные нами «нерпичьими», напоминающие каменный хаос или действительно являющиеся таковыми (см. таблицу). Главными поставщиками субстрата для потенциальных лежбищ нерп служат размываемые морены и разрушающиеся останцы у кромки воды (рис. 9).

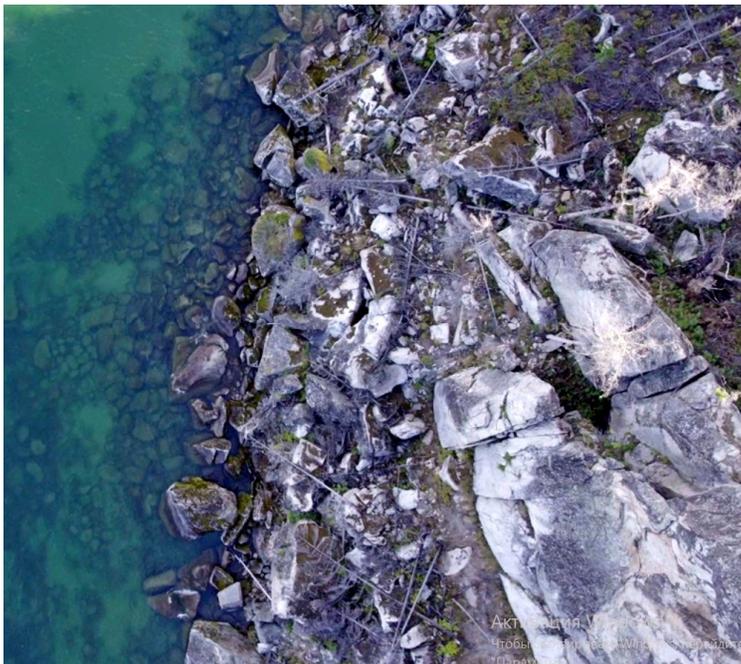


Рис. 9. Разрушающиеся останцы у кромки воды — источник субстрата для залежек байкальской нерпы (каменный хаос в губе Малая Самдака, 55,30° N 109,78° E; стоп-кадр 19.08.2022 г., высота съемки ≈ 100 м)

Fig. 9. Decaying rock remnants at the water edge — a source of substrate for the haulouts of baikal seal in the Malaya Samdaka Bay (55.30° N 109.78° E), from the height of ≈ 100 m (August 19, 2022)

Многочисленные песчаные, песчано-галечные и каменистые берега, состоящие главным образом из валунов, а также скальные берега, каких много на южном участке нашего маршрута, как показывают предыдущие исследования и наш опыт, для формирования лежбищ нерпами не используются. Практически все «нерпичьи» берега расположены на северном участке маршрута (128 км), где они занимают 16 % береговой полосы (≈ 20 км). Особенно много потенциально пригодных локаций в районе мысов Понгонье, Малое Понгонье, Хаман-Кит и на участке мысы Тукала-Рагды — Лаканда (см. таблицу). Береговое обрамление мыса Понгонье до сих пор служит субстратом для залегания нерп, эта локация указана как постоянно посещаемое место [Иванов, 1938; Пастухов, 1993].

Остальные каменистые берега (см. таблицу) могут быть использованы нерпами только для формирования залежек (непостоянных лежбищ), поскольку большинство из них имеют большее или меньшее количество отдельных каменных глыб, на которых в силу их соответствующих размеров и местоположения (вблизи от уреза воды, на затапливаемом пляже или непосредственно в прибрежной зоне) возможно возникновение залежек. На наш взгляд, понятие «лежбище» в имеющейся литературе часто смешивают с понятием «залежка». Отсутствие лежбища на каком-то участке берега не означает, что на нем не могут образовываться залежки нерп. В данном случае под залежками мы понимаем одиночных или небольшие группы нерп, залегающих главным образом на отдельных прибрежных (выступающих из воды) камнях (а не на коренном берегу). Отдельно лежащий камень, который по своим размерам и местоположению доступен животным (может быть, только при низком уровне воды, или, наоборот, при высоком) — хороший субстрат для нерп. Таких камней много на всем северо-восточном берегу, включая участки, которые нерпы избегают (например, песчаные пляжи), а на отдельных участках берега камней может быть много. Однако залежки не могут быть многочисленными и возникают, как правило, случайным образом, т.е. отдельные камни, на которых залегают животные, нельзя расценивать как постоянное лежбище.

Плотность залегающих на субстрате нерп бывает высокой. На небольших по площади островных лежбищах (на Ушканьих островах) в отдельные годы одновременно залегали (на прибрежных камнях и на берегу) по 2–3 тыс. особей и более [Петров и др., 2021; Шибанова и др., 2021; Petrov et al., 2021]. В июне 2022 г. на северной оконечности о. Круглого на участке лежбища площадью ≈ 350 м² одновременно залегало > 440 особей (1,3 особи/м²) и не менее 100 нерп плавали между камней (водная поверхность составляла больше половины площади участка). При такой плотности в гипотетическом случае, чтобы на сушу одновременно вышла значительная часть популяции, например 15 тыс. особей, потребуется около 10 тыс. м², или 10 км прибрежно-берегового субстрата шириной 1 м.

Антропогенная нагрузка и использование лежбищ нерпой. Сбор информации для оценки антропогенной нагрузки на изучаемое побережье — вторая задача исследования. В аспекте нашей темы негативное воздействие на ООПТ оказывают два мощных фактора — движение водного транспорта (с увеличивающейся долей скоростного) и растущая рекреационная нагрузка* [www.zapovednoe-podlemoye.ru], причем если в границы Баргузинского биосферного заповедника включена 3-километровая прибрежная акватория оз. Байкал площадью 15 тыс. га (150 км²), то ни для Прибайкальского национального парка, ни для Государственного природного заказника федерального значения «Фролихинский» этого не сделано, чем и пользуются туристические организации и физические лица.

* Строго говоря, в понятие рекреационная нагрузка входит не только степень непосредственного влияния на природу отдыхающих людей (рыболовов, туристов и т. п.), но и их транспортных средств, в данном случае — водного транспорта. Доля ведомственного транспорта в общем потоке небольшая, но он, как правило, скоростной.

За время нашей работы (всего за несколько дней!) мы наблюдали (и зафиксировали на фото) самые разные плавательные средства — от байдарок, самодельных катамаранов, скоростных лодок и яхт («Westa» и др.) до больших круизных пароходов («Галсан», «Анна Виктория», «Империя», «Николай Ерощенко», «Валерий Бухнер», «Губерния») и более мелких перестроенных под нужды туристов пароходов проекта ПР-376 («Ярославец»), а также ведомственные катера рыбоохраны («Кречет»), МЧС («Дмитрий Кормилин»), полиции (в губе Ая). Все они посещали различные места на северо-восточном берегу, многие — с высадкой клиентов на берег. Такие десанты проводятся главным образом именно в тех местах, где когда-то существовали лежбища нерп. Например, 18 августа 2022 г. в губе Фролиха одновременно находилось 7 различных плавающих средств, при этом не менее 50 человек сошли на берег (рис. 10). Кроме того, не говоря об известных туристических и прочих объектах в Хакусах, почти в каждой губе с большой речкой (губы Шегнанда, Амнундакан, Северный Амнундакан, Томпуда, Ширильда, Турали и т.д.) имеются жилые постройки различного назначения. К ним надо добавить кордоны и наблюдательные пункты ФГБУ «Заповедное Подлесье», в том числе в губах Ая и Фролиха. Люди, посещающие или живущие на этих объектах, занимаясь своими делами, разумеется, не сидят на месте, а перемещаются вдоль берегов, выступая фактором беспокойства для нерп.

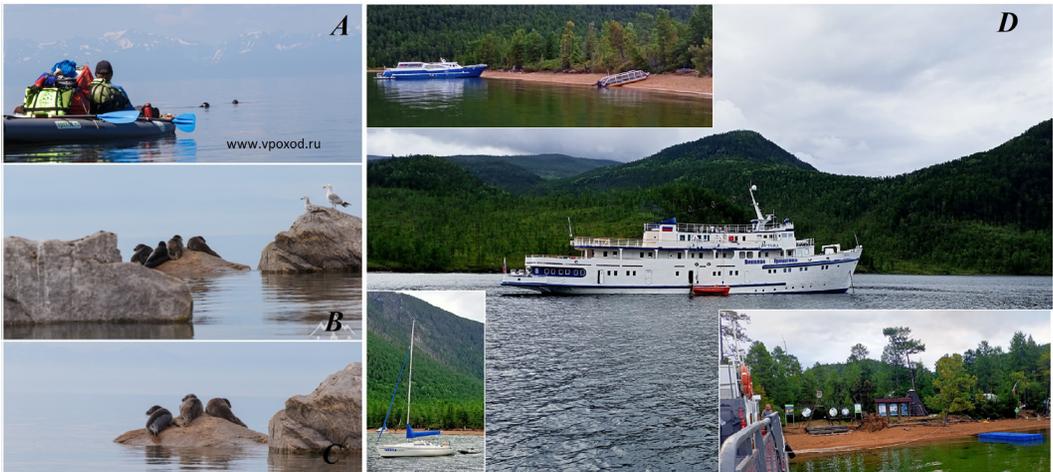


Рис. 10. Пример самого «невинного» влияния человека на нерп: **A, B, C** — переход вдоль восточного берега, нет сомнений, что при приближении лодок животные сошли в воду (фото А. Андриюхиной); **D** — различные типы судов в губе Фролиха (фото Е. Петрова, сделаны в один день, 19 августа 2022 г.)

Fig. 10. An example of the less significant human influence on seals: **A, B, C** — leaving the haulouts caused by boats approaching (photo by A. Andryukhina, www.vpoxed.ru); **D** — various types of vessels in the Frolikha Bay (photo by E. Petrov, August 19, 2022)

Можно констатировать, что северо-восточный берег Байкала в настоящее время подвергается значительному антропогенному воздействию, оказывающему существенное негативное влияние на поведение нерп. Поэтому неслучайно и показательно, что мы вообще не наблюдали нерп на берегу в августе 2021 и 2022 гг. (за исключением нескольких особей на камнях в районе мыса Лаканда), и даже на прилегающей к берегу акватории по маршруту следования на плаву отмечены единичные особи только в 2021 г. Байкальская нерпа — пугливое животное, покидающее лежбище при малейшей опасности (даже мнимой). Простое передвижение перечисленных выше плавающих средств вдоль берега влияет на поведение нерп. При этом не столь важно, какого размера это плавательное средство: катамаран, передвигающийся вблизи берега, приводит к такому же результату, как пароход, идущий в сотнях метров от берега, — к сходу животных в воду (рис. 10).

Однако в 1970–1980-е гг. в июле лежбища на мысах, указанных выше, как и в районе губы Аяя, нерпа не посещала либо посещала «в очень слабой степени», а численность нерп на лежбищах увеличивалась к августу, достигая максимума в сентябре [Пастухов, 1993]. Отметим, что в те годы плавающие льды в северном Байкале сохранялись до 20-х чисел июня. Теперь, на наш взгляд, подкрепленный опросными данными, незначительные по численности залежки нерп образуются в июне, сразу после очищения акватории ото льда, когда поток туристов не бывает еще столь интенсивным, как в теплое время (июль, август). Но говорить о постоянном (длительном) использовании нерпами потенциально возможных локаций в качестве береговых лежбищ не приходится. Даже если животные испытывают потребность в твердом субстрате и покое, найти спокойное место стало непросто.

Кроме того, по неизвестным нам причинам животные отдают предпочтение одним участкам, формируя там залежки и лежбища, и игнорируют в точности такие же (с нашей точки зрения) соседние участки в пределах одного типа берега [Petrov et al., 2022]. Излюбленными местами формирования залежек (которые могут превращаться в лежбища) являются каменистые мысы, а не губы и заливы, т.е. места достаточно открытые для визуального контроля окружающей обстановки. Подчеркнем, что фактор человеческого воздействия, определяемый обычно безобидным понятием «беспокойство», может быстро превратиться в более серьезный по своим последствиям: изменять поведение животных, влиять на бюджет их времени, у взрослых нарушать репродуктивный цикл, наконец, приводить к потере важного для нерп места обитания — берега.

Заключение

Значительная часть северо-восточного берега оз. Байкал не подходит для формирования постоянно действующих лежбищ по литологическим характеристикам (это песчаные, песчано-галечные, мелко- и среднекаменистые, скальные участки). Протяженность берега, используемого нерпами в прошлом и менее интенсивно в настоящее время, составляет всего 9 % береговой линии северо-восточного побережья Байкала, эти локации сосредоточены в основном на северном участке берега, начиная от мыса Понгонье. В то же время, учитывая большую протяженность северо-восточного берега, локаций для формирования временных лежбищ и/или образования небольших залежек зверей на отдельных камнях достаточно много. Такие залежки не могут быть многочисленными и долговременными, но этого субстрата достаточно для одновременного залегания нескольких сотен, если не тысяч особей. Насколько нам известно, подобный феномен никогда не наблюдали (даже в «экстремальном» 1981 г., когда нерпы массово выходили на твердый субстрат [Пастухов, 1993]).

В настоящее время подавляющее количество подходящих по литологии участков либо не используются вовсе, либо используются кратковременно, вероятно и скорее всего, преимущественно только после полного исчезновения плавающих льдов, т.е. обычно в начале июня. В июле и августе северо-восточный берег подвергается интенсивной антропогенной нагрузке, и лежбищные участки полноценно функционировать не могут — в лучшем случае животные посещают их спорадически (возможно, на несколько часов). Фактор беспокойства, возникающий в основном от туристической деятельности людей, не такой уж безобидный, как может показаться. Он, несомненно, приносит коррективы в естественное поведение животных, изменяя среду обитания. Несомненно, что часть лежбищ, используемых нерпой в 1930-е, и уже в меньшей мере в 1960–1970-е гг., в настоящее время перестали полноценно функционировать. Это прежде всего участки в непосредственной близости от губ Аяя, Фролиха, Хакусы, Томпуда, Сосновая и сами губы. В настоящее время лежбища в этих локациях не бывают массовыми (насчитывающими сотни особей), а в лучшем случае представлены двумя-тремя десятками нерп. Все исторические лежбища на северо-восточном берегу озера, по-видимому, постепенно перестают функционировать. Утверждать, что на иссле-

дуюмом участке деятельность человека привела к полной потере каких-то конкретных береговых лежбищ, скажем, в 2010–2020-е гг., мы не можем, но такая перспектива, на наш взгляд, близка. В итоге все северо-восточное побережье озера как место обитания байкальской нерпы в летний период будет утрачено, причем происходит это на фоне растущей потребности животных в твердом субстрате (в условиях потепления климата).

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы благодарят команду теплохода «Профессор А.А. Тресков», которая обеспечила выполнение экспедиционных работ в неблагоприятных погодных условиях. Особая благодарность А.А. Сыроватскому и Д.Е. Шабанову — пилотам БПЛА (Иркутский филиал Московского технического государственного университета гражданской авиации), а также К.М. Иванову, помогавшему в проведении съемок.

The authors thank the crew of RV Professor A.A. Treskov for implementation of the survey in adverse weather conditions. Special thanks to the UAV pilots A.A. Syrovatsky and D.E. Shabanov (Irkutsk branch of Moscow Technical State University of Civil Aviation) and K.M. Ivanov, their assistant in video-recording.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not sponsored.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов экспериментальных исследований. Библиографические ссылки на все использованные источники оформлены в соответствии с правилами данного издания.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The article does not concern the studies involving humans or animals as subjects of ex-periments. Bibliographic references to all used sources are formatted in accordance with the rules of this edition.

The authors state that they have no conflict of interest.

Вклад авторов (AUTHORS' CONTRIBUTIONS)

Е.А. Петров — идея, постановка задачи, обсуждение метода, проведение сбора информации, основной текст; А.Б. Купчинский — идея, постановка задачи, обсуждение метода, организация экспедиции; М.Е. Овдин — обсуждение метода, организация экспедиции.

E.A. Petrov — idea and concept of the study, methodology, data collection, text writing; A.B. Kupchinsky — idea and concept of the study, methodology, organization of the expedition; M.E. Ovdin — methodology, organization of the expedition.

Список литературы

Баймуканов М.Т., Жданко Л.А., Баймуканов Т.Т. и др. Метод учета и определения линейных размеров каспийских тюленей (*Pusa caspica*) на лежбищах с помощью мультикоптеров // Зоол. журн. — 2020. — Т. 99, № 2. — С. 215–222. DOI: 10.31857/S0044513420020038.

Витковский Н. Заметки к вопросу о байкальской нерпе // Изв. Вост.-Сиб. отд. Императорского русского географического общества. — 1890. — Т. 21, вып. 3. — С. 33–48.

Иванов К.М., Купчинский А.Б., Овдин М.Е. и др. Опыт применения БПЛА в экологических исследованиях популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в период начала формирования береговых лежбищ // Междунар. науч.-исслед. журн. — 2022. — № 8(122). — С. 1–12. DOI: 10.23670/IRJ.2022.122.106.

Иванов М.К. Кожно-волосая покров байкальской нерпы // Морфофизиологические и экологические исследования байкальской нерпы. — Новосибирск : Наука, 1982. — С. 20–39.

Иванов Т.М. Байкальская нерпа, ее биология и промысел // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Вост.-Сиб. гос. ун-те. — 1938. — Т. 8, вып. 1–2. — С. 5–119.

Катин И.О., Нестеренко В.А. Дистанционный учет ларги на лежбищах архипелага Римско-го-Корсакова (залив Петра Великого) с помощью беспилотных летательных аппаратов // Биота и среда природных территорий. — 2021. — № 1. — С. 72–81. DOI: 10.37102/2782-1978_2021_1_6.

Пастухов В.Д. Нерпа Байкала. Биологические основы рационального использования и охраны ресурсов : моногр. — Новосибирск : ВО Наука, Сибирская издательская фирма, 1993. — 262 с.

Пастухов В.Д. Уровенный режим и популяция байкальской нерпы // Лимнология прибрежно-соровой зоны Байкала. — Новосибирск : Сиб. отд. Наука, 1977. — С. 289–299.

Петров Е.А. Распределение байкальской нерпы *Pusa sibirica* (Pinnipedia, Phocidae) // Зоол. журн. — 1997. — Т. 76, № 10. — С. 1208–1209.

Петров Е.А., Купчинский А.Б. Растянутая линька на фоне потепления климата — основная причина выхода байкальской нерпы (*Pusa sibirica*, Pinnipedia) на береговые лежбища // Зоол. журн. — 2023. — Т. 102, № 2. — С. 201–214. DOI: 10.31857/S0044513423010087.

Петров Е.А., Купчинский А.Б., Фиалков В.А. К вопросу о значении береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в условиях потепления климата // Междунар. науч.-исслед. журн. — 2021. — № 3(105), ч. 2. — С. 42–47. DOI: 10.23670/IRJ.2021.105.3.032.

Справочник по литологии / под ред. Н.Б. Вассоевича, В.Л. Либровича, Н.В. Логвиненко, В.И. Марченко. — М. : Недра, 1983. — 509 с.

Шибанова П.Ю., Ильина П.О., Глазова Т.Д. и др. Первый опыт проведения регулярных учетов численности байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788) на летних береговых лежбищах архипелага Ушканьи острова методом видеосъемки беспилотным летательным аппаратом // Морские млекопитающие Голарктики : сб. тез. 11-й Междунар. конф. — М., 2021. — С. 109.

Beltran R.S., Burns J.M., Breed G.A. Convergence of biannual moulting strategies across birds and mammals // Proc. R. Soc. — 2018. — В 285:20180318. DOI: 10.1098/rspb.2018.0318.

Niemi M., Nykanen M., Biard V. et al. Molting phenology of a lacustrine ringed seal, *Pusa hispida saimensis* // Ecology and Evolution — 2022. — 12:e9248. DOI: 10.1002/ece3.9248.

Petrov E.A., Kupchinsky A.B., Fialkov V.A., Badardinov A.A. The Importance of Hauling Grounds in the Life of the Baikal Seals (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia): 1. Review // Biology Bulletin. — 2021. — Vol. 48, № 9. — P. 1704–1714. DOI: 10.1134/S1062359021090181.

Petrov E.A., Kupchinsky A.B., Fialkov V.A., Badardinov A.A. The Importance of Coastal Hauling Grounds in the Life of the Baikal Seal (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia): 3. Utilization of Coastal Hauling Grounds by the Baikal Seal on Tonkii Island (Tonkii Ushkan Island), Ushkan Islands, Lake Baikal, Based on Video Observations // Biology Bulletin. — 2022. — Vol. 49, № 7. — P. 975–991. DOI: 10.1134/S1062359022070159.

References

Baimukanov, M.T., Zhdanko, L.A., Baimukanov, T.T., Dauenev, E.S., Ryskulov, S.E., and Baimukanova, A.M., A method for accounting and identifying the linear sizes of Caspian seals (*Pusa caspica*) on rookeries using multicopters, *Zool. Zh.*, 2020, vol. 99, no 2, pp. 215–222. doi 10.31857/S0044513 420020038

Vitkovsky, N., Notes on the issue of the Baikal seal, *Izvestiya Vostochno-Sibirskogo otdela Imperatorskogo Russkogo Geograficheskogo obshchestva*, 1890, vol. 21, no. 3, pp. 33–48.

Ivanov, K.M., Kupchinsky, A.B., Ovdin, M.Y., Petrov, Y.A., Syrovatsky, A.A., and Shabanov, D.Y., Experience in application of UAV in ecological studies of the baikal seal (*Pusa sibirica* Gm.) population at the beginning of shore rookeries formation, *Mezhdunar. nauch.-issled. Zhurn.*, 2022, no. 8(122), pp. 1–12. doi 10.23670/IRJ.2022.122.106

Ivanov, M.K., Skin and hair cover of the Baikal seal, in *Morfo-fiziologicheskiye i ekologicheskiye issledovaniya baykal'skoy nerpy* (Morphological and ecological studies of the Baikal seal), Novosibirsk: Nauka, 1982, pp. 20–39.

Ivanov, T.M., On Baikal seal *Phoca sibirica* Gmelin, its biology and fishing, *Izv. biol.-geogr. Nauchno-Issled. Inst. pri Vostochnosib. Gos. Univ.*, 1938, vol. 8, no. 1–2, pp. 5–119.

Katin, I.O. and Nesterenko, V.A., Remote account of spotted seals on haulout sites of Rimsky-Korsakov archipelago (Peter the Great Bay) using drones, *Biota and environment of natural areas*, 2021, no. 1, pp. 72–81. doi 10.37102/2782-1978_2021_1_6

Pastukhov, V.D., *Nerpa Baykala. Biologicheskiye osnovy ratsional'nogo ispol'zovaniya i okhrany resursov* (Baikal seal. Biological foundations of rational use and protection of resources), Novosibirsk: Nauka, Sibirskaya izdatel'skaya firma, 1993.

Pastukhov, V.D., Level regime and population of the Baikal seal, in *Limnologiya pribrezhno-sorovoy zony Baykala*, Novosibirsk: SO Nauka, 1977, pp. 289–299.

Petrov, E.A., Current distribution of Baikal Seal *Pusa sibirica* (Pinnipedia, Phocidae), *Zool. Zh.*, 1997, vol. 76, no. 10. pp. 1208–1209.

Petrov, E.A. and Kupchinsky, A.B., Extended molting against the background of climate warming is the main reason for the emergence of the Baikal seal (*Pusa sibirica*, Pinnipedia) to coastal rookeries, *Zool. Zh.*, 2023, vol. 102, no. 2, pp. 201–214. doi 10.31857/S0044513423010087

Petrov, E.A., Kupchinsky, A.B., and Fialkov, V.A., On the importance of coastal rookeries in the life of Baikal Seals (*Pusa sibirica* Gm.) in warming climate conditions, *Mezhdunar. nauch.-issled. Zhurnal*, 2021, no. 3(105), part 2, pp. 42–47. doi 10.23670/IRJ.2021.105.3.032

Spravochnik po litologii (Handbook of lithology), Vassoevich, N.V., Librovich, V.L., Logvinenko, N.V., Marchenko, V.I., eds, Moscow: Nedra, 1983.

Shibanova, P.Yu., Ilyina, P.O., Glazova, T.D., Glazov, D.M., Solovyova, M.A., Razuvaev, A.E., and Rozhnov, V.V., First experience of drone usage to frequently estimate the abundance of the Baikal seal (*Pusa sibirica*, Gmelin, 1788) population at summer haulouts on the Ushkany islands, in *Sb. Tezisev 11-y Mezhdunar. konf. "Morskiye mlekopitayushchiye Golarktiki"* (Proc. 11th Int. Conf. "Marine Mammals of the Holarctic"), Moscow, 2021, p. 109.

Beltran, R.S., Burns, J.M., and Breed, G.A., Convergence of biannual moulting strategies across birds and mammals, *Proc. R. Soc.*, 2018, B 285:20180318. doi 10.1098/rspb.2018.0318

Niemi, M., Nykanen, M., Biard, V., Kurkilahti, M., and Kunnasranta, M., Molting phenology of a lacustrine ringed seal, *Pusa hispida saimensis*, *Ecology and Evolution*, 2022, 12:e9248. doi 10.1002/ece3.9248

Petrov, E.A., Kupchinsky, A.B., Fialkov, V.A., and Badardinov, A.A., The Importance of Hauling Grounds in the Life of the Baikal Seals (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia): 1. Review, *Biology Bulletin*, 2021, vol. 48, no. 9, pp. 1704–1714. doi 10.1134/S1062359021090181

Petrov, E.A., Kupchinsky, A.B., Fialkov, V.A., and Badardinov, A.A., The Importance of Coastal Hauling Grounds in the Life of the Baikal Seal (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia): 3. Utilization of Coastal Hauling Grounds by the Baikal Seal on Tonkii Island (Tonkii Ushkan Islet), Ushkan Islands, Lake Baikal, Based on Video Observations, *Biology Bulletin*, 2022, vol. 49, no. 7, pp. 975–991. doi 10.1134/S1062359022070159

www.rushydro.ru. Cited January, 2023.

Lotsiya i fiziko-geograficheskiy ocherk ozera Baykal (Pilot and physical-geographical sketch of Lake Baikal), St. Petersburg: Association of R. Golike and A. Vilborg, 1908.

Atlas ozera Baykal № 65064. Pribrezhnaya chast' (Atlas of Lake Baikal No. 65064. Coastal part), St. Petersburg: GUNIO MO RF, 2001.

www.zapovednoe-podlemorye.ru. Cited January, 2023.

Поступила в редакцию 27.03.2023 г.

После доработки 10.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

The article was submitted 27.03.2023; approved after reviewing 10.05.2023; accepted for publication 30.05.2023

Научная статья

УДК [551.464.38+574.55](265.54)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-392-412

EDN: YMMCLT

**МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА РАСТВОРЕННЫХ ФОРМ УГЛЕРОДА И АЗОТА В ЗОНЕ ОБИТАНИЯ ПРИБРЕЖНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ (ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ)****Е.В. Левченко¹, Л.И. Сабитова¹, В.А. Паренский¹, В.И. Звалинский^{2*}**¹ Национальный научный центр морской биологии
им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,

690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17;

² Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Балтийская, 43

Аннотация. Анализ межгодовой динамики растворенных форм углерода и азота летом в зоне обитания морских прибрежных растительных сообществ в акваториях зал. Петра Великого (Японское/Восточное море) с разным уровнем эвтрофикации проведен на основе подбора функциональных моделей статистическими методами. Установлено, что межгодовая динамика содержания общих растворенных азота и углерода и содержания растворенного органического и неорганического углерода имеет нелинейный характер. В соответствии с модельными трендами проведено обсуждение гидрохимического режима исследованных акваторий и дана оценка их биологической продуктивности. Выявлена высокая продуктивность прибрежных акваторий Амурского и Уссурийского заливов, которые имеют разный уровень эвтрофикации (высокий в Амурском и низкий в Уссурийском заливе). Этот результат свидетельствует о том, что высокопродуктивными могут быть прибрежные воды и с высоким, и с низким уровнем эвтрофикации. Исследование межгодовой динамики изменения содержания растворенных органического и неорганического углерода позволяет предположить, что в прибрежных биоценозах Уссурийского залива выше интенсивность продукционно-деструкционных процессов, а в прибрежье Амурского залива снижена активность биологического карбонатного насоса.

Ключевые слова: содержание растворенного углерода и азота, межгодовая динамика, морские прибрежные воды, уровень эвтрофикации, продуктивность

Для цитирования: Левченко Е.В., Сабитова Л.И., Паренский В.А., Звалинский В.И. Межгодовая динамика растворенных форм углерода и азота в зоне обитания прибрежных растительных сообществ (залив Петра Великого Японского моря) // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 392–412. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-392-412. EDN: YMMCLT.

* Левченко Елена Владимировна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, leovit@mail.ru, ORCID 0009-0000-5615-7021; Сабитова Людмила Ивановна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, rorovali@mail.ru, ORCID 0000-0003-0052-8211; Паренский Валерий Александрович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, vaparensky@inbox.ru, ORCID 0000-0003-1282-4553; Звалинский Владимир Иванович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, biomar@mail.ru, ORCID 0009-0009-8238-7790.

© Левченко Е.В., Сабитова Л.И., Паренский В.А., Звалинский В.И., 2023

**Interannual dynamics of dissolved carbon and nitrogen forms
in habitats of coastal plant communities (Peter the Great Bay, Sea of Japan)**

Elena V. Levchenko*, **Lyudmila I. Sabitova****, **Valery A. Parensky*****,
Vladimir I. Zvalinsky****

*-*** Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch,
Russian Academy of Sciences, 17, Palchevskogo Str., Vladivostok, 690041, Russia

**** Il'ichev Pacific Oceanological Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences,
43, Baltiyskaya Street, Vladivostok, 690041, Russia

* Ph.D., researcher, leovit@mail.ru, ORCID 0009-0000-5615-7021

** Ph.D., researcher, popovali@mail.ru, ORCID 0000-0003-0052-8211

*** Ph.D., senior researcher, vaparensky@inbox.ru, ORCID 0000-0003-1282-4553

**** D.Biol., principal researcher, biomar@mail.ru, ORCID 0009-0009-8238-7790

Abstract. The interannual dynamics of dissolved forms of carbon and nitrogen in the habitat zone of marine coastal plant communities has been studied in the waters of Peter the Great Bay, Sea of Japan/East Sea, with different levels of eutrophication, in summer. An analysis of the obtained data based on selection of functional models by the statistical methods has shown that the interannual dynamics in the contents of total dissolved nitrogen and carbon, as well as dissolved organic and inorganic carbon, have a nonlinear pattern. The hydrochemical regime of the water areas under study is discussed and their biological productivity assessed on the basis of the model trends. High productivity was recorded from coastal waters of Amur and Ussuri Bays characterized by different levels of eutrophication (high in Amur Bay and low in Ussuri Bay). This result indicates that coastal waters with both high and low eutrophication levels can be highly productive. The study of the interannual dynamics of variations in the dissolved organic and inorganic carbon content allows an assumption that the intensity of production and destruction processes is higher in coastal biocenoses of Ussuri Bay, while the activity of the biological carbon pump in the coastal waters of Amur Bay is decreased.

Keywords: dissolved carbon and nitrogen forms content, interannual dynamics, offshore coastal waters, eutrophication level, productivity

For citation: Levchenko E.V., Sabitova L.I., Parensky V.A., Zvalinsky V.I. Interannual dynamics of dissolved carbon and nitrogen forms in habitats of coastal plant communities (Peter the Great Bay, Sea of Japan), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 392–412. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-392-412. EDN: YMMCLT.

Введение

В морских прибрежных экосистемах изменение содержания биогенных элементов является одним из процессов, влияющих на продуктивность и функционирование растительных сообществ — автотрофных организмов бентоса, перифитона и фитопланктона [Богоров, 1967; Хайлов, 1971; Smith, 1981; Харламенко, 1985; Миничева, 1993, 1996; Смирнова и др., 1999; Hillebrand et al., 2000; Smith et al., 2005; Аржанова, 2017]. Динамика биогенных элементов, в том числе растворенных форм углерода и азота, связана с водообменом между шельфом и глубоководными районами морей. Движение, перемешивание, циркуляция вод способствуют транспорту растворенных биогенных элементов из глубоководных районов к побережью и одновременно выносу материковых стоков от побережья с последующей деградацией частиц во внутренних слоях океана [Богоров, 1967; Cauwet, 1977; Colbert and McManus, 2003; Wunsch and Ferrari, 2004; Агатова, 2017; Аржанова, 2017; Middelburg, 2019].

Природные условия и нагрузка биогенными элементами в акваториях зал. Петра Великого Японского моря различны. Акватория Амурского залива десять лет назад получила текущий статус эвтрофикации «Высокий» и «Возрастающий» [Звалинский и др., 2013]. Большой части акватории Уссурийского залива присвоен статус эвтрофикации «Низкий» с невыявленным трендом. Такой же статус получила открытая часть зал.

Петра Великого. Оценка трофического состояния акваторий зал. Петра Великого была выполнена сотрудниками ТОИ ДВО РАН на основе критериев, предложенных для региона северо-западной Пацифики экспертами NOWPAP CEARAC (Northwest Pacific Action Plan, Coastal Environmental Assessment Regional Activity Center) [NOWPAP CEARAC, 2011].

Известно, что органический углерод ($C_{\text{орг}}$) является наиболее репрезентативным показателем количества органического вещества природных вод и составляет около 50 % от массы органического вещества, причем доля растворенного $C_{\text{орг}}$ — около 90 % от растворенного органического вещества (РОВ), поэтому растворенный $C_{\text{орг}}$ приравнивают к РОВ; средняя концентрация $C_{\text{орг}}$ в малопродуктивных морских водах составляет около 1,45 мг/л, в среднепродуктивных — 1,75, в высокопродуктивных — 2,10 мг/л и выше [Скопинцев и др., 1979; Агапова, 2017].

Следует уточнить, что общий растворенный углерод ($OC_{\text{раст}}$) представляет сумму растворенных органического ($C_{\text{орг}}$) и неорганического углерода ($C_{\text{неорг}}$): $OC_{\text{раст}} = (C_{\text{орг}} + C_{\text{неорг}})_{\text{раст}}$, а общий растворенный азот ($ON_{\text{раст}}$) — сумму растворенных органического ($N_{\text{орг}}$) и неорганического азота ($N_{\text{неорг}}$): $ON_{\text{раст}} = (N_{\text{орг}} + N_{\text{неорг}})_{\text{раст}}$ [Schumacher, 2002], т.е. включает в себя аммонийную, нитратную и нитритную формы.

Цель настоящей работы — исследовать межгодовую динамику растворенных форм углерода и азота летом в зоне обитания морских прибрежных растительных сообществ в акваториях зал. Петра Великого (Японское море) с разным уровнем эвтрофикации для оценки продуктивности прибрежных акваторий и прогнозирования структурного и функционального состояния прибрежных экосистем.

Материалы и методы

Исследования выполняли в десяти прибрежных акваториях зал. Петра Великого: в бухтах Патрокл, Соболев, Тихая, Стеклянная и около свалки Горностаев — Уссурийский залив (УЗ), в бухте около мыса Красного, в бухте между мысами Грозный и Фирсова, в бухте Кирпичного завода и в мелководном зал. Угловом — Амурский залив (АЗ), а также в прол. Старка со стороны о. Попова (рис. 1). Исследованные прибрежные акватории, кроме прол. Старка, находятся около п-ова Муравьева-Амурского (на котором расположен г. Владивосток) в той части заливов, где в летний период в отсутствие паводка незначительно влияние речных стоков [Подорванова и др., 1989; Карнаухов, Сергеев, 2008; Звалинский и др., 2013]: р. Раздольной, которая впадает в северную часть АЗ, и рек Артемовка и Суходол, впадающих в северную и восточную части УЗ.

Отбор проб морской воды в горизонте произрастания макрофитов (глубина 1,5–3,0 м) проводили в июне-июле 2017, 2018, 2019, 2020 и 2021 гг., когда температура воды на указанных станциях достигала 20 °С и не менее 5 дней не было осадков. Соленость морской воды в прол. Старка всегда имела значение 33 ‰. В Уссурийском заливе в бухте Патрокл в 2018 и в 2020 гг. соленость составляла 30 ‰, на всех остальных акваториях этого залива значения солености всегда были в пределах 32–34 ‰. В Амурском заливе значения солености колебались в пределах 27–33 ‰. Соленость измеряли с помощью рефрактометра WZ-201 (RHS-10). Диапазон измерения концентрации соли 0–100 ‰, с разрешением 1 ‰ и точностью ± 1 ‰.

В день отбора пробы воды (2 л) фильтровали с использованием вакуумного насоса через мембранные фильтры (0,45 мкм). Концентрацию общего растворенного углерода ($OC_{\text{раст}}$) и концентрацию органического растворенного углерода ($C_{\text{орг}}$) в форме НРОС (невыводимый органический углерод) определяли методом термokatалитического окисления с ИК-регистрацией на анализаторе TOC-L_{CPN} производства Shimadzu (Япония)*. Для задания параметров анализа образцов проведена калибровка по шести точкам с использованием растворов гидрофталата калия в качестве стандарта. Кон-

* User's manual. Total organic carbon analyzer TOC-LCPH/CPN. Shimadzu Corporation, 2011–2014. 418 p. https://www.shimadzu.com/an/sites/shimadzu.com.an/files/pim/pim_document_file/brochures/10330/415_c391e079g.pdf.



Рис. 1. Карта района исследований со станциями отбора проб: 1 — прол. Старка (42°58'03" с.ш. 131°45'00" в.д.) (пролив между о-вами Русским и Попова); 2 — бухта Патрокл (43°04'23" с.ш. 131°57'36" в.д.); 3 — бухта Соболев (43°04'33" с.ш. 131°57'46" в.д.); 4 — бухта Тихая (43°05'12" с.ш. 131°58'23" в.д.); 5 — свалка Горностаев (43°08'21" с.ш. 132°03'01" в.д.); 6 — бухта Стеклозаводская (43°08'41" с.ш. 132°03'24" в.д.) (УЗ); 7 — бухта около мыса Красного (43°11'59" с.ш. 131°55'10" в.д.); 8 — бухта между мысами Фирсова и Грозный (43°10'50" с.ш. 131°54'24" в.д.); 9 — бухта Кирпичного завода (43°08'45" с.ш. 131°54'03" в.д.); 10 — зал. Угловой (43°17'17" с.ш. 132°00'30" в.д.) (АЗ)

Fig. 1. Map of the study area with sampling stations: 1 — Stark Strait (42°58'03" N, 131°45'00" E) (the strait between the islands of Russky and Popov); 2 — Patrokl Cove (43°04'23" N, 131°57'36" E); 3 — Sobol Cove (43°04'33" N, 131°57'46" E); 4 — Tikhaya Cove (43°05'12" N, 131°58'23" E); 5 — Gornostai solid waste disposal site (43°08'21" N, 132°03'01" E); 6 — Steklyannaya Cove (43°08'41" N, 132°03'24" E) (Ussuri Bay); 7 — a cove near Cape Krasny (43°11'59" N, 131°55'10" E); 8 — a cove between Cape Firsova and Cape Grozny (43°10'50" N, 131°54'24" E); 9 — Kirpichny Zavod Cove (43°08'45" N, 131°54'03" E); 10 — Uglovoi Bay (43°17'17" N, 132°00'30" E) (Amur Bay)

центрацию неорганического растворенного углерода ($C_{\text{неорг./раст}}$) определяли расчетным методом: $(C_{\text{неорг./раст}})_{\text{раст}} = OC_{\text{раст}} - (C_{\text{орг./раст}})_{\text{раст}}$. Концентрацию общего растворенного азота ($ON_{\text{раст}}$) определяли методом термокаталитического разложения с последующим хемиллюминесцентным детектированием на приставке TNM-L к анализатору TOC-L_{CPN}*. Для задания параметров анализа образцов проведена калибровка по шести точкам с использованием растворов нитрата калия в качестве стандарта. Стандарты, используемые для калибровки, были приготовлены строго в соответствии с руководством к прибору TOC-L_{CPN}/CPN*. Коэффициент вариации анализа проб OC и $C_{\text{орг./раст}}$ не превышал 1,5 %, проб $ON_{\text{раст}}$ — 3,0 %.

Методы регрессионного и дисперсионного анализов приведены в справочной литературе [Pollard, 1979]. Метод регрессионного анализа подразумевает выбор модели, которая описывает в динамике полученные экспериментальные данные с наименьшей остаточной дисперсией и наименьшими ошибками оцениваемых коэффициентов (параметров) регрессии. В работе приведено исследование трех моделей — линейной,

* User's manual. Total organic carbon analyzer TOC-L_{CPN}/CPN. Shimadzu Corporation, 2011–2014. 418 p. https://www.shimadzu.com/an/sites/shimadzu.com.an/files/pim/pim_document_file/brochures/10330/415_c391e079g.pdf.

полиномиальной и периодической функций. Стартовые значения коэффициентов подбирали с учетом разброса значений экспериментальных данных и предполагаемого характера зависимости. Параметры моделей оценивали с использованием пакета прикладных программ Statistica 13.3 (ID ANS8121585721A134–7).

Результаты и их обсуждение

Первичный анализ полученных данных (табл. 1) выявил, что межгодовая динамика содержания общих растворенных азота и углерода, а также растворенного органического и неорганического углерода в горизонте произрастания макрофитов летом 2017–2021 гг. не соответствует линейному тренду и имеет более сложный характер. Фактический тип трендов был установлен на основе подбора их функциональных моделей статистическими методами.

Таблица 1
Содержание растворенных форм азота и углерода ($ON_{\text{раст}}$, $OC_{\text{раст}}$, $C_{\text{орг}}$ и $C_{\text{неорг}}$) в зоне обитания прибрежных растительных сообществ (зал. Петра Великого Японского моря) по акваториям, мг/л

Table 1
Content of dissolved nitrogen and carbon forms (in mg/L) in the habitats of coastal plant communities (Peter the Great Bay, Sea of Japan) for the following water areas

Акватория, № станции		$ON_{\text{раст}}$	$OC_{\text{раст}}$	$C_{\text{орг}}$	$C_{\text{неорг}}$
		2017 г.			
Прол. Старка	1	0,20	20,0	1,6	18,4
	2	0,17	20,1	1,6	18,5
Уссурийский залив	3	0,15	19,6	1,3	18,3
	4	0,18	20,4	2,0	18,4
	5	0,12	–	1,9	–
	6	0,15	18,5	2,0	16,5
Амурский залив	7	0,30	20,9	1,6	19,3
	8	0,30	21,2	2,6	18,6
	9	0,17	17,2	2,4	14,8
	10	–	–	–	–
2018 г.					
Прол. Старка	1	0,13	17,1	1,8	15,3
	2	0,16	16,1	2,1	14,0
Уссурийский залив	3	0,17	24,8	3,6	21,2
	4	0,14	16,3	1,6	14,4
	5	0,11	20,6	1,6	19,0
	6	0,09	20,9	1,6	19,3
Амурский залив	7	0,25	13,6	4,3	9,3
	8	0,24	18,7	4,2	14,5
	9	0,26	15,0	4,0	11,0
	10	0,33	14,3	4,4	9,9
2019 г.					
Прол. Старка	1	0,28	12,9	2,3	10,6
	2	0,25	13,3	2,6	10,7
Уссурийский залив	3	0,18	12,8	2,9	9,9
	4	0,33	13,3	3,0	10,3
	5	0,41	13,0	2,6	10,4
	6	0,39	14,1	2,4	11,7
Амурский залив	7	0,36	13,3	4,2	9,1
	8	0,31	19,2	4,4	14,8
	9	0,47	16,0	4,5	11,5
	10	0,53	13,4	3,7	9,7

Акватория, № станции		ON _{раст}	OC _{раст}	C _{орг}	C _{неорг}
2020 г.					
Прол. Старка	1	0,16	19,0	1,9	17,1
	2	0,19	11,8	1,4	10,4
Уссурийский залив	3	0,19	15,0	1,8	13,2
	4	0,24	12,3	1,3	11,0
	5	0,11	6,7	0,8	5,9
	6	0,16	5,7	0,8	4,9
Амурский залив	7	0,27	17,7	3,5	14,2
	8	0,29	20,5	3,3	17,2
	9	0,24	19,2	2,5	16,7
	10	0,28	20,0	3,0	17,0
2021 г.					
Прол. Старка	1	0,14	19,6	1,9	17,7
	2	0,18	16,4	2,3	19,6
Уссурийский залив	3	0,21	21,9	2,3	19,6
	4	0,21	21,8	2,2	19,6
	5	0,24	21,3	2,3	19,0
	6	0,16	22,3	2,0	20,3
Амурский залив	7	0,25	18,2	2,6	15,6
	8	0,24	16,4	3,0	13,4
	9	0,25	20,2	2,7	17,5
	10	0,24	18,8	3,2	15,6

Примечание. Номера станций как на рис. 1.

Сначала исследовали возможность описания экспериментальных данных линейной функцией. Показатели детерминации (R^2) при аппроксимации полученных данных линейной функцией во всех случаях меньше 20 % и линейные функции незначимы: по содержанию общего растворенного азота R^2 для АЗ — 0,6 %, для УЗ — 6,0, для прол. Старка — 5,4 %; по содержанию общего растворенного углерода для АЗ — 1,9 %, для УЗ — 1,4, для прол. Старка — 0,4 %; по содержанию растворенного органического углерода для АЗ — 0,50 %, для УЗ — 0,008, для прол. Старка — 18,80 %; по содержанию растворенного неорганического углерода для АЗ — 1,70 %, для УЗ — 1,60, для прол. Старка — 0,040 %. Во всех случаях расчетные значения критериальной статистики F меньше верхних 5 %-ных точек F -распределения [Pollard, 1979]. Таким образом, линейные функции незначимы. С учетом незначимости линейных функций данные для всех акваторий по всем исследованным растворенным формам углерода и азота можно было бы трактовать как средние значения за пять лет с ошибками. Но дальнейший анализ показал, что отклонения от среднего неслучайны.

После исследования линейных трендов была оценена возможность описания полученных данных полиномиальной функцией. Полином четвертой степени:

$$Y = a + b(X - 2018) + c(X - 2018)^2 - d(X - 2018)^3 + e(X - 2018)^4,$$

где Y — содержание растворенной формы С или N в исследуемой акватории; X — годы отбора проб; a, b, c, d, e — коэффициенты, — является удачной интерполяцией данных. Но с дальнейшим течением времени или, наоборот, во время, предшествующее периоду наблюдений, эта функция развивается как бесконечно возрастающие ветви (рис. 2), что не позволяет использовать ее для прогностических оценок изменения содержания исследуемого биогенного элемента. Например, межгодовая динамика содержания общего растворенного азота в Уссурийском заливе описывается полиномом четвертой степени так: $Y = 0,134 + 0,246(X - 2018) + 0,058(X - 2018)^2 - 0,167(X - 2018)^3 + 0,041(X - 2018)^4$ (средняя стандартная ошибка 23,3 %; $R^2 = 0,631$; критериальная статистика $F = 8,54 >$

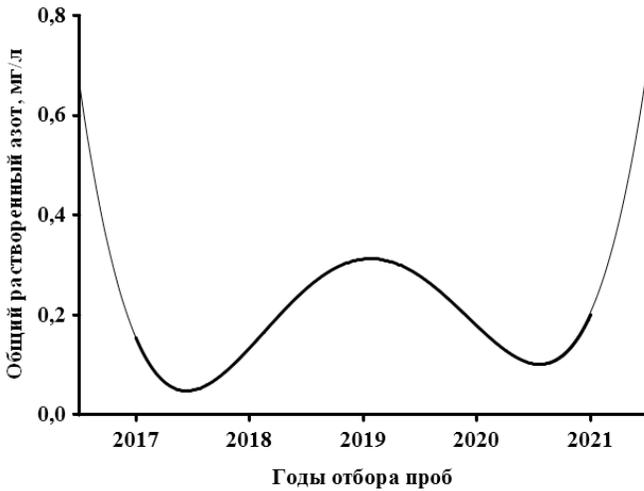


Рис. 2. Межгодовая динамика общего растворенного азота в горизонте произрастания макрофитов в Уссурийском заливе: область интерполяции полиномиальной функцией четвертой степени показана *толстой линией*, области экстраполяции — *тонкой линией*

Fig. 2. Interannual dynamics of total dissolved nitrogen in the macrophyte growth zone in Ussuri Bay: the interpolation area of a 4th degree polynomial is indicated by a *thick line*; the extrapolation areas, by a *thin line*

$> F_{4,20} = 2,87$). Если следовать логике развития событий, обусловленных полиномиальной моделью, то экстраполяция этой функции (рис. 2) показывает, что в последующие годы ожидается бесконечное увеличение содержания общего растворенного азота. Но это нереальное развитие событий. В реальности содержание азота будет изменяться в определенном диапазоне.

Мы определили, что изменения исследуемых данных могут быть также представлены в виде периодических функций (модели 1–12) (табл. 2, рис. 3–6). В общем виде это функция косинуса со сдвигом в положительную область определяемой величины (т.е. содержание или общего растворенного азота, или общего растворенного углерода, или растворенного органического углерода, или растворенного неорганического углерода):

$$Y = a \left(\cos \left(2\pi \left(\frac{X - b}{c} \right) \right) + 1 \right) + d,$$

где a — амплитуда отклонения содержания определяемой величины от ее среднего значения; b — временной сдвиг (фаза); c — период исследуемой функции косинуса; d — минимальное или максимальное значение определяемой величины после вертикального сдвига функции косинуса в положительную область; X — годы отбора проб.

Ни одна из полученных моделей не противоречит первичным данным. Показатель детерминации R^2 во всех случаях больше 52 %. Подобранные коэффициенты моделей характеризуются достаточно небольшими стандартными ошибками, не меняющими знаки коэффициентов на противоположные. Средние относительные ошибки демонстрируют стабильность подобранных параметров моделей (не превышают 9 %). Экстраполяция периодической функции не противоречит ожиданию, что содержание растворенной формы исследуемого биогенного элемента будет изменяться в определенном диапазоне.

Функции для Амурского и Уссурийского заливов и прол. Старка, описывающие межгодовую динамику общего растворенного азота в 2017–2021 гг. (модели 1–3, табл. 2, рис. 3), имеют одинаковые амплитуды ($\approx 0,1$ мг/л) и почти одинаковые периоды ≈ 3 года (в прол. Старка и в УЗ — 2,8–2,9 года, в АЗ — 3,1 года). Средние уровни содержания, относительно которых происходили периодические колебания в УЗ и прол. Старка, одинаковы ($\approx 0,2$ мг/л). Для АЗ отмечены наибольший средний уровень ($\approx 0,3$ мг/л) и наибольший период ($\approx 3,1$ года).

Функции, описывающие межгодовую динамику общего растворенного углерода в Амурском и Уссурийском заливах и в прол. Старка (модели 4–6, табл. 2), различаются по амплитуде, периоду и не совпадают по фазе (рис. 4). Согласно полученным моделям, в 2017–2021 гг. в прол. Старка содержание общего растворенного углерода изменялось с периодом $\approx 3,3$ года, в АЗ — с периодом $\approx 3,7$ и в УЗ — с периодом $\approx 3,9$ года. Наибольшая

Таблица 2

Модели межгодовой динамики содержания общих растворенных азота и углерода и растворенных органического и неорганического углерода в зоне обитания прибрежных растительных сообществ (зал. Петра Великого Японского моря) в 2017–2021 гг. по акваториям

Table 2

Models for interannual dynamics of the total dissolved nitrogen and carbon contents and the dissolved organic and inorganic carbon contents in the habitats of coastal plant communities (Peter the Great Bay, Sea of Japan) for the water areas in 2017–2021

Акватория, модель	Средняя относительная ошибка, %	Сила влияния R^2	Критериальная статистика F (в сравнении с верхними 5 %-ными точками F -распределения)
Содержание общего растворенного азота (ON)			
Амурский залив, 1: $Y = 0,321^2 \left(\cos \left(2\pi \left(\frac{X - 2019,014}{1,764^2} \right) + 1 \right) + 0,212 \right)$	5,9	0,622	$F = 8,667 > F_{3,15} = 3,29$
Уссурийский залив, 2: $Y = 0,316^2 \left(\cos \left(2\pi \left(\frac{X - 2016,102}{2,888} \right) + 1 \right) + 0,113 \right)$	7,9	0,565	$F = 9,333 > F_{3,21} = 3,07$
Прол. Старка, модель 3: $Y = 0,298^2 \left(\cos \left(2\pi \left(\frac{X - 2019,135}{2,842} \right) + 1 \right) + 0,326^2 \right)$	2,7	0,992	$F = 40,984 > F_{3,11} = 3,98$
Содержание общего растворенного углерода (OC)			
Амурский залив, 4: $Y = 1,654^2 \left(\cos \left(2\pi \left(\frac{X - 2016,688}{3,657} \right) + 1 \right) + 14,487 \right)$	7,2	0,521	$F = 5,429 > F_{3,15} = 3,29$
Уссурийский залив, 5: $Y = 2,497^2 \left(\cos \left(2\pi \left(\frac{X - 2017,605}{3,868} \right) + 1 \right) + 9,849 \right)$	5,8	0,746	$F = 19,619 > F_{3,20} = 3,10$
Прол. Старка, 6: $Y = 1,981^2 \left(\cos \left(2\pi \left(\frac{X - 2017,231}{3,319} \right) + 1 \right) + 12,847 \right)$	2,9	0,993	$F = 46,483 > F_{3,11} = 3,98$
Содержание растворенного органического углерода ($C_{орг}$)			
Амурский залив, 7: $Y = 1,047 \left(\cos \left(2\pi \left(\frac{X - 2016,743}{3,766} \right) + 1 \right) + 4,577 \right)$	6,1	0,789	$F = 18,687 > F_{3,15} = 3,29$
Уссурийский залив, 8: $Y = -0,730 \left(\cos \left(2\pi \left(\frac{X - 2017,375}{2,788} \right) + 1 \right) + 2,815 \right)$	8,4	0,539	$F = 8,174 > F_{3,21} = 3,07$
Прол. Старка, 9: $Y = -0,319(\cos(2\pi(X - 2017,356) \times 0,319) + 1) + 2,290,$ $c = 1/a$	4,4	0,830	$F = 4,909 > F_{2,12} = 3,89$
Содержание растворенного неорганического углерода ($C_{неорг}$)			
Амурский залив, 10: $Y = 3,772 \left(\cos \left(2\pi \left(\frac{X - 2016,709}{3,676} \right) + 1 \right) + 9,917 \right)$	8,0	0,664	$F = 9,889 > F_{3,15} = 3,29$
Уссурийский залив, 11: $Y = 6,088 \left(\cos \left(2\pi \left(\frac{X - 2017,543}{3,893} \right) + 1 \right) + 7,962 \right)$	7,1	0,797	$F = 26,161 > F_{3,20} = 3,10$
Прол. Старка, 12: $Y = 4,262 \left(\cos \left(2\pi \left(\frac{X - 2017,248}{3,298} \right) + 1 \right) + 10,534 \right)$	2,4	0,998	$F = 153,976 > F_{3,11} = 3,98$

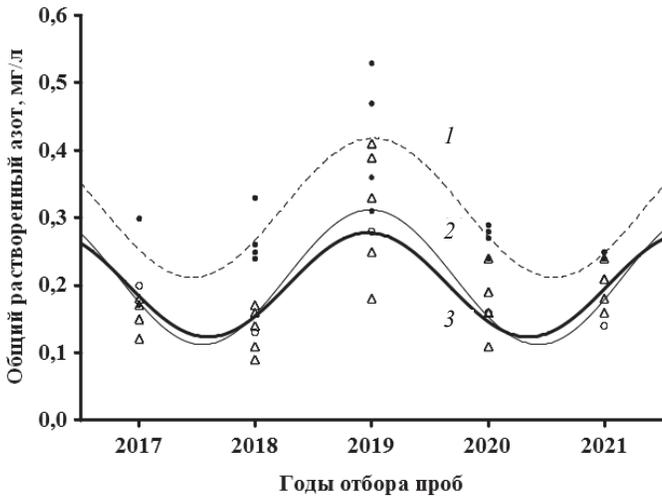


Рис. 3. Межгодовая динамика общего растворенного азота в горизонте произрастания макрофитов в 2017–2021 гг. (плюс экстраполяция): 1 — в Амурском заливе (●); 2 — в Уссурийском заливе (Δ); 3 — в прол. Старка (○)

Fig. 3. Interannual dynamics of total dissolved nitrogen in the macrophyte growth zone in 2017–2021 (plus extrapolation): 1 — in Amur Bay (●); 2 — in Ussuri Bay (Δ); 3 — in the Stark Strait (○)

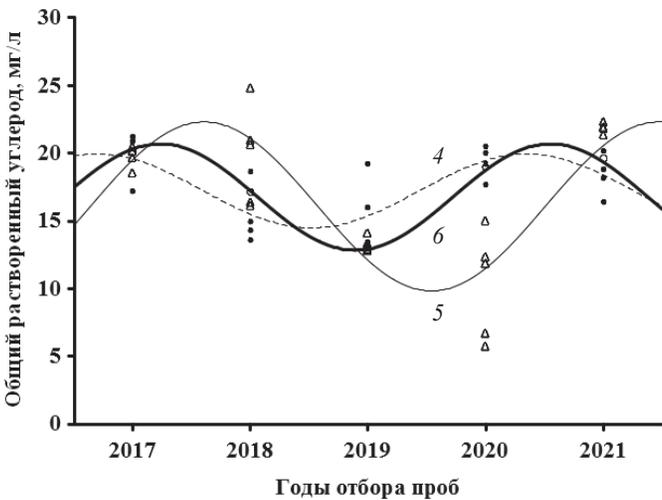


Рис. 4. Межгодовая динамика общего растворенного углерода в горизонте произрастания макрофитов в 2017–2021 гг. (плюс экстраполяция): 4 — в Амурском заливе (●); 5 — в Уссурийском заливе (Δ); 6 — в прол. Старка (○)

Fig. 4. Interannual dynamics of total dissolved carbon in the macrophyte growth zone in 2017–2021 (plus extrapolation): 4 — in Amur Bay (●); 5 — in Ussuri Bay (Δ); 6 — in the Stark Strait (○)

амплитуда отмечена для УЗ ($\approx 6,2$ мг/л). Для прол. Старка амплитуда $\approx 3,9$ мг/л и для АЗ $\approx 2,7$ мг/л. Средний уровень содержания общего растворенного углерода, относительно которого происходили гармонические колебания, в УЗ $\approx 16,1$ мг/л, в прол. Старка $\approx 16,8$, в АЗ $\approx 17,2$ мг/л.

Функции, описывающие межгодовую динамику растворенного органического углерода в Амурском и Уссурийском заливах и в прол. Старка, различаются по амплитуде, периоду и не совпадают по фазе (рис. 5). Согласно полученным моделям (7–9) (табл. 2), в 2017–2021 гг. в УЗ содержание растворенного органического углерода изменялось с периодом приблизительно 2,8 года, в прол. Старка — с периодом 3,1 года и в АЗ — с периодом 3,8 года. Наибольшая амплитуда отмечена для АЗ ($\approx 1,0$ мг/л), для УЗ амплитуда $\approx 0,7$ мг/л и для прол. Старка $\approx 0,3$ мг/л. Средний уровень содержания растворенного органического углерода, относительно которого происходили периодические колебания, в прол. Старка составил $\approx 2,0$ мг/л, в УЗ $\approx 2,1$, в АЗ $\approx 3,5$ мг/л.

Функции, описывающие межгодовую динамику растворенного неорганического углерода в Амурском и Уссурийском заливах и в прол. Старка, имеют разные периоды и амплитуды и не совпадают по фазе (рис. 6). Согласно полученным моделям (10–12) (табл. 2), в 2017–2021 гг. в прол. Старка содержание растворенного неорганического углерода изменялось с периодом приблизительно 3,3 года, в АЗ — с периодом приблизительно 3,7 года и в УЗ — с периодом 3,9 года. Наибольшая амплитуда отмечена для УЗ ($\approx 6,1$ мг/л), для прол. Старка амплитуда $\approx 4,3$ мг/л и для АЗ $\approx 3,7$ мг/л. Средний

Рис. 5. Межгодовая динамика растворенного органического углерода в горизонте произрастания макрофитов в 2017–2021 гг. (плюс экстраполяция): 7 — в Амурском заливе (●); 8 — в Уссурийском заливе (Δ); 9 — в прол. Старка (○)

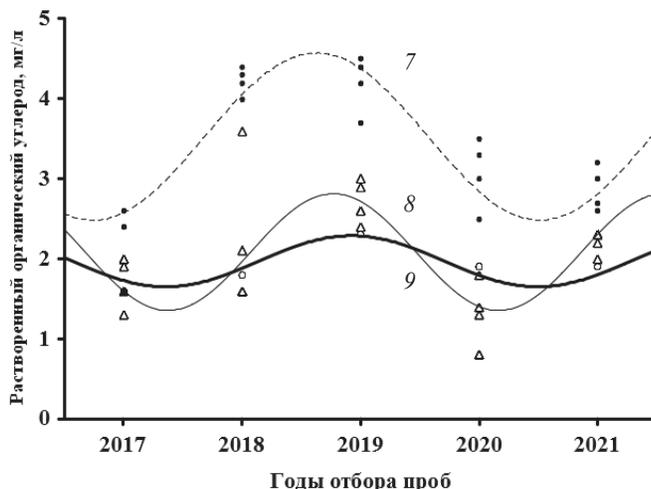


Fig. 5. Interannual dynamics of dissolved inorganic carbon in the macrophyte growth zone in 2017–2021 (plus extrapolation): 7 — in Amur Bay (●); 8 — in Ussuri Bay (Δ); 9 — in the Stark Strait (○)

Рис. 6. Межгодовая динамика растворенного неорганического углерода в горизонте произрастания макрофитов в 2017–2021 гг. (плюс экстраполяция): 10 — в Амурском заливе (●); 11 — в Уссурийском заливе (Δ); 12 — в прол. Старка (○)

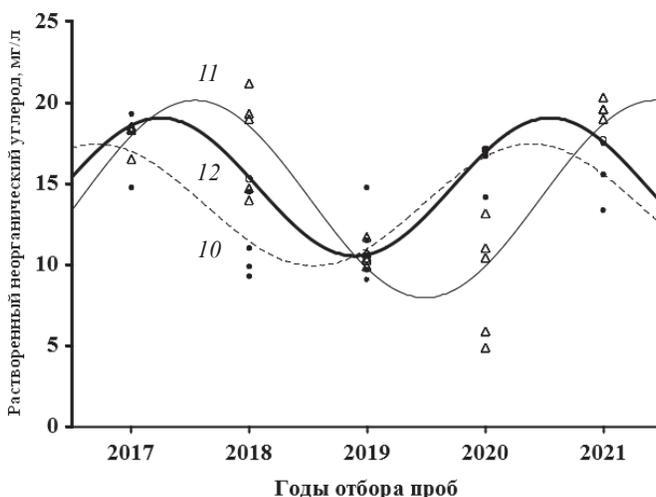


Fig. 6. Interannual dynamics of dissolved inorganic carbon in the macrophyte growth zone in 2017–2021 (plus extrapolation): 10 — in Amur Bay (●); 11 — in Ussuri Bay (Δ); 12 — in the Stark Strait (○)

уровень содержания растворенного неорганического углерода, относительно которого происходили периодические колебания, в прол. Старка составил $\approx 4,8$ мг/л, в УЗ — $\approx 14,1$, в АЗ — $\approx 13,7$ мг/л.

Подбор функциональных моделей статистическими методами выявил, что межгодовая динамика изменения содержания общих растворенных азота и углерода ($ON_{\text{раст}}$ и $OC_{\text{раст}}$) и растворенного органического и неорганического углерода ($C_{\text{орг}}$ и $C_{\text{неорг}}$) в исследованных прибрежных водах зал. Петра Великого в 2017–2021 гг. наиболее правдоподобно, достоверно и значимо может быть описана в виде периодических функций (1–12). Нелинейность изменения содержания биогенных элементов в морской среде была отмечена и ранее, например в работах Brito с соавторами [2015] и Ю.И. Зуенко и В.И. Рачкова [2015]. Полученные описания межгодовой динамики в виде периодических функций согласуются с представлением о том, что обогащение морской среды биогенными элементами тесно связано с процессами перемешивания вод или, иначе говоря, с общей циркуляцией вод. Апвеллинг и даунвеллинг, адвекция и конвекция, циклонические и антициклонические круговороты, дивергенция и конвергенция, сезонное перемешивание вод, термохалинная циркуляция, а также возмущения, вызываемые приливами, течениями, кратковременными непериодическими колебаниями уровня моря (циклоны, тайфуны, сейши), — все эти процессы перемешивания воды возбуждают в ней колебательное движение, обладающее разными периодами и амплитудой. Общая циркуляция, или осредненное движение вод в масштабе, соизмеримом с

размерами бассейна, может сохранять основные черты в течение длительного промежутка времени — сезон, год [Юрасов, Яричин, 1991]. Особенности общей циркуляции, которые представляют собой единство горизонтальных и вертикальных движений, являются следствием действия ряда крупномасштабных факторов: климатических, геоморфологических, бароклинности, водообмена с соседними водными бассейнами, взаимодействия с атмосферой и др. [Wunsch and Ferrari, 2004]. В настоящее время не созданы модели, описывающие зависимость содержания растворенных форм углерода и азота от общей динамики вод зал. Петра Великого Японского моря. По-видимому, продолжается период накопления необходимых для моделирования данных.

В частности, показано, что особенности пространственно-временной изменчивости гидрологических параметров придонных вод Амурского залива определяются горизонтальной адвекцией, контролируемой процессами апвеллинг и даунвеллинга, возникновение которых обусловлено муссонным характером климата Приморья [Тищенко и др., 2015]. Гидрологический режим Уссурийского залива в значительной мере определяется соотношением интенсивностей апвеллинг и даунвеллинга под действием стонно-нагонных ветров, характерных для муссонной циркуляции атмосферы над южным Приморьем [Семкин и др., 2012]. В целом воды зал. Петра Великого подвержены регулярному воздействию ветровых апвеллингов–даунвеллингов [Жабин и др., 1993, 2017; Зуенко, Надточий, 2004, 2018; Юрасов, Вилянская, 2010; Храпченков и др., 2014; Зуенко, Рачков, 2015; Кошелева и др., 2021].

Предполагается, что поле течений в Амурском заливе в летний период имеет значительную завихренность: на акватории АЗ могут находиться пять вихревых объектов — три антициклона и два циклона [Карнаухов, Сергеев, 2008]. В частности, в приустьевом участке АЗ расположен антициклонический вихрь, заполненный более пресной и холодной водой из р. Раздольной, которая впадает в северную часть залива, и под влиянием силы Кориолиса речная вода прижимается к западному берегу [Карнаухов, Сергеев, 2008]. Поэтому исследованные нами прибрежные акватории вдоль восточного побережья АЗ находятся в той части, где в летний период минимально влияние речного стока. Но в то же самое время обнаруженные циклонические вихри [Карнаухов, Сергеев, 2008] могут поднимать к поверхности восточного побережья залива более холодную и богатую биогенными элементами воду из нижележащих слоев.

Уссурийский залив более открыт доступу япономорских вод. Из мористой части шельфа по ложбине с западной стороны залива может входить поток Приморского течения [Карнаухов, Сергеев, 2008], являющегося постоянным. Известна общая схема постоянных течений внутри Японского (Восточного) моря, которая фактически может быть представлена как ячеистое циклоническое течение, направленное против часовой стрелки [Юрасов, Яричин, 1991; Жабин и др., 2003]. Горизонтальная структура Приморского течения имеет турбулентный характер [Юрасов, Яричин, 1991] и вихревую структуру [Пономарев и др., 2013], а вследствие действия муссонных ветров летом и осенью Приморское течение на поверхности Японского моря ослабевает и может вообще не наблюдаться [Белинский, Истошин, 1950]. Благодаря наличию мощного поверхностного Цусимского течения в виде постоянно действующей реки, поверхностные воды Японского моря являются по сути проточными [Бражников, 1904; Юрасов, Яричин, 1991; Гидрометеорология и гидрохимия морей, 2003; Kida et al., 2016; Ohshima et al., 2017; Lee et al., 2020].

Многочисленные исследования показывают наличие взаимосвязи региональных океанических колебаний с циркуляцией вод Мирового океана. Некоторые из наиболее известных глобальных осцилляций распространяются на большие территории земного шара; они включают в себя Тихоокеанское десятилетнее колебание, Южное колебание Эль-Ниньо, Североатлантическое колебание и колебание Мэддена–Джулиана [Doney, 2010; De Viron et al., 2013]. Признаки наличия глобальных осцилляций [Wunsch and Ferrari, 2004] следуют из результатов ряда исследований [Lee, McPhaden, 2008; Kim, An, 2013; Nakamura, 2013]. На мультидекадном временном масштабе (25–35 лет) показано

развитие глубокой конвекции до 1000 м и более в Атлантическом и до 400–500 м в Тихом океанах [Бышев, Орлов, 1993; Бышев и др., 2016]. Установлено наличие квазисинхронной мультидекадной осцилляции теплосодержания верхнего деятельного слоя океана, которая может синхронизировать региональные океанические осцилляции [Byshev et al., 2017; Бышев и др., 2020].

В работе Colbert и McManus [2003] представлено заключение о том, что обогащение биогенными элементами морской среды акваторий заливов в северо-западной части Тихого океана, удаленных от устьев рек, в большей степени связано не с антропогенной нагрузкой в результате эвтрофикации, а скорее с доставкой питательных веществ океаном через прибрежный апвеллинг. Преобладающая роль апвеллинга в эстуарных заливах, в том числе в окраинных морях северной части Тихого океана, по сравнению с эвтрофикацией отмечена также другими исследователями, например Prego [1993], Mackas и Harrison [1997], Chen с соавторами [2004]. Анализ среднемноголетних изменений концентраций биогенных элементов в поверхностном слое Амурского залива в 1980- и 2000-е гг. показал, что экосистема Амурского залива в летний период не проявляет сильной зависимости от процессов, связанных с сушей, таких как материковый сток, несмотря на то, что этот залив полузакрытый и в него впадает крупная река [Зуенко, Рачков, 2015].

Исследование функций (1–12), описывающих межгодовую динамику растворенных форм углерода и азота в прибрежных акваториях зал. Петра Великого, показало, что они имеют разные периоды, которые не кратны одному году. Такая цикличность колебаний определяется сложной природой формирования концентраций всех биогенных элементов для разных акваторий Амурского залива [Зуенко, Рачков, 2015] и зал. Петра Великого в целом. Это приводит к тому, что в один и тот же период отбора проб (в нашем исследовании это середина летнего сезона) мы можем наблюдать и максимальные значения (например, содержание общего растворенного азота в АЗ, УЗ и в прол. Старка в 2019 г., см. рис. 3), и минимальные значения (например, содержание общего растворенного углерода в прол. Старка в 2019 г. (см. рис. 4) или содержание растворенного органического углерода в АЗ в 2017 г. (см. рис. 5)), и промежуточные значения между минимумом и максимумом (например, содержание общего растворенного азота в АЗ, УЗ и прол. Старка в 2017, 2020 и в 2021 гг., см. рис. 3).

Гидрохимический режим определяется не только гидрологическими условиями, но и биохимическими процессами на дне и в толще водной массы. Рядом исследователей отмечена закономерность: чем выше величина первичной продукции в слое фотосинтеза, тем больше $C_{\text{орг}}$ как в водной толще, так и в верхнем слое донных осадков [Скопинцев и др., 1979; Агатова, 2017].

Средний уровень содержания растворенного $C_{\text{орг}}$ в прибрежных акваториях, прилежащих к побережью г. Владивостока, — в Амурском и Уссурийском заливах — равен соответственно $\approx 3,5$ мг/л (290 мкМ) и $\approx 2,1$ мг/л (175 мкМ), что позволяет отнести эти акватории к высокопродуктивным морским водам [Скопинцев и др., 1979; Агатова, 2017]. Прибрежные воды в прол. Старка можно отнести к среднепродуктивным (средний уровень содержания растворенного $C_{\text{орг}}$ равен $\approx 2,0$ мг/л, или 170 мкМ). Ранее было показано, что воспроизводительная способность сообществ эпифитных диатомей на тех же самых исследованных прибрежных акваториях снижается в ряду Амурский залив — Уссурийский залив — прол. Старка [Паренский, Левченко, 2018].

Сравнивая полученные нами величины среднего уровня содержания растворенного $C_{\text{орг}}$ с количественными оценками в других исследованиях, можно отметить следующее. В континентальных шельфовых водах умеренных и тропических зон содержание растворенного $C_{\text{орг}}$ изменяется в широком диапазоне: от 30 мкМ в море Росса [Carlson et al., 2000] до приблизительно 300 мкМ в западной части Черного моря [Ducklow et al., 2007] — обзор Kumari и Mohan [2018]. Результаты нашего исследования входят в этот диапазон.

Процентное соотношение общего растворенного азота от суммы общих растворенных углерода и азота в зоне обитания прибрежных растительных сообществ летом в 2017–2021 гг. на исследованных акваториях в Амурском заливе составляло 1,3–2,6 % и было в среднем в 1,4 раза выше, чем в Уссурийском заливе (0,7–2,2 %) и в прол. Старка (0,7–2,1 %). Это соответствует представлению о более высоком уровне эвтрофикации Амурского залива [Звалинский и др., 2013].

В прибрежных водах Амурского залива период изменения содержания растворенных $C_{\text{орг}}$ и $C_{\text{неорг}}$ одинаковый ($\approx 3,7$ года), в прибрежных водах в прол. Старка периоды изменения содержания $C_{\text{орг}}$ и $C_{\text{неорг}}$ близкие — 3,1 и 3,3 года, а в прибрежных водах Уссурийского залива период изменения содержания $C_{\text{орг}}$ в 1,4 раза меньше, чем период изменения $C_{\text{неорг}}$ (соответственно 2,8 и 3,9 года). Поскольку наибольшую долю в растворенном органическом веществе составляет растворенный органический углерод [Скопинцев и др., 1979], можно предположить, что в исследованных прибрежных биоценозах УЗ выше интенсивность продукционно-деструкционных процессов. Это может проявляться неустойчивым состоянием динамики численности (отсутствие предельных циклов, псевдохаос) в сообществах продуцентов, что, в частности, было показано для сообществ диатомовых водорослей эпифитона в этих же прибрежных биоценозах УЗ [Паренский, Левченко, 2018]. Эти автотрофные сообщества участвуют в биологическом углеродном насосе. Из-за неустойчивой динамики численности сообщества эпифитных диатомей дают неустойчивую (вариабельную) продукцию. Если предположить, что и сообщества других морских автотрофов в УЗ численно нестабильны, то и их продукция также неустойчива. А значит, и в целом нестабилен биологический насос, и нестабильна доля растворенного органического вещества от биологического насоса. Но процесс перемешивания, по-видимому, выравнивает и стабилизирует уровень растворенной органики. В нашем исследовании это подтверждают данные об одинаковом содержании растворенных форм азота и углерода в соседних исследованных бухтах в Уссурийском заливе (см. табл. 1, рис. 1). В прибрежной зоне бухты Стеклойной макроводоросли встречаются единично. А бухта около бывшей свалки Горностаи богата обильными сообществами макрофитов: *Ulva lactuca* Linnaeus, *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux, *Stephanocystis crassipes* (Mertens ex Turner) Draisma, Ballesteros, F. Rousseau et T. Thibaut (= *Cystoseira crassipes* (Mertens ex Turner) C. Agardh) и др.

Средние уровни растворенного $C_{\text{неорг}}$ в цепочке прол. Старка — УЗ — АЗ имеют значения соответственно 14,8 — 14,1 — 13,7 мг/л. Полученные данные не противоречат закономерностям растворимости как физико-химического процесса. CO_2 лучше растворяется в менее соленых и более холодных водах и при меньшем содержании биогенных элементов. Поэтому при одинаковой температуре воды 20 °С в прибрежных водах УЗ средний уровень $C_{\text{неорг}}$ выше, чем в прибрежных водах АЗ (средний уровень содержания $C_{\text{орг}}$ в УЗ ниже, чем в АЗ, — 2,1 мг/л < 3,5 мг/л, как и средний уровень содержания $\text{ON}_{\text{раст}}$ — 0,2 мг/л < 0,3 мг/л). А в прибрежных водах прол. Старка средний уровень $C_{\text{неорг}}$ выше по сравнению с прибрежными водами как УЗ, так и АЗ (в прол. Старка температура и соленость в период исследований такая же, как в прибрежье открытой части УЗ и АЗ, но средний уровень содержания растворенных $C_{\text{орг}}$ и ON меньше — соответственно 2,0 и 0,2 мг/л).

Растворенный неорганический углерод содержится в простых соединениях, таких как диоксид углерода, угольная кислота, бикарбонат и карбонат (CO_2 , H_2CO_3 , HCO_3^- , CO_3^{2-}), причем обычно 99 % растворенного неорганического углерода находится в форме ионов бикарбоната и карбоната [Williams, Follows, 2011].

На обмен неорганического углерода влияет целый ряд процессов, в том числе продукционных. В частности, морские автотрофные организмы (водоросли, морские травы) используют растворенный неорганический углерод для создания органического вещества путем фотосинтеза, а организмы-кальцификаторы поглощают его в процессах биоминерализации. Это, например, кокколитофорида (группа одноклеточных

планктонных гаптофитовых водорослей, образующих на поверхности известковые пластинки — кокколиты; кокколитофориды составляют до 90 % и более нанопланктона [Moheimani et al., 2012]), секреторные фораминиферы (раковинные одноклеточные животные из группы протистов [Modern Foraminifera, 2003]) и остракоды (микроскопические ракообразные, имеющие двустворчатую известковую раковину; в зал. Петра Великого обитает не менее 400 видов остракод [Шорников, Зенина, 2014]), а также различные моллюски и другие морские организмы. Средний уровень растворенного $C_{\text{неорг}}$ в прибрежных водах Амурского залива ниже, чем в прибрежных водах Уссурийского залива и прол. Старка. Проведенные ранее исследования [Павлюк и др., 2001; Tarasova, 2008; Шорников, Зенина, 2014; Тарасова и др., 2016] показали, что остракоды и секреторные фораминиферы отрицательно реагируют на эвтрофирование и в АЗ с высоким уровнем эвтрофикации отмечено наибольшее сокращение количества видов и снижение численности в сообществах этих организмов-кальцификаторов. Учитывая вышесказанное, можно предположить, что в АЗ организмы-кальцификаторы испытывают недостаток карбоната и карбонатный насос как компонент биологического насоса для твердых тканей в прибрежье залива работает менее активно.

Таким образом, анализ полученных данных на основе подбора функциональных моделей статистическими методами выявил, во-первых, высокую продуктивность прибрежных акваторий Амурского и Уссурийского заливов и среднюю продуктивность прибрежных вод в прол. Старка. Это, в частности, демонстрирует в исследованных прибрежных акваториях работу биологического насоса, ответственного за круговорот органического вещества, образованного автотрофными организмами во время фотосинтеза — насос мягких тканей. Во-вторых, установлено, что средний уровень растворенного $C_{\text{неорг}}$ в прибрежных водах Амурского залива ниже, чем в прибрежных водах Уссурийского залива и прол. Старка, что может оказывать отрицательное влияние на работу биологического карбонатного насоса, ответственного за круговорот карбоната кальция (в долгосрочной перспективе способствующего снижению концентрации CO_2 в атмосфере [Raven, 2009]).

Заключение

Межгодовая динамика изменения содержания общих растворенных азота и углерода (ON и OC) и растворенного органического и неорганического углерода ($C_{\text{орг}}$ и $C_{\text{неорг}}$), исследованная летом в зоне обитания морских прибрежных растительных сообществ в трех акваториях зал. Петра Великого Японского моря с разным уровнем эвтрофикации (Амурский залив, Уссурийский залив и прол. Старка), наиболее достоверно может быть описана в виде периодических функций. Ни одна из полученных моделей не противоречит первичным данным.

Средний уровень содержания растворенного $C_{\text{орг}}$ в прибрежных акваториях, прилежащих к побережью г. Владивостока, — Амурском заливе (высокий уровень эвтрофикации) и Уссурийском заливе (низкий уровень эвтрофикации) — равен соответственно 3,5 и 2,1 мг/л, что позволяет отнести эти акватории к высокопродуктивным морским водам. Прибрежные воды в прол. Старка (низкий уровень эвтрофикации) со средним уровнем содержания растворенного $C_{\text{орг}}$ 2,0 мг/л можно отнести к среднепродуктивным морским водам. Эти данные демонстрируют, что высокопродуктивными могут быть воды и с высоким, и с низким уровнем эвтрофикации, но повышение уровня биогенных элементов в эвфотическом слое (до не определенного в данном исследовании, но, несомненно, существующего предела) увеличивает продуктивность морских прибрежных акваторий.

Сравнение периодов изменения содержания растворенных $C_{\text{орг}}$ и $C_{\text{неорг}}$ и анализ среднего уровня $C_{\text{неорг}}$ в исследованных прибрежных водах двух заливов и пролива позволяет предположить, что в прибрежных биоценозах Уссурийского залива выше интенсивность продукционно-деструкционных процессов, а в прибрежье Амурского залива снижена активность биологического карбонатного насоса.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность водолазу НИЦМБ ДВО РАН К.К. Дудка за выполнение подводных работ при отборе проб.

The authors express their gratitude to K.K. Dudka, a diver of the NSCMБ FEB RAS, for performing underwater work during sampling.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена в рамках бюджетного финансирования.

The study has budget funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все приемлемые национальные, институциональные и международные этические принципы соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All applicable national, institutional and international ethical guidelines are implemented.

The authors declare that they have no conflict of interests.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Е.В. Левченко — планирование работ, сбор и обработка проб, получение и анализ результатов, написание статьи; Л.И. Сабитова — получение и анализ результатов, написание статьи; В.А. Паренский — анализ результатов, обсуждение; В.И. Звалинский — анализ результатов, обсуждение.

E.V. Levchenko — research planning, sample collection and processing, obtaining and analyzing results, text writing and illustrations; L.I. Sabitova — obtaining and analyzing results and text writing; V.A. Parensky — analysis of results, discussion; V.I. Zvalinsky — analysis of results, discussion.

Список литературы

Агатова А.И. Органическое вещество в морях России : моногр. — М. : ВНИРО, 2017. — 260 с.

Аржанова Н.В. Гидрохимические характеристики морского водоема как показатель уровня его биологической продуктивности // Тр. ВНИРО. — 2017. — Т. 169. — С. 104–116.

Белинский Н.А., Истошин Ю.В. Приморское течение по материалам экспедиции шхуны «Россинанте» 1936 г. // Тр. ЦИПа. — 1950. — Вып. 017. — С. 132–143.

Богоров В.Г. Биологическая трансформация и обмен энергии и веществ в океане // Океанол. — 1967. — Т. 7, вып 5. — С. 839–859.

Бражников В.К. Материалы по топографии и физической географии Николаевского рыбопромышленного района: отчет зав. рыб. промыслами при Приамур. упр. гос. имуществ (Рыбная промышленность Дальнего Востока). — СПб. : тип. В. Киршбаума, 1904. — 166 с.

Бышев В.И., Анисимов М.В., Гусев А.В. и др. О мультидекадной осцилляции тепло-содержания Мирового океана // Океанол. исслед. — 2020. — Т. 48, № 3. — С. 76–95. DOI: 10.29006/1564-2291.JOR-2020.48(3).5.

Бышев В.И., Нейман В.Г., Романов Ю.А. и др. О статистической значимости и климатической роли Глобальной атмосферной осцилляции // Океанол. — 2016. — Т. 56, № 2. — С. 179–185. DOI: 10.7868/S0030157416020039.

Бышев В.И., Орлов В.С. О природе внутритермоклинной линзы на субполярном фронте в Северной Атлантике // Океанол. — 1993. — Т. 33, № 3. — С. 340–346.

Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 8 : Японское море; вып. 1 : Гидрометеорологические условия / под ред. А.С. Васильева, Ф.С. Терзиева, А.Н. Косарева. — СПб. : Гидрометеоздат, 2003. — 400 с.

Жабин И.А., Грамм-Осипова О.Л., Юрасов Г.И. Ветровой апвеллинг у северо-западного побережья Японского моря // Метеорол. и гидрол. — 1993. — № 10. — С. 82–86.

Жабин И.А., Дмитриева Е.В., Кильматов Т.Р., Андреев А.Г. Влияние ветровых условий на изменчивость апвеллинга у побережья Приморья (северо-западная часть Японского моря) // Метеорол. и гидрол. — 2017. — № 3. — С. 58–67.

Жабин И.А., Таранова С.Н., Талли Л.Д. Промежуточные воды повышенной солености в северной части Японского моря // Метеорол. и гидрол. — 2003. — № 4. — С. 63–72.

Звалинский В.И., Тищенко П.П., Михайлик Т.А., Тищенко П.Я. Эвтрофикация зал. Петра Великого // Океанологические исследования дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана : в 2 кн. / гл. ред. В.А. Акуличев. — Владивосток : Дальнаука, 2013. — Кн. 1. — С. 260–293.

Зуенко Ю.И., Надточий В.В. Исследование влияния апвеллинга на состав и обилие мезопланктона в прибрежной зоне Японского моря // Океанол. — 2004. — Т. 44, № 4. — С. 561–569.

Зуенко Ю.И., Надточий В.В. Основные особенности сезонной и многолетней динамики сообщества зоопланктона Амурского залива (залив Петра Великого, Японское море) // Тр. ВНИРО. — 2018. — Т. 173. — С. 157–170.

Зуенко Ю.И., Рачков В.И. Климатические изменения температуры, солености и концентраций биогенных элементов в Амурском заливе Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 183. — С. 186–199. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-183-186-199.

Карнаухов А.А., Сергеев А.Ф. Структура и динамика вод залива Петра Великого летом // Современное состояние и тенденции изменения природной среды залива Петра Великого Японского моря. — М. : ГЕОС, 2008. — С. 57–73.

Кошелева А.В., Ярошук И.О., Храпченков Ф.Ф. и др. Апвеллинг на узком шельфе Японского моря в 2011 г. // Фундам. и прикл. гидрофизика. — 2021. — Т. 14, № 1. — С. 31–42. DOI: 10.7868/S2073667321010032.

Миничева Г.Г. Реакция многоклеточных водорослей на эвтрофирование экосистем // Альгология. — 1996. — Т. 6, № 3. — С. 250–257.

Миничева Г.Г. Структурно-функциональные особенности формирования сообществ морских бентосных водорослей // Альгология. — 1993. — Т. 3, № 1. — С. 3–12.

Павлюк О.Н., Преображенская Т.В., Тарасова Т.С. Межгодовые изменения в структуре сообществ мейобентоса бухты Алексева Японского моря // Биол. моря. — 2001. — Т. 27, № 2. — С. 127–132.

Паренский В.А., Левченко Е.В. Исследование свойств рекуррентных многошаговых моделей межгодовой динамики сообществ диатомовых водорослей эпифитона // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 193. — С. 99–111. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-193-99-111.

Подорванова Н.Ф., Ивашинникова Т.С., Петренко В.С., Хомичук Л.С. Основные черты гидрохимии залива Петра Великого (Японское море) : моногр. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1989. — 201 с.

Пономарев В.И., Файман П.А., Машкина И.В., Дубина В.А. Вихревая структура течений северо-западной части Японского моря // Океанологические исследования дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана : в 2 кн. / гл. ред. В.А. Акуличев. — Владивосток : Дальнаука, 2013. — Кн. 1. — С. 146–159.

Семкин П.Ю., Тищенко П.Я., Лобанов В.Б. и др. Особенности распределения гидрохимических параметров Уссурийского залива (Японское море) в летний период // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 168. — С. 152–168.

Скопинцев Б.А., Бордовский О.К., Иваненков В.Н. Углерод растворенного органического вещества // Химия океана : в 2 томах / отв. ред. О.К. Бордовский и В.Н. Иваненков. — М. : Наука, 1979. — Т. 1. — С. 251–259.

Смирнова Л.Л., Рябушко В.И., Рябушко Л.И., Бабич И.И. Влияние концентрации биогенных элементов на сообщества микроводорослей прибрежного мелководья Черного моря // Альгология. — 1999. — Т. 9, № 3. — С. 32–42.

Тарасова Т.С., Романова А.В., Плетнев С.П., Аннин В.К. Современные комплексы бентосных фораминифер в бухте Житкова (о. Русский) залива Петра Великого Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 184. — С. 158–167. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-184-158-167.

Тищенко П.П., Тищенко П.Я., Лобанов В.Б. и др. Роль даунвеллинга/апвеллинга в формировании/разрушении гипоксии придонных вод Амурского залива (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 183. — С. 156–165. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-183-156-165.

Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море : моногр. — Киев : Наук. думка, 1971. — 252 с.

Харламенко В.И. Деструкция органических соединений микроорганизмами прибрежных экосистем : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1985. — 23 с.

Храпченков Ф.Ф., Ярошук И.О., Кошелева А.В., Дубина В.А. Ветровой апвеллинг в заливе Петра Великого по спутниковым и морским наблюдениям // Исслед. Земли из космоса. — 2014. — № 3. — С. 33–40. DOI: 10.7868/S0205961414020067.

Шорников Е.И., Зенина М.А. Остракоды как индикаторы состояния и динамики водных экосистем (на примере залива Петра Великого Японского моря) : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2014. — 334 с.

Юрасов Г.И., Вилянская Е.А. Характеристики апвеллинга в заливе Петра Великого в осенне-зимний сезон 1999–2000 гг. // Метеорол. и гидрол. — 2010. — № 10. — С. 54–63.

Юрасов Г.И., Яричин В.Г. Течения Японского моря : моногр. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1991. — 172 с.

Brito A.C., Moita T., Gameiro C. et al. Changes in the Phytoplankton Composition in a Temperate Estuarine System (1960 to 2010) // Estuaries and Coasts. — 2015. — Vol. 38. — P. 1678–1691. DOI: 10.1007/s12237-014-9900-8.

Byshev V.I., Neiman V.G., Anisimov M.V. et al. Multi-decadal oscillations of the ocean active upper-layer heat content // Pure and Applied Geophysics. — 2017. — Vol. 174, no. 7. — P. 2863–2878. DOI: 10.1007/s00024-017-1557-3.

Carlson C.A., Hansell D.A., Peltzer E.T., Smith W.O. Stocks and dynamics of dissolved and particulate organic matter in the southern Ross Sea, Antarctica // Deep Sea Res. II. — 2000. — Vol. 47, Iss. 15–16. — P. 3201–3225. DOI: 10.1016/S0967-0645(00)00065-5.

Cauwet G. Organic chemistry of sea water particulates. Concepts and developments // Marine Chemistry. — 1977. — Vol. 5, Iss. 4–6. — P. 551–552. DOI: 10.1016/0304-4203(77)90040-8.

Chen C.-T.A., Andreev A., Kim K.-R., Yamamoto M. Roles of continental shelves and marginal seas in the biogeochemical cycles of the North Pacific Ocean // J. Oceanogr. — 2004. — Vol. 60. — P. 17–44. DOI: 10.1023/B:JOCE.0000038316.56018.d4.

Colbert D. and McManus J. Nutrient biogeochemistry in an upwelling-influenced estuary of the Pacific northwest (Tillamook Bay, Oregon, USA) // Estuaries. — 2003. — Vol. 26, № 5. — P. 1205–1219. DOI: 10.1007/BF02803625.

De Viron O., Dickey J.O., Ghil M. Global modes of climate variability // Geophys. Res. Lett. — 2013. — Vol. 40, Iss. 9. — P. 1832–1837. DOI: 10.1002/grl.50386.

Doney S.C. The Growing Human Footprint on Coastal and Open-Ocean Biogeochemistry // Science. — 2010. — Vol. 328, Iss. 6985. — P. 1512–1516. DOI: 10.1126/science.1185198.

Ducklow H.W., Hansell D.A., Morgan J.A. Dissolved organic carbon and nitrogen in the Western Black Sea // Marine Chemistry. — 2007. — Vol. 105, Iss. 1–2. — P. 140–150. DOI: 10.1016/j.marchem.2007.01.015.

Hillebrand H., Worm B., Lotze H.K. Marine microbenthic community structure regulated by nitrogen loading and grazing pressure // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2000. — Vol. 204. — P. 27–38. DOI: 10.3354/meps204027.

Kida S., Qiu B., Yang J., and Lin X. The annual cycle of the Japan Sea throughflow // J. Phys. Oceanogr. — 2016. — Vol. 46, Iss. 1. — P. 23–39. DOI: 10.1175/JPO-D-15-0075.1.

Kim H., An S.-I. On the subarctic North Atlantic cooling due to global warming // Theor. Appl. Climatol. — 2013. — Vol. 114, № 1–2. — P. 9–19. DOI: 10.1007/s00704-012-0805-9.

Kumari R.K. and Mohan P.M. Review on dissolved organic carbon and particulate organic carbon in marine environment // Ilmu Kelautan. — 2018. — Vol. 23(1). — P. 25–36. DOI: 10.14710/ik.ijms.23.1.25-36.

Lee M., Kim J.H., Kim Y. et al. Specific oceanographic characteristics and phytoplankton responses influencing the primary production around the Ulleung Basin area in spring // Acta Oceanol. Sin. — 2020. — Vol. 39, Iss. 2. — P. 107–122. DOI: 10.1007/s13131-020-1545-9.

Lee T., McPhaden M.J. Decadal phase change in large-scale sea level and winds in the Indo-Pacific region at the end of the 20th Century // Geophys. Res. Lett. — 2008. — Vol. 35, Iss. 1. Art. ID L01605. DOI: 10.1029/2007GL032419.

Mackas D. L. and Harrison P.J. Nitrogenous nutrient sources and sinks in the Juan de Fuca Strait/Strait of Georgia/Puget Sound estuarine system: Assessing the potential for eutrophication // Estuarine, Coastal and Shelf Science. — 1997. — Vol. 44, Iss. 1. — P. 1–21. DOI: 10.1006/ecss.1996.0110.

Middelburg J.J. The Return from Organic to Inorganic Carbon // Marine Carbon Biogeochemistry. A Primer for Earth System Scientists : Springer Briefs in Earth System Sciences. — Cham, Germany : Springer, 2019. — P. 37–56. DOI: 10.1007/978-3-030-10822-9_3.

Modern Foraminifera / ed. Gupta B.K.S. — Boston : Kluwer Academic Publishers, 2003. — 382 p.

Moheimani N.R., Webb J.P., Borowitzka M.A. Bioremediation and other potential applications of coccolithophorid algae: A review // *Algal Res.* — 2012. — Vol. 1, Iss 2. — P. 120–133. DOI: 10.1016/j.algal.2012.06.002.

Nakamura M. Greenland sea surface temperature change and accompanying changes in the Northern Hemispheric climate // *Journ. of Climate.* — 2013. — Vol. 26, Iss. 21. — P. 8576–8596. DOI: 10.1175/JCLI-D-12-00435.1.

NOWPAP CEARAC 2011 : Integrated report on eutrophication assessment in selected sea areas in the NOWPAP region: evaluation of the NOWPAP Common Procedure. — 2011. — 116 p. http://www.cearac-project.org/cearac-project/integrated-report/eut_2011.pdf

Ohshima K.I., Simizu D., Ebuchi N. et al. Volume, heat, and salt transports through the Soya Strait and their seasonal and interannual variations // *J. Phys. Oceanogr.* — 2017. — Vol. 47, Iss. 5. — P. 999–1019. DOI: 10.1175/JPO-D-16-0210.1.

Pollard J.H. A handbook of numerical and statistical techniques: with examples mainly from the life sciences. — N.Y. : Cambridge Univ. Press, 1979. — 368 p.

Prego R. Biogeochemical pathways of phosphate in a Galician Ria (north-western Iberian Peninsula) // *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* — 1993. — Vol. 37, Iss. 5. — P. 437–451. DOI: 10.1006/ecss.1993.1066,

Raven J.A. Contributions of anoxygenic and oxygenic phototrophy and chemolithotrophy to carbon and oxygen fluxes in aquatic environments // *Aquat. Microb. Ecol.* — 2009. — Vol. 56. — P. 177–192. DOI: 10.3354/ame01315.

Schumacher B.A. Methods for the determination of total organic carbon (TOC) in soils and sediments: ecological risk assessment support center. — U.S. Environmental Protection Agency, 2002. — 23 p.

Smith S.V. Marine macrophytes as a global carbon sink // *Science.* — 1981. — Vol. 211, Iss. 4484. — P. 838–840. DOI: 10.1126/science.211.4484.838.

Smith S.V., Buddemeier R.W., Wulff F. et al. C, N, P fluxes in the coastal zone // Crossland C.J., Kremer, H.H., Lindeboom, H.J. et al. (eds) *Coastal fluxes in the Anthropocene : Global Change — The IGBP Series.* — Berlin : Springer, 2005. — P. 95–143. DOI: 10.1007/3-540-27851-6_3.

Tarasova T.S. Long-term variations in the composition and distribution of recent benthic Foraminifera in the northern part of Amursky Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan) // *Ecological studies and the state of the ecosystem of Amursky Bay and estuarine zone of the Razdolnaya river (Sea of Japan).* — Vladivostok : Dalnauka, 2008. — Vol. 1. — P. 186–207.

Williams R.G., Follows M.J. *Ocean Dynamics and the Carbon Cycle. Principles and Mechanisms.* — Cambridge : University Press, 2011. — 404 p. DOI: 10.1017/CBO9780511977817.

Wunsch C. and Ferrari R. Vertical mixing, energy, and the general circulation of the oceans // *Annu. Rev. Fluid Mech.* — 2004. — Vol. 36. — P. 281–314. DOI: 10.1146/annurev.fluid.36.050802.122121.

References

Agatova, A.I., *Organicheskoye veshchestvo v moryakh Rossii* (Organic Matter in the Seas of Russia), Moscow: VNIRO, 2017.

Arzhanova, N.V., Hydrochemical parameters of marine basins as indicators of its biological productivity, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 169, pp. 104–116.

Belinskii, N.A. and Istoshin, Yu.V., Liman Current inferred from materials of expedition aboard the schooner Rossinante in 1936, *Tr. Tsent. Inst. Prognozov*, Moscow: Gidrometeoizdat, 1950, vol. 17, pp. 132–143.

Bogorov, V.G., Biological transformation and exchange of energy and substances in the ocean, *Oceanology*, 1967, vol. 7, no. 5, pp. 839–859.

Brazhnikov, V.K., Materials on the topography and physical geography of the Nikolaev fishing industry region, in *Rybnaya promyshlennost' Dal'nego Vostoka* (Fishing industry of the Far East), St. Petersburg: tipografiya V. Kirshbauma, 1904.

Byshev, V.I., Anisimov, M.V., Gusev, A.V., Gruzinov, V.M., and Sidorova, A.N., On the multi-decadal oscillation of the heat content of the World Ocean, *Oceanological studies*, 2020, vol. 48, no. 3, pp. 76–95. doi 10.29006/1564-2291.JOR-2020.48(3).5

Byshev, V.I., Neiman, V.G., Romanov, Y.A., Serykh, I.V., and Sonechkin, D.M., Statistical and Climatological Significance of Global Atmospheric Oscillation, *Oceanology*, 2016, vol. 56, no. 2, pp. 165–171. doi 10.7868/S0030157416020039

Byshev, V.I. and Orlov, V.S., On the nature of the intra-thermocline lens at the subpolar front in the North Atlantic, *Oceanology*, 1993, vol. 33, no. 3, pp. 340–346.

Gidrometeorologiya i gidrokimiya morei. T. 8. Japonskoe more (Hydrometeorology and Hydrochemistry of Seas, vol. 8: Sea of Japan), Vasilyev, A.S., Terziev, F.S., Kosarev, A.N., Eds, St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 2003, no. 1,

Zhabin, I.A., Gramm-Osipova, O.L., and Yurasov, G.I., Wind upwelling off the northwest coast of the Sea of Japan, *Meteorology and Hydrology*, 1993, no. 10, pp. 82–86.

Zhabin, I.A., Dmitrieva, E.V., Andreev, A.G., and Kil'matov, T.R., Wind effects on the upwelling variability in the coastal zone of Primorye (the Northwest of the Sea of Japan), *Russ. Meteorol. Hydrol.*, 2017, vol. 42, no. 3, pp. 181–188. doi 10.3103/S1068373917030050

Zhabin, I.A., Taranova, S.N., and Talley, L.D., High-salinity intermediate water in the northern part of the Japan Sea, *Russ. Meteorol. Hydrol.*, 2003, no. 4, pp. 45–52.

Zvalinskii, V.I., Tishchenko, P.P., Mikhailik, T.A., and Tishchenko, P.Ya., Eutrophication of Peter the Great Bay, in *Okeanologicheskie issledovaniya dal'nevostochnykh morei i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana* (Oceanological Studies of the Far Eastern Seas and the Northwestern Pacific Ocean), 2 vols., Akulichev, V.A., ed., Vladivostok: Dal'nauka, 2013, vol. 1, pp. 260–293.

Zuenko, Yu.I. and Nadtochii, V.V., A study of the upwelling effect on the mesoplankton abundance and composition in the coastal zone of the Sea of Japan, *Oceanology*, 2004, vol. 44, no. 4, pp. 526–534.

Zuenko, Yu.I. and Nadtochii, V.V., General features of seasonal and interannual dynamics for the zooplankton community in the Amur Bay (Peter the Great Bay, Japan Sea), *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 173, pp. 157–168. doi 10.36038/2307-3497-2018-173-157-170

Zuenko, Yu.I. and Rachkov, V.I., Climatic changes of temperature, salinity and nutrients in the Amur Bay of the Japan Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 143, pp. 186–199. doi 10.26428/1606-9919-2015-183-186-199

Karnaukhov, A.A. and Sergeev, A.F., Structure and dynamics of waters in the Peter the Great Bay in summer, in *Sovremennoe sostoyanie i tendentsii izmeneniya prirodnoi sredy zaliva Petra Velikogo Yaponskogo morya* (Current State and Trends in the Natural Environment of Peter the Great Bay, Sea of Japan), Moscow: GEOS, 2008, pp. 57–73.

Kosheleva, A.V., Yaroshchuk, I.O., Khrapchenkov, F.F., Pivovarov, A.A., Samchenko, A.N., Shvyrev, A.N., and Korotchenko, R.A., Upwelling on the narrow shelf of the Sea of Japan in 2011, *Fundam. Prikl. Gidrofizika*, 2021, vol. 14, no. 1, pp. 31–42. doi 10.7868/S2073667321010032

Minicheva, G.G., Reaction of multicellular algae to eutrophication of ecosystems, *Al'gologiya*, 1996, vol. 6, no. 3, pp. 250–257.

Minicheva, G.G., Structural and functional features of the formation of marine benthic algae communities, *Al'gologiya*, 1993, vol. 3, no. 1, pp. 3–12.

Pavlyuk, O.N., Preobrazhenskaya, T.V., and Tarasova, T.S., Annual changes in meiobenthos community structure in Alekseev Bight, Sea of Japan, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2001, vol. 27, no. 2, pp. 105–110. doi 10.1023/A:1016699331438

Parensky, V.A. and Levchenko, E.V., A Study of the Properties of the Multi-Step Recurrent Models for the Interannual Dynamics of Epiphytic Diatom Communities, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2018, vol. 44, no. 7, pp. 580–591. doi 10.1134/S1063074018070064

Podorvanova, N.F., Ivashinnikova, T.S., Petrenko, V.S., and Khomichuk, L.S., *Osnovnye cherty gidrokhimii zaliva Petra Velikogo (Yaponskoye more)* (Main Features of Hydrochemistry of Peter the Great Bay (Sea of Japan)), Vladivostok: Dal'nevost. Otd. Akad. Nauk SSSR, 1989.

Ponomarev, V.I., Fayman, P.A., Mashkina, I.V., and Dubina, V.A., Vortex structure of current in the north-western Sea of Japan, in *Okeanologicheskie issledovaniya dal'nevostochnykh morei i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana* (Oceanological Studies of the Far Eastern Seas and the Northwestern Pacific Ocean), 2 vols, Akulichev, V.A., ed., Vladivostok: Dal'nauka, 2013, vol. 1, pp. 146–159.

Semkin, P.Ju., Tishchenko, P.Ya., Lobanov, V.B., Sergeev, A.F., Tishchenko, P.P., Koltunov, A.M., Sagalaev, S.G., Chichkin, R.V., Shvetsova, M.G., and Pavlova, G.Yu., Features of chemical parameters distribution in the Ussuri Bay (Japan Sea) in summer season, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 168, pp. 152–168.

Skopincev, B.A., Bordovskij, O.K., and Ivanenkov, V.N., Carbon of dissolved organic matter, in *Khimiya okeana* (Ocean Chemistry), Bordovskij, O.K. and Ivanenkov, V.N., eds, Moscow: Nauka, 1979, vol. 1, pp. 251–259.

Smyrnova, L.L., Ryabushko, V.I., Ryabushko, L.I., and Babich, I.I., The influence of the content of nutrients on microalgae communities of coastal shallows of the Black Sea, *Al'gologiya*, 1999, vol. 9, no. 3, pp. 32–42.

Tarasova, T.S., Romanova, A.V., Pletnev, S.P., and Annin, V.K., Modern assemblages of benthic foraminifera in the Zhitkov Bay (Russky Island) of Peter the Great Bay, Japan Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 184, pp. 158–167. doi 10.26428/1606-9919-2016-184-158-167

Tishchenko, P.P., Tishchenko, P.Ya., Lobanov, V.B., Sergeev, A.F., and Semkin, P.Yu., Role of downwelling/upwelling in formation/destruction of hypoxia in the bottom waters of the Amur Bay (Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 183, pp. 156–165. doi 10.26428/1606-9919-2015-183-156-165

Hailov, K.M., *Ekologicheskii metabolizm v more* (Ecological Metabolism in the Sea), Kiev: Naukova Dumka, 1971.

Harlamenko, V.I., Destruction of organic compounds by microorganisms of coastal ecosystems, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 1985.

Khrapchenkov, F.F., Yaroshchuk, I.O., Kosheleva, A.V., and Dubina, V.A., Wind-Induced Upwelling in Peter the Great Bay as Inferred from Satellite and Instrumental Data, *Issledovaniye Zemli iz kosmosa*, 2014, no. 3, pp. 33–40. doi 10.7868/S0205961414020067

Schornikov, E.I. and Zenina, M.A., *Ostrakody kak indikatory sostoyaniya i dinamiki vodnykh ekosistem (na primere zaliva Petra Velikogo Yaponskogo morya)* (Ostracods as Indicators of Conditions and Dynamics of Water Ecosystems (on the Example of Peter the Great Bay, Sea of Japan)), Vladivostok: Dalnauka, 2014.

Yurasov, G.I. and Vilyanskaya, E.A., Upwelling characteristics in the Peter the Great Bay in fall-winter season of 1999–2000, *Russ. Meteorol. Hydrol.*, 2010, no. 35, pp. 687–694. doi 10.3103/S1068373910100067

Yurasov, G.I. and Yarichin, V.G., *Techeniya Yaponskogo morya* (Currents of the Sea of Japan), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1991.

Brito, A.C., Moita, T., Gameiro, C., Silva, T., Anselmo, T., and Brotas, V., Changes in the Phytoplankton Composition in a Temperate Estuarine System (1960 to 2010), *Estuaries and Coasts*, 2015, vol. 38, pp. 1678–1691. doi 10.1007/s12237-014-9900-8

Byshev, V.I., Neiman, V.G., Anisimov, M.V., Gusev, A.V., Serykh, I.V., Sidorova, A.N., Figurkin, A.L., and Anisimov, I.M., Multi-decadal oscillations of the ocean active upper-layer heat content, *Pure Appl. Geophys.*, 2017, vol. 174, no. 7, pp. 2863–2878. doi 10.1007/s00024-017-1557-3

Carlson, C.A., Hansell, D.A., Peltzer, E.T., and Smith, W.O., Stocks and dynamics of dissolved and particulate organic matter in the southern Ross Sea, Antarctica, *Deep Sea Res., Part II*, 2000, vol. 47, no. 15–16, pp. 3201–3225. doi 10.1016/S0967-0645(00)00065-5

Cauwet, G., Organic chemistry of sea water particulates. Concepts and developments, *Marine Chemistry*, 1977, vol. 5, no. 4–6, pp. 551–552. doi 10.1016/0304-4203(77)90040-8

Chen, C.-T.A., Andreev, A., Kim, K.-R., and Yamamoto, M., Roles of continental shelves and marginal seas in the biogeochemical cycles of the North Pacific Ocean, *J. Oceanogr.*, 2004, vol. 60, pp. 17–44. doi 10.1023/B:JOCE.0000038316.56018.d4

Colbert, D. and McManus, J., Nutrient biogeochemistry in an upwelling-influenced estuary of the Pacific Northwest, *Estuaries*, 2003, vol. 26, no. 5, pp. 1205–1219. doi 10.1007/BF02803625

De Viron, O., Dickey, J.O., and Ghil, M., Global modes of climate variability, *Geophys. Res. Lett.*, 2013, vol. 40, pp. 1832–1837. doi 10.1002/grl.50386

Doney, S.C., The Growing Human Footprint on Coastal and Open-Ocean Biogeochemistry, *Science*, 2010, vol. 328, no. 6985, pp. 1512–1516. doi 10.1126/science.1185198

Ducklow, H.W., Hansell, D.A., and Morgan, J.A., Dissolved organic carbon and nitrogen in the Western Black Sea, *Marine Chemistry*, 2007, vol. 105, no. 1–2, pp. 140–150. doi 10.1016/j.marchem.2007.01.015

Hillebrand, H., Worm, B., and Lotze, H.K., Marine microbenthic community structure regulated by nitrogen loading and grazing pressure, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2000, vol. 204, pp. 27–38. doi 10.3354/meps204027

Kida, S., Qiu, B., Yang, J., and Lin, X., The annual cycle of the Japan Sea throughflow, *J. Phys. Oceanogr.*, 2016, vol. 46, no. 1, pp. 23–39. doi 10.1175/JPO-D-15-0075.1

Kim, H. and An, S.-I., On the subarctic North Atlantic cooling due to global warming, *Theor. Appl. Climatol.*, 2013, vol. 114, no. 1–2, pp. 9–19. doi 10.1007/s00704-012-0805-9

Kumari, R.K. and Mohan, P.M., Review on dissolved organic carbon and particulate organic carbon in marine environment, *Ilmu Kelautan*, 2018, vol. 23, no. 1, pp. 25–36. doi 10.14710/ik.ijms.23.1.25-36

Lee, M., Kim, J.H., Kim, Y., Park, C.H., Shin, K., and Baek, S.H., Specific oceanographic characteristics and phytoplankton responses influencing the primary production around the Ulleung Basin area in spring, *Acta Oceanol. Sin.*, 2020, vol. 39, no. 2, pp. 107–122. doi 10.1007/s13131-020-1545-9

Lee, T. and McPhaden, M.J., Decadal phase change in large-scale sea level and winds in the Indo-Pacific region at the end of the 20th Century, *Geophys. Res. Lett.*, 2008, vol. 35. Art. ID L01605. doi 10.1029/2007GL032419

Mackas, D.L. and Harrison, P.J., Nitrogenous nutrient sources and sinks in the Juan de Fuca Strait/Strait of Georgia/Puget Sound estuarine system: Assessing the potential for eutrophication, *Estuarine, Coastal Shelf Sci.*, 1997, vol. 44, no. 1, pp. 1–21. doi 10.1006/ecss.1996.0110

Middelburg, J.J., The Return from Organic to Inorganic Carbon, in *Marine Carbon Biogeochemistry. A Primer for Earth System Scientists*: Springer Briefs in Earth System Sciences, Cham, Germany: Springer, 2019, pp. 37–56. doi: 10.1007/978-3-030-10822-9_3

Modern Foraminifera, Gupta, B.K.S., ed., Boston: Kluwer Academic Publishers, 2003.

Moheimani, N.R., Webb, J.P., and Borowitzka, M.A., Bioremediation and other potential applications of coccolithophorid algae: A review, *Algal Res.*, vol. 1, no. 2, pp. 120–133. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2012.06.002>

Nakamura, M., Greenland sea surface temperature change and accompanying changes in the North Hemispheric climate, *J. Clim.* 2013, vol. 26, pp. 8576–8596. doi 10.1175/JCLI-D-12-00435.1

NOWPAP CEARAC 2011: Integrated report on eutrophication assessment in selected sea areas in the NOWPAP region: evaluation of the NOWPAP Common Procedure, 2001. http://www.cearac-project.org/cearac-project/integrated-report/eut_2011.pdf

Ohshima, K.I., Simizu, D., Ebuchi, N., Morishima, S., and Kashiwase, H., Volume, heat, and salt transports through the Soya Strait and their seasonal and interannual variations, *J. Phys. Oceanogr.*, 2017, vol. 47, pp. 999–1019. doi 10.1175/JPO-D-16-0210.1

Pollard, J.H., *A Handbook of Numerical and Statistical Techniques: with Examples Mainly from the Life Sciences*, N.Y.: Cambridge Univ. Press, 1979.

Prego, R., Biogeochemical pathways of phosphate in a Galician Ria (north-western Iberian Peninsula), *Estuarine, Coastal Shelf Sci.*, 1993, vol. 37, no. 5, pp. 437–451. doi 10.1006/ecss.1993.1066

Raven, J.A., Contributions of anoxygenic and oxygenic phototrophy and chemolithotrophy to carbon and oxygen fluxes in aquatic environments, *Aquat. Microb. Ecol.*, 2009, vol. 56, pp. 177–192. doi 10.3354/ame01315

Schumacher, B.A., *Methods for the determination of total organic carbon (TOC) in soils and sediments: ecological risk assessment support center*, U.S. Environmental Protection Agency, 2002.

Smith, S.V., Marine macrophytes as a global carbon sink, *Science*, 1981, vol. 211, pp. 838–840. doi 10.1126/science.211.4484.838

Smith, S.V., Buddemeier, R.W., Wulff, F., Swaney, D.P., Camacho-Ibar, V.F., David, L.T., Dupra, V.C., Kleypas, J.A., San Diego-McGlone, M.L., McLaughlin, C., and Sandhei, P., C, N, P fluxes in the coastal zone, in *Coastal Fluxes in the Anthropocene*, Crossland, C.J., Kremer, H.H., Lindeboom, H.J., Marshall Crossland, J.I., Le Tissier, M.D.A., eds, Berlin: Springer, 2005, pp. 95–143. doi 10.1007/3-540-27851-6_3

Tarasova, T.S., Long-term variations in the composition and distribution of recent benthic Foraminifera in the northern part of Amursky Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan), *Ecological Studies and the State of the Ecosystem of Amursky Bay and Estuarine Zone of the Razdolnaya River (Sea of Japan)*, Vladivostok: Dal'nauka, 2008. vol. 1, pp. 186–207.

Williams, R.G. and Follows, M.J., *Ocean Dynamics and the Carbon Cycle. Principles and Mechanisms*, Cambridge: University Press, 2011. doi 10.1017/CBO9780511977817

Wunsch, C. and Ferrari, R., Vertical mixing, energy, and the general circulation of the oceans, *Annu. Rev. Fluid Mech.*, 2004, vol. 36, pp. 281–314. doi 10.1146/annurev.fluid.36.050802.122121

User's manual: Total organic carbon analyzer TOC-LCPH/CPN, Shimadzu Corporation, 2011–2014. https://www.shimadzu.com/an/sites/shimadzu.com.an/files/pim/pim_document_file/brochures/10330/415_c391e079g.pdf

Поступила в редакцию 11.04.2023 г.

После доработки 29.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

The article was submitted 11.04.2023; approved after reviewing 29.05.2023;
accepted for publication 30.05.2023

**АКВАКУЛЬТУРА
AQUACULTURE**

Научная статья

УДК 639.3.05(470.6)**DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-413-426****EDN: XNWNOL****АКВАКУЛЬТУРА НА ЮГЕ РОССИИ****А.Н. Макоедов¹, Г.Г. Матишов^{1,2}, Е.Н. Пономарева¹, С.В. Бердников^{1*}**¹ Южный научный центр РАН,

344006, г. Ростов-на-Дону, просп. Чехова, 41;

² Донской государственной технической университет,

344003, г. Ростов-на-Дону, площадь Гагарина, 1

Аннотация. Стратегия развития агропромышленного и рыбохозяйственного комплексов Российской Федерации на период до 2030 г. предполагает увеличение объемов аквакультурной продукции до 618 тыс. т. Объемы производства рыболовной продукции в Южном и Северо-Кавказском федеральных округах необходимо довести до 200 тыс. т, для чего валовые показатели должны ежегодно увеличиваться примерно на 9 %. Фактические же темпы прироста почти в 2,5 раза меньше плановых. Государственная поддержка аквакультуры посредством создания крупных промышленных хозяйств, использующих теплые сбросные воды предприятий, помогла бы решению поставленных задач. Дальнейшему развитию аквакультуры в южных регионах России могла бы способствовать организация государственной структуры, обеспечивающей практическое взаимодействие между хозяйствующими субъектами, исполнительными органами власти, научными и образовательными учреждениями.

Ключевые слова: аквакультура, товарное рыболоводство, карповые рыбы, карп, сазан, амур, толстолобик, форель, осетровые рыбы

Для цитирования: Макоедов А.Н., Матишов Г.Г., Пономарева Е.Н., Бердников С.В. Аквакультура на юге России // Изв. ТИПРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 413–426. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-413-426. EDN: XNWNOL.

* *Макоедов Анатолий Николаевич, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, totak06@mail.ru, ORCID 0000-0002-8866-1828; Матишов Геннадий Григорьевич, доктор географических наук, академик РАН, научный руководитель, matishov_ssc-ras@ssc-ras.ru, ORCID 0000-0003-4430-5220; Пономарева Елена Николаевна, доктор биологических наук, заведующая отделом, kafavb@mail.ru, ORCID 0000-0002-6220-125X; Бердников Сергей Владимирович, доктор географических наук, директор, berdnikovsv@yandex.ru, ORCID 0000-0002-3095-5532.*

Aquaculture in the South of Russia

A.N. Makoedov*, G.G. Matishov**, E.N. Ponomareva***, S.V. Berdnikov****

*-**** Southern Scientific Center of the Russian Academy of Sciences,

Chekhov Ave., 41, Rostov-on-Don, 344006, Russia

** Don State Technical University, Gagarin Sq., 1, Rostov-on-Don, 344003, Russia

* D.Biol., leading researcher, tomak06@mail.ru, ORCID 0000-0002-8866-1828

** D.Geogr., academician of the Russian Academy of Sciences, science supervisor, matishov_ssc-ras@ssc-ras.ru, ORCID 0000-0003-4430-5220

*** D.Biol., head of department, kafavb@mail.ru, ORCID 0000-0002-6220-125X

**** D.Geogr., director, berdnikovsv@yandex.ru, ORCID 0000-0002-3095-5532

Abstract. The strategy for development of agro-industrial and fishery complexes of the Russian Federation for the period up to 2030 focuses the domestic fish industry to increasing the volume of aquaculture products up to 618 thousand tons. With a proportional distribution of the regional load, the volume of seafood production in the Southern and the North Caucasian Federal Districts should be increased to 200 thousand tons by 2030. To achieve this level, the volume must increase by about 9 % annually that is almost 2.5 times higher than the actual gains. The problem can be solved with state support for development of large industrial farms that use warm wastewater from power plants or other industries. Further progressive development of aquaculture in the southern regions of Russia could be facilitated by creation of a state structure that provides practical interaction between enterprises, executive authorities, scientific and educational institutions.

Keywords: aquaculture, commercial fish farming, cyprinids, carp, common carp, grass carp, silver carp, trout, sturgeon

For citation: Makoedov A.N., Matishov G.G., Ponomareva E.N., Berdnikov S.V. Aquaculture in the South of Russia, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 413–426. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-413-426. EDN: XNWNOL.

Введение

Мировое производство аквакультурной продукции (с учетом водорослей) с 2013 г. превышает объемы продукции рыболовства. Некоторые эксперты связывают активное развитие рыболовства с исчерпанием потенциала рыболовства, обусловленным подрывом запасов традиционных объектов промысла и ухудшением общего экологического состояния Мирового океана [Марковцев, 2008; Состояние..., 2020, 2022*]. Под влиянием подобных заключений государства-члены ООН достигли соглашения о защите морского биоразнообразия в международных водах. В случае принятия такого документа две трети Мирового океана могут быть отнесены к охраняемым территориям [<https://fishnews.ru/news/46717>].

Флюктуации (увеличения и сокращения) численности животных с течением времени обычны в живой природе. У промысловых гидробионтов такие флюктуации в подавляющем большинстве случаев связаны с исторически сложившейся естественной ритмикой динамики численности. Катастрофические явления подобного рода довольно редки и они, как правило, носят локальный характер. При непредвзятом отношении нет оснований экстраполировать отдельные случаи необратимого истощения запасов на общее состояние водных биоресурсов, определяющих валовые показатели современного рыболовства.

Приоритетное внимание к аквакультуре обусловлено не глобальным снижением ресурсного потенциала Мирового океана, а экономическими и социальными преиму-

* Состояние мирового рыболовства и аквакультуры — 2020. Меры по повышению устойчивости. Рим : ФАО, 2020. <https://doi.org/10.4060/ca9229ru>.; Состояние мирового рыболовства и аквакультуры — 2022. На пути к «голубой» трансформации. Рим : ФАО, 2022. <https://doi.org/10.4060/cc0461ru>.

ществами товарного выращивания гидробионтов перед рыболовством. Особо значимы такие преимущества в районах наиболее массового скопления населения [Макоедов и др., 2023]. Опыт Китая и ряда других стран Юго-Восточной Азии — лидеров мировой аквакультуры — свидетельствует о том, что стремительное развитие и процветание товарного рыбоводства было обусловлено прежде всего очень благоприятными климатическими условиями, избытком местной дешевой рабочей силы, емким и неприязательным к качеству производимой аквакультурной продукции внутренним рынком потребления [Макоедов, 2006, 2015; Макоедов, Кожемяко, 2007]. При этом, как правило, именно в этих относительно небольших районах Мирового океана, исторически не представлявших особого значения для крупномасштабного промышленного рыболовства, более всего были подорваны естественные запасы водных биоресурсов под воздействием практически нерегулируемого кустарного прибрежного промысла [Бочаров, 2016]. Важную роль играют технологии промышленного культивирования ценных гидробионтов, обеспечивающие приемлемые экономические показатели [Тылик, 2014].

Берега России омывают 13 морей. Наша страна с общей площадью озер 20 млн га и площадью водохранилищ 5 млн га находится на первом месте в мире по запасам пресных вод. Такое богатство водных объектов нередко порождает иллюзию неограниченных перспектив наращивания объемов товарного выращивания гидробионтов в нашей стране. Однако более 80 % территории России находится за пределами зон продуктивного рыбоводства [Макоедов, 2006; Коротаев, 2007]. Трудности на пути развития аквакультуры создают различные проявления хозяйственной деятельности на водных объектах (строительство и эксплуатация гидротехнических сооружений, изъятие стока рек на нужды сельского хозяйства, загрязнение промышленными и бытовыми стоками).

Для успешного развития товарного рыбоводства в России сформирован довольно внушительный перечень нормативных правовых документов аквакультурной направленности.

Только в нынешнем столетии принято 8 федеральных законов, 15 постановлений Правительства Российской Федерации, около 40 приказов различных федеральных органов исполнительной власти, в той или иной мере регулирующих рыбоводство в нашей стране. Кроме того, на федеральном уровне разработали и утвердили 3 стратегии и 2 программы, определяющие развитие аквакультуры. Однако столь высокая нормотворческая активность не привела к получению сопоставимых практических результатов. Даже с учетом завидной смекалки, проявленной при оптимизации данных статистической отчетности, декларируемый вклад аквакультуры в общее производство отечественной рыбопродукции не превышает 7–8 %.

В силу географического положения традиционно особую роль играли южные регионы России, расположенные в наиболее благоприятных для отечественного товарного выращивания водных биоресурсов 5–6 рыбоводных зонах. Именно с югом России в значительной мере обычно связывали дальнейшие перспективы развития пресноводной и морской аквакультуры [Моисеев и др., 1985; Мамонтов, 1998; Данилов, 2010; Матишов и др., 2010, 2012; Матишов, Пономарева, 2012, 2014; Скляров и др., 2013; Чуприна, Щеголькова, 2015; Васильева и др., 2016]. Правда, в последнее время наиболее активно идет развитие аквакультуры в Северо-Западном и Дальневосточном федеральном округах.

Распоряжением Правительства РФ от 08.09.2022 № 2567-р утверждена «Стратегия развития агропромышленного и рыбохозяйственного комплексов Российской Федерации на период до 2030 года» (далее Стратегия—2030). Она ориентирует рыбную отрасль на увеличение объемов аквакультурной продукции к обозначенному сроку до 618 тыс. т.

Цель предлагаемой работы — оценить потенциальные возможности юга России в плане достижения целевых ориентиров Стратегии—2030, акцентировать внимание на существующих противоречиях и предложить меры по их преодолению.

Материалы и методы

Проанализированы сведения, характеризующие состояние мировой, отечественной и региональной аквакультур, представленные на официальных сайтах ФАО (Продовольственная и сельскохозяйственная организация объединенных наций), Федеральной службы государственной статистики, Министерства сельского хозяйства Российской Федерации, Федерального агентства по рыболовству, ВНИРО, региональных профильных органов исполнительной власти южных субъектов Российской Федерации, в различных статистических сборниках.

Несомненную помощь оказали материалы служебных документов открытого доступа, которыми довелось оперировать при работе в Государственном комитете Российской Федерации по рыболовству, департаменте рыбохозяйственной политики Министерства сельского хозяйства Российской Федерации, Всероссийском институте рыбного хозяйства и океанографии, правительстве Сахалинской области.

Собранные сведения были инвентаризированы, обработаны и представлены в графическом виде с помощью стандартных компьютерных программ Microsoft Excel.

Результаты и их обсуждение

Юг России, где представлены все виды аквакультуры (прудовая, пастбищная, бассейновая, садковая и индустриальная), вносит существенный вклад в общие показатели отечественного товарного рыбоводства (рис. 1). От того, насколько эффективно будет проходить поступательное развитие рыбоводства в Южном и Северо-Кавказском федеральных округах, в значительной мере будет зависеть общий итог реализации Стратегии—2030.

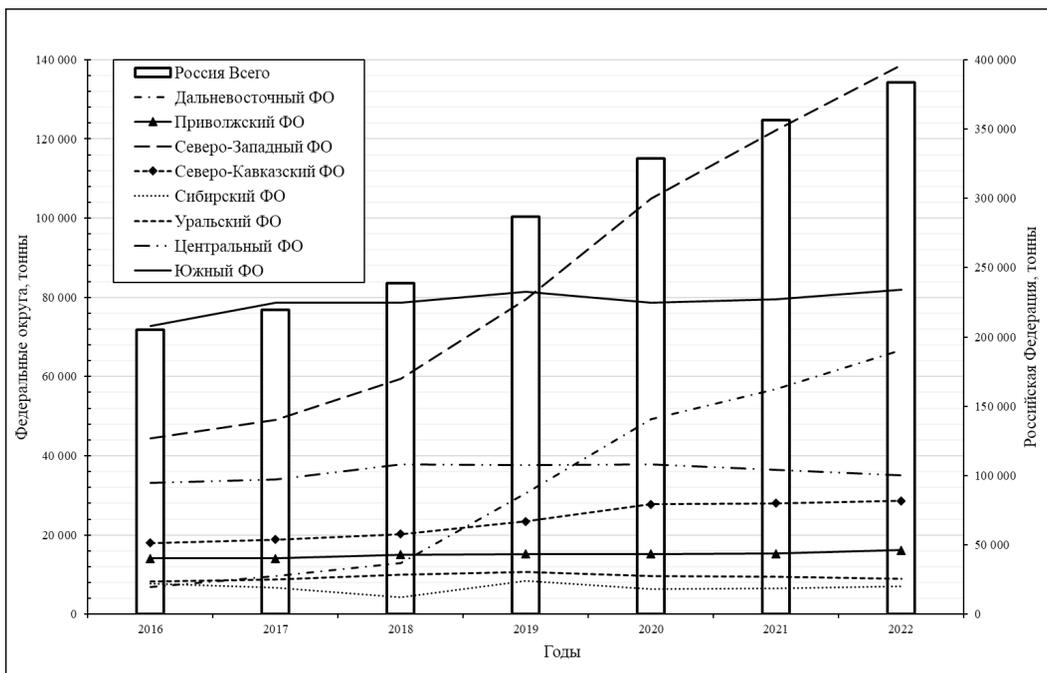


Рис. 1. Производство аквакультурной продукции в Российской Федерации
 Fig. 1. Aquaculture production in the Russian Federation

По расчетам ученых [Скляров и др., 2013], только в Краснодарском крае базовая технология выращивания рыбопосадочного материала может давать 17–24 ц/га, а интенсивная — 60 ц/га товарной продукции в год. С учетом приведенных значений верхний предел потенциала товарного выращивания в пресноводных и слабосоленых водоемах составляет не менее 1 млн т рыбопродукции. Устойчивое зарыбление ку-

банских лиманов в течение 4–5 лет позволило бы увеличить объем получаемой здесь рыбопродукции примерно в 10 раз. Однако не следует забывать, что во многих водных объектах юга России, потенциально пригодных для товарного рыбоводства, по тем или иным причинам возможности практической деятельности в этом направлении ограничены. Многие акватории задействованы в сельском хозяйстве, сильно загрязнены, находятся на особо охраняемых природных территориях или в курортных зонах и т.п. Поэтому фактические объемы товарного выращивания гидробионтов значительно меньше расчетных потенциальных возможностей.

На фоне федеральных округов, в которых производство товарной продукции водных биоресурсов не особо увеличивалось (1–2 % в год), значительный рост отмечен на северо-западе и Дальнем Востоке России (рис. 1, 2). В Северо-Западном федеральном округе активное развитие получило садковое выращивание лососевых рыб (атлантический лосось, форель). Среднегодовой прирост продукции в 2016–2022 гг. составил 21 %. Как и предполагал Ю.А. Коротаев [2007], прекращение импорта аквакультурных лососей из Европы привело к увеличению производства форели на территории северо-запада России. Именно ограничение поставок рыбы из-за границы исследователь счел наиболее действенным механизмом государственной поддержки развития аквакультуры.

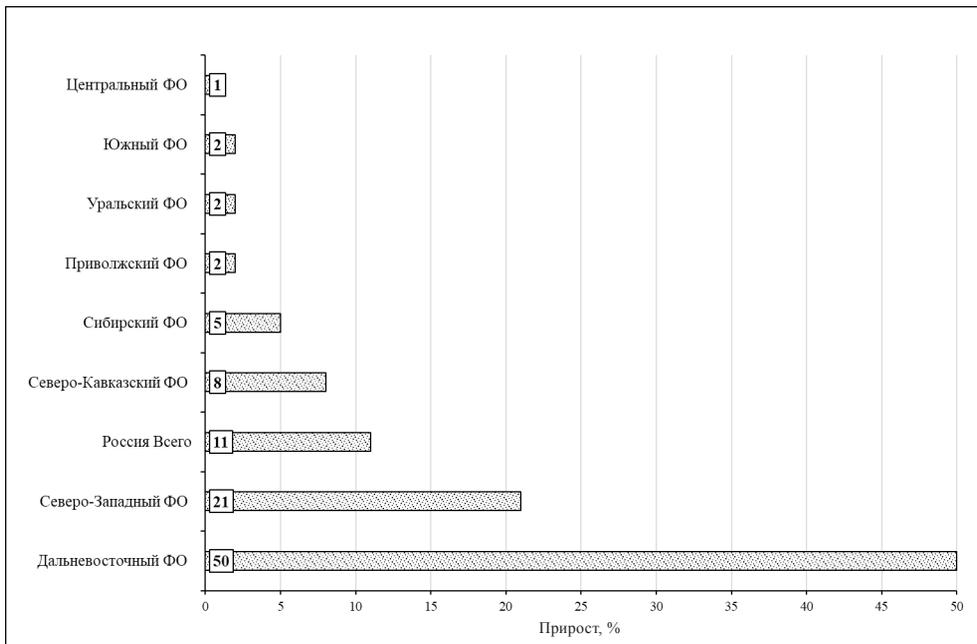


Рис. 2. Среднегодовой прирост отечественной продукции аквакультуры
 Fig. 2. Average annual increase in domestic aquaculture production

В Дальневосточном федеральном округе за тот же период зафиксированы еще более удивительные темпы прироста (в среднем 50 % в год) продукции марикультуры (ламинария, морской гребешок, устрицы, мидии, трепанг). Карповые рыбы, традиционно преобладавшие в отечественной аквакультуре, уступили лидерство лососевым (рис. 3). Одновременно возросла доля морепродуктов.

В целом по Российской Федерации среднегодовой прирост продукции рыбоводства в рассматриваемый период времени составил 11 %, что сопоставимо со среднемировыми темпами прироста продукции аквакультуры в 1980–1990-е гг., т.е. в период наиболее бурного развития рыбоводной деятельности. Если отмеченные тенденции сохранятся и в дальнейшем, то целевые параметры Стратегии—2030 теоретически могут быть достигнуты уже в 2026 г., а к 2030 г. объемы производства превысят 0,9 млн т.

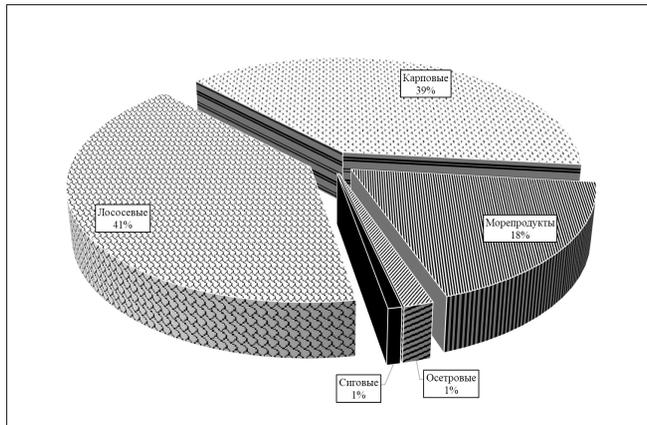


Рис. 3. Состав отечественной аквакультуры в 2022 г.
Fig. 3. Structure of domestic aquaculture in 2022

К сожалению, существует целый ряд обстоятельств, порождающих сомнения в том, что упомянутые ожидания получат реальное практическое воплощение.

Во-первых, не слишком оптимистичными выглядят перспективы развития аквакультуры в подавляющем большинстве российских регионов. Даже у традиционных лидеров — Ростовской области (4-е место) и Краснодарского края (5-е место) — по данным Росрыболовства с 2007 по 2021 г. средние темпы прироста продукции составили соответственно 5 и 6 %. При этом в 2018–2022 гг. произошло снижение до 1 % (рис. 4). Региональные профильные органы исполнительной власти на своих официальных сайтах приводят еще более скромные результаты.

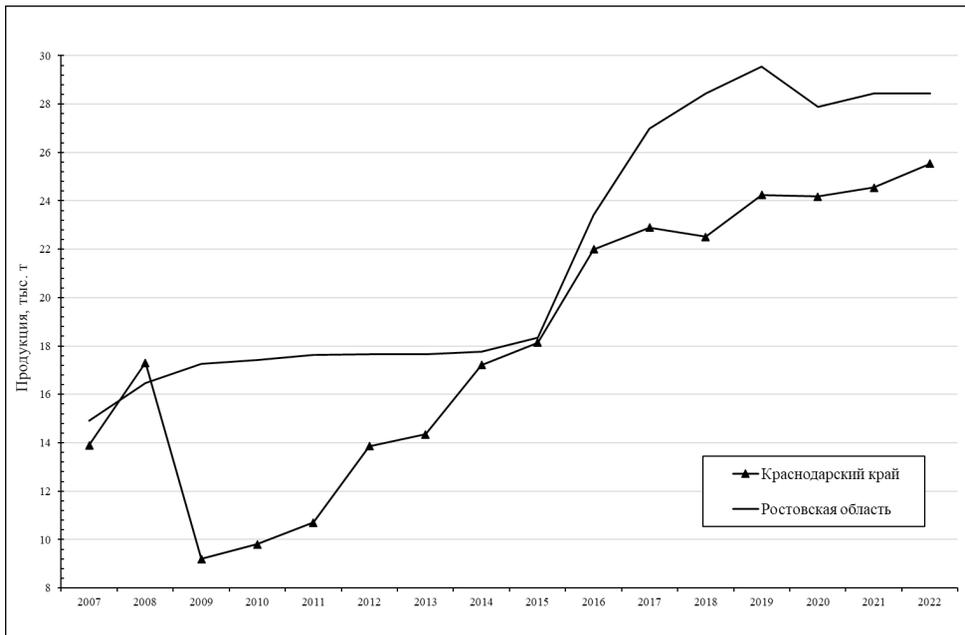


Рис. 4. Продукция аквакультуры в Краснодарском крае и Ростовской области
Fig. 4. Aquaculture products in the Krasnodar and Rostov Regions

С 2016 по 2022 г. сокращены объемы производства в таком традиционном районе рыбоводства, как Астраханская область (с 23,2 до 20,5 тыс. т). Незначительно изменились абсолютные показатели в Ставропольском крае (11,8–12,3 тыс. т), Кабардино-Балкарской республике (2,5–3,3 тыс. т) и Волгоградской области (2,3–2,5 тыс. т).

Рост производства (с 2016 по 2021 г.) отмечен в Республике Дагестан (с 2,9 до 8,9 тыс. т), Республике Северная Осетия-Алания (с 0,2 до 3,6 тыс. т) и в Республике Крым (с 1,6 до 4,6 тыс. т). Однако абсолютные значения объемов аквакультурной продукции трех упомянутых регионов не оказывают определяющего влияния на параметры аквакультуры юга России и тем более всей страны. Показатели по Дагестану и Осетии, приводимые в отчетных материалах Росрыболовства, вызывают ряд вопросов, частично затронутых ранее [Макоедов, 2022].

Во-вторых, в отечественной аквакультуре есть определенные сложности с поставками качественных кормов на основе рыбной муки. Именно такие корма необходимы для выращивания форели, по которой показаны наиболее высокие темпы прироста товарной продукции. В связи с этим удивительно, что значительную часть добытых водных биоресурсов в России вообще не используют для производства продукции [Макоедов, 2022; Якимов, 2022]. При изготовлении на судах и береговых рыбоперерабатывающих предприятиях филе из основных промысловых объектов — минтая и трески — не востребовано оказывается до 70 % общей массы улова. По оценкам Росрыболовства только из отходов переработки минтая можно получать до 125 тыс. т рыбной муки. Такие объемы могли бы полностью закрыть нынешние потребности всего российского форелеводства в рыбных кормах.

В-третьих, в отчетных данных продукцию товарного рыбоводства разделяют на выращенную и реализованную. Объемы последней иногда значительно меньше произведенной за отчетный период продукции. Нереализованный остаток товарной продукции, учтенной в текущем году, дополняют показатели производства последующих лет.

Для Ростовской области и Краснодарского края доля реализованной продукции аквакультуры в объемных показателях выращенной в среднем составляла около 60 %*. Соответственно, почти 40 % объемных показателей, зафиксированных в отчетных сводках текущего года, могли быть повторно отражены в статистике последующего года. Для сравнения, в Ленинградской области, где преимущественно культивируют форель, при учетном производстве в 2015–2022 гг. от 7 до 13 тыс. т реализовывали примерно 50 % [<https://dzen.ru/a/Y-d9BOY1UCBVSgBZ>]. Для гидробионтов с длительным жизненным циклом повторный учет может быть многократным. Биомассу маточных стад, по-видимому, можно отражать в ежегодных сводках как товарную продукцию отчетного периода на протяжении всей жизни производителей.

Официальные показатели выращенной продукции порой многократно превышают учетные объемы ее реализации [http://fishkamchatka.ru/articles/the_far_east_and_siberia/47380/]. Подобное манипулирование статистическими данными, кроме прочего, создает благоприятные предпосылки для легализации браконьерских уловов [Макоедов, 2022].

В-четвертых, отдельный сегмент рыбоводной продукции представляет посадочный материал, включающий оплодотворенную икру, личинок, мальков и молодь рыб. По данным Росрыболовства в 2012–2019 гг. статистика отечественного производства товарной аквакультуры включала посадочный материал в объеме от 24,0 до 38,5 тыс. т (в среднем 32 тыс. т, или 15 %)**. На юге России в 2017–2020 гг. посадочный материал составлял 13–14 % общих объемов производимой аквакультуры. Для сравнения, в Центральном федеральном округе с 2010 по 2021 г. посадочный материал составлял более 25 % в общих объемах производства рыбоводной продукции [Акимов, 2023].

По-видимому, не совсем корректно массу посадочного материала приплюсовывать к объемам выращенной рыбопродукции, поскольку последняя — это не что иное, как результат увеличения биомассы посадочного материала за счет питания (кормления) гидробионтов.

* Уловы, запасы и искусственное воспроизводство водных биологических ресурсов, производство продукции аквакультуры в Азово-Черноморском рыбохозяйственном бассейне (2006–2015 гг.): статистический сборник. Ростов-на-Дону : Мини-тайп, 2020. 128 с.

** При этом в отчетах Росрыболовства для ФАО посадочный материал не учитывают.

Как известно, основной целью товарной аквакультуры является обеспечение потребителей ценной живой и свежей продукцией [Тылик, 2014]. Из приведенных выше данных следует, что рыбоводные хозяйства России непосредственно для потребления населением поставляют не более половины объемов ежегодно производимой аквакультурной продукции, фигурирующих в официальных отечественных статистических сводках*. По-видимому, учитывая перечисленные факторы, эксперты ФАО посчитали, что к 2030 г. объемы российской рыбоводной продукции достигнут не более 368 тыс. т, т.е. возрастут на 36,3 % по сравнению с 2020 г.**

Оценим перспективы реализации Стратегии—2030 на юге России. При пропорциональном распределении региональной нагрузки объемы производства рыбоводной продукции к 2030 г. необходимо довести здесь до 200 тыс. т***. Чтобы достичь такого уровня, валовые показатели следует ежегодно увеличивать примерно на 9 %. Как видно из ранее приведенных данных, плановые темпы прироста почти в 2,5 раза превышают фактические. Следовательно, рыбоводная составляющая Стратегии—2030 находится под угрозой неисполнения (рис. 5). Вряд ли Правительство Российской Федерации и региональные органы исполнительной власти южных субъектов Федерации устроит подобная перспектива.

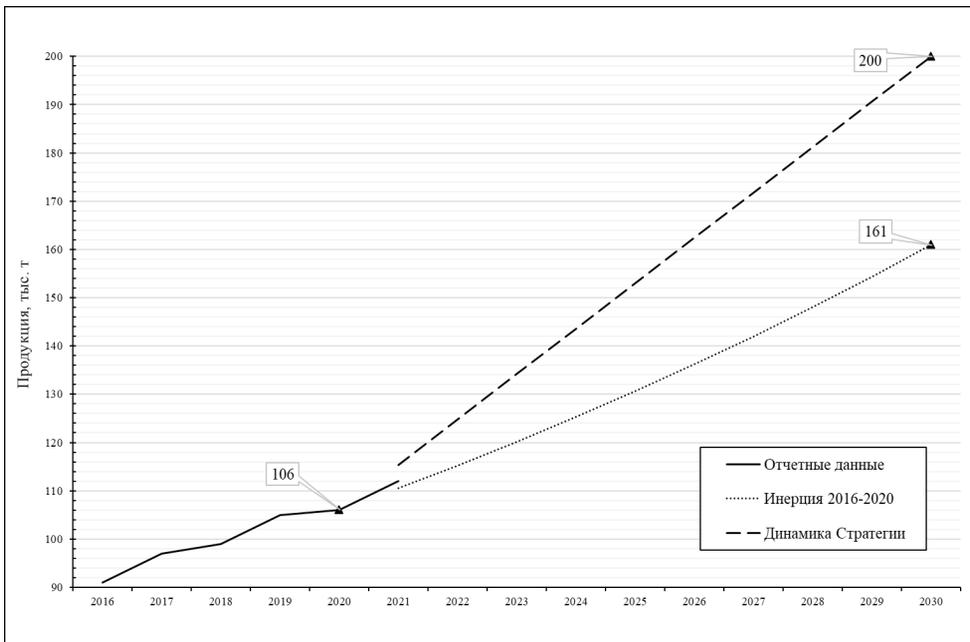


Рис. 5. Параметры аквакультуры юга России
Fig. 5. Parameters of aquaculture in the South of Russia

Не исключено, что результаты реализации Стратегии—2030 будут оценивать по действительному состоянию валовых показателей товарной рыбопродукции, дошедшей до потребителей. Увеличение объемов производства вряд ли возможно без организации эффективного управления факторами, наиболее благоприятствующими развитию аквакультуры. К таковым относятся прежде всего рыбохозяйственная политика государства, рынок рабочей силы, рынок сбыта продукции. Естественно, фундаментом развития должны выступать научные разработки в области рыбоводства, уровень которых в нашей стране традиционно достаточно высок.

* В таком случае доля аквакультуры в общем российском производстве рыбной продукции составляет 4 %, а ежегодное потребление аквакультурной продукции — около 1 кг/чел.
** Состояние мирового рыбоводства... [2022]. <https://doi.org/10.4060/cc0461ru>.
*** Учет продукции по методике Минсельхоза России и Росрыболовства.

Судя по наблюдаемым в последние годы темпам прироста продукции, на юге России сложился более-менее устойчивый баланс спроса и предложения на искусственно выращенных карповых рыб. Именно они формируют основу здешней аквакультуры. Следует отметить, что на их производстве не сказываются упомянутые выше сложности с поставками кормов с высоким содержанием рыбной муки.

Сазан, карп — традиционные компоненты рыбного рациона населения многих регионов страны. Себестоимость производства карповых рыб соответствует покупательной способности основной массы населения. Что касается большого количества костей в мясе, то специальные технологии переработки позволяют полностью устранить данное неудобство. Не слишком благожелательное или даже отрицательное отношение к пищевой продукции из некоторых видов водных биоресурсов в значительной степени обусловлено технологическими недоработками при их приготовлении. Например, в Венгрии, жители которой отличаются особым расположением к блюдам из карпов, в местах общественного питания подают приготовленную различными способами рыбу, из которой межмышечные кости полностью извлечены.

Серьезную конкуренцию российской аквакультуре на внутреннем рынке составляет рыбоводная продукция, поставляемая из стран Юго-Восточной Азии. В нашу страну завозят до 30 тыс. т филе пангасиуса и тиляпии [<https://tass.ru/ekonomika/3582391>; <https://rg.ru/2022/05/23/eksperty-ocenili-mozhno-li-zamenit-mintaem-importnuiu-rybu.html>]. Такой объем закрывает возможности сбыта примерно 100 тыс. т сопоставимой по цене, но более безопасной для здоровья населения российской аквакультурной продукции, прежде всего карповых рыб. Несомненно, отечественные рыбоводы были бы рады увеличению потребительского спроса на 100 тыс. т выращенных карпов, амуров и толстолобиков. По аналогии с аквакультурой лососевых рыб дополнительный спрос на продукцию карповых рыб можно сформировать путем создания действенных предпочтений отечественным производителям на внутреннем рынке.

Работа в рыбоводных хозяйствах, где преимущественно выращивают относительно дешевых гидробионтов, не особо привлекает местное население. Это негативным образом сказывается на общей престижности профессии рыбовода и не способствует притоку абитуриентов в профильные учебные заведения. Как следствие, одним из препятствий на пути эффективного развития аквакультуры в южных регионах оказывается дефицит квалифицированных специалистов. Формируется замкнутый круг из причинно-следственных связей.

Зарплаты в рыбоводстве, как правило, ниже средних региональных значений или зарплат в других отраслях. В 2017–2021 гг. среднемесячная номинальная начисленная заработная плата в российском рыбоводстве составляла 37 тыс. руб., а в рыболовстве — 97 тыс. руб.* Для устранения отмеченного противоречия необходимо сформировать привлекательный уровень оплаты труда. Вряд ли такая задача может быть реализована в условиях, когда более половины аквакультурных хозяйств России за год производят меньше 10 т продукции и только 10 % — больше 100 т. Свыше 70 % предприятий характеризуются очень низкой степенью индустриализации.

Для сравнения, один среднестатистический работник, занятый в лососеводстве Норвегии, обеспечивает получение 250 т продукции. Именно высокая производительность труда в норвежской аквакультуре обуславливает зарплату на 10 % выше средней по стране [Зиланов и др., 2017].

Более 280 рыбоводных предприятий, занимающихся рыбоводством в Ростовской области, в среднем выращивают около 100 т продукции в год. Сложно предположить у таких предприятий наличие резервов и возможностей для удвоения к 2030 г. объемов выращиваемой продукции.

* Рыбхозхозяйственный комплекс Дальнего Востока. М., 2022. 35 с.

Еще менее реалистично за плановый срок провести двукратное увеличение количества подобных рыбоводных единиц. Чрезмерно забюрократизированные организационные сложности существенно тормозят формирование новых хозяйств. Потенциальным фермерам-рыбоводам не приходится рассчитывать на действенную помощь, поскольку в России отсутствуют специализированные организации, оказывающие доступное по стоимости практическое комплексное (научное, юридическое, экономическое, кадровое и т.п.) обслуживание на этапе создания аквакультурных производств. Многие предприниматели, принципиально готовые вкладывать средства в товарное выращивание гидробионтов, прежде всего сталкиваются именно с такими затруднениями. Поэтому потенциальные инвесторы, которые могли бы оказать значительное влияние на развитие отечественной аквакультуры, весьма сдержанно относятся к проектам, начинаемым с «нулевого цикла», одновременно демонстрируя готовность покупать готовый бизнес [Макоедов, 2015].

Отечественная аквакультура нуждается во внедрении наукоемких технологий. Это, в свою очередь, предполагает значительное укрупнение предприятий по примеру агрохолдингов, действующих в птицеводстве, свиноводстве, выращивании крупного рогатого скота и т.п. Очень слабо отечественной аквакультурой востребованы теоретические и практические наработки, связанные с применением установок замкнутого водоснабжения (УЗВ). Опыт получившего широкую известность у профильных специалистов «Калужского рыбоводного осетрового комплекса», с которым в конце 2000-х гг. связывали большие перспективы широкомасштабного развития индустриального рыбоводства в России [<https://fishnews.ru/news/7657>], показал, что одним из важнейших условий рентабельной работы подобных предприятий является сокращение издержек на поддержание температурного режима воды.

Выращивание рыбы на теплых сбросных водах предприятий энергетического комплекса, по-видимому, наиболее перспективный вариант развития аквакультуры в России [Коротаев, 2007]. Выход продукции на таких предприятиях составлял в среднем 100–120 кг/м³. В 2002 г. РАО ЕЭС России провело ликвидацию так называемых непрофильных активов, уничтожив большую часть тепловодных аквакультурных хозяйств, успешно производивших продукцию на предприятиях энергетического комплекса. В современных реалиях позитивную роль могла бы сыграть государственная поддержка товарного рыбоводства — диверсификация энергетического комплекса в части создания крупных индустриальных хозяйств, использующих теплые сбросные воды предприятий. На территории Южного и Северо-Кавказского федеральных округов расположена «Объединенная энергетическая система Юга — ОЭС Юга», объединяющая 240 электростанций [<https://www.so-ups.ru/functioning/ups/oes-south>]. Сюда входят крупнейшие генерирующие объекты, производящие теплые сбросные воды: Ростовская АЭС, Ставропольская ГРЭС, Новочеркасская ГРЭС, Невинномысская ГРЭС, Краснодарская ТЭЦ, Волжская ТЭЦ, Балаклавская ТЭС, Таврическая ТЭС, Астраханская ТЭЦ-2, Адлерская ТЭС, Грозненская ТЭС, Волгодонская ТЭЦ-2. Выращивание в крупных масштабах осетровых рыб на теплых водах позволило бы добиться значимого снижения их себестоимости и сделать осетров такой же массовой и общедоступной рыбой, какой стала рыбоводная форель.

Дальнейшему поступательному развитию аквакультуры южных регионов России (и не только) в значительной степени могло бы способствовать создание специализированной структуры, принадлежащей государству и обеспечивающей практическое взаимодействие между хозяйствующими субъектами, исполнительными органами государственной власти, научными и образовательными учреждениями. На данном этапе очевиден целый комплекс проблем, связанных с решением вопросов по координации работы товарных хозяйств, подготовке необходимой документации, внедрению существующих научных разработок, подбору кадров и партнеров для решения тех или иных практических задач, сопровождению работы предприятий на всех этапах их деятельности.

В рамках единого центра целесообразно организовать решение следующих задач:

- 1) научное, проектное, юридическое, экономическое и кадровое обеспечение и сопровождение проектов в области аквакультуры;
- 2) формирование межрегиональных связей между предприятиями аквакультуры и поиск инвесторов, заинтересованных в товарном рыбоводстве;
- 3) подготовка предложений по разработке нормативной правовой базы, регламентирующей работу рыбоводных предприятий и государственных программ в области аквакультуры;
- 4) маркетинговые исследования, анализ рынка рыбопродукции, исследования экономической эффективности хозяйственной деятельности предприятий аквакультуры;
- 5) консультативная и методическая помощь предпринимателям, бизнес-структурам, учреждениям и организациям в развитии товарного рыбоводства и создании аквакультурных хозяйств;
- 6) обеспечение мониторинга санитарно-эпидемиологического благополучия рыбоводных хозяйств, профилактика и борьба с возможными эпизоотиями, контроль за содержанием тяжелых металлов, исследования качества воды, экологический мониторинг.

Было бы целесообразно возложить на такой центр задачи по практическому формированию рыбоводных предприятий. После того, как созданные и укомплектованные получившим соответствующую профессиональную подготовку персоналом товарные хозяйства достигнут своей проектной мощности, их можно было бы выставлять на торги. При государственном финансировании таких проектов стартовая цена должна быть не ниже бюджетных средств, затраченных на строительство и начальный период эксплуатации производства.

Заключение

Приоритетное внимание к аквакультуре обусловлено не глобальным снижением ресурсного потенциала Мирового океана, а экономическими и социальными преимуществами товарного выращивания гидробионтов перед рыболовством. Наиболее выражены такие преимущества в районах массового скопления населения. Опыт лидеров мировой аквакультуры следует воспринимать с учетом природных, демографических, экономических, политических и других условий, характерных для конкретного региона. Копирование такого опыта в России, обладающей вполне устойчивым ресурсным потенциалом гидробионтов естественного происхождения, вряд ли необходимо.

Стратегия—2030 ориентирует отечественную рыбную отрасль на увеличение объемов аквакультурной продукции к обозначенному сроку до 618 тыс. т. При пропорциональном распределении региональной нагрузки объемы производства рыбоводной продукции в Южном и Северо-Кавказском федеральных округах к 2030 г. необходимо довести до 200 тыс. т. Чтобы достичь такого уровня, валовые показатели следует ежегодно увеличивать примерно на 9 %. Плановые темпы прироста примерно в 2,5 раза превышают фактические.

Позитивную роль смогла бы сыграть государственная поддержка аквакультуры посредством диверсификации энергетического комплекса в части создания крупных промышленных хозяйств, использующих теплые сбросные воды предприятий. На территории Южного и Северо-Кавказского Федеральных округов расположена «Объединенная энергетическая система Юга — ОЭС Юга», объединяющая 240 электростанций. Выращивание в крупных масштабах осетровых рыб на теплых водах позволило бы добиться снижения себестоимости и сделать их такой же массовой и общедоступной рыбой, как рыбоводная форель.

Дальнейшему поступательному развитию аквакультуры в южных регионах России могло бы способствовать создание государственной структуры, обеспечивающей практическое взаимодействие между хозяйствующими субъектами, исполнительными

органами власти, научными и образовательными учреждениями. Такой шаг позволит решить целый комплекс проблем, связанных с координацией работы товарных хозяйств, подготовкой необходимой документации, внедрением передовых научных разработок, поиском партнеров для решения тех или иных практических задач, подбором и подготовкой квалифицированных кадров, сопровождением работы предприятий на всех этапах деятельности.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают глубокую признательность рецензентам и редакторам. 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 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, discussions on results of the data analysis, and writing the text of article.

Список литературы

Акимов Е.Б. Совершенствование выращивания рыбопосадочного материала в Центральном федеральном округе // *Вопр. рыб-ва.* — 2023. — Т. 24, № 1. — С. 165–170. DOI: 10.36038/0234-2774-2023-24-1-165-170.

Бочаров Л.Н. Особенности и проблемы развития отечественной аквакультуры на Дальнем Востоке // *Рыб. хоз-во.* — 2016. — № 1. — С. 70–73.

Васильева Л.М., Судакова Н.В., Абросимова Н.А., Абросимов С.С. Роль товарного рыбоводства в формировании продовольственного ресурса Южного федерального округа // *Технологии пищевой и перерабатывающей промышленности АПК-продукты здорового питания.* — 2016. — № 3. — С. 38–43.

Данилов В.М. Перспективы развития санитарной марикультуры в Черном море // *Рыб. хоз-во.* — 2010. — № 3. — С. 58–61.

Зиланов В.К., Борисов В.М., Лука Г.И. Рыбное хозяйство Норвегии : моногр. — М. : ВНИРО, 2017. — 296 с.

Коротаев Ю.А. Перспективы развития аквакультуры в России // *Вопр. рыб-ва.* — 2007. — Т. 8, № 1(29). — С. 120–129.

- 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: HGDPYU.
- Макоедов А.Н.** Научные основы рыболовства : учеб. пособие. — М. : Медиа-М, 2015. — 464 с.
- Макоедов А.Н.** Основные тенденции развития аквакультуры // Вопр. рыб-ва. — 2006. — Т. 7, № 3(27). — С. 366–384.
- Макоедов А.Н., Кожемяко О.Н.** Основы рыбохозяйственной политики России : моногр. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2007. — 480 с.
- Макоедов А.Н., Матишов Г.Г., Пономарева Е.Н.** Мировые тенденции пользования водными биоресурсами // Вестн. РАН. — 2023. — Т. 93, № 2. — С. 179–190. DOI: 10.31857/S086958732301005X. EDN: EMZMRD.
- Мамонтов Ю.П.** Аквакультура России: состояние, приоритеты и перспективы развития : моногр. — СПб. : ГосНИОРХ, 1998. — 77 с.
- Марковцев В.Г.** Состояние и перспективы развития аквакультуры в мире // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 152. — С. 289–299.
- Матишов Г.Г., Балыкин П.А., Пономарева Е.Н.** Рыболовство и аквакультура России // Вестн. РАН. — 2012. — Т. 82, № 1. — С. 35–42.
- Матишов Г.Г., Пономарева Е.Н.** Аквакультура: состояние, перспективы, биотехнологии для Юга России // Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона : мат-лы 7-й Междунар. конф. — Керчь : ЮгНИРО, 2012. — Т. 2. — С. 3–10.
- Матишов Г.Г., Пономарева Е.Н.** Состояние и перспективы развития аквакультуры на юге России // Рыбоводство и рыбное хозяйство. — 2014. — № 7. — С. 3–14.
- Матишов Г.Г., Пономарева Е.Н., Балыкин П.А.** Аквакультура: мировой опыт и российский разработки // Рыб. хоз-во. — 2010. — № 3. — С. 24–27.
- Моисеев П.А., Карпевич А.Ф., Романычева О.Д. и др.** Морская аквакультура : учеб. — М. : Агропромиздат, 1985. — 253 с.
- Скляров В.Я., Бондаренко Л.Г., Коваленко Ю.И. и др.** Аквакультура юга России, перспективы развития // Тр. ВНИРО. — 2013. — Т. 150. — С. 50–56.
- Тылик К.В.** Водные биоресурсы и аквакультура : учеб. пособие. — М. : Моркнига, 2014. — 143 с.
- Чуприна Е.В., Щеголькова Н.М.** Эколого-экономическая оценка потенциала развития аквакультуры моллюсков на побережье Черного моря // Водное хозяйство России. — 2015. — № 5. — С. 79–92.
- Якимов А.В.** Состояние проблемы нерационального использования водных биологических ресурсов в 2022 году на примере промысла минтая // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. — 2022. — Т. 30, № 4. — С. 620–628. DOI: 10.22363/2313-2310-2022-30-4-620-628.

References

- Akimov, E.B.,** Improving the cultivation of fish planting material in Central federal district, *Vopr. Rybolov.*, 2023, vol. 24, no.1, pp. 165-170. doi 10.36038/0234-2774-2023-24-1-165-170
- Bocharov, L.N.,** Peculiarities and problems of domestic aquaculture development on the Far East, *Rybn. Khoz.*, 2016, no. 1, pp. 70–73.
- Vasilieva, L.M., Sudakova, N.V., Abrosimova, N.A., and Abrosimov, S.S.,** The role of commercial fisheries in the formation of the food resource of the Southern federal district, *Tekhnologii pishchevoy i pererabatyvayushchey promyshlennosti APK-produkty zdorovogo pitaniya*, 2016, no. 3, pp. 38–43.
- Danilov, V.M.,** Prospects of sanitary mariculture in the Black Sea, *Rybn. Khoz.*, 2010, no. 3, pp. 58–61.
- Zilanov, V.K., Borisov, V.M., and Luka, G.I.,** *Rybnoye khozyaystvo Norvegii* (Fisheries in Norway), Moscow: VNIRO, 2017.
- Korotaev, Yu.A.,** Development of aquaculture in Russia, *Vopr. Rybolov.*, 2007, vol. 8, no. 1(29), pp. 120–129.
- 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. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-719-736. EDN: HGDPYU.
- Makoedov, A.N.,** *Nauchnyye osnovy rybolovstva* (Scientific bases of fishery), Moscow: Media-M, 2015.

Makoedov, A.N., General trends in aquaculture development, *Vopr. Rybolov.*, 2006, vol. 7, no. 3(27), pp. 366–384.

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., Matishov, G.G., and Ponomareva, E.N., Global trends in the use of aquatic biological resources, *Vestnik RAN*, 2023, vol. 93, no. 2, pp. 179–190. doi 10.31857/S086958732301005X. EDN: EMZMRD.

Mamontov, Yu.P., *Akvakul'tura Rossii: sostoyaniye, priority i perspektivy razvitiya* (Aquaculture in Russia: state, priorities and development prospects), St. Petersburg: GosNIORH, 1998.

Markovtsev, V.G., State and prospects of aquaculture in the World, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 152, pp. 289–299.

Matishov, G.G., Balykin, P.A., and Ponomareva, E.N., Russia's fishing industry and aquaculture, *Herald of the Russian Academy of Sciences*, 2012, vol. 82, no. 1, pp. 35–42.

Matishov, G.G. and Ponomareva, E.N., Aquaculture: state, prospects, biotechnologies for the South of Russia, in *Current fishery and environmental problems of the Azov-Black Sea region: Materials of the 7th International Conference*, Kerch: YugNIRO Publishers', 2012, vol. 2, pp. 3–10.

Matishov, G.G. and Ponomareva, E.N., Condition and prospects of development of the aquaculture in the south of Russia, *Rybovodstvo i rybnoye khozyaystvo*, 2014, no. 7, pp. 3–14.

Matishov, G.G., Ponomareva, E.N., and Balykin, P.A., Aquaculture: world experience and russian development, *Rybn. Khoz.*, 2010, no. 3, pp. 24–27.

Moiseev, P.A., Karpevich, A.F., Romanycheva, O.D., Blinova, E.I., and Salnikov, N.E., *Morskaya akvakul'tura* (Marine Aquaculture), Moscow: Agropromizdat, 1985.

Sklyarov, V.J., Bondarenko, L.G., Kovalenko, J.I., Petrashov, V.I., Kashirin, A.V., and Chernykh, E.N., Aquaculture of the South of Russia, prospects for development, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 150, pp. 50–56.

Tylik, K.V., *Vodnyye bioresursy i akvakul'tura* (Aquatic bioresources and aquaculture), Moscow: Morkniga, 2014.

Chuprina, E.V. and Shchegolkova, N.M., Ecological and economic assessment of the potential for the development of mollusk aquaculture on the Black Sea seaside, *Water Management of Russia*, 2015, no. 5, pp. 79–92.

Yakimov, A.V., The state of the problem of irrational use of aquatic biological resources in 2022 on the example of the pollock fishing, *Bull. of the Peoples' Friendship University of Russia. Series: Ecology and life safety*, 2022, vol. 30, no. 4. — P. 620–628. doi 10.22363/2313-2310-2022-30-4-620-628

Sostoyaniye mirovogo rybolovstva i akvakul'tury — 2020. Meryu po povysheniyu ustoychivosti (The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. Measures to increase resilience), Rim: FAO, 2020. <https://doi.org/10.4060/ca9229ru>.

Sostoyaniye mirovogo rybolovstva i akvakul'tury — 2022. Na puti k "goluboy" transformatsii (The State of World Fisheries and Aquaculture 2022. Towards a Blue Transformation), Rim: FAO, 2022. <https://doi.org/10.4060/cc0461ru>.

FishNews. 2023. <https://fishnews.ru/news/46717>. Cited March 2, 2023.

Ulovy, zapasy i iskusstvennoye vosproizvodstvo vodnykh biologicheskikh resursov, proizvodstvo produktov akvakul'tury v Azovo-Chernomorskom rybokhozyaystvennom bassejne (2006–2015 gg.): statisticheskiy sbornik (Catches, stocks and artificial reproduction of aquatic biological resources, aquaculture production in the Azov-Black Sea fishery basin (2006–2015): statistical compendium), Rostov-on-Don: Mini Type, 2020.

<https://dzen.ru/a/Y-d9BOY1UCBVSgBZ>. Cited March 30, 2023.

http://fishkamchatka.ru/articles/the_far_east_and_siberia/47380/. Cited March 30, 2023.

<https://tass.ru/ekonomika/3582391>; <https://rg.ru/2022/05/23/eksperty-ocenili-mozhno-li-zamenit-mintaem-importnuiu-rybu.html>. Cited March 30, 2023

Rybokhozyaystvennyy kompleks Dal'nego Vostoka (Fishery complex of the Far East), Moscow, 2022. *FishNews*. 2008. <https://fishnews.ru/news/7657>. Cited March 30, 2023.

<https://www.so-ups.ru/functioning/ups/oes-south>. Cited March 30, 2023.

Поступила в редакцию 14.04.2023 г.

После доработки 23.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

The article was submitted 14.04.2023; approved after reviewing 23.05.2023; accepted for publication 30.05.2023

Научная статья

УДК 639.41.045

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-427-442

EDN: YNVMXM



**РОЛЬ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ
ТИХООКЕАНСКОЙ УСТРИЦЫ *CRASSOSTREA GIGAS*
В ПИТОМНИКЕ ПРИМОРЬЯ. 1. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ
НА СКОРОСТЬ РАЗВИТИЯ, РОСТ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ ЭМБРИОНОВ
И ЛИЧИНОК**

М.В. Калинина, А.В. Табельская, И.Ю. Сухин*

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

Аннотация. Исследовано влияние температуры на скорость развития, рост и выживаемость эмбрионов и личинок тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* при выращивании в контролируемых условиях в южном Приморье (зал. Петра Великого, Японское море). Экспериментальные работы проводились в обособленном структурном подразделении мариккультуры ТИНРО на о. Попова в июле-августе 2019 г. Материалом для исследований послужили эмбрионы и личинки устрицы, полученные от производителей, отобранных из природных поселений, в результате искусственного нереста. Их выращивали в двух температурных диапазонах — 21–22 °С (средние естественные значения для личинок в побережье Приморья/контроль) и 24–25 °С. Показано, что повышенная температура оказывает положительное влияние на скорость развития эмбрионов и рост личинок: эмбриогенез завершается раньше на 2 ч, переход на стадию D-велигера — на 8 ч, на стадию великонхи — на 1 сут, на стадию педивелигера — на 4 сут раньше, чем при 21–22 °С. Наибольшие различия между величинами среднесуточного прироста в указанных интервалах температур отмечены на стадиях велигера (6,4 и 4,2 мкм · сут⁻¹) и великонхи (14,3 и 10,9 мкм · сут⁻¹), на стадии педивелигера различия нивелируются. Наибольший среднесуточный прирост отмечен на этапе экзотрофного питания (на стадии великонхи) в обоих вариантах опыта. Повышение температуры воды на 3–4 °С приводит к увеличению смертности в 1,3 и 1,4 раза на этапах от яйца до D-велигера и от D-велигера до педивелигера. Снижение выживаемости наблюдается на фоне интенсификации метаболических процессов и ухудшения качества воды в выростных емкостях. Наибольшая разница между величинами среднесуточного прироста и выживаемости в разных температурных диапазонах отмечается на стадиях велигера и великонхи (наиболее продолжительных). Установлено, что температура 24–25 °С находится в пределах ее оптимального диапазона (биокинетической зоны) для тихоокеанской устрицы на эмбриональном и личиночном этапах развития. Рекомендуется применение этого температурного диапазона при заводском способе культивирования личинок на предприятиях Приморья после подбора оптимальных параметров выращивания.

* Калинина Марианна Витальевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, marianna.kalinina@tinro.ru, ORCID 0009-0002-8134-1749; Табельская Анна Сергеевна, аспирант, anna-tabelskaya@yandex.ru, ORCID 0009-0007-2438-6621; Сухин Игорь Юрьевич, кандидат биологических наук, начальник отдела, igor.sukhin@tinro.ru, ORCID 0000-0002-2930-1718.

Ключевые слова: тихоокеанская устрица *Crassostrea gigas*, заводское выращивание, эмбрионы, личинки, стадии развития, скорость роста, выживаемость, температура, южное Приморье

Для цитирования: Калинина М.В., Табельская А.В., Сухин И.Ю. Роль внешних факторов при культивировании тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* в питомнике Приморья. 1. Влияние температуры на скорость развития, рост и выживаемость эмбрионов и личинок // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 427–442. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-427-442. EDN: YNVMXM.

Original article

Role of external factors for cultivation of pacific oyster *Crassostrea gigas* at a hatchery in Primorye. 1. The influence of temperature on development, growth and survival of embryos and larvae

Marianna V. Kalinina*, Anna S. Tabelskaya**, Igor Yu. Sukhin***

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

* Ph.D., leading researcher, marianna.kalinina@tinro.ru, ORCID 0009-0002-8134-1749

** postgraduate student, anna-tabelskaya@yandex.ru, ORCID 0009-0007-2438-6621

*** Ph.D., head of department, igor.sukhin@tinro.ru, ORCID 0000-0002-2930-1718

Abstract. The influence of temperature on development, growth and survival of pacific oyster *Crassostrea gigas* embryos and larvae is investigated in controlled conditions at a hatchery located in Peter the Great Bay (Japan Sea) — the TINRO subdivision for mariculture on Popov Island in July-August, 2019. The oyster embryos and larvae obtained from natural producers in the process of artificial spawning were grown under temperature of 21–22 °C (close to natural conditions in the coastal waters of Primorye) and 24–25 °C. The higher temperature had a positive effect on development and growth rate of embryos and larvae. Under the temperature of 24–25 °C, the embryogenesis was completed earlier by 2 hours, the transition to the D-veliger stage — by 8 hours, the stage of veliconch was reached in 1 day earlier, the stage of pediveliger — in 4 days earlier than under the temperature of 21–22 °C. The daily size increments were larger under the higher temperature, with the most significant differences at the stages of veliger (6.4 vs 4.2 $\mu\text{m day}^{-1}$) and veliconch (14.3 vs 10.9 $\mu\text{m day}^{-1}$), with no difference at the stage of pediveliger. The greatest average daily increment was reached with exotrophic nutrition (at the veliconch stage) in both cases. The larval mortality was higher under the higher temperature in 1.3 times at the stages from fertilized egg to D-veliger and in 1.4 times at the stages from D-veliger to pediveliger because of intensification of metabolic processes and the water pollution in the tanks for growing, with the largest difference at the stages of veliger and veliconch, as well, as the longest ones. There is concluded that the temperature of 24–25 °C lays within the range of optimal conditions for embryonic and larval development of pacific oyster (within the biokinetic zone) and this temperature is recommended for cultivation of this species in Primorye hatcheries, with selection of optimal parameters for the rearing.

Keywords: pacific oyster *Crassostrea gigas*, hatchery, embryo, larva, development stage, growth rate, survival, temperature for cultivation, southern Primorye

For citation: Kalinina M.V., Tabelskaya A.S., Sukhin I.Yu. Role of external factors for cultivation of pacific oyster *Crassostrea gigas* at hatchery in Primorye. 1. The influence of temperature on development, growth and survival of embryos and larvae, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 427–442. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-427-442. EDN: YNVMXM.

Введение

Прибрежье южного Приморья является местом естественного обитания тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* — традиционного объекта марикультуры во многих странах [Викторовская и др., 2017; FAO, 2019*]. Однако особенности естественного

* Food and Agriculture Organization of the United Nations. FAO Yearbook. Fishery and Aquaculture Statistics 2017/FAO annuaire. Food & Agriculture Org., 2019. [https:// books.google.com/books/about/FAO_Yearbook_Fishery_and_Aquaculture_Sta.html?hl=&id=WC2rDwAAQBAJ](https://books.google.com/books/about/FAO_Yearbook_Fishery_and_Aquaculture_Sta.html?hl=&id=WC2rDwAAQBAJ).

воспроизводства не позволяют удовлетворить потребности марикультуры за счет сбора спата в природе, в силу чего потребовалось применение заводских технологий культивирования этого вида. Культивирование морских двустворчатых моллюсков в контролируемых (заводских) условиях позволяет регулировать процессы их воспроизводства путем подбора оптимальных параметров (факторов среды).

Начиная с 2019 г. на базе подразделения марикультуры ТИНРО проводились исследования по разработке адаптированной к местным условиям биотехнологии получения личинок и молоди устрицы заводским способом. Размеры и состояние личинок морских беспозвоночных в период планктонного развития в дальнейшем в значительной степени обуславливают темпы роста и выживаемость раннего спата и молоди [Pechenik et al., 1998; Phillips, 2002]. В ходе разработки актуальных для Приморья нормативов культивирования личинок тихоокеанской устрицы нами проведены экспериментальные работы по оценке воздействия разных факторов на их рост и развитие [Калинина, Табельская, 2021; Табельская, Калинина, 2021; Калинина, 2022].

Из множества показателей, влияющих на рост и выживаемость личинок двустворчатых моллюсков при искусственном выращивании, основными являются температура, соленость, пища, а также плотность посадки личинок [Loosanoff, Davis, 1963; Bayne, 1983; Robert et al., 1988; Пиркова и др., 2020; и др.]. В контролируемых условиях личинки тихоокеанской устрицы проявляют широкую толерантность к температуре, величина которой может выходить за пределы условий обитания данного вида в естественной среде [Helm et al., 2004]. Для различных районов в литературе приводятся разные диапазоны допустимых температур для развития личинок устрицы. Одни исследователи считают благоприятными температуры от 15 до 30 °C [Carlson, 1982; His et al., 1989] и от 17 до 32 °C [Rico-Villa et al., 2008, 2009], другие допускают меньший разброс — от 13 до 25 °C [Abdel-Hamid et al., 1992]. По данным В.А. Ракова [1987] для нормального развития личинок *C. gigas* в водах Приморья благоприятна температура 17–24 °C. При этом все исследователи отмечают положительное влияние повышения температуры на рост и развитие личинок за счет увеличения скорости метаболизма и потребления микроводорослей [Helm, Millican, 1977; Hrs-Brenco, 1981; His et al., 1989; Flores-Vergara et al., 2004; O'Connor et al., 2007; Rico-Villa et al., 2009]. Напротив, понижение температуры тормозит эти процессы и приводит к снижению скорости роста личинок [Abdel-Hamid et al., 1992; Manoj, Appukuttan, 2003]. Оптимальные значения температуры, при которых наблюдается максимальная скорость роста личинок при высокой выживаемости, по данным разных исследователей тоже различаются. В качестве оптимальных приводятся значения 25 °C [Abdel-Hamid et al., 1992], 27–28 °C [Helm, Millican, 1977], 30 °C [His et al., 1989], 27 и 32 °C [Rico-Villa et al., 2009]. Различия объясняются как продолжительностью экспериментов, затрагивающих разные стадии развития личинок: от 7–10 (от D-велигера до ранней великонхи) до 30 сут (от D-велигера до метаморфоза), — так и различиями в методологии и системах выращивания личинок (проточной и замкнутой), что затрудняет сравнение результатов.

Для подбора оптимальных параметров культивирования устрицы заводским способом в конкретном устричном хозяйстве необходимо учитывать особенности технологического процесса, а также местную специфику, связанную с условиями региона.

Цель данного исследования — определить диапазон значений температуры воды, оптимальных для роста и выживаемости личинок тихоокеанской устрицы при выращивании в контролируемых условиях в южном Приморье. Настоящая работа — первая публикация, посвященная влиянию внешних факторов на рост и выживаемость личинок устрицы при выращивании заводским способом в условиях Приморья.

Материалы и методы

Работа выполнена в июле-августе 2019 г. в обособленном подразделении марикультуры ТИНРО на о. Попова (зал. Петра Великого, Японское море) на эмбрионах и

личинках устрицы, полученных в результате искусственного нереста производителей, добытых из естественных поселений, с помощью метода температурной стимуляции [Материалы к техническому руководству..., 2019; Калинина, Табельская, 2022].

Для проведения экспериментов использовали непроточные емкости из прозрачного пластика с круглым дном (рабочий объем 150–180 л). Эмбрионов и личинок содержали в морской воде (соленость — 32–34 ‰, pH — 7,5–7,9), поступающей из морского водозабора, прошедшей через ступенчатую систему очистки (различные фильтры) и обработку ультрафиолетом. Воду аэрировали с помощью системы погружных диффузных аэраторов, освещенность и продолжительность светового периода регулировали с помощью светодиодных ламп. Регуляция температуры воды в экспериментальных емкостях осуществлялась с помощью нагревателей-охладителей. Для кормления личинок использовали микроводоросли *Isochrysis galbana* (Parke, 1949), *Chaetoceros muelleri* (Lemmermann, 1898) и *Phaeodactylum tricornerutum* (Bohlin, 1897), которые выращивались специалистами центра марикультуры ТИПРО.

После нереста оплодотворенные яйца разделили на две партии и поместили в емкости с водой при начальной плотности около 50 тыс. экз./л. Одну партию эмбрионов и личинок содержали при температуре 21–22 °С, другую — при 24–25 °С. Выращивание эмбрионов и личинок в разных температурных диапазонах осуществлялось в двух повторностях. Для контроля был выбран диапазон 21–22 °С как соответствующий естественным значениям температуры в местах обитания личинок в прибрежье Приморья. Плотность содержания регулировали путем добавления воды и/или пересадкой личинок в другие емкости. Смену воды и чистку дна проводили ежедневно, начиная с третьих суток содержания. Кормление личинок осуществляли путем дробного внесения суточного объема микроводорослей (3–4 раза в сутки). Оптимальное количество и кратность задаваемого корма рассчитывали с учетом скорости его выедания, наполнения желудков, пищевой активности и поведения личинок [Gerdes, 1983; Rico-Villa et al., 2006]. Основные параметры содержания личинок представлены в табл. 1.

Таблица 1

Плотность посадки и суточный рацион для личинок на разных стадиях развития

Table 1

Distribution density and daily ration for oyster larvae at different stages of development

Стадия развития	Плотность посадки, тыс. экз./л	Суточная доза кормления, тыс. кл./мл	Соотношение микроводорослей <i>Is. galbana</i> : <i>Ch. muelleri</i> : <i>Ph. tricornerutum</i>
D-велигер	30–40	2–3	1 : 0 : 0
Велигер	20–30	5–10	2 : 1 : 0
Ранняя великонха	20–30	10–15	2 : 1 : 0
Великонха	10–15	20–80	2 : 1 : 1
Поздняя великонха	5–10	100–150	1 : 1 : 1
Педивелигер	3–5	150	1 : 1 : 2

Контроль развития и роста эмбрионов и личинок проводили с помощью микроскопов Микромед МС–4–ZOOM LED (увеличение 7,5–50,0 крат) и МИКРОМЕД–2 (увеличение 40–1000 крат) с цифровой камерой TourCam. Размеры эмбрионов и личинок определяли по наибольшему диаметру и/или длине (наибольшему расстоянию между передним и задним краями раковины, параллельно замковому ряду). Подсчет их количества для определения плотности посадки проводился ежедневно во всех емкостях в камере Богорова по стандартной методике. Выживаемость оценивали для каждой емкости, рассчитывая количество личинок по их плотности на объем данной емкости. Расчет выживаемости эмбриональных и личиночных стадий до D-велигера проводился от яйца, для более поздних стадий — от D-велигера. Размеры эмбрионов и личинок оценивали под микроскопом с помощью окуляр-микрометра (выборка 30–50 экз.). Стадии развития

определяли по общепринятым морфологическим признакам [Малахов, Медведева, 1985, 1991; Куликова, Колотухина, 1989; Christo et al., 2010]. Переход на каждую последующую стадию оценивали по доле личинок (> 50 %), находящихся на данной стадии развития.

Статистическую обработку данных проводили с помощью программ MS Excel и Statistica 8.0. Средние значения показателей сравнивались между собой для определения достоверности различий (или ее отсутствия) по критерию Стьюдента (уровень значимости 0,95).

Результаты и их обсуждение

Наблюдения за развитием эмбрионов и личинок показали, что переход на каждую следующую стадию при температуре 24–25 °С происходил быстрее, чем при 20–21 °С (табл. 2).

Таблица 2
Продолжительность эмбриональных и личиночных стадий тихоокеанской устрицы, выращиваемой в разных температурных диапазонах

Table 2
Duration of embryonic and larval stages of pacific oyster development under certain temperature of growing

Стадия развития	Время с момента оплодотворения, ч (сут)		Длина (min–max), мкм
	24–25 °С	21–22 °С	
Дробление	0,8–2,0	1–3	50–60
Бластула	3,0–3,5	4–5	55–60
Стерробластула	5	7	50–60
Конхостома	13	16	60–70
Ранний велигер	15	20	69–80
D-велигер	20	28	75–90
Поздний велигер	(5–6)	(6–7)	80–100
Ранняя великонха	(7–8)	(8–9)	84–110
Великонха	(9–10)	(10–11)	100–120
Поздняя великонха	(18–19)	(22–23)	230–280
Педивелигер	(23–24)	(27–28)	250–350

Яйца тихоокеанской устрицы относятся к изолецитальному типу: желток в них равномерно распределен по всему объему клетки, снаружи они окружены желточной (вителлиновой) и студенистой оболочками (рис. 1, А). Средний размер выметанных яйцеклеток составил $53,0 \pm 0,6$ мкм (пределы: 47–55 мкм). При оплодотворении спермии активно проникают сквозь студенистую оболочку яйца к желточной (рис. 1, Б). Появление полярного тельца является первым признаком успешного оплодотворения (рис. 1, В). Время выделения первого и второго полярных телец зависит от температуры. По данным В.В. Малахова и Л.А. Медведевой [1985] при температуре воды 22 °С первое полярное тельце выделяется через 12–15 мин после оплодотворения, второе — через 10–12 мин после первого, а первое деление дробления происходит через 1 ч. По данным других авторов выделение первого и второго полярных телец при 20–21 °С происходит через 50 и 70 мин, а при 27 °С — через 30 и 60 мин [Choi, 2008; Shellfish culture..., 2008*]. В нашем случае при 21 °С появление полярных телец было отмечено через 40 и 60–70 мин с момента оплодотворения.

Тихоокеанской устрице свойственен спиральный тип дробления, характеризующийся формированием полярных лопастей — выростов обедненной желтком цитоплазмы — в первых трех делениях (рис. 2, А, Б). В результате четырех последовательных делений дробления образуется стадия 16 бластомеров (рис. 2, В–Е). В зависимости от

* Shellfish culture: The project for capacity building for shellfish farming in Tunisia. South sea mariculture research center, NFDI, 2008. 162 p.

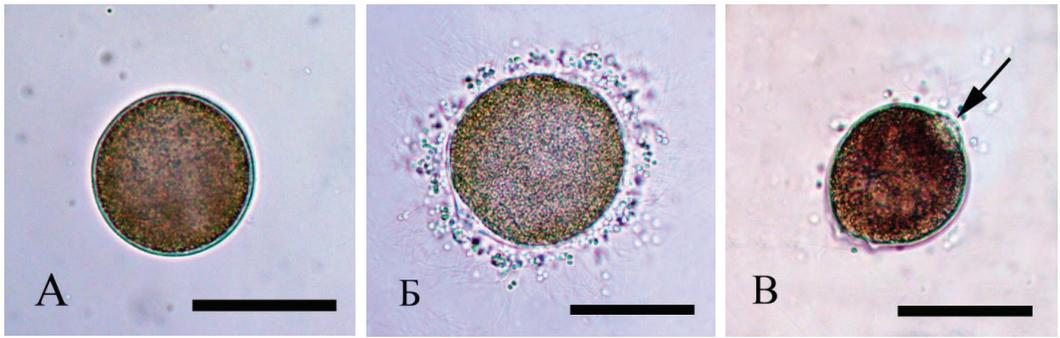


Рис. 1. Яйцеклетка тихоокеанской устрицы: **А** — неоплодотворенная яйцеклетка; **Б** — яйцеклетка в окружении сперматозоидов; **В** — оплодотворенная яйцеклетка, формирование первого полярного тельца (показано *стрелкой*). Масштабный отрезок 50 мкм

Fig. 1. Pacific oyster egg: **A** — unfertilized egg; **Б** — egg surrounded by sperm; **В** — fertilized egg, the first polar body formed (shown by *arrow*). Scale segment 50 µm

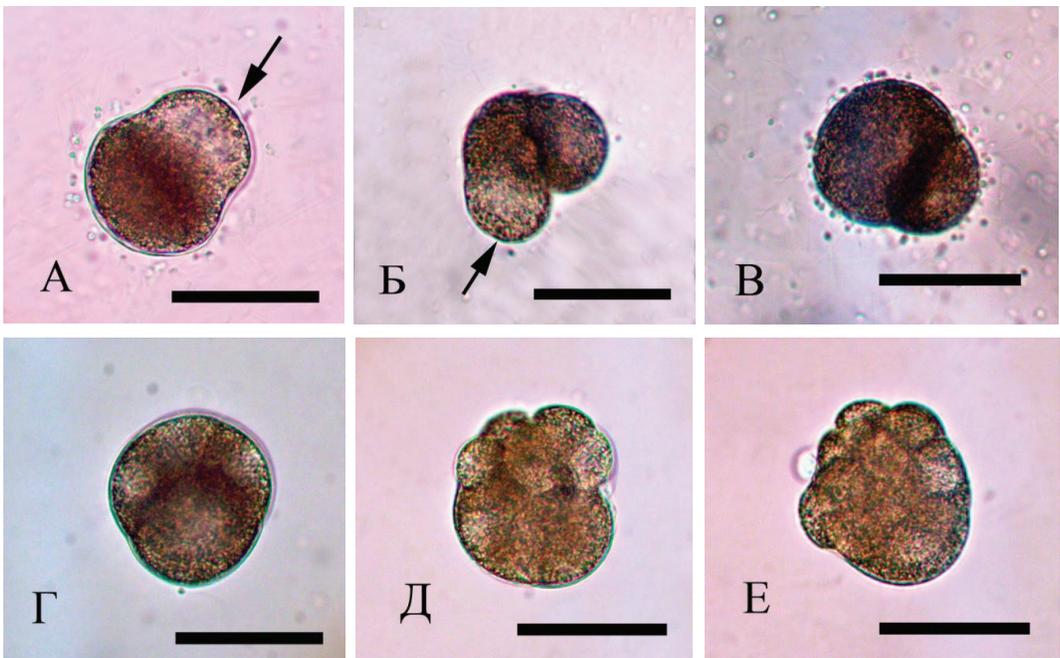


Рис. 2. Эмбриональное развитие тихоокеанской устрицы: **А** — формирование первой полярной лопасти; **Б** — первое деление дробления (первая полярная лопасть показана *стрелкой*); **В** — стадия 2 бластомеров; **Г** — стадия 4 бластомеров; **Д** — стадия 8 бластомеров; **Е** — стадия 16 бластомеров. Масштабный отрезок 50 мкм

Fig. 2. Embryonic development of pacific oyster: **A** — first polar blade formed; **Б** — first division of crushing (the first polar blade shown by *arrow*); **В** — 2-cell stage; **Г** — 4-cell stage; **Д** — 8-cell stage; **Е** — 16-cell stage. Scale segment 50 µm

температуры, первое деление дробления происходит через 30–70 мин после оплодотворения, а образование эмбриона на стадии 16 бластомеров — через 1,5–4,0 ч. В нашем эксперименте эмбрион на стадии 16 бластомеров появился через 2 и 3 ч с момента оплодотворения при температуре соответственно 24–25 и 20–21 °С.

В результате следующих делений образуется бластула, а затем стерробластула — первая личиночная стадия морских двустворчатых моллюсков, которая активно плавает в толще воды за счет биения ресничек (рис. 3, А, Б). На этой стадии зародыш еще одет яйцевой оболочкой, а на его переднем конце присутствуют полярные тельца. В резуль-

тате серии дальнейших делений образуется впяченный зачаток раковинной железы. Реснички стерробластулы прободают яйцевую оболочку, которая позднее исчезает. Ее остатки сохраняются на анимальном полюсе стерробластулы, где некоторое время видны полярные тельца, а позднее появляются реснички теменного султанчика. Последующая гастрულიция приводит к образованию характерной личинки — конхостомы с двумя инвагинациями, одна из которых открывается во внешнюю среду конхостомом, а другая — бластопором. Особенностью конхостомы устрицы является слабая выраженность апикального султанчика (рис. 3, В, Г). Конхостома сохраняет свою организацию в течение нескольких часов, активно плавая у поверхности воды с помощью ресничек. На стадии конхостомы уже появляется органический зачаток раковины [Eyster, Morse, 1984]. По данным корейских исследователей [Choi, 2008; Shellfish culture..., 2008*] при температуре 26–27 °С образование стерробластулы отмечается через 5–6, а конхостомы — через 15 ч. с момента оплодотворения. В нашем эксперименте появление стерробластулы было отмечено через 5 и 7 ч, а конхостомы — через 13 и 16 ч с момента оплодотворения при температурах соответственно 24–25 и 20–21 °С.

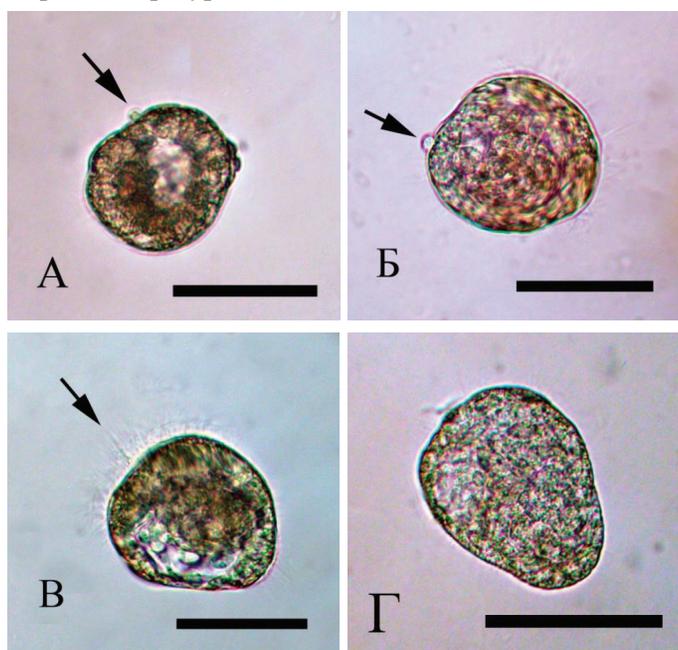


Рис. 3. Эмбриональное и раннее личиночное развитие тихоокеанской устрицы: А — бластула (стрелкой показано полярное тельце); Б — стерробластула (стрелкой показано полярное тельце); В — ранняя конхостома (стрелкой показан апикальный султанчик/пучок ресничек); Г — поздняя конхостома. Масштабный отрезок 50 мкм

Fig. 3. Embryonic and early larval development of pacific oyster: А — blastula (polar body shown by arrow); Б — sterroblastula (polar body shown by arrow); В — early conchostoma (apical tuft of cilia shown by arrow); Г — late conchostoma. Scale segment 50 µm

Затем зачаток раковинной железы выворачивается наружу, что приводит к коренным перестройкам в организации личинки: формированию пищеварительного тракта, вельюма и двустворчатой раковины-продиссоконха, в результате чего образуется ранний велигер (рис. 4, А, Б). В развитии продиссоконха выделяют две стадии: продиссоконх-I и продиссоконх-II [Waller, 1981]. На этой стадии тело личинки покрыто полупрозрачной и однородной по своей структуре равносторонней раковинной (продиссоконхом I) с прямым замковым краем и легкой радиальной исчерченностью (рис. 4, В, Г). На стадии велигера формируется пищеварительная система и личинка начинает питаться

* Shellfish culture: The project for capacity building for shellfish farming in Tunisia. 2008.



Рис. 4. Велигеры тихоокеанской устрицы: **А** — ранний велигер; **Б** — ранний велигер, вид сбоку; **В** — D-велигер; **Г** — поздний велигер. Масштабный отрезок: **А, Б** — 100 мкм; **В, Г** — 50 мкм

Fig. 4. Pacific oyster veligers: **A** — early veliger; **Б** — early veliger, side view; **В** — D-veliger; **Г** — late veliger. Scale segment: **A, Б** — 100 μm ; **В, Г** — 50 μm

[Gerdes, 1983; Gallager, 1988; Noventa et al., 2018]. Основным локомоторным органом велигера является вельюм, который, помимо выполнения двигательной функции и тактильной рецепции потоков воды, представляет собой эффективный механизм питания личинки [Yonge, 1926; Strathmann et al., 1972; Strathmann, 1978]. При 22 °C стадия ранний велигер формируется через 17–19 ч после начала оплодотворения [Малахов, Медведева, 1985], при более высоких температурах (26–27 °C) — через 18 ч*. Массовое появление велигеров, имеющих D-образную форму, обычно отмечается через 20–48 ч после оплодотворения, в зависимости от температуры. В нашем эксперименте появление раннего велигера было отмечено через 15 и 20 ч с момента оплодотворения, а полностью сформированного D-велигера — через 20 и 28 ч соответственно при температурах 24–25 и 20–21 °C.

Следующие личиночные стадии объединяются под названием «великонха», для них характерно появление краевого прироста раковины — продиссоконха II, на котором хорошо заметны линии нарастания и явственная коническая исчерченность (рис. 5, А). У тихоокеанской устрицы на створках раковины хорошо выражены и концентрическая, и радиальная исчерченность [Куликова, Колотухина, 1989; Christo, Absher, 2008]. Раковина теряет полукруглую форму и из плоской превращается в выпуклую, неравностворчатую — с крупной выпуклой левой створкой с высокой макушкой и правой мелкой створкой с низкой макушкой (рис. 5, А). По мере развития продиссоконха-II замковый край становится вогнутым, появляется и усложняется личиночный замок [Christo et al., 2010]. В макушечной области большим черным пятном выделяется пищеварительная железа, происходит дальнейший рост личинки и органогенез. Обычно стадии великонхи личинка достигает при длине раковины 100–120 мкм. По данным разных исследователей [Shellfish culture..., 2008*; Rico-Villa et al., 2009; Пиркова и др.,

* Shellfish culture: The project for capacity building for shellfish farming in Tunisia. 2008.

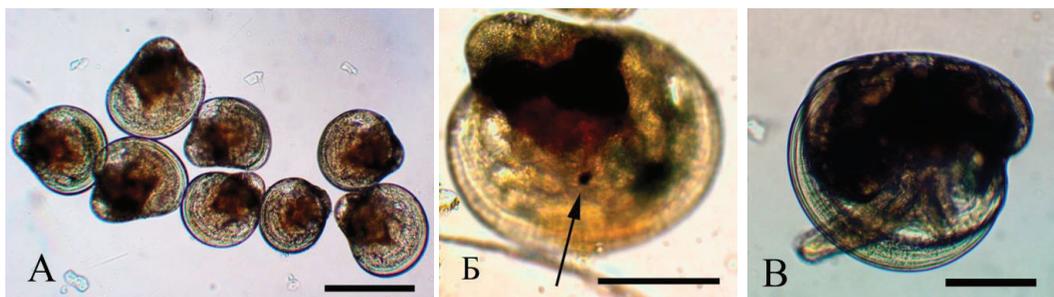


Рис. 5. Великонхи и педивелигеры тихоокеанской устрицы: А — великонхи; Б — педивелигер «с глазком» (показан *стрелкой*); В — педивелигер (с ногой). Масштабный отрезок: А — 200 мкм; Б–Г — 100 мкм

Fig. 5. Veliconchs and pediveligers of pacific oyster: А — veliconchs; Б — pediveliger «with eye» (shown by *arrow*); В — pediveliger (with leg). Scale segment: А — 200 μm ; Б–Г — 100 μm

2020] переход на эту стадию при температуре 17 °С происходит на 12-е сутки с момента оплодотворения, при 21–24 °С — на 10-е сутки, при 27 и 32 °С — на 5-е сутки. В нашем эксперименте переход на стадию великонхи был отмечен на 9–10-е и 11–12-е сутки выращивания личинок при температуре соответственно 24–25 и 20–21 °С.

Незаметно до оседания личинка переходит на стадию педивелигера: у нее появляются глаза, расположенные на боковых сторонах тела, и формируется нога, которая начинает функционировать как самостоятельный двигательный орган (рис. 5, Б–В). Личинка одинаково хорошо плавает и ползает, непосредственно перед оседанием она переходит к донному образу жизни. Переход на стадию педивелигера при 17 °С отмечается на 32-е сутки с момента оплодотворения, при 20–22 °С — на 21-е сутки, при 25 °С — на 16-е сутки, при 27–32 °С — на 10–13-е сутки [Yoo and Yoo, 1973; Shellfish culture..., 2008*; Rico-Villa et al., 2009]. В нашем эксперименте первые личинки на стадии педивелигера были замечены на 20- и 23-е сутки, а массовый переход на эту стадию произошел на 23–24- и 27–28-е сутки при температурах соответственно 24–25 и 20–21 °С.

В табл. 3 приведены значения среднесуточного прироста на разных стадиях развития и их продолжительность для двух температурных диапазонов.

Таблица 3

Среднесуточный прирост, продолжительность стадий развития и выживаемость личинок тихоокеанской устрицы при разных значениях температуры воды

Table 3

Mean daily growth, duration of development stages and survival of pacific oyster larvae under certain temperature of growing

Стадия развития	Среднесуточный прирост, мкм · сут ⁻¹		Продолжительность стадии, сут		Выживаемость, %	
	24–25 °С	21–22 °С	24–25 °С	21–22 °С	24–25 °С	21–22 °С
Велигер	6,4	4,2	6	7	77	94
Ранняя великонха	4,2	4,9	2	2	92	95
Великонха	14,3	10,9	9	12	55	93
Поздняя великонха	10,5	8,7	4	5	63	70
Педивелигер	7,25	7,2	3	4	55	71

Из представленных данных видно, что при повышенной температуре продолжительность стадий развития была короче, а величина прироста больше, чем в контроле. Наибольшие различия между величинами прироста в вариантах с разными темпера-

* Shellfish culture: The project for capacity building for shellfish farming in Tunisia. 2008.

турами были отмечены на стадиях велигера (6,4 и 4,2 мкм · сут⁻¹) и великонхи (14,3 и 10,9 мкм · сут⁻¹) как наиболее продолжительных, на стадии педивелигера достоверные различия отмечены не были. Разница более чем в 2 раза между величинами этого показателя на стадиях велигера и великонхи в обоих вариантах объясняется разной пищевой активностью личинок на этапах миксотрофного (стадия D-велигера) и экзотрофного (стадии великонхи и поздней великонхи) питания [Gerdes, 1983]. Выравнивание значений прироста на стадии педивелигера можно объяснить снижением пищевой активности и темпов роста перед началом метаморфоза. Наибольший прирост был отмечен на этапе экзотрофного питания в обоих вариантах опыта. Величины этого показателя в нашем эксперименте были сопоставимы с приводимыми другими исследователями [Rico-Villa et al., 2009]: 11,4 мкм · сут⁻¹ при 22 °С и 16,0 мкм · сут⁻¹ — при 25 °С. Наши данные подтверждают, что повышение температуры в пределах биокинетической зоны ускоряет развитие и рост морских организмов [Галковская, Сушня, 1978; Pechenik et al., 1990; Manoj Nair, Appukuttan, 2003; и др.].

При проведении экспериментов выявлено, что выживаемость личинок на разных стадиях при выращивании в двух интервалах температур различалась (табл. 3). Значения этого показателя от яйца до сформированного D-велигера составили 59 и 74 % соответственно при 24–25 и 21–22 °С. В целом выживаемость от D-велигера до педивелигера составила 25 и 36 % при 24–25 и 21–22 °С. Наибольшая разница значений выживаемости при разных температурах отмечалась на стадии великонхи (соответственно 55 и 93 %).

При выращивании личинок тихоокеанской устрицы в контролируемых условиях выживаемость от яйца до D-велигера может варьировать в пределах 50–90 %, а от стадии D-велигера до педивелигера — 15–70 %, в зависимости от параметров содержания и применяемых биотехнологий [Helm et al., 2004; Choi, 2008; Shellfish culture..., 2008*; Wallace et al., 2008; Крючков, 2014; Пиркова и др., 2020]. Температура воды при содержании личинок в непроточных емкостях, оборудованных системой периодической смены воды, оказывает существенное влияние на их выживаемость. В непроточной воде может происходить накопление метаболитов (в том числе экзотоксинов) личинок и микроводорослей, что благоприятно для развития бактериальной микрофлоры и возникновения гипоксии [Гаевская, 2006].

Повышение температуры индуцирует компенсаторные изменения метаболизма личинок за счет интенсификации процессов дыхания и питания, а также ускоряет процессы разложения органических остатков, накапливающихся в выростных емкостях. Это может привести к общему ухудшению качества воды и оказать негативное влияние на выживаемость личинок. С другой стороны, даже без учета возможного ухудшения качества воды, сама интенсификация метаболизма может ускорить процессы дегенерации и естественной гибели личинок, имеющих пониженную жизнестойкость, что вызывает увеличение показателя общей смертности за определенный период времени. Личинки устрицы характеризуются большим разбросом индивидуальных размеров, который увеличивается по мере их роста, и присутствием особей с задержкой развития. Повышенная температура могла вызвать увеличение смертности мелкоразмерных особей и личинок с отклонениями в развитии (что привело бы к их гибели на постличиночном этапе онтогенеза).

Заключение

Результаты наших исследований показали, что температура 24–25 °С находится в пределах диапазона оптимальных значений (биокинетической зоны) для тихоокеанской устрицы и благоприятно сказывается на скорости ее эмбрионального и личиночного развития. По сравнению с температурой естественной морской воды (21–22 °С) при подо-

* Shellfish culture: The project for capacity building for shellfish farming in Tunisia. 2008.

греве до указанного уровня эмбриогенез завершается раньше на 2 ч, стадия D-велигера достигается быстрее на 8 ч, стадия великонхи — на 1 сут, стадия педивелигера — на 4 сут. Это позволяет рекомендовать применение данного диапазона температур при заводском способе выращивания. Отмечаемое возрастание смертности личинок в 1,3 и 1,4 раза на этапах соответственно от яйца до D-велигера и от D-велигера до педивелигера можно компенсировать увеличением численности личинок на начальных стадиях культивирования. При этом для получения необходимого количества спата заводским способом затраты производства окажутся значительно меньше за счет сокращения личиночного периода выращивания. Снижение выживаемости может быть вызвано как интенсификацией метаболизма личинок и развитием микрофлоры с сопутствующим ухудшением качества воды, так и ускоренной «отбраковкой» личинок с пониженной жизнестойкостью. Кроме того, выживаемость личинок может быть связана с отбором особей, адаптированных к определенной температуре воды.

Для подбора оптимальных температур и других параметров выращивания личинок тихоокеанской устрицы заводским способом на предприятиях Приморья исследования в этом направлении планируется продолжить.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность сотрудникам лаборатории воспроизводства гидробионтов, а также обособленного структурного подразделения марикультуры на о. Попова за помощь при проведении научно-исследовательских работ.

The authors are grateful to the staff of the Laboratory for reproduction of aquatic organisms and the subdivision of TINRO for mariculture on Popov Island for their assistance to the study.

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 использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

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

The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Концепция исследования и сбор первичного материала — М.В. Калинина, А.С. Табельская; систематизация материала и статистическая обработка — М.В. Калинина, А.С. Табельская, И.Ю. Сухин; анализ материалов, описание результатов, обсуждение и написание — равное участие.

The study concept and collection of samples — M.V. Kalinina and A.S. Tabelskaya; the data systematization and statistical processing — M.V. Kalinina, A.S. Tabelskaya, and I.Yu. Sukhin; the results analysis and description, discussion, text writing and illustrating — all co-authors jointly.

Список литературы

Викторовская Г.И., Баранов А.Ю., Калинина М.В., Ляшенко С.А. История развития устрицеводства и перспективы культивирования тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* в прибрежной зоне Приморского края (в Дальневосточном регионе) // Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление : сб. мат-лов Всерос. науч. конф. с между-

нар. участием, посвящ. 85-летию Камчат. науч.-исслед. ин-та рыб. хоз-ва и океаногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2017. — С. 381–388.

Гаевская А.В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus, Mytilidae*). I. Простейшие (Protozoa) : моногр. — Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. — 101 с.

Галковская Г.А., Сущеня Л.М. Рост водных животных при переменных температурах : моногр. — Минск : Наука и техника, 1978. — 141 с.

Калинина М.В. Роль абиотических факторов и типа корма при заводском культивировании тихоокеанской устрицы в Приморье // Морская биология в 21 веке: систематика, генетика, экология морских организмов (памяти академика Олега Григорьевича Кусакина) : тез. докл. Всерос. конф. — Владивосток : ННЦМБ ДВО РАН, 2022. — С. 149–151.

Калинина М.В., Табельская А.С. Влияние солености и разных типов корма на рост и выживаемость личинок тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* (*Magallana gigas*) (Thunberg, 1793) при заводском выращивании в южном Приморье // 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. 40–43.

Калинина М.В., Табельская А.С. Получение личинок тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* заводским способом в южном Приморье // Актуальные проблемы освоения водных биологических ресурсов Российской Арктики : мат-лы Всерос. конф. ученых и специалистов, посвящ. 160-летию Н.М. Книповича. — Мурманск : ПИНРО, 2022. — С. 207–211.

Крючков В.Г. Устричное хозяйство. Пояснительная записка (ПЗ) и экономические расчеты (ЭР). — Керчь, 2014. — 92 с.

Куликова В.А., Колотухина Н.К. Пелагические личинки двустворчатых моллюсков Японского моря. Методы, морфология, идентификация : препр. № 21. — Владивосток : ИБМ ДВО АН СССР, 1989. — 60 с.

Малахов В.В., Медведева Л.А. Эмбриональное развитие гигантской устрицы // Биол. моря. — 1985. — № 1. — С. 45–51.

Малахов В.В., Медведева Л.А. Эмбриональное развитие двустворчатых моллюсков в норме и при действии тяжелых металлов : моногр. — М. : Наука, 1991. — 134 с.

Материалы к техническому руководству по получению в условиях Приморского края молоди тихоокеанской устрицы, приморского гребешка, дальневосточного трепанга для модельного питомника мощностью 1 млн экз. посадочного материала в год : отчет о НИР (годовой) / руководитель И.Ю. Сухин / ТИНРО. № ГР НИОКТР ААА-А19-119031590076-4; Инв. № 28349. — Владивосток, 2019. — 36 с.

Пиркова А.В., Ладыгина Л.В., Холодов В.И. Биологические и биотехнические аспекты организации и функционирования устричного питомника на Черном море : моногр. — Севастополь : ФИЦ ИнБЮМ, 2020. — 120 с.

Раков В.А. Биология и культивирование устриц // Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей. — М. : Агропромиздат, 1987. — С. 72–84.

Табельская А.С., Калинина М.В. Рост и выживаемость заводских личинок тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* при различных концентрациях микроводорослей и солености в условиях южного Приморья // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 3. — С. 723–734. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-723-734.

Abdel-Hamid M.E., Mona M., Khalil A.M. Effects of temperature, food and food concentrations on the growth of the larvae and spat of the edible oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) // J. Mar. Biol. Ass. India. — 1992. — Vol. 34(1, 2). — P. 195–202.

Bayne B.L. The physiological ecology of marine molluscan larvae // The Mollusca. Vol. 3: Development. — N.Y. : Academic Press, 1983. — P. 299–343.

Carlson B.K. Settlement and subsequent survival of commercially-reared eyed-pediveliger larvae of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) // J. Shellfish Res. — 1982. — Vol. 2, № 1. — P. 116.

Choi K.S. Oyster capture-based aquaculture in the Republic of Korea // Capture-based aquaculture: Global overview : FAO Fish. Techn. Pap. — Rome : FAO, 2008. — № 508. — P. 271–286.

Christo S.W. and Absher T.M. Crescimento da prodissoconcha de ostras do genero *Crassostrea* Sacco, 1897 (Bivalvia: Ostreidae) // B. Inst. Pesca. — 2008. — Vol. 34, № 1. — P. 71–77.

Christo S.W., Absher T.M., Boehs G. Morphology of the larval shell of three oyster species of the genus *Crassostrea* Sacco, 1897 (Bivalvia: Ostreidae) // Braz. J. Biol. — 2010. — Vol. 70, № 3. — P. 645–650.

Eyster L.S., Morse M.P. Early shell formation during molluscan embryogenesis, with new studies on the surf clam, *Spisula solidissima* // Am. Zool. — 1984. — Vol. 24. — P. 871–882.

Flores-Vergara C., Cordero-Esquivel B., Cerón-Ortiz A.N., Arredondo Vega B.O. Combined effects of temperature and diet on growth and biochemical composition of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) spat // Aquac. Res. — 2004. — Vol. 35, Iss. 12. — P. 1131–1140.

Gallager S.M. Visual observations of particle manipulation during feeding in larvae of a bivalve mollusk // Bull. Mar. Sci. — 1988. — Vol. 43(3). — P. 195–219.

Gerdes D. The pacific oyster *Crassostrea gigas*: Part I. Feeding behavior of larve and adults // Aquaculture. — 1983. — Vol. 31, Iss. 2–4. — P. 195–219. DOI: 10.1016/0044-8486(83)90313-7.

Helm M.M., Bourne N., Lovatell A. (comp./ed.) Hatchery culture of bivalves. A practical manual : FAO Fisheries Technical Paper. — Rome : FAO, 2004. — № 471. — 177 p.

Helm M.M., Millican P.F. Experiments in the hatchery rearing of Pacific oyster larvae (*Crassostrea gigas* Thunberg) // Aquaculture. — 1977. — Vol. 11, Iss. 1. — P. 1–12.

His E., Robert R., Dinet A. Combined effects of temperature and salinity on fed and starved larvae of the mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* and the Japanese oyster *Crassostrea gigas* // Marine Biol. — 1989. — Vol. 100. — P. 455–463. DOI: 10.1007/BF00394822.

Hrs-Brenko M. The growth and survival of larvae of several bivalve species at high temperatures and the practicability of their culture in heated effluent waters // Ichthyologia (Zemun). — 1981. — Vol. 131. — P. 29–37.

Lemos M.B.N., Nascimento I.A., De Araujo M. et al. The combined effects of salinity, temperature, antibiotic and aeration on larval growth and survival of the mangrove oyster, *Crassostrea rhizophorae* // J. Shellfish Res. — 1994. — Vol. 13. — P. 187–192.

Loosanoff V.L., Davis H.C. Rearing of bivalve molluscs // Adv. Mar. Biol. — 1963. — Vol. 1. — P. 1–136.

Manoj Nair R., Appukuttan K.K. Effect of temperature on the development, growth, survival and settlement of green mussel *Perna viridis* (Linnaeus, 1758) // Aquacult. Res. — 2003. — Vol. 34, № 12. — P. 1037–1045. DOI: 10.1046/j.1365-2109.2003.00906.x.

Noventa S., Hacker C., Correia A. et al. Gold nanoparticles ingested by oyster larvae are internalized by cells through an alimentary endocytic pathway // Nanotoxicology. — 2018. — Vol. 12(8). — P. 901–913. DOI: 10.1080/17435390.2018.1487601.

O'Connor M.I., Bruno J.F., Gaines S.D. et al. Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation // Proc. Nat. Acad. Sci. — 2007. — Vol. 104(4). — P. 1266–1271. DOI: 10.1073/pnas.0603422104.

Pechenic J.A., Eyster L.S., Widdows J., Bayne B.L. The influence of food concentration and temperature on growth and morphological differentiation of blue mussel *Mytilus edulis* L. larvae // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. — 1990. — Vol. 136, № 1. — P. 47–64.

Pechenic J.A., Wendt D.E., Jarrett J.N. Metamorphosis is not a new beginning: larval experience influences juvenile performance // BioScience. — 1998. — Vol. 48, Iss. 11. — P. 901–910.

Phillips N.E. Effects of Nutrition-Mediated Larval Condition on Juvenile Performance in a Marine Mussel // Ecology. — 2002. — Vol. 83, № 9. — P. 2562–2574.

Rico-Villa B., Le Coz J.R., Mingant C., Robert R. Influence of phytoplankton diet mixtures on microalgae consumption, larval development and settlement of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) // Aquaculture. — 2006. — Vol. 256, Iss. 1–4. — P. 377–388. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2006.02.015.

Rico-Villa B., Pouvreau S., Robert R. Influence of food density and temperature on ingestion, growth and settlement of Pacific oyster larvae, *Crassostrea gigas* // Aquaculture. — 2009. — Vol. 287, Iss. 3. — P. 395–401. DOI:10.1016/j.aquaculture.2008.10.054.

Rico-Villa B., Woerther P., Mingant C. et al. A flow-through rearing system for ecophysiological studies of Pacific oyster *Crassostrea gigas* larvae // Aquaculture. — 2008. — Vol. 282(1–4) — P. 54–60. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2008.06.016.

Robert R., His E., Dinet A. Combined effects of temperature and salinity on fed and starved larvae of the European flat oyster *Ostrea edulis* // Mar. Biol. — 1988. — Vol. 97. — P. 95–100. DOI: 10.1007/BF00391249.

Strathmann R.R. The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates // Evolution. — 1978. — Vol. 32(4). — P. 894–906. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1978.tb04642.x.

Strathmann R.R., Jahn T.L., Fonseca J.R.C. Suspension feeding by marine invertebrate larvae: clearance of particles by ciliated bands of a rotifer, pluteus, and trochophore // Biol. Bull. — 1972. — Vol. 142. — P. 505–519.

Wallace R.K., Waters P., Rikard F.S. Oyster Hatchery Techniques : SRAC Publication. — 2008. — № 4302. — 6 p.

Waller Th.R. Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster, *Ostrea edulis* Linne : Smithsonian Contrib. Zool. — 1981. — № 328. — 70 p.

Yonge C. M. Structure and physiology of the organs of feeding and digestion in *Ostrea edulis* // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. — 1926. — Vol. 14, № 2. — P. 295–386.

Yoo S.K. and Yoo M.S. Biological studies on oyster culture (II) morphological characteristics of the oyster, *Crassostrea gigas* // Korean J. Fish. Aquat. Sci. — 1973. — Vol. 6. — P. 65–75 (in Korean).

References

Viktorovskaya, G.I., Baranov, A.Yu., Kalinina, M.V., and Lyashenko, S.A., History of oyster mariculture and prospects for cultivation of Pacific oysters *Crassostrea gigas* in the coastal zone of Primorye territory (Far East Region), in *Sb. mater. Vseross. nauchn. konf. mezhdunar. uchastiem, posvyashch. 85-letiyu Kamchatskogo nauchno-issled. inst. rybn. khoz. okeanogr. "Vodnye biologicheskie resursy Rossii: sostoyanie, monitoring, upravlenie"* (Proc. All-Russ. Sci. Conf. Int. Participation, Commem. 85th Anniv. Kamchatka Res. Inst. Fish. Oceanogr. "Aquatic Biological Resources of Russia: State, Monitoring, and Management"), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2017, pp. 381–388.

Gaevskaya, A.V., Parazity, bolezni i vrediteli midiy (Mytilus, Mytilidae). I. Prosteyshkiye (Protozoa) (Parasites, diseases and pests of mussels (*Mytilus, Mytilidae*). I. Protozoa), Sevastopol: ECOSY-Hydrophysics, 2006.

Galkovskaya, G.A. and Sushchenya, L.M., *Rost vodnykh zhivotnykh pri peremennykh temperaturakh* (Growth of aquatic animals at variable temperatures), Minsk: Nauka i tekhnika, 1978.

Kalinina, M.V., The role of abiotic factors and feed type in the factory cultivation of the Pacific oyster in Primorye, in *Tezisy dokl. Vseros. konf. "Morskaya biologiya v 21 veke: sistematika, genetika, ekologiya morskikh organizmov"* (pamyati akademika Olega Grigor'evicha Kusakina) (Proc. All-Russ. Conf. "Marine biology in the 21st century: systematics, genetics, ecology of marine organisms" (in memory of academician Oleg Grigoryevich Kussakin)), Vladivostok: Nauch.-Issled. Tsentr Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2022, pp. 149–151.

Kalinina, M.V. and Tabelskaya, A.S., Influence of salinity and various feed types in growth and survival rate of pacific oyster larvae *Crassostrea gigas* (magallana gigas), thunberg, 1793 in factory cultivation in South Primorye, 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, part 1, pp. 40–43.

Kalinina, M.V. and Tabelskaya, A.S., Obtaining larvae of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* by the factory method in southern Primorye, in *Mater. Vseros. konf. uchenykh i spetsialistov, posvyashch. 160-letiyu N.M. Knipovicha "Aktual'nyye problemy osvoyeniya vodnykh biologicheskikh resursov Rossiyskoy Arktiki"* (Proc. All-Russ. Conf. of scientists and specialists dedicated to the 160th anniversary of N.M. Knipovic "Actual problems of the development of aquatic biological resources of the Russian Arctic"), Murmansk: PINRO, 2022, pp. 207–211.

Kryuchkov, V.G., *Ustrichnoye khozyaystvo. Poyasnitel'naya zapiska (PZ) i ekonomicheskiye raschety (ER)* (Oyster farm. Explanatory note (PZ) and economic calculations (ER)), Kerch', 2014.

Kulikova, V.A. and Kolotukhina, N.K., *Pelagicheskiye lichinki dvustvorchatykh mollyuskov Yaponskogo morya. Metody, morfologiya, identifikatsiya* (Pelagic Larvae of Bivalve Mollusks of the Sea of Japan: Methods, Morphology, and Identification), Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Otd. Akad. Nauk. SSSR, 1989, preprint no. 21.

Malakhov, V.V. and Medvedeva, L.A., Embryonic development of a giant oyster, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1985, no. 1, pp. 45–51.

Malakhov, V.V. and Medvedeva, L.A., *Embrional'noye razvitiye dvustvorchatykh mollyuskov v norme i pri deystvii tyazhelykh metallov* (Embryonic development of bivalve molluscs in health and under the influence of heavy metals), Moscow: Nauka, 1991.

Materialy k tekhnicheskomu rukovodstvu po polucheniyu v usloviyakh Primorskogo kraya mloldi tikhookeanskoy ustritsy, primorskogo grebeshka, dal'nevostochnogo trepanga dlya model'nogo pitomnika moshchnost'yu 1 mln ekz. posadochnogo materiala v god : otchet o NIR (godovoy) (Materials for the technical guidance on obtaining in the conditions of the Primorsky Territory the young Pacific oyster, Primorsky scallop, Far Eastern trepang for a model nursery with a capacity of 1 million specimens. planting material per year : research report (annual)), leader I.Yu. Sukhin, TINRO, No. GR R&D AAA-A19-119031590076-4; Inv. No. 28349, Vladivostok, 2019.

Pirkova, A.V., Ladygina, L.V., and Kholodov, V.I., *Biologicheskiye i biotekhnicheskiye aspekty organizatsii i funkcionirovaniya ustrichnogo pitomnika na Chornom more* (Biological and biotechni-

cal aspects of organization and functioning of the oyster hatchery in the Black Sea), Sevastopol: FIC InBYuM, 2020.

Rakov, V.A., Biology and cultivation of oysters, in *Kul'tivirovaniye tikhoookeanskikh bespozvonochnykh i vodorosley* (Cultivation of Pacific invertebrates and algae), Moscow: Agropromizdat, 1987, pp. 72–84.

Tabelskaya, A.S. and Kalinina, M.V., Growth and survival of the hatchery larvae of pacific oyster *Crassostrea gigas* under different concentrations of microalgae and salinity in conditions of southern Primorye, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 3, pp. 723–734. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-723-734

Abdel-Hamid, M.E., Mona, M. and Khalil, A.M., Effects of temperature, food and food concentrations on the growth of the larvae and spat of the edible oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg), *J. Mar. Biol. Ass. India*, 1992, vol. 34(1,2), pp. 195–202.

Bayne, B.L., The physiological ecology of marine molluscan larvae, *The Mollusca*, vol. 3: *Development*, New York: Academic Press, 1983, pp. 299–343.

Carlson, B.K., Settlement and subsequent survival of commercially-reared eyed-pediveliger larvae of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg), *J. Shellfish Res.*, 1982, vol. 2, no. 1, pp. 116.

Choi, K.S., Oyster capture-based aquaculture in the Republic of Korea, in *Capture-based aquaculture: Global overview: FAO Fish. Techn. Pap.*, Rome: FAO, 2008, no. 508, pp. 271–286.

Christo, S.W. and Absher, T.M., Crescimento da prodissoconcha de ostras do genero *Crassostrea* Sacco, 1897 (Bivalvia: Ostreidae), *B. Inst. Pesca*, 2008, vol. 34, no. 1, pp. 71–77.

Christo, S.W., Absher, T.M., and Boehs, G., Morphology of the larval shell of three oyster species of the genus *Crassostrea* Sacco, 1897 (Bivalvia: Ostreidae), *Braz. J. Biol.*, 2010, vol. 70, no. 3, pp. 645–650.

Eyster, L.S. and Morse, M.P., Early shell formation during molluscan embryogenesis, with new studies on the surf clam, *Spisula solidissima*, *Am. Zool.*, 1984, vol. 24, pp. 871–882.

Flores-Vergara, C., Cordero-Esquivel, B., Cerón-Ortiz, A.N., and Arredondo Vega, B.O., Combined effects of temperature and diet on growth and biochemical composition of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) spat, *Aquac. Res.*, 2004, vol. 35, no. 12, pp. 1131–1140.

Gallager, S.M., Visual observations of particle manipulation during feeding in larvae of a bivalve mollusk, *Bull. Mar. Sci.*, 1988, vol. 43, no. 3, pp. 195–219.

Gerdes, D., The pacific oyster *Crassostrea gigas*. Part I. Feeding behavior of larve and adults, *Aquaculture*, 1983, vol. 31, no. 2–4, pp. 195–219. doi 10.1016/0044-8486(83)90313-7

Helm, M.M., Bourne, N., and Lovatelli, A., (comp./ed.) Hatchery culture of bivalves. A practical manual, *FAO Fisheries Technical Paper*, Rome: FAO, 2004, no. 471.

Helm, M.M. and Millican, P.F., Experiments in the hatchery rearing of Pacific oyster larvae (*Crassostrea gigas* Thunberg), *Aquaculture*, 1977, vol. 11, no. 1, pp. 1–12.

His, E., Robert, R., and Dinet, A., Combined effects of temperature and salinity on fed and starved larvae of the mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* and the Japanese oyster *Crassostrea gigas*, *Mar. Biol.*, 1989, vol. 100, pp. 455–463. doi 10.1007/BF00394822

Hrs-Brenko, M., The growth and survival of larvae of several bivalve species at high temperatures and the practicability of their culture in heated effluent waters, *Ichthyologia (Zemun)*, 1981, vol. 131, pp. 29–37.

Lemos, M.B.N., Nascimento, I.A., De Araujo, M., Pereira, S., Bahia, I., and Smith, D.H., The combined effects of salinity, temperature, antibiotics and aeration on larval growth and survival of the mangrove oyster, *Crassostrea rhizophorae*, *J. Shellfish Res.*, 1994, vol. 13, pp. 187–192.

Loosanoff, V.L. and Davis, H.C., Rearing of bivalve mollusks, *Adv. Mar. Biol.*, 1963, vol. 1, pp. 1–136.

Manoj Nair, R. and Appukuttan, K.K., Effect of temperature on the development, growth, survival and settlement of green mussel *Perna viridis* (Linnaeus, 1758), *Aquacult. Res.*, 2003, vol. 34, no. 12, pp. 1037–1045. doi 10.1046/j.1365-2109.2003.00906.x

Noventa, S., Hacker, C., Correia, A., Drago, C., and Galloway, T.S., Gold nanoparticles ingested by oyster larvae are internalized by cells through an alimentary endocytic pathway, *Nanotoxicology*, 2018, vol. 12(8), pp. 901–913. doi 10.1080/17435390.2018.1487601

O'Connor, M.I., Bruno, J.F., Gaines, S.D., Halpern, B.S., Lester, S.E., Kinlan, B.P., Jack, M. and Weiss, J.M., Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 2007, vol. 104(4), pp. 1266–1271. doi 10.1073/pnas.0603422104

Pechenic, J.A., Eyster, L.S., Widdows, J., and Bayne, B.L., The influence of food concentration and temperature on growth and morphological differentiation of blue mussel *Mytilus edulis* L. larvae, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1990, vol. 136, no. 1, pp. 47–64.

Pechenik, J.A., Wendt, D.E., and Jarrett, J.N., Metamorphosis is not a new beginning: larval experience influences juvenile performance, *BioScience*, 1998, vol. 48, no. 11, pp. 901–910.

Phillips, N.E., Effects of Nutrition-Mediated Larval Condition on Juvenile Performance in a Marine Mussel, *Ecology*, 2002, vol. 83, no. 9, pp. 2562–2574.

Rico-Villa, B., Le Coz, J.R., Mingant, C., and Robert, R., Influence of phytoplankton diet mixtures on microalgae consumption, larval development and settlement of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg), *Aquaculture*, 2006, vol. 256, no. 1–4, pp. 377–388. doi 10.1016/j.aquaculture.2006.02.015

Rico-Villa, B., Pouvreau, S., and Robert, R., Influence of food density and temperature on ingestion, growth and settlement of Pacific oyster larvae, *Crassostrea gigas*, *Aquaculture*, 2009, vol. 287, no. 3, pp. 395–401. doi 10.1016/j.aquaculture.2008.10.054

Rico-Villa, B., Woerther, P., Mingant, C., Lepiver, D., Pouvreau, S., Hamon, M., and Robert, R., A flow-through rearing system for ecophysiological studies of Pacific oyster *Crassostrea gigas* larvae, *Aquaculture*, 2008, vol. 282(1–4), pp. 54–60. doi 10.1016/j.aquaculture.2008.06.016

Robert, R., His, E., and Dinet, A., Combined effects of temperature and salinity on fed and starved larvae of the European flat oyster *Ostrea edulis*, *Mar. Biol.*, 1988, vol. 97, pp. 95–100. doi 10.1007/BF00391249

Strathmann, R.R., The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates, *Evolution*, 1978, vol. 32(4), pp. 894–906. doi 10.1111/j.1558-5646.1978.tb04642.x

Strathmann, R.R., Jahn, T.L., and Fonseca, J.R.C., Suspension feeding by marine invertebrate larvae: clearance of particles by ciliated bands of a rotifer, pluteus, and trochophore, *Biol. Bull.*, 1972, vol. 142, pp. 505–519.

Wallace, R.K., Waters, P., and Rikard, F.S., Oyster Hatchery Techniques, *SRAC Publication*, 2008, no. 4302.

Waller, Th.R., Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster, *Ostrea edulis* Linne, *Smithsonian Contrib. Zool.*, 1981, no. 328.

Yonge, C.M., Structure and physiology of the organs of feeding and digestion in *Ostrea edulis*, *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1926, vol. 14, no. 2, pp. 295–386.

Yoo, S.K., and Yoo, M.S., Biological studies on oyster culture (II) morphological characteristics of the oyster, *Crassostrea gigas*, *Korean J. Fish. Aquat. Sci.*, 1973, vol. 6, pp. 65–75 (in Korean).

Food and Agriculture Organization of the United Nations. FAO Yearbook. Fishery and Aquaculture Statistics 2017/FAO annuaire. Food & Agriculture Org., 2019. https://books.google.com/books/about/FAO_Yearbook_Fishery_and_Aquaculture_Sta.html?hl=&id=WC2rDwAAQBAJ. Cited April, 2023.

Shellfish culture: The project for capacity building for shellfish farming in Tunisia, South sea mariculture research center, NFDI, 2008. Cited April, 2023.

Поступила в редакцию 27.04.2023 г.

После доработки 30.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

The article was submitted 27.04.2023; approved after reviewing 30.05.2023;
accepted for publication 30.05.2023

**МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ
METHODS OF INVESTIGATIONS**

Научная статья

УДК 639.2.053.72:597.555.5

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-443-463

EDN: XCSYXY

**ОЦЕНКА МАКСИМАЛЬНОГО УСТОЙЧИВОГО УЛОВА
МАЛОГЛАЗОГО МАКРУРУСА *ALBATROSSIA PECTORALIS*
(MACROURIDAE) НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ
НА ОСНОВЕ БАЙЕСОВСКОЙ ПРОДУКЦИОННОЙ МОДЕЛИ JABBA****В.В. Кулик, А.И. Алфёров, М.И. Горюнов***Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. На основе данных об истории уловов и индексах численности малоглазого макруруса впервые показаны статистические оценки межгодовой динамики промысловой биомассы и её эксплуатации по рыбопромысловым зонам на Дальнем Востоке России относительно ориентиров динамических моделей биомассы. Байесовский подход в JABBA позволил учесть априорные допущения о девственных биомассах, рассчитанных ранее по данным научных съёмок и экстраполированных на необследованные площади, ошибки в уловах и индексах численности, а также скорость мгновенного пополнения популяции (r) и изначальное истощение. Показано, что ни в одной зоне запасы ещё не переловлены, но в Западно-Беринговоморской (ЗБМ) проявилась отрицательная тенденция в динамике биомассы с 2015 г. Причина этого снижения согласно принятым допущениям заключается в реализации завышенного целевого ориентира по эксплуатации промысловой биомассы ($\varphi_F = 0,1$). Во всех зонах, кроме курильских, он оказался по медиане ниже 0,08, а при установлении объёмов допустимых уловов (ОДУ) многие годы использовали $\varphi_F = 0,1$. В ЗБМ зоне уловы превышали прибавочную продукцию долгое время: в 2012 г. и с 2015 г. Сумма медиан максимальных устойчивых уловов по зонам найдена около 47,4 тыс. т, что выше официальных уловов. В соседних зонах — ЗБМ и Восточно-Камчатской — параметр r оказался примерно равным как по медиане (0,086–0,085), так и по 95 %-ным доверительным интервалам (от 0,05 до 0,14). В курильских зонах параметр r был выше и максимален в Северо-Курильской зоне, что может свидетельствовать о более высоких темпах роста в них или внешнем притоке молоди. Следовательно, крайне важно уточнить популяционную структуру малоглазого макруруса, а до тех пор мы вынуждены продолжать оценку запасов в пределах рыболовных зон.

Ключевые слова: максимальный устойчивый улов, MSY, малоглазый макрурус, Берингово море, Охотское море, Курильские острова, JABBA, CPUE, GLM, GAM

Для цитирования: Кулик В.В., Алфёров А.И., Горюнов М.И. Оценка максимального устойчивого улова малоглазого макруруса *Albatrossia pectoralis* (Macrouridae) на Дальнем Востоке России на основе байесовской продукционной модели JABBA // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 443–463. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-443-463. EDN: XCSYXY.

* Кулик Владимир Владимирович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, vladimir.kulik@tinro.ru, ORCID 0000-0003-0920-5312; Алфёров Андрей Иванович, ведущий специалист, andrey.alferov@tinro.ru, ORCID 0000-0002-4492-0867; Горюнов Михаил Игоревич, ведущий специалист, mikhail.goryunov@tinro.ru.

© Кулик В.В., Алфёров А.И., Горюнов М.И., 2023

**Estimation of the maximum sustainable yield of giant grenadier
Albatrossia pectoralis (Macrouridae) in the Russian Far East
using Bayesian surplus production model JABBA**

Vladimir V. Kulik*, **Andrey I. Alferov****, **Mikhail I. Goryunov*****

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

4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

* Ph.D., head of laboratory, vladimir.kulik@tinro.ru, ORCID 0000-0003-0920-5312

** leading specialist, andrey.alferov@tinro.ru, ORCID 0000-0002-4492-0867

*** leading specialist, mikhail.goryunov@tinro.ru

Abstract. Statistical estimates for the exploitable stock of giant grenadier are determined, by fishing zones in the Russian Far East, and interannual dynamics of the species biomass is considered using historical data on catches and abundance. The assessments relationship with reference points of the biomass dynamic models is examined for the first time. With using the Bayesian approach, *a priori* assumptions about virgin biomass, which were made earlier on results of scientific surveys extrapolated to unsurveyed areas, are accounted in JABBA model; some errors in the catch and abundance indices are revealed. The parameters of instantaneous rate of recruitment and initial depletion of population are determined. Overfishing is not detected yet in any fishing zone, but a negative trend of the biomass dynamics is noticed for the Western Bering Sea fishing zone since 2015 (if the stock estimations based on surveys are realistic). The decline is reasoned by implementation of too high target for exploitation rate of vulnerable biomass ($\phi_F = 0.10$) that is higher than such target for other fishing zones (< 0.08 or even 0.01 for the stocks exploited with the total allowable catch limits). That's why annual catches exceeded the surplus production in the Western Bering Sea fishing zone in 2012 and since 2015 to nowadays. The sum of median estimations for the maximum sustainable yields in all fishing zones is about $47.4 \cdot 10^3$ t that exceeds the values of total annual catch. The instantaneous rate of recruitment is almost equal in the neighboring fishing zones in the western Bering Sea and at East Kamchatka (0.086–0.085 by median, with 95 % credible intervals from 0.05 to 0.14) and is much higher at Kuril Islands with the maximum in the North-Kuril fishing zone. The latter case is possibly conditioned by partially external recruitment. Therefore, population structure of giant grenadier should be clarified for correct modeling of the recruitment; until then, the stocks assessments by fishing zones are available.

Keywords: Bering Sea, Okhotsk Sea, Kuril Islands, giant grenadier, JABBA, maximum sustainable yield, catch, CPUE, GLM, GAM

For citation: Kulik V.V., Alferov A.I., Goryunov M.I. Estimation of the maximum sustainable yield of giant grenadier *Albatrossia pectoralis* (Macrouridae) in the Russian Far East using Bayesian surplus production model JABBA, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 443–463. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-443-463. EDN: XCSYXY.

Введение

Ранее материалы по численному моделированию запасов макрурусов на Дальнем Востоке России не публиковались в рецензируемых изданиях, не были известны ориентиры управления, являющиеся также важными биологическими характеристиками популяций, а также не имелось статистически обоснованных оценок динамики запаса. Однако целевой промысел макрурусов ведётся уже не первое десятилетие, поэтому крайне важно уточнить состояние их запасов. К сожалению, рыбодобытки перестали делить макрурусов по видам в промысловых уловах с 1994 г. Целевой вылов макрурусов (семейство Macrouridae) и их прилов состоят в основном из малоглазого макруруса *Albatrossia pectoralis*, который является массовым видом материкового склона на глубинах более 400–500 м, чёрный макрурус *Coryphaenoides acrolepis* занимает второе место, а третье — пепельный *Coryphaenoides cinereus**. Малоглазый макрурус обитает

* Состояние промысловых ресурсов Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна — 2022 г. Владивосток: ТИНРО, 2022. 435 с.

в широком диапазоне глубин (900–1800 м), образуя максимальные концентрации у дна [Новиков, 1970, 1974].

Согласно официальной статистике с 1980-х до начала 2000-х гг. малоглазый макрурус не добывался целевым образом, а ловился в небольших количествах при донном траловом, ярусном и сетном промысле палтусов, трески, окуней в нижней части шельфа и верхней части материкового склона (до глубин 600–700 м). В начале 2000-х гг. некоторые суда, преимущественно ярусоловные, переходили на специализированный лов макрурусов от нескольких дней до одного-двух месяцев. Их вылов вырос до десятков кило тонн с явным преобладанием Западно-Беринговоморской (ЗБМ) зоны во вкладе в общий вылов макрурусов в последние годы (рис. 1). Эти утверждения остаются неизменными во всех материалах общего допустимого улова (ОДУ) макрурусов, но в монографии М.Е. Барышко [2012] и в статистике Продовольственной и сельскохозяйственной организации Объединённых Наций (ФАО ООН) отмечаются высокие уловы макрурусов в северо-западной части Тихого океана — СЗТО, или 61-й район ФАО — и в период существования СССР (рис. 2). Требуется выяснить, каких именно макрурусов тогда ловили, что и станет одной из наших задач в данной работе.

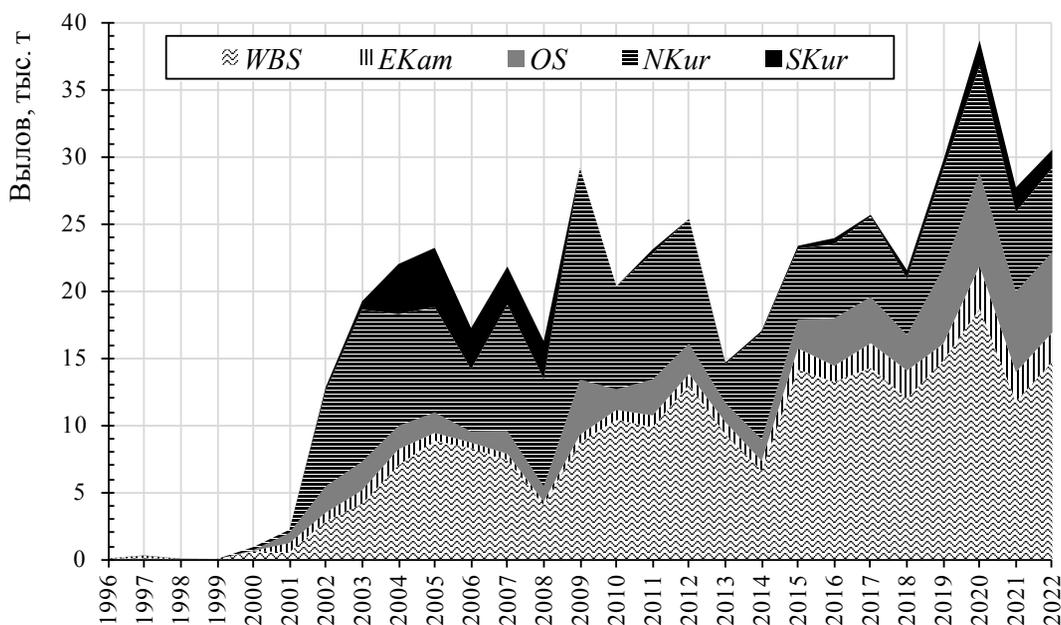


Рис. 1. Вылов всех макрурусов по рыбопромысловым зонам: *WBS* — ЗБМ, *EKam* — Восточно-Камчатская (ВКам), *OS* — Охотское море (ОМ), *NKur* — Северо-Курильская (СКур) и *SKur* — Южно-Курильская (ЮКур)

Fig. 1. Catch of all grenadier species, 10³ t, by fishing zones: *WBS* — Western Bering Sea, *EKam* — East Kamchatka, *NKur* — North-Kuril, *OS* — Okhotsk Sea, and *SKur* — South-Kuril

Цель данной работы — определить максимальный устойчивый улов (MSY) малоглазого макруруса, а также оценить неопределённость MSY и вероятности различных состояний запасов относительно MSY ориентиров.

Материалы и методы

Достичь поставленной цели можно только посредством моделирования, решив следующие задачи: определить уровень информационного обеспечения; выбрать метод настройки модели, учитывающий максимально полно всю надёжную информацию; определить MSY ориентиры и состояние запасов малоглазого макруруса в 2022 г. относительно них.

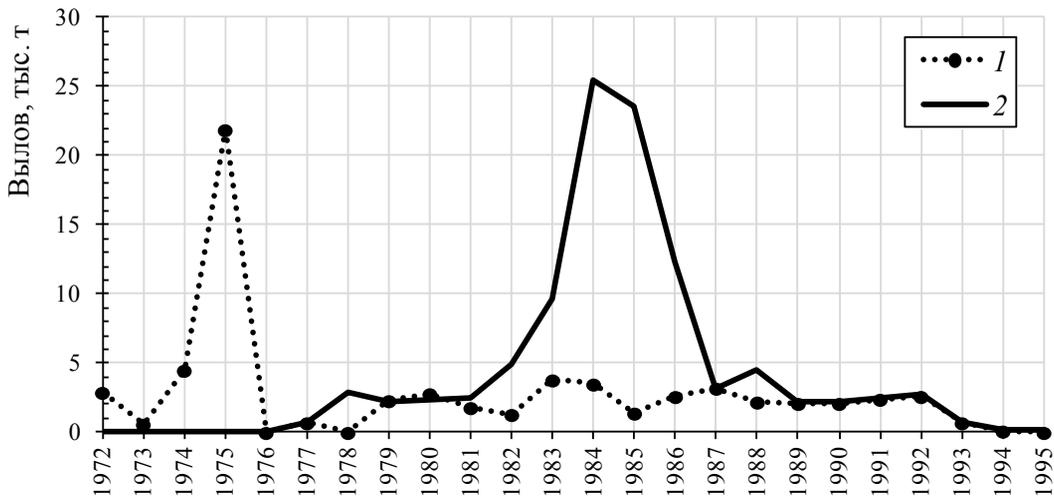


Рис. 2. Вылов всех макрурусов: 1 — в опубликованном источнике [Барышко, 2012] и 2 — в статистике ФАО по уловам СССР и России в северо-западной части Тихого океана

Fig. 2. Catch of all grenadier species, 10³ t: 1 — cited data [Baryshko, 2012]; 2 — FAO statistics for the USSR and Russia fishery in the North-West Pacific

Модель биологических процессов впервые использовалась при подготовке материалов ОДУ макрурусов на 2020 г. в зоне ЗБМ. Эта модель была настроена в пакете прикладных программ (ППП) «Just Another Bayesian Biomass Assessment» (JABBA) [Winker et al., 2018]. Полное название JABBA переводится как «просто ещё одна байесовская оценка биомассы». Такое название ППП JABBA её авторы выбрали для отсылки к языку программирования, при помощи которого происходит оптимизация моделей — Just Another Gibbs Sampler [Plummer, 2003], что переводится как «просто еще один пробобротборник Гиббса». Управление настройкой моделей и выводом их результатов в ППП JABBA осуществляется при помощи языка сценариев R [<https://www.R-project.org/>], что существенно упрощает использование данного ППП.

Малоглазый макрурус — долгоживущий вид, достигающий возраста более 40 лет [Тупоногов, 1991]. Максимальный возраст — 56 лет — подтверждён методом изотопной радиометрии (²¹⁰Pb:²²⁶Ra) [Burton, 1999]. Ведущие учёные мира [Rodgveller et al., 2010], включая российского — д.б.н. А.М. Орлова [Devine et al., 2012], — допускают и более высокий предельный возраст: до 58 лет. В оценках запасов макрурусов у Аляски допускается, что в уловах с малоглазым макрурусом встречается также чёрный макрурус с тихоокеанского побережья США, который живёт до 73 лет [Andrews et al., 1999], поэтому макрурусы считаются уязвимыми видами, целевой промысел которых запрещён, а их прилов допускается до 8 % [Rodgveller, Siwicke, 2020]. Столь высокие продолжительности жизни макрурусов приводят к крайне низким оценкам их естественной убыли ($\varphi_M = 0,078$) [Rodgveller, Siwicke, 2020]. Низкая естественная смертность и продолжительный жизненный цикл являются важными условиями возможности применения моделей прибавочной продукции, которые в обратном случае нуждаются в специальных модификациях [Zhou et al., 2009].

Управление промыслом макрурусов на Дальнем Востоке России осуществляется на основе допущений о доминировании малоглазого макруруса и незначительности промысла чёрного макруруса, поэтому биологические особенности чёрного макруруса, которые бы заметно снизили целевые ориентиры, никогда не учитывались. Тем не менее чёрный макрурус преподносится как источник самого чистого белка с огромными запасами, способными поднять ОДУ более чем в 4 раза (до 200 тыс. т) [<https://fishnews.ru/rubric/krupnyim-planom/12534>]. Таким образом, в нашей настройке необходимо будет учесть, что промысел малоглазого макруруса затрагивает дольше

живущего макруруса — чёрного. Мы это сделаем посредством априорных допущений в настройке моделей с использованием ППП ЯВВА.

Глубины более 1 км редко обследуются научными донными тралениями (ДТ) по техническим причинам. Достоверность оценок биомассы макрурусов по научным ДТ в России никогда не исследовалась, но именно они долгие годы служили основой для определения ОДУ макрурусов. Эта работа не станет исключением. Использованные здесь оценки биомассы из научных съёмок (табл. 1) многократно публиковались в отраслевых сборниках «Состояние промысловых ресурсов Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна», включая сборник 2022 г.* Из них выбраны и просуммированы в пределах зон те оценки биомасс, дополненные экстраполяцией в неисследованных акваториях, что реально использовались при определении ОДУ вплоть до 2023 г. в материалах ОДУ.

Таблица 1
Биомасса макрурусов из материалов ОДУ до 2023 г. по рыболовным зонам и годам, кт
Table 1
Biomass of grenadiers calculated from TAC values, 10³ t, by fishing zones and years

Год	ЗБМ	ВКам	ОМ	СКур	ЮКур
1996		40,0			
2000			100,0	150,0	90,0
2001					
2005	185,0				
2008	210,0				
2009		90,0	150,0	200,0	170,0
2010	190,9				
2012	218,0				
2015	180,0				
2018	220,0	130,0	100,0	100,0	
2020	250,0	150,0			

Макрурусы исключены из экосистемных индикаторов, которые рассчитываются по съёмкам ДТ, в восточной части Берингова моря по причине того, что ДТ неэффективно облавливают макрурусов [Siddon, 2022]. В России абсолютные оценки биомасс макрурусов являются очень приблизительными из-за сделанных допущений о пропорциональности обилия по глубинам из редких глубоководных тралений, поэтому мы допустили ошибку в логарифмическом масштабе биомассы из ДТ съёмок около 0,5, коэффициент доступности (q) не был равен единице, а оценивался без использования информативных априорных распределений.

В материалах ОДУ на 2023 г., прошедших через общественные обсуждения на сайте ТИНРО с 23 марта по 22 апреля 2022 г. [<http://tinro.vniro.ru>], во всех зонах, кроме ЗБМ, примитивные экстраполяции биомасс макрурусов, рассчитанных из ДТ съёмок (см. табл. 1), были единственным источником для определения ОДУ посредством их умножения на целевой коэффициент эксплуатации $F_{tr} = \varphi_F = 0,1$. Этот φ_F не был исследован на безопасность долгосрочной эксплуатации ни в одной модели, а был выбран из допущения естественной убыли $\varphi_M = 0,2$, как для рыб, живущих до 25 лет [Тюрин, 1962], а F_{tr} установили равным $M/2$ по аналогии [Alverson, Pereyra, 1969]. Более того, никогда не приводилось обоснование деления данных запасов по зонам и даже подзонам, как в зоне ВКам, где материалы ОДУ разделены по подзонам: Карагинской и Петропавловско-Командорской, поэтому выше в табл. 1 даны уже суммы биомасс этих подзон в зоне ВКам. Попытка оценки запасов в этих подзонах как независимых практически оказалась невозможной из-за аномалий в отдельных индексах численности и их огромных ошибок. Более того, в годы с низкой ошибкой индексов наблюдалось их значимое совпадение в относительном масштабе.

* Состояние промысловых ресурсов... [2022].

Вылов имеет большое значение в определении состояния запаса, а значит, и ОДУ в моделях биологических процессов, реализованных в ППП ЯВВА. Мы использовали максимальные оценки годовых уловов из различных источников: ОСМ, БД «Промысел», формы Росстата № 1-П (рыба), публикуемые на сайте Росрыболовства [<https://fish.gov.ru/otraslevaya-deyatelnost/ekonomika-otrasli/statistika-i-analitika/>], а также в ранних материалах ОДУ (прил. 1*). Эти максимальные уловы в реальности следует считать минимальными. Фактически они занижены из-за потери товарного вида макрurusов при длительных застоях орудий лова и пойманных рыб при их объедании косатками при выборке и другими гидробионтами при нахождении улова на дне. Даже в ловушках наносится значительный урон товарному виду макрurusов другими гидробионтами, например амфиподами [Orlov et al., 2012]. Уловы макрurusов иными орудиями, чем донные ярусы, незначительны. Косатки выедают печень макрurusов, что мешает принимать таких рыб в обработку. В России улов рассчитывается от продукции, а прямого взвешивания до переработки не требуется. Даже при наличии такого требования улов всё равно был бы занижен, так как часть массы улова уже находилась бы в желудках косаток. Таким образом, нам необходимо учитывать систематическое занижение официального вылова относительно реального. Это легко сделать в ППП ЯВВА, выбрав соответствующую конфигурацию с указанием коэффициента вариации (CV) неизвестного истинного улова. Мы выбрали невысокий $CV = 20\%$.

В моделях прибавочной продукции крайне большое значение имеет стандартизированный индекс численности — вылова на усилие (CPUE). Он должен отражать динамику запаса, так как считается прямо пропорциональным индексу численности. Стандартизация должна охватывать не только данные официальной статистики, например судовые суточные донесения (ССД) и записи об операциях из электронного рыбопромыслового журнала (ЭРЖ), но и данные наблюдателей на промысле, которые зависят от места, времени и прочих особенностей операций не меньше, чем операции, сохранённые в отраслевой системе мониторинга (ОСМ). Поскольку наблюденные специалистами операции составляют очень малую долю от сообщённых всеми рыбаками, годовые индексы численности наблюдателей могут иметь ошибку в разы выше, чем отдельный индекс из ССД или ЭРЖ. Небольшое число научных наблюдений на промысле, произведённых соавторами (А.И. Алфёровым и М.И. Горюновым), показано в табл. 2. Таким образом, здесь используется вся доступная в ТИНРО промысловая статистика совместно с данными научных наблюдателей.

Информация о каждой промысловой операции, сохранённой в ЭРЖ с 2020 г., а также из ССД с 2000 г., получена из ОСМ Росрыболовства, которая ведётся в Центре системы мониторинга рыболовства и связи [<http://cfmc.ru/>].

Информация о видовом составе уловов и за более продолжительный промежуток времени (с 1980 г.) получена из баз данных (БД) «Морская биология»**, «Ярусный промысел»*** и «Промысел»****.

Стандартизация ССД проведена с 1996 по 2022 г. в общей линейной модели (GLM) по формуле (1) в языке программирования R, следуя методике, учитывающей индивидуальные различия по судам в дополнение к учёту различий по месяцам [Bentley et al., 2011].

* Все приложения размещены на странице статьи на сайте журнала [<http://izvestiya.tinro-center.ru>] как дополнительный файл.

** Свидетельство № 6394 от 01.08.2000 г. о регистрации в Государственном регистре базы данных за № 0220006765.

*** Свидетельство № 2017620882 от 11.08.2017 г. о государственной регистрации базы данных.

**** Свидетельство № 6393 от 01.08.2000 г. о регистрации в Государственном регистре базы данных № 0220006764.

Число наблюдённых станций с уловами макрurusов

Table 2

Number of fishing operations with catch of grenadiers

Год	Период работ	Судно	Море	Зона, подзона	Число учетных станций
2017	24.04–24.05	БМРТ «Николай Чепик»	СЗТО	Северо-Курильская зона, Тихоокеанская подзона	34
2019	02.05–24.06	ЯМС «Восток-1»	Охотское	Северо-Охотоморская	23
2019	28.06–03.07	ЯМС «Восток-1»	Охотское	Камчатско-Курильская	4
2020	01–06.10	ЯМС «Восток-8»	Берингово	Западно-Берингоморская	4
2020	09–21.10, 29.10–12.11	ЯМС «Восток-4»	Берингово	Западно-Берингоморская	20
2020	22–26.10	ЯМС «Восток-4»	Берингово	Карагинская	2
2020	13.11–10.12	ЯМС «Триумф»	Берингово	Западно-Берингоморская	19
2020	28.04–20.08	ЯМС «Триумф»	Охотское	Северо-Охотоморская	22
2020	08.06–25.07	ЯМС «Триумф»	Охотское	Камчатско-Курильская	17
2020	12–30.07	ЯМС «Триумф»	Охотское	Западно-Камчатская	16
2020	30.05–03.06	ЯМС «Триумф»	Охотское	Восточно-Сахалинская	4
2021	26.07–24.08, 20.09, 05–12.11, 26–27.11	ЯМС «Восток-7»	Берингово	Западно-Берингоморская	27
2021	01–09.09, 27.09–13.10, 13–19.11	ЯМС «Восток-7»	Берингово	Граница между Западно-Берингоморской зоной и Карагинской подзоной	28
2021	24–28.05	ЯМС «Триумф»	Охотское	Камчатско-Курильская	5
2021	22.05–28.09	ЯМС «Триумф»	Охотское	Западно-Камчатская	153
2021	29.05–22.09	ЯМС «Триумф»	Охотское	Северо-Охотоморская	44
2022	22–23.07	ЯМС «Восток-5»	Охотское	Восточно-Сахалинская	2
2022	24–25.07	ЯМС «Восток-5»	Охотское	Северо-Охотоморская	1
2022	30.07–21.08, 01–10.10	ЯМС «Восток-1»	Охотское	Северо-Охотоморская	29
2022	22.08–26.09, 13–28.10	ЯМС «Восток-1»	Охотское	Восточно-Сахалинская	42
2022	26–27.11	ЯМС «Восток-1»	Охотское	Камчатско-Курильская	2
2022	29.09–16.12	ЯМС «Восток-7»	Берингово	Западно-Берингоморская	111

$$\ln(c_i) = \alpha_{y_i}^Y + \alpha_{m_i}^M + \alpha_{v_i}^V + \alpha_{r_i}^R + \varepsilon, \quad (1)$$

где $\ln(c_i)$ — натуральный логарифм i -го улова c_i в тоннах за 1 день по каждому судну; $\alpha_{y_i}^Y$ — коэффициент i -го года (y_i) из вектора соответствующих коэффициентов Y , аналогичны коэффициенты по месяцам (M), кодам судов (V) и подзонам (R) при их наличии в зоне; ε — нормальная ошибка с математическим ожиданием на уровне общего смещения.

Подобные методы стандартизации в логнормальных линейных моделях были известны и рекомендованы ещё в прошлом веке [Beverton, Holt, 1957]. Стоит отметить, что, в отличие от оригинальной методики [Bentley et al., 2011], мы не использовали число операций, поскольку у нас нет информации о них до 2003 г., а до 2020 г. она не вызывает доверия.

Более точная и надёжная информация об операциях сохраняется с 2020 г. в ЭРЖ, что позволяет привлечь гораздо больше данных для стандартизации, включая сборы научных наблюдателей, в едином формате с ЭРЖ. Мы исследовали всевозможные конфигурации GLM, включая обобщённые аддитивные модели (GAM) [Venables, Dichmont, 2004].

Нулевые уловы в некоторых постановках не позволяют использовать логнормальные GLM. Альтернативным решением дельта-моделям для такой проблемы является аппроксимация наблюдений составным распределением Пуассона-Гамма (Твиди), которое, в отличие от логнормального и Гамма, гибче и приближается к ним при степенном параметре дисперсии, равном 2.

Мы следовали выверенной методике стандартизации на другом объекте [Кулик и др., 2020], но здесь исключили из стандартизации суточные особенности поверхности моря (температуру и концентрации льда) и погоды, которые для глубоководных рыб не могут иметь логично объяснимой связи. Оптимальная GAM определялась по информационному критерию Шварца-Байеса (BIC) в испытаниях более простых конфигураций, чем по формулам (2) полной модели

$$\begin{aligned} \text{Log}_e(\mu) &= \eta, E(C_i) = \mu_i = \exp(\eta_i), \sigma^2 = \mu^\gamma \phi, \\ \eta_i &= \beta^Y + \beta_{t_i}^T + \beta_{g_i}^G + \beta_{v_i}^V + ti(D) + ti(H) + ti(D, H) + XY, \end{aligned} \quad (2)$$

где μ — математическое ожидание $E(C_i)$ i -го улова в тоннах за 1 операцию; β^Y — коэффициент тренда с 2020 по 2022 г.; γ — степенной параметр дисперсии Твиди, который находится вместе с параметром масштаба дисперсии ϕ в пакете mgcv [Wood, 2011] для языка R; $\beta_{t_i}^T$ — коэффициент i -го целевого вида (t_i) [Bentley et al., 2011]; аналогичны коэффициенты по типам орудий лова (G) и кодам судов (V); ti — тензорное произведение для взаимодействий [Wood, 2017]; D — порядковый номер дня в году; H — глубина, м; $XY = ti(Lat) + ti(Lon) + ti(Lon, Lat)$; Lon — долгота и Lat — широта места постановки.

Модель по формуле (2) является корректирующей тренд последних 3 лет (с 2020 по 2022 г.) в модельной динамике биомассы, подаваемой как индекс численности на вход в ППП JABBA, но только в зоне ЗБМ, где его настройка ранее уже проводилась, а в остальных зонах корректировать ещё нечего. Общедоступность исходных текстов ППП JABBA в сети интернет [<https://github.com/jabba-model/JABBA>] позволяет проверять вычисления, предлагать исправления при обнаружении ошибок и тестировать результаты моделирования в перспективе, что и было уже многократно сделано в различных региональных рыбохозяйственных организациях (РРХО) в ФАО [Winker et al., 2018], включая Комиссию по рыболовству в северной части Тихого океана [<https://www.npfc.int/alternative-stock-assessment-pacific-saury-western-north-pacific-ocean-using-jabba>], где ППП JABBA тестировался в сравнении с иными реализациями аналогичных моделей. Там уже была показана высокая сходимость результатов различных программных реализаций моделей прибавочной продукции в пространстве состояний, включая JABBA, между собой даже в таком тяжёлом случае для них, как короткоцикловый вид — сайра тихоокеанская [Oshima et al., 2019]. В связи с этим мы не видим необходимости в дополнительных проверках ППП JABBA в данной статье, а ниже приведём лишь его основные уравнения.

Состояние запаса в моделях прибавочной продукции или его истощение в начале текущего года определяется относительно девственной биомассы (K) по формуле (3):

$$P_y = B_y / K, \quad (3)$$

где P_y — состояние запаса в год y в долях K ; B_y — биомасса в начале текущего года.

Однако в JABBA состояние запаса вычисляется от предыдущего состояния (P_{y-1}) и величины улова рыболовным флотом (f) в предыдущий год ($y-1$): $C_{f,y-1}$ по формуле (4).

$$P_y = \begin{cases} \varphi e^{\eta_y} & \text{for } y = 1 \\ \left(P_{y-1} + \frac{r}{(m-1)} P_{y-1} (1 - P_{y-1}^{m-1}) - \frac{\sum_f C_{f,y-1}}{K} \right) e^{\eta_y} & \text{for } P_{y-1} \geq P_{\text{lim}} \ \& \ y = 2, 3, \dots, n \\ \left(P_{y-1} + \frac{r}{(m-1)} P_{y-1} (1 - P_{y-1}^{m-1}) \frac{P_{y-1}}{P_{\text{lim}}} - \frac{\sum_f C_{f,y-1}}{K} \right) e^{\eta_y} & \text{for } P_{y-1} < P_{\text{lim}} \ \& \ y = 2, 3, \dots, n \end{cases}, \quad (4)$$

где φ — начальное состояние (истощение) запаса в долях K в первый год наблюдений; η_y — нормальная ошибка процесса, оцениваемая для каждого года (y) отдельно; r —

мгновенное пополнение популяции; m — параметр формы обобщённой модели Пелла-Томлинсона; P_{lim} — состояние перелова по пополнению, которое здесь установлено равным 0,25 по верхней границе из рекомендуемого диапазона [Winker et al., 2018].

Первый шаг модели ($y = 1$) требует информации о начальном истощении запаса (φ) (см. формулу (4)). Если бы мы были уверены в том, что специализированный промысел малоглазого макруруса или его высокие уловы в рамках иных промыслов не существовали до начала 21 в., то мы задали бы $\varphi = 1$ с высокой точностью. Однако рис. 2 заставляет нас усомниться в данном предположении, поэтому во всех подзонах мы допустили нахождение запасов макрурусов на пике продуктивности ($\varphi = 0,5$) с высокой ошибкой в логарифмическом масштабе (0,5). Идентичным априорным распределением характеризовалось состояние запаса, приводящее к максимуму прибавочной продукции ($B/K = 0,5$), что сводило модель к Шеферовскому виду, но в формуле (3) она задаётся в обобщённом виде через параметр формы (m), используя равенство (5):

$$\frac{B_{MSY}}{K} = m \left(\frac{1}{m-1} \right). \quad (5)$$

Этот параметр формы (m), который равен 2 при $B_{MSY}/K = 0,5$, вместе с параметром мгновенного пополнения популяции (r) определяет MSY ориентир по промысловой убыли φ_F (здесь и далее $\varphi_F = F$, $\varphi_{F_{MSY}} = F_{MSY}$) по формуле (6):

$$F_{MSY} = \frac{r}{m-1} \left(1 - \frac{1}{m} \right). \quad (6)$$

Параметры логнормального априорного распределения для r подобраны так, чтобы 95 % распределения в естественном масштабе находились от 0,05 до 0,15, что соответствует запасам с низкой продуктивностью [Musick, 1999].

Вычисление MSY производится по формуле (7):

$$MSY = F_{MSY} B_{MSY} \quad (7)$$

Значение B_{MSY} легко выводится из формулы (5) умножением левой и правой частей уравнения на K . Таким образом, MSY зависит от параметров r , m и K . Параметры логнормального априорного распределения для K подобраны так, чтобы 95 % распределения в естественном масштабе находились в зоне ЗБМ от 250 до 500 тыс. т, в зоне ВКам — от 150 до 300 тыс. т, в ОМ — от 100 до 510 тыс. т, в СКур зоне — от 100 до 400 тыс. т, а в зоне ЮКур — от 170 до 300 тыс. т. Пределы этих оценок взяты из предположений о максимальных значениях биомасс макрурусов, опубликованных в сборниках ТИНРО* и материалах ОДУ.

Наш успешный опыт настройки ППП JABBA для запасов макрурусов в зоне ЗБМ, подтверждённый прохождением государственной экологической экспертизы и общественных обсуждений с 2020 г., позволяет нам начать испытания данного ППП для оценки запасов макрурусов в соседних зонах. В России при обосновании ОДУ допускается использование моделей-аналогов, прошедших апробацию в международных организациях по рыболовству и профильных ведомствах развитых стран [Бабаян и др., 2018]. Выше мы уже отмечали, что ППП JABBA принят на вооружение различных РРХО в ФАО. Следовательно, мы имеем все основания провести исследование результатов применения ППП JABBA на примере малоглазого макруруса во всех зонах Дальнего Востока России, где для него выделяется ОДУ.

Результаты и их обсуждение

Анализ БД «Промысел» показал, что уловы малоглазого макруруса на Дальнем Востоке России нигде не превышали 108 т в 20-м в., но уловы других макрурусов, включая пепельного, превышали. Однако общая сумма уловов макрурусов из доступных записей в БД «Промысел» ни в один год того периода не достигла даже 1 тыс. т, в отличие

* Состояние промысловых ресурсов... [2022].

от десятков тысяч тонн, показанных на рис. 2 из других источников. Вероятно, в БД «Промысел» не учтены все уловы макрурусов. Следовательно, мы не можем утверждать, что промысловая убыль малоглазого макруруса в 20-м в. была незначительной, поэтому оставили априорное распределение φ в широких пределах, указанных выше в методике. В обратном случае мы смогли бы зажать априорное распределение φ в узких пределах и получить более определённые оценки всех остальных параметров и состояний запаса и промысла.

Отсутствие точных данных об уловах макрурусов по видам и их возрастном составе препятствует внедрению в практику методов виртуальных популяций для оценки состояния их запасов. Все подходы к виртуально-популяционному анализу имеют очень жёсткие требования: ряд наблюдений должен превышать продолжительность жизни рыб, а возрастной состав должен быть оценён точно и т.д. [Шибяев, 2017]. Первые два требования здесь нарушены: имеющиеся наблюдения размеров и определения возраста макрурусов пока не покрывают ни одну когорту по возрасту ни целиком, ни по промысловой части. Существующие размерно-возрастные ключи покрывают лишь малую часть размерного диапазона макрурусов, что не позволяет корректно оценить параметры уравнения роста и применить модели, структурированные по размерам. Следовательно, уровень информационного обеспечения в данной работе не максимальный (1-й), а 2-й согласно приказу Росрыболовства № 104 от 06.02.2015 г.

Итак, мы рассчитали индексы численности в GLM, которые оказались сильно изменчивыми (рис. 3) и с большими ошибками (рис. 4), и GAM для зоны ЗБМ, в которой обнаружена значимая отрицательная тенденция в последние годы (прил. 2). Ошибка индексов из ДТ съёмки задана тоже на высоком уровне (0,5), но во многих случаях она оказалась всё равно ниже, чем в промысловых индексах.

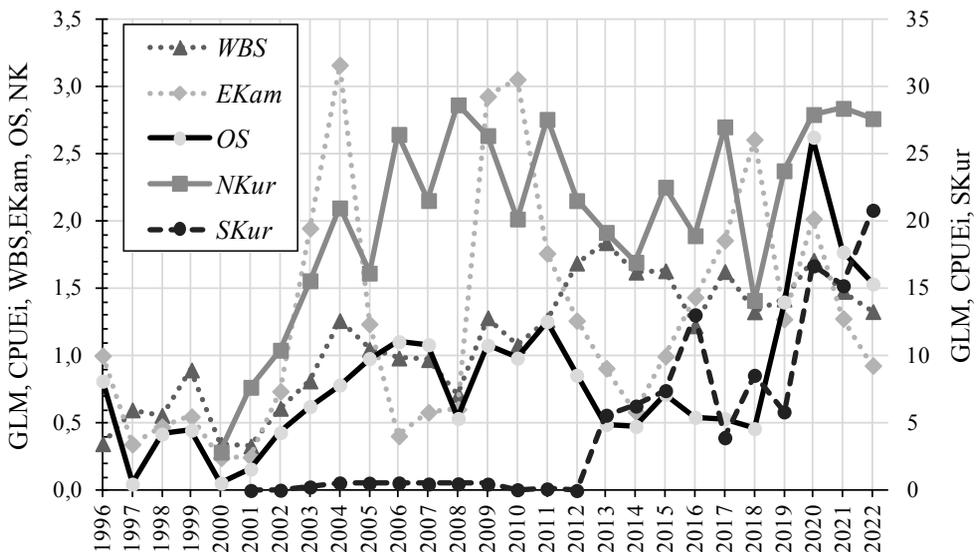


Рис. 3. Центрированные средними значениями в логарифмическом масштабе, а затем экспоненцированные CPUE макрурусов по данным ССД в GLM по формуле (1). Здесь и далее обозначения как на рис. 1

Fig. 3. CPUE of grenadiers calculated from the daily catch reports, standardized in GLM by formula (1), centered by mean values on logarithmic scale and exponentialized. Legend is similar to Fig. 1

Получив такие результаты, а также предположив систематическое занижение уловов с ошибкой 0,2, форму априорных распределений в пределах нахождения девственных биомасс в различных зонах, скорости мгновенного пополнения популяции для малопродуктивных видов, мы не находим никакой другой ППП лучше, чем JABBA, который способен учесть всю эту информацию.

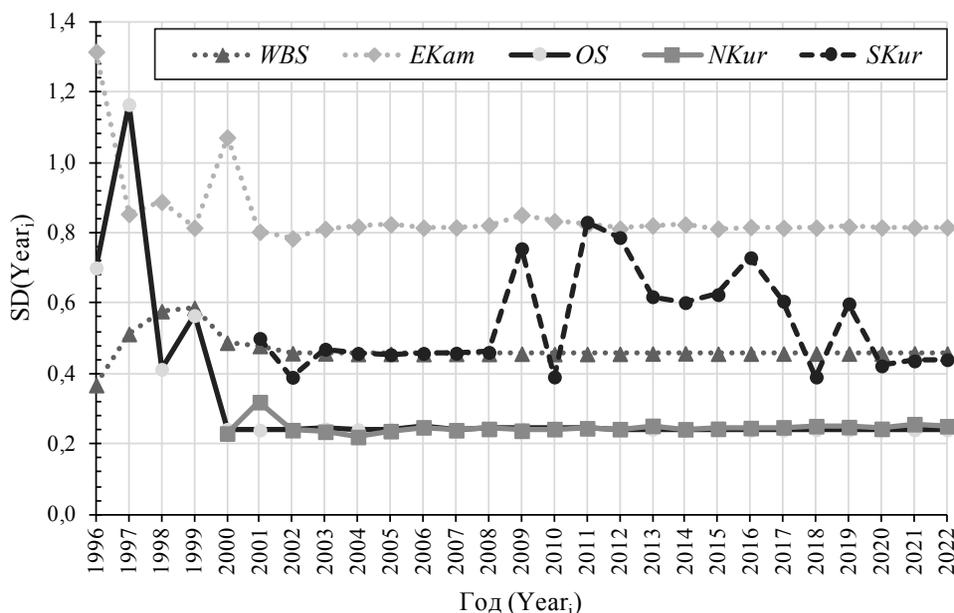


Рис. 4. Стандартные отклонения (SD) в логарифмическом масштабе CPUE макрурусов по данным ССД в GLM по формуле (1)

Fig. 4. Standard deviations for CPUE of grenadiers calculated from the daily catch reports, standardized in GLM by formula (1) and logarithmed

Применение байесовского подхода в ППП JABBA позволило оценить параметры и ориентиры, а также их неопределённость в обобщённой модели прибавочной продукции во всех зонах (прил. 3). Ретроспективный анализ показал устойчивость полученных оценок со срезами данных вплоть до 7 лет в прошлое. Показатель Мона (ρ) [Mohn, 1999] нигде не вышел за допустимые пределы от $-0,15$ до $0,20$ (прил. 4). Терминальная настройка показала, что во всех зонах запасы малоглазого макруруса не находились в девственном состоянии в начале периода моделирования, но стремились к нему до 2014 г. и находятся выше MSY ориентира, $P_y = 0,4$ (рис. 5). Отмечается снижение относительной биомассы малоглазого макруруса в ЗБМ зоне с 2015 г., а в остальных зонах запасы продолжают увеличиваться или только начинают снижение на фоне неслучайных ошибок биологических процессов (рис. 6).

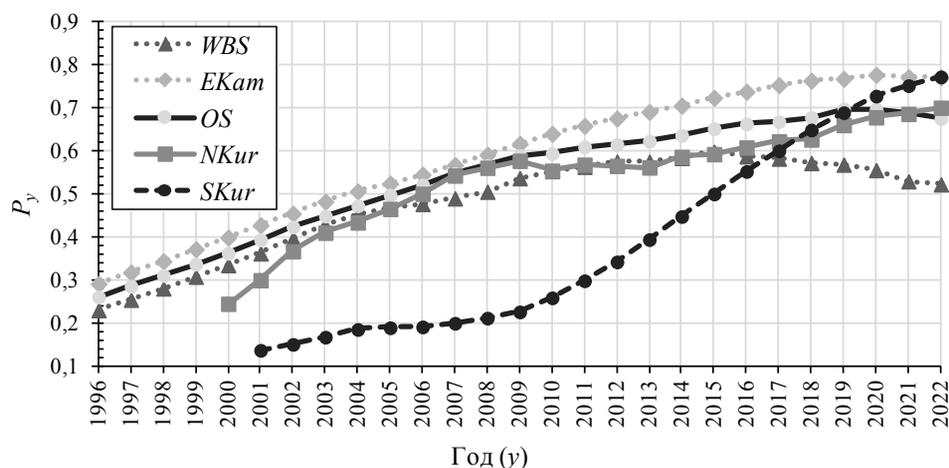


Рис. 5. Состояние запасов малоглазого макруруса по рыболовным зонам

Fig. 5. Status of the giant grenadier stock, by fishing zones

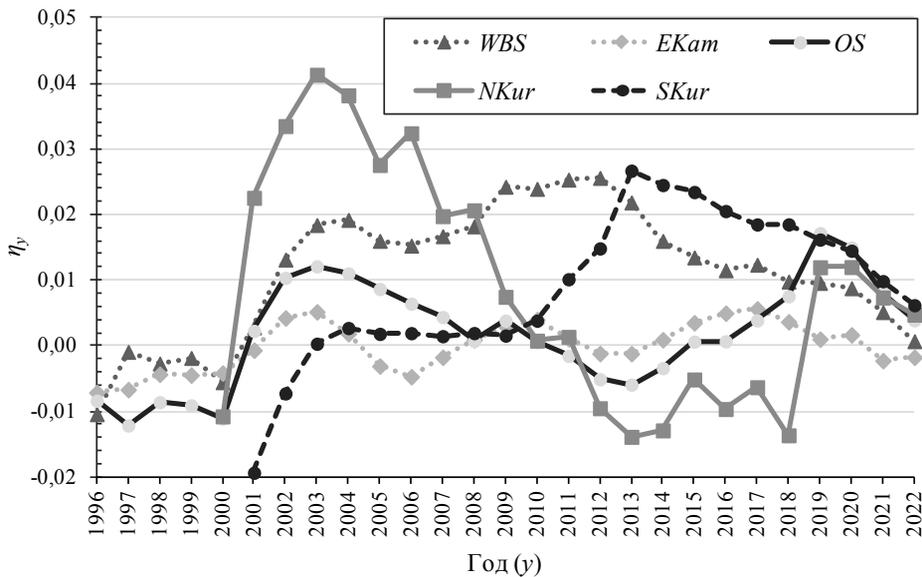


Рис. 6. Ошибка процесса в JABBA по рыболовным зонам
 Fig. 6. The process error in JABBA, by fishing zones

Ошибки процессов имеют тренды, обусловленные не учитываемыми в модели факторами. Они могут быть связаны со структурной неопределенностью модели, а также естественной изменчивостью биомассы запаса из-за стохастичности пополнения, естественной смертности, роста и созревания. Таким образом, эти результаты могут представлять интерес для дальнейшего исследования гидробиологами. Здесь важным следствием найденных неслучайных ошибок является то, что можно оценить их автокорреляцию и учесть в перспективных прогнозах при помощи ППП JABBA [Winker et al., 2018].

Наименьшие колебания этих ошибок отмечаются в ВКам зоне, а максимальные — в СКур и ЮКур зонах. В последней отмечается самое большое значение корня среднеквадратичной ошибки (RMSE) в настройке ППП JABBA — около 229 % (прил. 5). На третьем месте по размаху колебаний ошибок процессов находится настройка в ЗБМ зоне, хотя там RMSE минимальна — около 25 %. Это можно объяснить тем, что запас в ЗБМ зоне не является полностью независимым. С одной стороны, в соседней акватории — в восточной части Берингова моря — наблюдается схожая динамика индекса численности с отрицательной тенденцией в последние годы (рис. 7), а с другой — ошибки процессов в ЗБМ и ВКам зонах не были синфазны лишь с 2010 по 2015 г. (см. рис. 6).

Медианы и 95 %-ные доверительные интервалы скорости мгновенного пополнения в этих зонах идентичны, а их граничные ориентиры по эксплуатации различаются незначительно (рис. 8). Таким образом, высокая ошибка процесса в ЗБМ зоне при минимальной ошибке в настройке модели в целом, скорее всего, свидетельствует о миграциях рыб, например на стадии расселения молоди. Следовательно, имеет смысл рассматривать эти запасы не раздельно, а вместе. Единство популяции в Беринговом море может также подтверждаться широким распространением молоди малоглазого макрураса по всей мезопелагиали. Такое отделение молоди от взрослых особей, обитающих у дна материкового склона, вероятно, направлено на защиту молоди от каннибализма и помогает виду наиболее эффективно осваивать пищевые ресурсы ареала [Алфёров, 2022; Alferov, 2022].

Учитывая всю неопределённость параметров настроенных моделей, максимальный устойчивый вылов находится в очень широких пределах: от 25 до 88 тыс. т с медианой около 47,4 тыс. т (табл. 3).

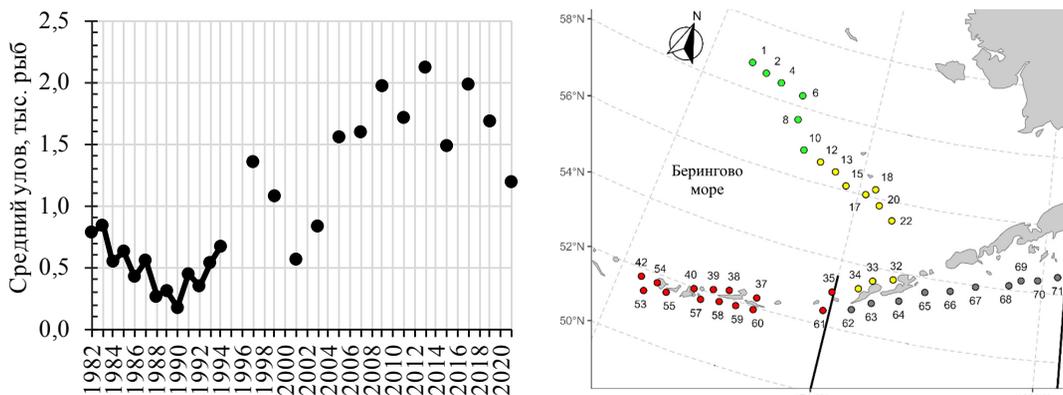


Рис. 7. Средний улов малоглазого макруруса (слева) в ярусных съёмках в восточной части Берингова моря по станциям 1–10, показанным на схеме (справа) зелёными кругами

Fig. 7. Average catch of giant grenadier for the stations 1–10 in longline surveys in the eastern Bering Sea (left panel) and the stations location shown with green circles (right panel) [https://apps-afsc.fisheries.noaa.gov/maps/longline/Map.php]

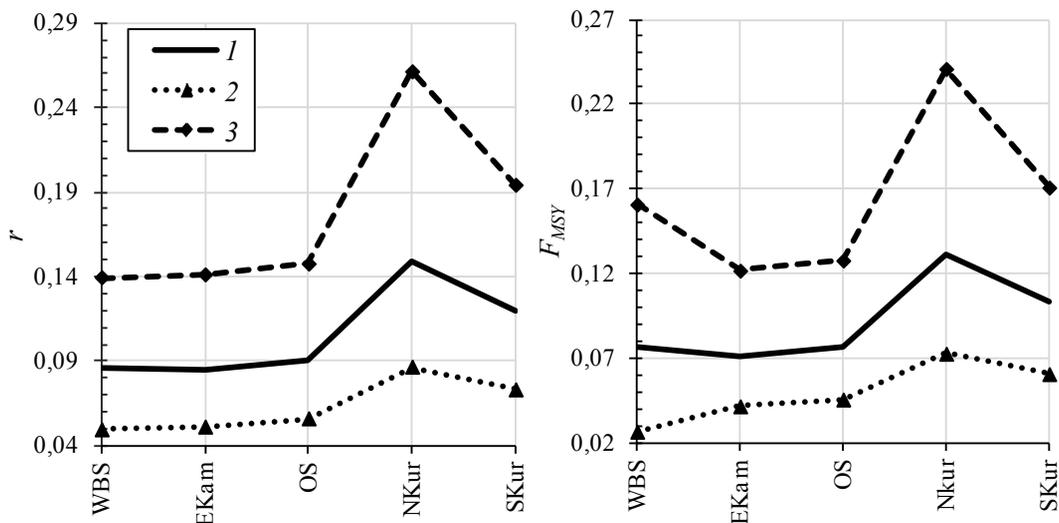


Рис. 8. Скорость мгновенного пополнения популяции — r (слева) и граничный ориентир по эксплуатации F_{MSY} (справа) по рыболовным зонам: 1 — медиана; 2 — нижняя граница 95 %-ного доверительного интервала; 3 — верхняя граница

Fig. 8. Instantaneous rate of recruitment r (left panel) and limiting reference point for exploitation rate F_{MSY} (right panel): 1 — median; 2, 3 — boundaries of 95 % credible interval

Таблица 3
Максимальный устойчивый вылов малоглазого макруруса по рыболовным зонам
Table 3
Maximum sustainable yield of giant grenadier, by fishing zones

Зона	Медиана	Нижняя граница 95 %-ного доверительного интервала	Верхняя граница 95 %-ного доверительного интервала
ЗБМ (WBS)	12,013	5,399	19,292
ВКам (EKam)	5,775	3,147	10,650
ОМ (OS)	6,526	3,186	15,125
СКур (NKur)	14,018	8,120	27,396
ЮКур (SKur)	9,084	5,194	15,760
Всего	47,416	25,046	88,223

Следует иметь в виду то, что благодаря использованию метода оценки параметров в пространстве состояний с неточным и предполагающимся заниженным уловом модель в ППП JABBA настроена на конгломерат реально эксплуатируемых видов с учётом их потерь из-за особенностей учёта вылова по продукции, разных темпов роста в неопределённости параметров формы (m) и мгновенного пополнения популяции (r), а также начального истощения (φ) и приёмной ёмкости (K). Разброс и оценки вылова, удовлетворяющего заданным условиям, показаны по зонам в приложении (прил. 6).

После предварительной настройки смоделировано по сто тысяч сочетаний параметров в каждой зоне в каждой из 16 цепочек Монте-Карло, из которых проанализировано 16 тыс., т.е. в срезах сохранена каждая сотая итерация. Каждое такое сочетание параметров представляет собой биологически уникальную, но виртуальную единицу запаса. А выводы производятся из сводной статистики, а не по единственному сочетанию параметров в каждой зоне.

Диагностика неслучайности колебаний апостериорных срезов оценок параметров произведена через индексы, определяющие их значимость [Heidelberger, Welch, 1983; Geweke, 1992]. Эти индексы одновременно не имели значимых отклонений у всех найденных параметров (прил. 7). Если бы индекс Geweke [1992] имел $p < 0,05$, то это бы значило, что критерий сходимости оценки параметра не достигнут, а если бы критерий стационарности [Heidelberger, Welch, 1983] был статистически значим ($p < 0,05$), то это бы свидетельствовало о том, что оценка параметра колебалась между несколькими значениями, зависая в окрестностях то одной, то другой. Следовательно, нужны были бы дополнительные итерации в предварительной настройке. В нашем случае можно утверждать, что по сто тысяч итераций после первичной настройки для каждой цепочки из 16 было достаточно и увеличивать число итераций нужды нет потому, что критерии стационарности и сходимости не имеют значимых отклонений от своих допущений.

Дополнительно проведено сравнение RMSE из результатов настроек по альтернативным априорным распределениям в ППП JABBA по следующим сценариям: 1 — изложенный в методике, 2 — $m = 2$, $B_{MSY}/K = 0,5$ ($CV = 0,05$), что практически приближает модель к классической «Шеферовской» симметричной кривой прибавочной продукции; 3 — $m = 3,39$, $B_{MSY}/K = 0,6$ ($CV = 0,05$), что допускает более медленный рост продукции при меньших биомассах, чем выходит из сценария 1; 4 — $\varphi = 0,4$ ($CV = 0,1$), $B_{MSY}/K = 0,4$ ($CV = 0,1$), т.е. старт на пике продуктивности, 5 — $\varphi = 0,8$ ($CV = 0,1$), $B_{MSY}/K = 0,4$ ($CV = 0,1$), т.е. биомасса выше оптимальной в 2 раза и близка к девственной.

Во всех этих альтернативных первому сценариях RMSE был выше (табл. 4). Следовательно, опубликованные выше результаты имеют наименьшие ошибки из всех исследованных нами результатов настройки. Конечно, ещё могут быть вопросы о том, почему параметр φ (или B_{MSY}/K) близок к не столь долгоживущим рыбам, как малоглазый макрурус. Пока мы можем лишь спекулировать о вероятном внешнем пополнении и о том, что у молоди совсем другая экология — они живут рассеянно в толще мезопелагиали [Новиков, 1970], их уносит течениями далеко от места рож-

Таблица 4
RMSE альтернативных сценариев настройки ППП JABBA в сравнении с основным (1)
Table 4
RMSE for alternative scenarios of JABBA tuning compared to the basic scenario (1)

Зона	Сценарий				
	1	2	3	4	5
WBS	25,2	25,9	26,4	27,2	31,1
EKam	69,6	70,6	72,4	71,1	78,2
NKur	43,6	45,6	45,3	47,7	58,9
OS	86,9	88,1	90,8	89,7	98,0
SKur	228,6	237,2	242,8	251,0	266,3

дения (материкового склона), кормовая база молоди в разы богаче, но при высокой промысловой биомассе (когда крупных особей много) при взрослении и переходе на придонный образ жизни молодь может быть уничтожена более крупными сородичами или их конкуренция так сильно возрастает, что рост останавливается, так как ареал при взрослении сжимается с акватории огромных морских мезопелагических бассейнов до узеньких диапазонов изобат материкового склона. При низкой биомассе крупных особей быстрый рост промысловой биомассы может обеспечиваться тем, что молоди есть ещё куда расти и её некому употребить в пищу или/и ей пищи ещё достаточно для быстрого роста.

В любом случае состояние запасов макрурусов в 2022 г. находилось в безопасной зоне графика Кобэ ($B > B_{MSY}$ и $F < F_{MSY}$), но минимальная вероятность нахождения в опасной зоне (менее 1 %) обнаружена только в зонах Курильских островов и ВКам (рис. 9). Наибольшие опасения вызывают самые холодные части ареала — зоны ОМ и ЗБМ. Последняя эксплуатируется сильнее прочих и уже имеет отрицательное направление в динамике состояния запаса (см. рис. 5 и 9). В рамках выбранных допущений истощение запаса началось из-за длительного превышения уловами прибавочной продукции (рис. 10). Аналогичное ухудшение состояния запаса скоро может произойти в зоне Охотское море при сохранении уловов последних 3 лет, которые превышали прибавочную продукцию. В остальных зонах запасы скорее являются недоловленными, что связано с организационными причинами, например недостаточным числом судов, оборудованных современными автоматическими ярусными линиями, способными работать на больших глубинах и сложном рельефе дна.

Заключение

Данное исследование решает важный прикладной вопрос количественной оценки запасов малоглазого макруруса в нескольких промысловых зонах Тихого океана, поскольку ранее численное моделирование запасов не проводилось во всех зонах кроме ЗБМ и не публиковалось в научных рецензируемых журналах по всем зонам, так как не были известны ориентиры управления, являющиеся важными биологическими характеристиками популяций, а также не имелось статистически обоснованных оценок динамики запаса. Здесь показано, что информационное обеспечение для оценки состояния запасов малоглазого макруруса во всех рыболовных зонах соответствует 2-му уровню. Этот уровень допускает использование выбранного ППП JABBA, который, в свою очередь, позволил учесть максимум имеющейся информации, вызывающей наше доверие, с учётом ошибок её нахождения и априорных распределений ключевых биологических параметров. Во всех зонах малоглазый макрурус не является переловленным, но в ЗБМ вероятность такого состояния наименьшая (53,4 %), там запас уже истощается. Максимальный устойчивый вылов по всем зонам найден в широких пределах 95 %-ного доверительного интервала: от 25 до 88 тыс. т с медианой около 47,4 тыс. т, что незначительно выше суммарных уловов последних лет. При этом в зонах ЗБМ и ОМ уловы уже превышают прибавочную продукцию, поэтому рекомендуем их там снизить.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают признательность всем участникам научных рейсов и наблюдателям на промысле макрурусов на Дальнем Востоке России, а также персонально В.Н. Тупоногову, чьи материалы или экспертные заключения использованы для настройки моделей. Отдельная благодарность Центру системы мониторинга рыболовства и связи за ведение и предоставление доступа к базе данных ОСМ.

The authors are thankful to all participants of scientific surveys and observers aboard commercial fishing vessels who collected the data on grenadier species in the Far-Eastern Seas of Russia and North-West Pacific, and personally to V.N. Tuponogov whose materials

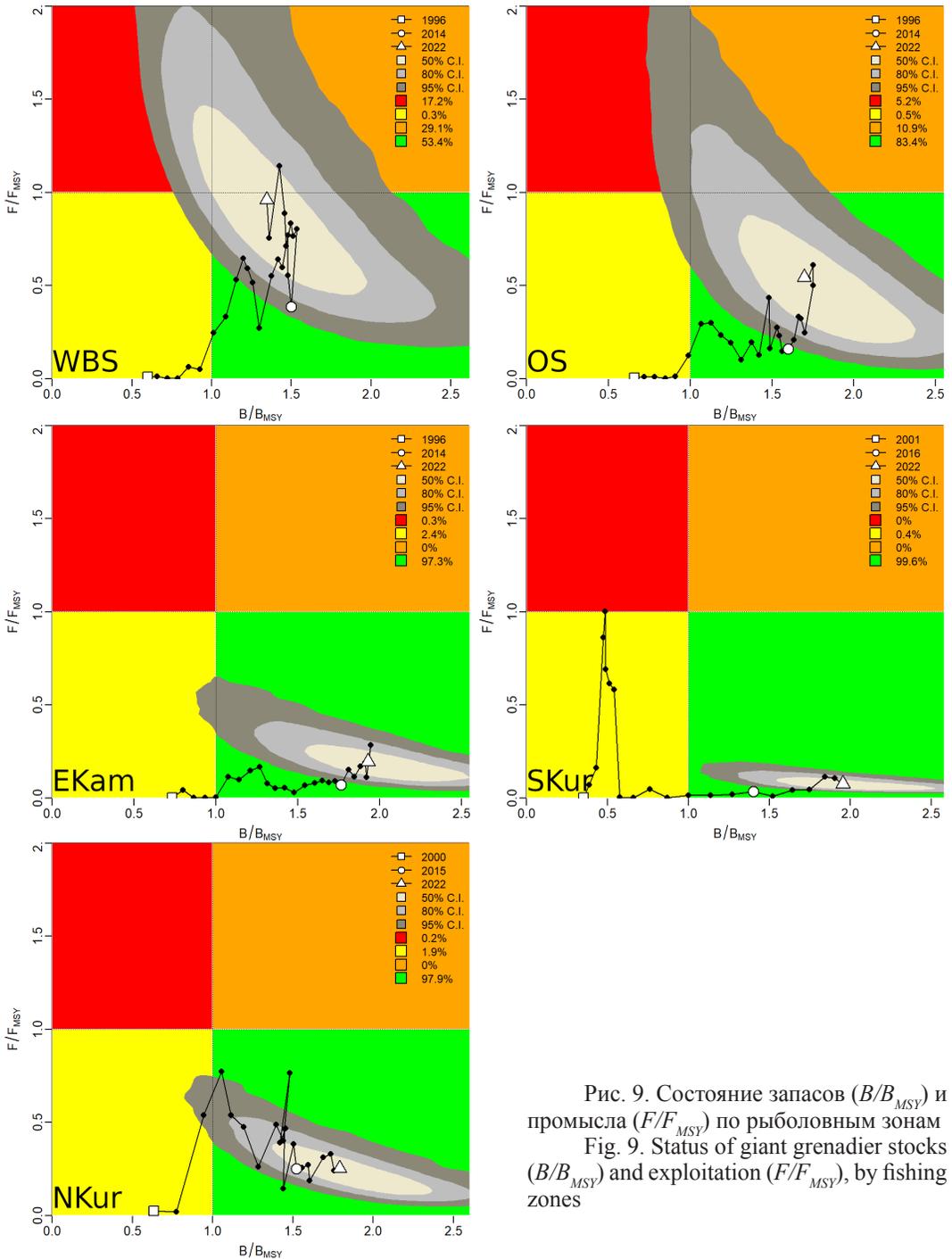


Рис. 9. Состояние запасов (B/B_{MSY}) и промысла (F/F_{MSY}) по рыболовным зонам
 Fig. 9. Status of giant grenadier stocks (B/B_{MSY}) and exploitation (F/F_{MSY}), by fishing zones

and estimates were used for the models tuning. Special thanks to the Federal State Budgetary Institution “Center for the Fisheries Monitoring System and Communications” for maintaining and providing access to the database of fishery monitoring system.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.
 The study had no sponsor funding.

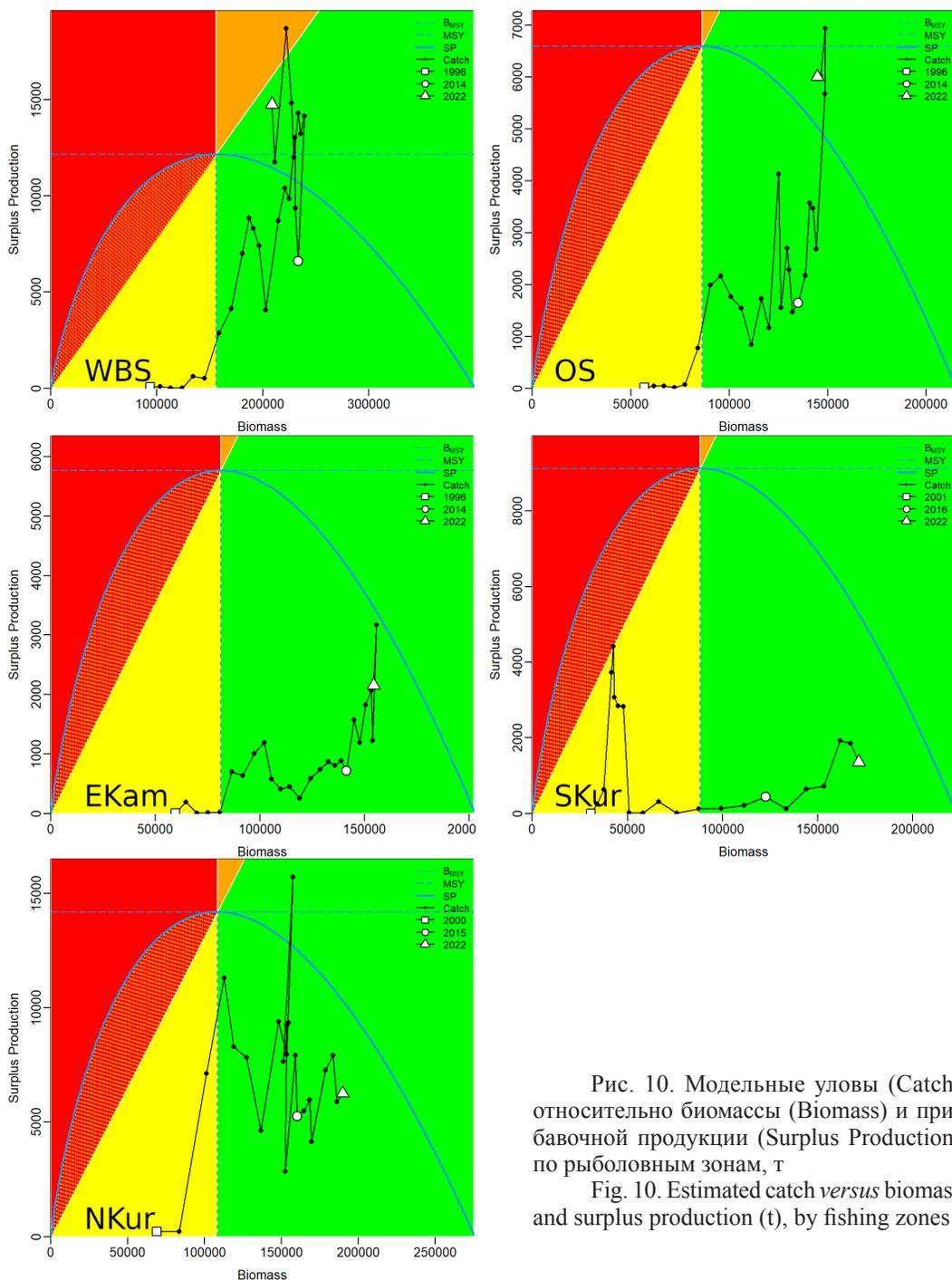


Рис. 10. Модельные уловы (Catch) относительно биомассы (Biomass) и прибавочной продукции (Surplus Production) по рыболовным зонам, т
 Fig. 10. Estimated catch versus biomass and surplus production (t), by fishing zones

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional principles for the care and use of animals have been observed. The authors state that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Концепция исследования, настройка JABBA, написание текста, редакторская правка — В.В. Кулик; сбор и обработка материалов исследований на ярусном промысле, описание материалов — А.И. Алфёров и М.И. Горюнов. Совместно обсуждены полученные результаты.

Concept of research, model tuning, and text writing and editing — V.V. Kulik; longline fishery data collection, processing, and description — A.I. Alferov and M.I. Goryunov. All results were discussed jointly.

Список литературы

Алфёров А.И. Встречаемость молоди семейства MACROURIDAE в Беринговом море в период с 1963 по 2020 г. // Морские исследования и Образование (MARESEDU) — 2022 : тр. 11-й междунар. науч.-практ. конф. — Тверь : Полипресс, 2022. — Т. 3. — С. 295–301.

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

Барышко М.Е. Рыбная промышленность Дальнего Востока : моногр. — 2-е изд., перераб. и доп. — Владивосток : ЛАИНС, 2012. — 739 с.

Кулик В.В., Варкентин А.И., Ильин О.И. Стандартизация уловов на усилие минтая в северной части Охотского моря с учетом некоторых факторов среды // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 4. — С. 819–836. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-819-836.

Новиков Н.П. Биология малоглазого долгохвоста *Chalinura pectoralis* в северной части Тихого океана // Тр. ВНИРО. — Т. 70 : Изв. ТИНРО. — Т. 72. — 1970. — С. 300–326.

Новиков Н.П. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 307 с.

Тупоногов В.Н. Экология малоглазого долгохвоста : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1991. — 24 с.

Тюрин П.В. Фактор естественной смертности рыб и его значение при регулировании рыболовства // Вопр. ихтиол. — 1962. — Т. 2, вып. 3(24). — С. 403–427.

Шибяев С.В. Промысловая ихтиология : учеб. — 2-е изд., стер. — СПб. : Проспект Науки, 2017. — 400 с.

Alferov A.I. Distribution of giant grenadier (*Albatrossia pectoralis*) at different stages of ontogenesis in the Bering Sea // Book of Abstracts “Sustainability of Marine Ecosystems through global knowledge networks during the UN Decade of Ocean Science”. — Busan : PICES, 2022. — P. 137.

Alverson D.L., Pereyra W.T. Demersal fish Exploration in the Northern Pacific Ocean — An evolution of Exploratory Fishing Methods and Analytical Approaches to Stock Size and Yield Forecasts // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1969. — Vol. 26, № 8. — P. 1985–2001. DOI: 10.1139/f69-188.

Andrews A.H., Cailliet G.M., and Coale K.H. Age and growth of Pacific grenadier (*Coryphaenoides acrolepis*) with age estimate validation using an improved radiometric ageing technique // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1999. — Vol. 56, № 8. — P. 1339–1350.

Bentley N., Kendrick T.H., Starr P.J., Breen P.A. Influence plots and metrics: tools for better understanding fisheries catch-per-unit-effort standardizations // ICES J. Mar. Sci. — 2011. — Vol. 69, Iss. 1. — P. 84–88. DOI: 10.1093/icesjms/fsr174.

Beverton R.J.H., Holt S.J. On the dynamics of exploited fish populations. — L. : Chapman and Hall, 1957. — 533 p.

Burton E.J. Radiometric age determination of the giant grenadier (*Albatrossia pectoralis*) using ^{210}Pb - ^{226}Ra disequilibria : master's thesis. — California : San Francisco State University, 1999. — 91 p.

Devine J.A., Watling L., Cailliet G. et al. Evaluation of potential sustainability of deep-sea fisheries for grenadiers (Macrouridae) // J. Ichthyol. — 2012. — Vol. 52, № 10. — P. 709–721. DOI: 10.1134/S0032945212100062.

Geweke J. Evaluating the accuracy of sampling-based approaches to the calculation of posterior moments // Bayesian Statistics 4. — England : Clarendon Press, 1992. — P. 169–193.

Heidelberger Ph., Welch P.D. Simulation Run Length Control in the Presence of an Initial Transient // Operations Research. — 1983. — Vol. 31, №. 6. — P. 1109–1144. DOI: 10.1287/opre.31.6.1109.

Mohn R. The retrospective problem in sequential population analysis: An investigation using cod fishery and simulated data // ICES J. Mar. Sci. — 1999. — Vol. 56. — P. 473–488.

Musick J.A. Criteria to define extinction risk in marine fishes: The American Fisheries Society Initiative // Fisheries. — 1999. — Vol. 24, Iss. 12. — P. 6–14. DOI: 10.1577/1548-8446(1999)024<0006:CT-DERI>2.0.CO;2.

Orlov A.M., Antonov N.P., Afanasiev P.K. Giant grenadier *Albatrossia pectoralis* in the catches of the deepwater fishing traps in Russian far-eastern waters // J. Ichthyol. — 2012. — Vol. 52. — P. 722–739. DOI: 10.1134/S0032945212100037.

Oshima K., Hashimoto M., Fuji T., Nakayama S.-I. Trial application of JABBA to Pacific saury stock assessment : NPFC-2019-SSC PS05-WP19. — Tokyo, 2019. <https://www.npfc.int/trial-application-jabba-pacific-saury-stock-assessment>.

Plummer M. JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling // Proceedings of the 3rd international workshop on distributed statistical computing. — 2003. — Vol. 124, № 125.10. — P. 1–10.

Rodgveller C., Siwicke K. Assessment of the Grenadier Stock Complex in the Gulf of Alaska, Eastern Bering Sea, and Aleutian Islands : NPFMC Bering Sea, Aleutian Islands and Gulf of Alaska SAFE. — 2020. — 27 p. <https://apps-afsc.fisheries.noaa.gov/refm/docs/2020/Grenadiers.pdf>.

Rodgveller C.J., Clausen D.M., Nagler J.J., Hutchinson C. Reproductive characteristics and mortality of female giant grenadiers in the northern Pacific Ocean // Mar. Coast. Fish.: Dynamics, Management, and Ecosystem Sci. — 2010. — Vol. 2, Iss. 1. — P. 73–82. DOI: 10.1577/C09-028.1.

Siddon E. Ecosystem Status Report 2022: Eastern Bering Sea, Stock Assessment and Fishery Evaluation Report. — Alaska, 2022. — 227 p.

Venables W.N., Dichmont C.M. GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research // Fish. Res. — 2004. — Vol. 70, Iss. 2–3. — P. 319–337. DOI: 10.1016/j.fishres.2004.08.011.

Winker H., Carvalho F., Kapur M. JABBA: Just Another Bayesian Biomass Assessment // Fish. Res. — 2018. — Vol. 204. — P. 275–288. DOI: 10.1016/j.fishres.2018.03.010.

Wood S.N. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models // J.R. Statist. Soc. B (Statistical Methodology). — 2011. — Vol. 73, Iss. 1. — P. 3–36. DOI: 10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x.

Wood S.N. Generalized Additive Models: An Introduction with R. — N.Y. : Chapman and Hall/CRC, 2017. — 2nd ed. — 496 p. DOI: 10.1201/9781315370279.

Zhou S., Punt A.E., Deng R., Dichmont C.M. Stock assessment of short-lived invertebrates using hierarchical Bayesian models // 18th World IMACS Congress and MODSIM09 International Congress on Modelling and Simulation. Modelling and Simulation Society of Australia and New Zealand and International Association for Mathematics and Computers in Simulation. — 2009. — P. 383–389. <https://mssanz.org.au/modsim09/A6/zhou.pdf>.

References

Alferov, A.I., Occurrence of juveniles of the MACROURIDAE family in the Bering Sea from 1963 to 2020, in *Tr. 11-y mezhdunar. nauch.-prakt. konf. "Morskoye issledovaniya i Obrazovaniye (MARESEDU) — 2022"* (Tr. 11th Intern. scientific-practical. conf "Marine Research and Education (MARESEDU) — 2022"), Tver: Polypress, 2022, vol. 3, pp. 295–301.

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

Baryshko, M.E., *Rybnaya promyshlennost' Dal'nego Vostoka* (Fisheries at the Far East), Vladivostok: LAINS, 2012, 2nd ed.

Kulik, V.V., Varkentin, A.I., and Ilyin, O.I., Standardization of CPUE for walleye pollock in the Okhotsk Sea with inclusion of some environmental factors, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 4, pp. 819–836. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-819-836

Novikov, N.P., Biology of giant grenadier *Chalinura pectoralis* in the northern part of the Pacific Ocean, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 70, pp. 300–326.

Novikov, N.P., *Promyslovyye ryby materikovogo sklona severnoi chasti Tikhogo okeana* (Commercial Fishes of the Continental Slope of the northern Pacific Ocean), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1974.

Tuponogov, V.N., Ecology of the giant grenadier, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Dal'nevost. Otd. Akad. Nauk SSSR, 1991.

- Tyurin, P.V.**, Factor of natural mortality of fish and its importance in the regulation of fisheries, *Vopr. Ikhtiol.*, 1962, vol. 2, no. 3(24), pp. 403–427.
- Shibaev, S.V.**, *Promyslovaya ikhtiologiya: uchebnik* (Commercial ichthyology), Saint-Petersburg: Prospekt Nauki, 2017, 2nd ed.
- Alferov, A.I.**, Distribution of giant grenadier (*Albatrossia pectoralis*) at different stages of ontogenesis in the Bering Sea, *Book of Abstracts “Sustainability of Marine Ecosystems through global knowledge networks during the UN Decade of Ocean Science”*, Busan: PICES, 2022.
- Alverson, D.L. and Pereyra, W.T.**, Demersal fish Exploration in the Northern Pacific Ocean — An evolution of Exploratory Fishing Methods and Analytical Approaches to Stock Size and Yield Forecasts, *J. Fish. Res. Bd Canada*, 1969, vol. 26, no. 8, pp. 1985–2001. doi 10.1139/f69-188
- Andrews, A.H., Cailliet, G.M., and Coale, K.H.**, Age and growth of Pacific grenadier (*Coryphaenoides acrolepis*) with age estimate validation using an improved radiometric ageing technique, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1999, vol. 56, no. 8, pp. 1339–1350.
- Bentley, N., Kendrick, T.H., Starr, P.J., and Breen, P.A.**, Influence plots and metrics: tools for better understanding fisheries catch-per-unit-effort standardizations, *ICES J. Mar. Sci.*, 2011, vol. 69, no. 1, pp. 84–88. doi 10.1093/icesjms/fsr174
- Beverson, R.J.H. and Holt, S.J.**, *On the dynamics of exploited fish populations*, London: Chapman and Hall, 1957.
- Burton, E.J.**, Radiometric age determination of the giant grenadier (*Albatrossia pectoralis*) using ²¹⁰Pb-²²⁶Ra disequilibria : master’s thesis, California: San Francisco State University, 1999.
- Devine, J.A., Watling, L., Cailliet, G., Drazen, J., Duran, M.P., Orlov, A.M., and Bezaury, J.**, Evaluation of potential sustainability of deep-sea fisheries for grenadiers (Macrouridae), *J. Ichthyol.*, 2012, vol. 52, no. 10, pp. 709–721. doi 10.1134/S0032945212100062
- Geweke, J.**, Evaluating the accuracy of sampling-based approaches to the calculation of posterior moments, *Bayesian Statistics 4*, England: Clarendon Press, 1992, pp. 169–193.
- Heidelberger, Ph. and Welch, P.D.**, Simulation Run Length Control in the Presence of an Initial Transient, *Operations Research*, 1983, vol. 31, no. 6, pp. 1109–1144. doi 10.1287/opre.31.6.1109
- Mohn, R.**, The retrospective problem in sequential population analysis: An investigation using cod fishery and simulated data, *ICES J. Mar. Sci.*, 1999, vol. 56, pp. 473–488.
- Musick, J.A.**, Criteria to define extinction risk in marine fishes: The American Fisheries Society Initiative, *Fisheries*, 1999, vol. 24, no. 12, pp. 6–14. doi 10.1577/1548-8446(1999)024<0006:CTDERI>2.0.CO;2
- Orlov, A.M., Antonov, N.P., and Afanasiev, P.K.**, Giant grenadier *Albatrossia pectoralis* in the catches of the deepwater fishing traps in Russian far-eastern waters, *J. Ichthyol.*, 2012, vol. 52, pp. 722–739. doi 10.1134/S0032945212100037
- Oshima, K., Hashimoto, M., Fuji, T., and Nakayama, S.-I.**, Trial application of JABBA to Pacific saury stock assessment, *NPFC-2019-SSC PS05-WP19*, Tokyo, 2019. <https://www.npfc.int/trial-application-jabba-pacific-saury-stock-assessment>. Cited March, 2023.
- Plummer, M.**, JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling, *Proceedings of the 3rd international workshop on distributed statistical computing*, 2003, vol. 124, no. 125.10, pp. 1–10.
- Rodgveller, C. and Siwicke, K.**, Assessment of the Grenadier Stock Complex in the Gulf of Alaska, Eastern Bering Sea, and Aleutian Islands, *NPFMC Bering Sea, Aleutian Islands and Gulf of Alaska SAFE*, 2020, 27 p. <https://apps-afsc.fisheries.noaa.gov/refm/docs/2020/Grenadiers.pdf>.
- Rodgveller, C.J., Clausen, D.M., Nagler, J.J., and Hutchinson, C.**, Reproductive characteristics and mortality of female giant grenadiers in the northern Pacific Ocean, *Mar. Coast. Fish.: Dynamics, Management, and Ecosystem Sci.*, 2010, vol. 2, iss. 1, pp. 73–82. doi 10.1577/C09-028.1
- Siddon, E.**, *Ecosystem Status Report 2022: Eastern Bering Sea, Stock Assessment and Fishery Evaluation Report*, Alaska, 2022.
- Venables, W.N. and Dichmont, C.M.**, GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research, *Fish. Res.*, 2004, vol. 70, no. 2–3, pp. 319–337. doi 10.1016/j.fishres.2004.08.011
- Winker, H., Carvalho, F., and Kapur, M.**, JABBA: Just Another Bayesian Biomass Assessment, *Fish. Res.*, 2018, vol. 204, pp. 275–288. doi 10.1016/j.fishres.2018.03.010
- Wood, S.N.**, Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models, *J.R. Statist. Soc. B (Statistical Methodology)*, 2011, vol. 73, no. 1, pp. 3–36. doi 10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x
- Wood, S.N.**, *Generalized Additive Models: An Introduction with R*, New York: Chapman and Hall/CRC, 2017, second edition. doi 10.1201/9781315370279

Zhou, S., Punt, A.E., Deng, R., and Dichmont, C.M., Stock assessment of short-lived invertebrates using hierarchical Bayesian models, *18th World IMACS Congress and MODSIM09 International Congress on Modelling and Simulation. Modelling and Simulation Society of Australia and New Zealand and International Association for Mathematics and Computers in Simulation*, 2009, pp. 383–389. <https://mssanz.org.au/modsim09/A6/zhou.pdf>.

Sostoyaniye promyslovykh resursov Dal'nevostochnogo rybokhozyaystvennogo basseyna — 2022 g. (State of commercial resources of the Far Eastern fishery basin — 2022) Vladivostok: TINRO, 2022.

R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2023, version 4.2.2. <https://www.R-project.org/>. Cited March 02, 2023.

<https://fishnews.ru/rubric/krupnyim-planom/12534>. Cited March 02, 2023.

Svidetel'stvo № 6394 ot 01.08.2000 g. o registratsii v Gosudarstvennom registre bazy dannykh za № 0220006765 «Morskaja biologija» (Certificate No. 6394 dated August 1, 2000 on registration in the State Register of the database No. 0220006765 “Marine biology”).

Svidetel'stvo № 2017620882 ot 11.08.2017 g. o gosudarstvennoy registratsii bazy dannykh «Yarusnyy promysel» (Certificate No. 2017620882 dated August 11, 2017 on state registration of the “Longline Fishery” database).

Svidetel'stvo № 6393 ot 01.08.2000 g. o registratsii v Gosudarstvennom registre bazy dannykh za № 0220006764 «Promysel» (Certificate No. 6393 dated August 1, 2000 on registration in the State Register of the database No. 0220006764 “Fishery”).

Russia, Alternative stock assessment of Pacific saury in the western North Pacific Ocean using JABBA, *NPFC-2019-TWG PSSA04-WP04*, Tokyo, 2019. <https://www.npfc.int/alternative-stock-assessment-pacific-saury-western-north-pacific-ocean-using-jabba>. Cited March 02, 2023.

Поступила в редакцию 10.04.2023 г.

После доработки 2.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

The article was submitted 10.04.2023; approved after reviewing 2.05.2023; accepted for publication 30.05.2023