



ISSN 1606-9919

Научный журнал

ИЗВЕСТИЯ ТИНРО

2023. Том 203, вып. 4

Год основания 1928



Известиям ТИНРО 95 лет
IZVESTIYA TINRO

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

Импакт-фактор РИНЦ: 0,743

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)

СМИ зарегистрировано Роскомнадзором, запись о регистрации ПИ № ФС77-73773 от 21 сентября 2018 г.

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ	745
Новикова О.В., Ракитина М.В., Метленков А.В., Черноivanova Л.А., Немченко А.Ю. Промысловые ресурсы тихоокеанской наваги <i>Eleginus gracilis</i> российских вод дальневосточных морей	745
Марченко С.Л. Жизненные стратегии тихоокеанских лососей. Сообщение 1. Разнообразие жизненных форм	770
Петров Е.А. Байкальская нерпа (<i>Pusa sibirica</i> Gmelin 1788, Phocidae). 1. Результаты эксперимента по увеличенному промысловому изъятию (ретроспективная оценка)	787
Петров Е.А. Байкальская нерпа (<i>Pusa sibirica</i> Gmelin 1788, Phocidae). 2. О численности популяции и ее регуляции путем возобновления промышленной добычи	805
Дуленин А.А. Характеристика сублиторальной растительности северо-западной части Охотского моря на основании концепции адаптивной зоны	822
Зеленников О.В. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 2. Кета <i>Oncorhynchus keta</i>	852
Ельников А.Н., Зеленников О.В. О плодовитости кеты <i>Oncorhynchus keta</i> промыслового стада у острова Итуруп	871
Буслов А.В., Овсянников Е.Е., Смирнов А.В. Оценка нерестового запаса минтая <i>Gadus chalcogrammus</i> северной части Охотского моря ихтиопланктонным методом с учетом убыли икры	881
Харитонов А.В., Дуленина П.А. Некоторые данные о состоянии группировки четырехугольного волосатого краба (<i>Erimacrus isenbeckii</i>) северо-западной части Татарского пролива ..	892
УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ	906
Христофорова Н.К., Лазарюк А.Ю., Журавель Е.В., Бойченко Т.В., Емельянов А.А. Залив Восток: межсезонные изменения гидролого-гидрохимических и микробиологических показателей	906
Мощенко А.В. Изменчивость общих характеристик донного населения и их эффективность для мониторинга качества морской среды	925
Лучин В.А. Типовые распределения температуры воды верхнего квазидонного слоя Берингова моря в зимний период	944
Курносова А.С., Шульгина М.А. Гидрохимические условия и фитопланктон в эстуарии р. Киевка (Японское море) с расчетом первичной продукции по утилизации фосфора ..	961
Горбатенко К.М., Мельников И.В., Педченко А.П. Трофические характеристики пелагического и донного нектона в различных водных массах в западной части Чукотского моря по данным $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$	976
Поспехов В.В. Гельминтофауна тихоокеанской наваги <i>Eleginus gracilis</i> прибрежных вод Магаданской области (северное побережье Охотского моря)	988
Фролов Е.В., Новокрещенных С.В., Заварзина Н.К. Регистрация <i>Pyramicocephalus phocarum</i> pl. (Fabricius, 1780) Monticelli, 1890 у дальневосточной мойвы <i>Mallotus catervarius</i> (Pennant, 1784) у побережья западного Сахалина	1004
АКВАКУЛЬТУРА	1009
Ворожцова А.А., Мякишев М.С., Зеленников О.В. Роль отолитного маркирования кеты <i>Oncorhynchus keta</i> в исследовании эффективности ее заводского воспроизводства	1009
Рачек Е.И. Воспроизводство и товарное выращивание китайского окуня <i>Siniperca chuatsi</i> в условиях тепловодного хозяйства	1020

BIOLOGICAL RESOURCES	745
Novikova O.V., Rakitina M.V., Metlenkov A.V., Chernovanova L.A., Nemchenko A.Yu. Commercial resources of saffron cod <i>Eleginus gracilis</i> in the Russian waters of the Far-Eastern Seas	745
Marchenko S.L. Life strategies of pacific salmon. Communication 1. Diversity of life forms	770
Petrov E.A. Baikal seal (<i>Pusa sibirica</i> Gmelin 1788, Phocidae). 1. Results of the experiment on heightened commercial withdrawal (retrospective evaluation)	787
Petrov E.A. Baikal seal (<i>Pusa sibirica</i> Gmelin 1788, Phocidae). 2. On the problem of population abundance and its regulation through resumption of commercial hunting	805
Dulenin A.A. Characteristics of sublittoral vegetation in the northwestern Okhotsk Sea based on the concept of adaptive zone	822
Zelennikov O.V. Gametogenesis of pacific salmon. 2. Chum salmon <i>Oncorhynchus keta</i>	852
Elnikov A.N., Zelennikov O.V. On fecundity of chum salmon <i>Oncorhynchus keta</i> in the commercial herd at Iturup Island	871
Buslov A.V., Ovsyannikov E.E., Smirnov A.V. Assessment of spawning stock for walleye pollock <i>Gadus chalcogrammus</i> Pallas, 1814 in the northern Okhotsk Sea by ichthyoplankton method taking into account the eggs mortality	881
Kharitonov A.V., Dulenina P.A. Some data on status of the herd of horsehair crab (<i>Erimacrus isenbeckii</i>) in the northwestern Tatar Strait	892
ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES	906
Khristoforova N.K., Lazaryuk A.Yu., Zhuravel E.V., Boychenko T.V., Emelyanov A.A. Vostok Bay: interseasonal changes in hydrological, hydrochemical and microbiological properties	906
Moshchenko A.V. Variability of general characteristics of the bottom population and their effectiveness for monitoring the quality of the marine environment	925
Luchin V.A. Typical patterns of the water temperature distribution in the upper mixed layer of the Bering Sea in winter season	944
Kurnosova A.S., Shulgina M.A. Hydrochemical conditions and phytoplankton in the Kievka estuary (Japan Sea) with calculation of primary production by phosphorus utilization	961
Gorbatenko K.M., Melnikov I.V., Pedchenko A.P. Trophic characteristics of pelagic and bottom nekton in certain water masses in the western Chukchi Sea, by $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ data	976
Pospekhov V.V. Helminth fauna of saffron cod <i>Eleginus gracilis</i> in the coastal waters of the Magadan Region (northern coast of the Okhotsk Sea)	988
Frolov E.V., Novokreschennykh S.V., Zavarzina N.K. Registration of <i>Pyramicocephalus phocarum</i> pl. (Fabricius, 1780) Monticelli, 1890 in pacific capelin <i>Mallotus catervarius</i> (Pennant, 1784) at the coast of West Sakhalin	1004
AQUACULTURE	1009
Vorozhtsova A.A., Miakishev M.S., Zelennikov O.V. Results of otolith marking of chum salmon <i>Oncorhynchus keta</i> for testing efficiency of their artificial reproduction	1009
Rachek E.I. Reproduction and commercial cultivation of chinese perch <i>Siniperca chuatsi</i> in conditions of a warm-water farm	1020

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 «КТУ»; *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 10

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.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 30.11.2023 г. Формат 70x108/16.

Печ. л. 18,4. Уч.-изд. л. 17,1. Тираж 60 экз.

Заказ № 16. Цена 660 р.

Выход тома в свет 15.12.2023 г.

Отпечатано в издательстве ТИНРО

690091, Владивосток, ул. Западная, 10

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ
BIOLOGICAL RESOURCES**

Обзорная статья

УДК 639.2.053.7:597.555.5

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-745-769

EDN: ERQKXY

**ПРОМЫСЛОВЫЕ РЕСУРСЫ ТИХООКЕАНСКОЙ НАВАГИ *ELEGINUS GRACILIS* РОССИЙСКИХ ВОД ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ**О.В. Новикова¹, М.В. Ракитина², А.В. Метленков³,Л.А. Черноиванова⁴, А.Ю. Немченко^{5*}¹ Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18;² Магаданский филиал ВНИРО (МагаданНИРО),
685000, г. Магадан, ул. Портовая, 36/10;³ Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),
693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196;⁴ Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;⁵ Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
682800, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13А

Аннотация. Проанализированы современное состояние запасов, динамика коммерческого промысла и распределение тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* в рыбопромысловых районах Дальнего Востока. Наибольший вклад в общий объем вылова водных биологических ресурсов на Дальневосточном бассейне навага имеет в Карагинской подзоне (8,1 %) и у западной Камчатки (3,6 %). Общий вылов наваги в дальневосточных морях в 2003–2022 гг. колебался в пределах 16,7–50,6 тыс. т, составив в среднем 33,9 тыс. т. По данным проведенных донных траловых съемок в 2016–2023 гг. наибольшие скопления наваги традиционно отмечаются на западнокамчатском шельфе, в юго-западной и северо-западной частях Берингова моря, где вылов достигает 4,5 тыс. кг/час траления. У западной Камчатки ее биомасса была оценена в 197,4 тыс. т, в Карагинской подзоне 100,4 тыс. т, в Западно-Беринговоморской зоне 32,8 тыс. т, в Восточно-Сахалинской и в Петропавловско-Командорской подзонах в схожих величинах — соответственно 17,1 и 17,2 тыс. т и в североохотоморском районе в 8,7 тыс. т. Практически все эксплуатируемые запасы в последние годы находились выше их среднегололетнего уровня или колебались в его пределах. В целом состояние запасов тихоокеанской наваги в рыбопромысловых подзонах в настоящий период можно считать удовлетворительным.

Ключевые слова: тихоокеанская навага, рыбопромысловые зоны, распределение, запасы, промысел, размерно-возрастной состав

* Новикова Ольга Владимировна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Novikova.o.v@kamtniro.ru, ORCID 0009-0001-1381-7509; Ракитина Марина Валентиновна, заведующая лабораторией, kirtm@magadanniro.ru, ORCID 009-0008-0369-0007; Метленков Алексей Владимирович, заведующий сектором, a.metlenkov@sakhniro.ru, ORCID 0009-0004-2888-9523; Черноиванова Людмила Алексеевна, ведущий специалист, ludmila.chernoivanova@tinro.ru, ORCID 0009-0004-6736-1246; Немченко Александр Юрьевич, ведущий специалист, skin69@mail.ru, ORCID 0009-0001-0026-3877.

© Новикова О.В., Ракитина М.В., Метленков А.В., Черноиванова Л.А., Немченко А.Ю., 2023

Для цитирования: Новикова О.В., Ракитина М.В., Метленков А.В., Черноиванова Л.А., Немченко А.Ю. Промысловые ресурсы тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* российских вод дальневосточных морей // Изв. ТИПРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 745–769. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-745-769. EDN: ERQKXY.

Review article

Commercial resources of saffron cod *Eleginus gracilis* in the Russian waters of the Far-Eastern Seas

Olga V. Novikova*, **Marina V. Rakitina****, **Alexey V. Metlenkov*****,
Ludmila A. Chernoiwanova****, **Alexander Yu. Nemchenko*******

* Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO), 18, Naberezhnaya Str.,
Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia

** Magadan branch of VNIRO (MagadanNIRO), 36/10, Portovaya Str., Magadan, 685000, Russia

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

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

***** Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO), 13A, Amursky Blvd.,
Khabarovsk, 682800, Russia

* Ph.D., leading researcher, Novikova.o.v@kamniro.ru, ORCID 0009-0001-1381-7509

** head of laboratory, kirm@magadanniرو.ru, ORCID 009-0008-0369-0007

*** head of sector, a.metlenkov@sakhniرو.ru, ORCID 0009-0004-2888-9523

**** leading specialist, ludmila.chernoiwanova@tinro.ru, ORCID 0009-0004-6736-1246

***** leading specialist, skin69@mail.ru, ORCID 0009-0001-0026-3877

Abstract. Saffron cod *Eleginus gracilis*, being a typical representative of the littoral ichthyofauna, is an important commercial species in the coastal areas of the Far-Eastern Seas. Small- and medium-sized vessels equipped with both active fishing gears as Danish seine or trawl and fixed nets are used for fishery of this species, it is also popular for amateur and sport fishing from the sea ice. The portion of saffron cod in the total landing is the largest in the Karaginsky fishing subzone (8.1 %) and West-Kamchatka fishing subzone (3.6 %). Annual catch of the species in the Far-Eastern Seas fluctuated in 2003–2022 from $16.7 \cdot 10^3$ to $50.6 \cdot 10^3$ t, on average $33.9 \cdot 10^3$ t. The bulk of this value was caught in the waters at Kamchatka, mostly at its western coast where the average catch was $10.5 \cdot 10^3$ t annually in the last decade. The main fishing grounds of saffron cod are located within the Kamchatka-Kuril, West-Kamchatka, East-Sakhalin and Karaginsky fishing subzones, whereas the stocks at Primorye and sparsely populated coasts of the western Okhotsk Sea and northwestern Bering Sea are underexploited. The saffron cod CPUE reaches 4.5 t per hour of trawling on the shelf of West Kamchatka. The biomass of saffron cod is estimated recently as $197.4 \cdot 10^3$ t in the West-Kamchatka subzone, $100.4 \cdot 10^3$ t in the Karaginsky subzone, $32.8 \cdot 10^3$ t in the West Bering Sea fishing zone, $17.2 \cdot 10^3$ t in the Petropavlovsk-Commander subzone, $17.1 \cdot 10^3$ t in the East-Sakhalin subzone, and $8.7 \cdot 10^3$ t in the North Okhotsk Sea subzone. The species is distinguished by significant fluctuations of commercial stocks caused by both environmental impacts on its recruitment and fishing pressure. The strong year-classes appear usually in relatively warm or moderate environmental conditions. In modern times, abundance and biomass of almost all exploited stocks of saffron cod in the Far-Eastern Seas exceed their average long-term level or fluctuate around, so the state of their populations is considered as quite satisfactory.

Keywords: saffron cod, fishery subzone, fish distribution, fish stock, fishery, size composition, age composition

For citation: Novikova O.V., Rakitina M.V., Metlenkov A.V., Chernoiwanova L.A., Nemchenko A.Yu. Commercial resources of saffron cod *Eleginus gracilis* in the Russian waters of the Far-Eastern Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 745–769. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-745-769. EDN: ERQKXY.

Введение

Тихоокеанская навага *Eleginus gracilis* — типичный представитель элиторального ихтиоцены и относится к числу важных промысловых рыб прибрежного комплекса дальневосточных морей. В настоящее время накоплен большой объем информации по ее ресурсам и биологическому состоянию [Семенов, 1965; Сафронов, 1986; Ракитина, 2001, 2006, 2009, 2012; Антонов, Новикова, 2003; Услонцев, Хованский, 2008; Орлов

и др., 2011; Новикова, 2013, 2014; Овчинников и др., 2017; Юсупов, Ракитина, 2017; Ракитина, Смирнов, 2018; Овсянников, 2020]. Однако на фоне повышенного внимания к прибрежному рыболовству очевиден недостаток обобщающей информации о биоресурсах наваги. В связи с этим цель настоящего исследования — оценить состояние запасов и статистику вылова исследуемого вида, а также определить районы его наибольших промысловых скоплений в российских водах дальневосточных морей.

Материалы и методы

Район исследований включает акваторию Курильской гряды, Охотского, Японского и Берингова морей.

Источником сведений о промысле наваги и ее вкладе в общий объем вылова водных биологических ресурсов (ВБР) на Дальневосточном бассейне являлись материалы отраслевой системы мониторинга Росрыболовства на основе анализа данных судовых суточных донесений* за период с 2003 по 2022 г.

Для исследования распределения и встречаемости наваги использовали материалы, собранные во время учетных донных траловых съемок, выполненных в 2016–2023 гг. в дальневосточных рыбопромысловых районах (табл. 1). Поскольку параметры выпол-

Таблица 1

Материалы донных траловых съемок

Table 1

Data of bottom trawl surveys

Зона/ подзона	Период проведения съемок	Судно	Кол-во операций	Тип орудия лова	Диапазон глубин, м
ЗБ	Май-июнь 2016 г.	СТР «Потапово»	125	ДТ/ТВ 27,1/24,4	35–302
Кар	Сентябрь-октябрь 2020 г.	НИС «Дмитрий Песков»	52	ДТ 27,1	10–108
ПК	Июнь-сентябрь 2017 г.	МРТК «Инженер Мартынов»	47	ДТ 18.8	27–206
ЮК	Октябрь 2020 г.	НИС «Дмитрий Песков»	46	ДТ/ТВ 27,1/24,0	18–135
СО ¹	Июль-август 2019 г.	НИС «Дмитрий Песков»	36	ДТ/ТВ 27,1/24,0	10–200
СО ²			109		11–100
ВС	Октябрь-ноябрь 2021 г.	НИС «Дмитрий Песков»	90	ДТ/ТВ 27,1/24,0	20–200
ЗК, КК	Июль-август 2022 г.	НИС «Профессор Кагановский»	238	ДТ 27,1	14–452
ПП ¹	Апрель-май 2022 г.	НИС «В. Сафонов»	66	ДТ/ТВ 27,1/24,4	24–611
ПП ²	Май-июнь 2022 г.	НИС «Дмитрий Песков»	174	ДТ/ТВ 27,1/24,4	24–611
ЗС	Март-апрель 2023 г.	НИС «Дмитрий Песков»	31	ДТ/ТВ 27,1/24,4	50–250

Примечания. Здесь и далее: ЗБ — Западно-Берингоморская зона; Кар — Карагинская подзона; ПК — Петропавловско-Командорская; КК — Камчатско-Курильская; ЗК — Западно-Камчатская; СО — Северо-Охотоморская подзона (СО¹ — в пределах Магаданской области, СО² — в пределах Хабаровского края); ВС — Восточно-Сахалинская; ЗС — Западно-Сахалинская; ЮК — Южно-Курильская подзона; ПП — Подзона Приморье (ПП¹ — западная часть Татарского пролива (севернее мыса Золотого); ПП² — южнее мыса Золотого, включая зал. Петра Великого).

* Положение по функционированию отраслевой иерархической информационно-аналитической автоматизированной системы управления использованием водных биоресурсов (информационная система «Рыболовство»). М.: ВНИЭРХ, 1996. 78 с.; Vasilets P.M. FMS analyst — computer program for processing data from Russian Fishery Monitoring System. 2015. DOI: 10.12140/RG.2.1.5186.0962.

ненных в разные годы съемок различались, плотность распределения рыб и величину запасов оценивали для стандартизированного выбранного полигона методом зональных средних [Аксютин, 1968]. Коэффициент уловистости принимали равным 0,4.

В работе использованы многолетние материалы биологической статистики, а также материалы донных учетных траловых съемок, выполненных в 2013–2022 гг. в дальневосточных морях (табл. 2).

Таблица 2

Объем использованного материала (2013–2022 гг.), экз.

Table 2

Number of saffron cod specimens analyzed in 2013–2022, ind.

Зона/подзона	МП	ПБА	Тип орудия лова
ЗБ	–	1384	Снюрревод
	1851	–	Донный трал
Кар	23219	2660	Снюрревод
ПК	1120	692	Снюрревод
	–	533	Ставной невод
КК и ЗК	36264	2141	Снюрревод
СО ¹	–	9724	Вентерь
СО ²	–	166	Донный трал
ВС	–	3000	Близнецовый трал
	–	407	Учетный донный трал
ЗС	–	500	Вентерь
	–	134	Учетный донный трал
СК	–	315	Донный трал
ЮК	–	5187	Ставной невод
	–	497	Учетный донный трал
ПП	27402	1417	Донный трал
	8755	5254	Вентерь
Итого	98611	34011	

Примечание. МП — массовый промер; ПБА — полный биологический анализ; СК — северные Курильские острова.

Для оценки запасов и общего допустимого улова (ОДУ) наваги в рыбопромысловых подзонах используются различные методы, такие как когортные модели «Синтез» и «КАФКА», алгоритм которых реализован в одноименной компьютерной программе, разработанной в КамчатНИРО, метод VPA, «Прямой учет» с применением метода «Сплайн-аппроксимации» и немодельный метод *SurC* в пакете «DLM», направленный на поддержание постоянной величины вылова. В качестве настроечных индексов во всех моделях используются методы прямого учета (донные траловые съемки), а также неводные съемки и промысловая статистика (табл. 3).

Результаты и их обсуждение

Ареал и общие черты биологии тихоокеанской наваги

Ареал тихоокеанской наваги простирается от мелководья Чукотского моря на севере до Желтого моря на юге [Борец, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Новиков и др., 2002; Федоров и др., 2003]. К востоку и югу от Берингова пролива она распространена вдоль арктических берегов Восточно-Сибирского моря, Аляски и Канады до зал. Коронации, у Порт-Кларенса, в зал. Нортон, у мыса Ванкувер и вдоль побережья Бристольского залива [Walters, 1953; McAllister, 1960; Mecklenburg et al., 2016; Alfonso et al., 2018]. Известна также из вод Алеутских островов [Quast, Hall, 1972].

В северо-западной части Берингова моря навага распространена повсеместно вдоль всего Корьякского нагорья от мыса Олюторского до мыса Наварин [Датский и

Методы оценки запасов и настроечные индексы в используемых моделях

Table 3

Methods for stock assessment and tuning indices in the models used

Зона/подзона	Метод оценки	Индексы настройки
ЗК	Модель «Синтез» [Ильин и др., 2014]	СРУЕ в 2003–2022 гг. Донные траловые съемки
КК		
Кар		
ЮК	Модель «Кафка» [Михеев, 2016]	СРУЕ в 2003–2022 гг. Донные траловые съемки. Фильтр Калмана
ЗС		
ЗБ	Метод «Прямой учет» [Малкин, 1995; Борец, 1997]	Донные траловые съемки
СО		
ВС	Метод «VPA» [Pore, 1972]	СРУЕ в 2003–2022 гг. Донные траловые съемки. Неводные съемки
ПП		
ПК		
	Метод «DLM» [Geromont, Butterworth, 2015]	СРУЕ в 2003–2022 гг. Донные траловые съемки

др., 2000; Антонов, Новикова, 2003; Датский, Андронов, 2007]. Плотные скопления она образует в заливах Олюторском, Корфа, Карагинском и Озерном. В Авачинском, Кроноцком и Камчатском заливах отмечены небольшие группировки [Барсуков, 1958; Толстяк, 1990; Василец, Доценко, 2003; Новикова, 2007, 2020]. В Охотском море наиболее крупные ее концентрации наблюдаются на западнокамчатском шельфе, в Ямской и Тауйской губах, в северо-западной части моря и в зал. Терпения [Дубровская, 1954; Покровская, 1960; Семенов, 1971; Сафронов, 1986; Ракитина, 2001; Черешнев и др., 2001; Новикова, 2002, 2007, 2010; Ракитина, Смирнов, 2018]. Весьма многочисленна навага и в районе южных Курильских островов [Сафронов, 1981; Федоров, 2000; Ившина, Метленков, 2022]. В Японском море хорошо известны ее скопления в районе Татарского пролива, у берегов Приморья и в зал. Петра Великого. Далее на юг навага становится редкой: отдельные экземпляры ее ловились в Желтом море у Чемульпо [Линдберг, Легеза, 1965], а вдоль островного побережья Японского моря указывается для зал. Тоюма и района Санин [Masuda et al., 1984; Amaoka et al., 1995] (рис. 1).

Таким образом, ареал тихоокеанской наваги простирается от аркто-бореальной до южно-бореальной области и характеризуется разнообразными физико-географическими условиями, что обуславливает пятнистый характер ее распределения и способствует образованию большого числа локальных стад [Козлов, 1959; Покровская, 1960; Семенов, 1965, 1971; Сафронов, 1979, 1981; Борец, 1997; Новикова, 2020].

По материалам многолетних исследований дальневосточных филиалов ВНИРО и результатам прибрежного промысла можно констатировать, что тихоокеанская навага, относящаяся к элиторальному ихтиоцену, в исследуемых районах распространена повсеместно в значительном батиметрическом диапазоне — от береговой черты до 500 м [Колпаков, 2005; Новикова, 2007; Орлов и др., 2011]. В пределах указанных глубин проходит весь ее жизненный цикл.

Живет тихоокеанская навага в зависимости от района обитания до 7–15 лет, достигая 57 см и 1910 г [Семенов, 1965; Датский и др., 2000; Новикова, 2007]. Навага относится к рыбам со средним жизненным циклом и с относительно высоким темпом роста. Наивысшая скорость роста характерна для наваги западной Камчатки и Хатырской лагуны Берингова моря, достаточно высокий темп роста у наваги популяций зал. Петра Великого и южных Курильских островов [Дубровская, 1954; Мухачева, 1957; Семенов, 1970; Сафронов, 1986; Легенькая, 1998; Черноиванова, 1998]. Значительно медленнее она растет в заливах Анадырском, Терпения и Сахалинском, а также в Ямской губе и Татарском проливе [Семенов, 1965; Сафронов, 1986]. Самый медленный рост имеют особи из популяции Нешканской лагуны Чукотского моря [Семенов, 1970].

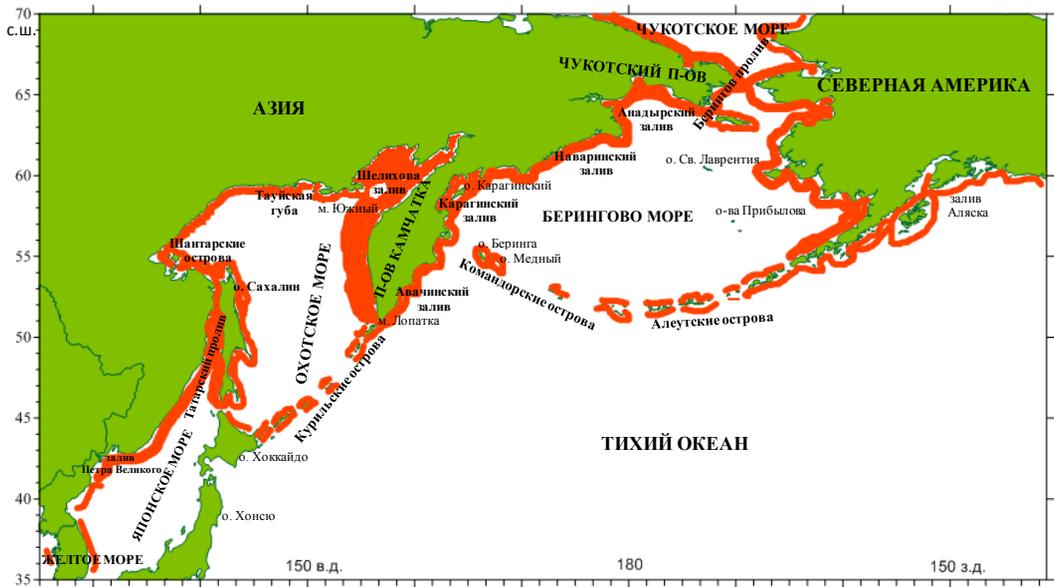


Рис. 1. Ареал тихоокеанской наваги
 Fig. 1. Spatial range of saffron cod in the Far-Eastern Seas

Тихоокеанская навага относится к рыбам с тотальным зимним нерестом и единовременным икрометанием [Козлов, 1951; Дубровская, 1954]. Начинает созревать на второй год жизни при длине 18–20 см. В большинстве районов Японского, Охотского и Берингова морей она нерестится в самое холодное время года: с декабря по февраль, чаще всего — в январе [Покровская, 1960; Сафронов, 1986; Новикова, 2007]. Климатические и океанологические условия обуславливают не только величину плодовитости, но и время наступления половой зрелости, т.е. влияют на воспроизводительную способность популяции. Средняя индивидуальная плодовитость наваги Ямской губы Охотского моря в разные годы колебалась от 57,5 до 94,3 тыс. икринок [Семененко, 1970], у наваги Тауйской губы — от 7,2 до 172,0 тыс. икринок [Юсупов, Ракитина, 2017], на западнокамчатском шельфе — от 29,3 до 509,4 тыс. икринок, на северо-востоке Камчатки — от 17,5 до 290,5 тыс. икринок [Новикова, 2002, 2007].

Промысел тихоокеанской наваги

Наибольшего вклада в общий объем вылова водных биологических ресурсов на Дальневосточном бассейне в среднем за последнее десятилетие (2013–2022 гг.) навага достигает в Карагинской подзоне — 8,1 %, в районе западной Камчатки (Камчатско-Курильская и Западно-Камчатская подзоны) — 3,6 %. В остальных рыбопромысловых подзонах доля вида составляет менее 1 %. Иная картина наблюдается без учета минтая. Так, в этом случае наибольший вклад тихоокеанской наваги в общий объем вылова ВБР приходится на Западно-Камчатскую подзону — 22,0 %, в Восточно-Сахалинской подзоне доля наваги возрастает до 17,6 %, а в Карагинской подзоне составляет около 10,0 % (рис. 2).

Общий вылов наваги в дальневосточных морях в 2003–2012 гг. колебался в пределах 16,7–39,8 тыс. т, составив в среднем 27,6 тыс. т. В последнее десятилетие (2013–2022 гг.) вылов увеличился почти в 1,5 раза, составив в среднем 40,3 тыс. т, с максимальным выловом в 2018 г. — 50,6 тыс. т (рис. 3). Основная доля вылова принадлежит Камчатскому краю. При этом более 80 % было добыто в Охотском море (рис. 4), главным образом в водах западной Камчатки (Камчатско-Курильская и Западно-Камчатская подзоны), где средний улов наваги за последнее десятилетие составил 10,5 тыс. т, а в Восточно-Сахалинской подзоне — в среднем 5,2 тыс. т. Довольно успешно промыш-

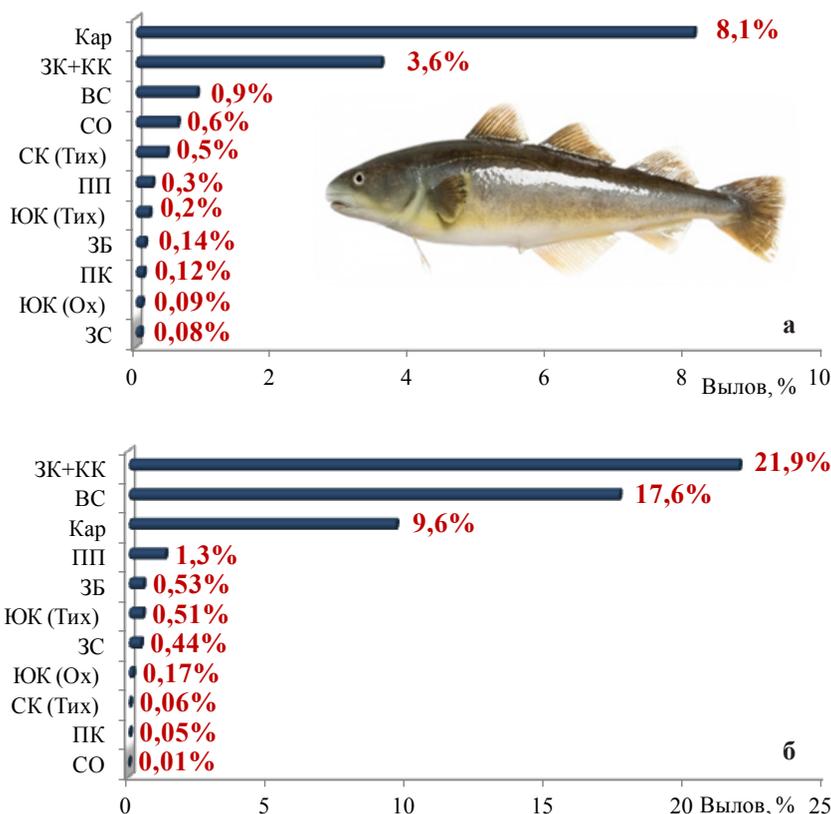


Рис. 2. Вклад тихоокеанской наваги в общий объем вылова водных биологических ресурсов на Дальневосточном бассейне в 2013–2022 гг. (а) и то же без учета минтая (б)

Fig. 2. Portion of saffron cod in the total landing within the Far-Eastern fishing basin in 2013–2022 (а) and in the landing excluding pollock (б)



Рис. 3. Динамика общего вылова тихоокеанской наваги в дальневосточных морях за 2003–2022 гг.

Fig. 3. Dynamics of total annual catch of saffron cod in the Far-Eastern Seas in 2003–2022

ляют навагу в Беринговом море, в частности в Карагинской подзоне, где в последние годы отмечается тенденция увеличения ее вылова. Так, в 2013–2022 гг. вылов вида в среднем составил 9,3 тыс. т, а в прошлое десятилетие — 4,6 тыс. т, т.е. увеличился в 2 раза. В районе Курильской гряды наибольший вылов отмечается в Южно-Курильской Тихоокеанской подзоне — в среднем около 1 тыс. т (рис. 5).

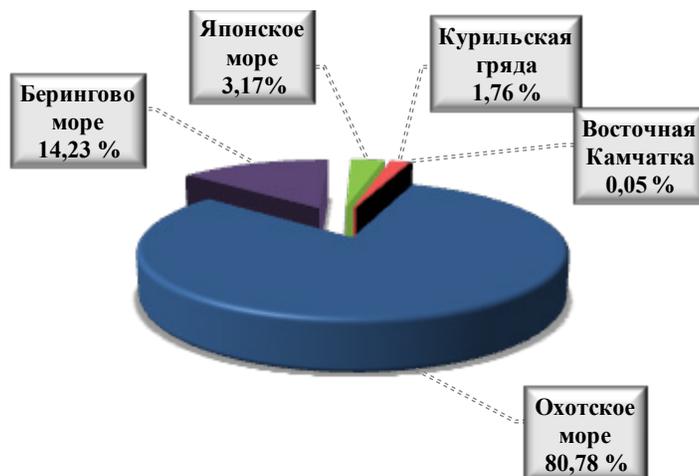


Рис. 4. Доля вылова тихоокеанской наваги в дальневосточных морях от общего улова за 2003–2022 гг.

Fig. 4. Portion of saffron cod in the total landing in the Far-Eastern Seas in 2003–2022

В целом основными районами промысла являются Камчатско-Курильская, Западно-Камчатская, Восточно-Сахалинская и Карагинская подзоны. Неиспользуются запасы в Приморье, Северо-Охотоморской подзоне (в пределах Хабаровского края), а также в Западно-Берингоморской зоне (табл. 4). В рыбопромысловых районах Дальнего Востока промысел базируется на нагульной и нерестовой наваге. Коммерческий лов проводится мало- и среднетоннажным флотом, вооруженным активными орудиями лова — снюрреводами и тралями. Этот вид также добывают и пассивными орудиями с берега (сети, невода, вентеры) как при моновидовом, так и при многовидовом промысле (рис. 6). Также необходимо отметить, что, помимо промышленной добычи, навага является объектом массового любительского и спортивного лова, преимущественно подледного.

Главным же орудием лова является снюрревод, которым в последнее время осваивают основную долю ОДУ в большинстве рыбопромысловых районов Дальнего Востока. В Западно-Сахалинской и Северо-Охотоморской подзонах (в пределах Магаданской и Сахалинской областей) промысел осуществляется только вентерями в отличие от Хабаровского края, где добыча небольших объемов наваги ведется в основном ставными и закидными неводами, ставными сетями и рыбными ловушками. В Восточно-Сахалинской подзоне орудием лова служит преимущественно близнецовый трал (рис. 7).

Размерный состав наваги в промышленных уловах различается по районам и в значительной степени зависит от условий обитания, орудий промысла и его интенсивности. Наименьшая средняя длина рыб отмечена в уловах ставного невода у юго-восточного побережья Камчатки — 23,3 см с колебаниями от 16 до 36 см. Довольно близкие средние величины длины тела имеет навага в пределах подзоны Приморья. Так, в Татарском проливе при промысле донным тралом средняя длина рыб составляет 23,6 см, а в зал. Петра Великого и в прибрежных водах северного Приморья в ставных неводах — 23,9 см. Наибольшей средней длины навага достигает в уловах снюрревода в районах северных Курильских островов и Западно-Берингоморской зоны — соответственно 43,9 и 37,5 см, с колебаниями от 28–30 до 52–54 см. В западнокамчатском районе в уловах встречаются особи длиной от 18 до 54 см при модальном значении 35,8 см. Значительные предельные величины наваги отмечены в снюрреводных уловах у северных Курильских островов (Северо-Курильская подзона) и на западнокамчатском шельфе (Западно-Камчатская и Камчатско-Курильская подзоны) — 54,0 см, в Западно-

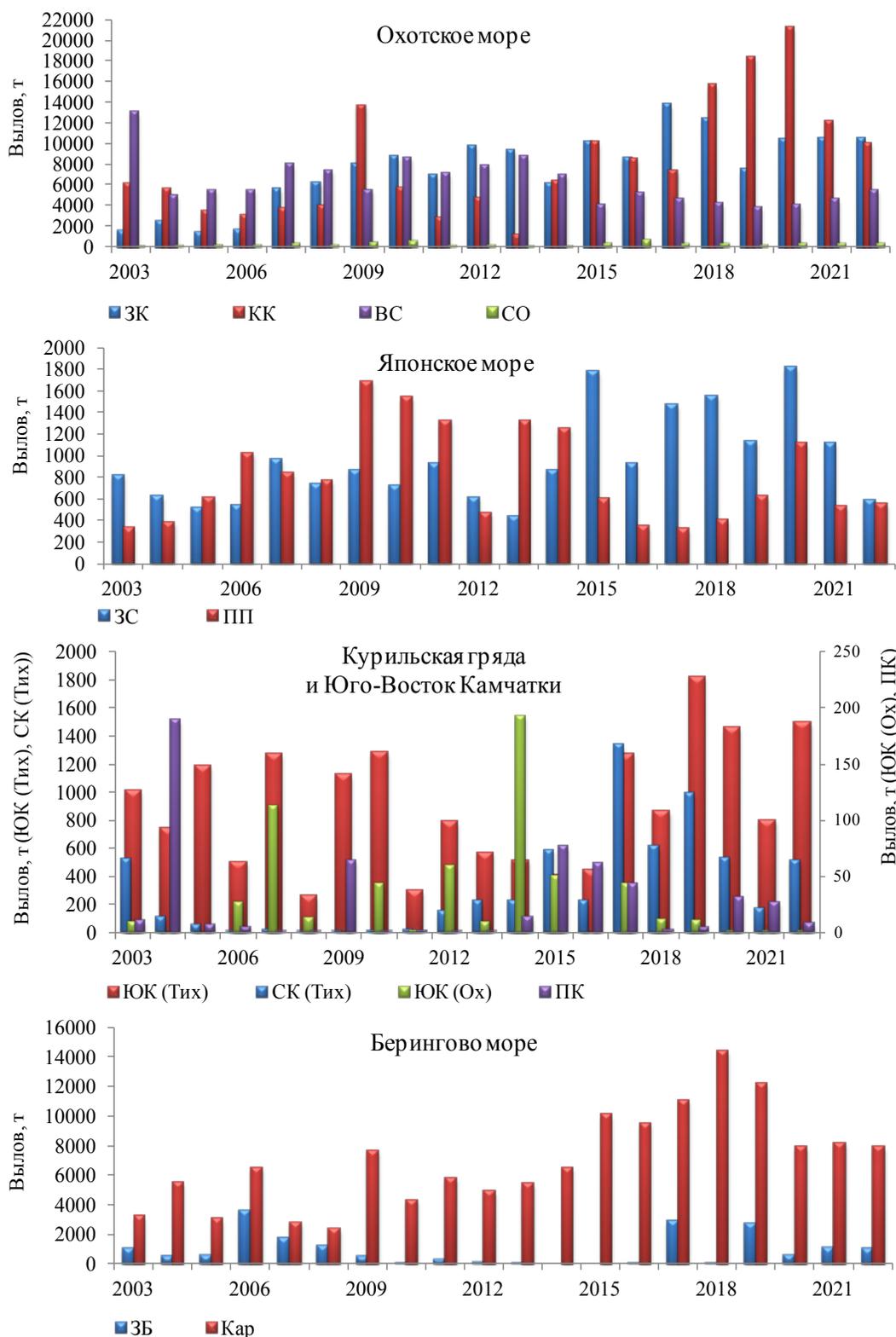


Рис. 5. Динамика вылова тихоокеанской наваги в дальневосточных подзонах в 2003–2022 гг.

Fig. 5. Saffron cod annual catch dynamics for 2003–2022, by fishing districts

Таблица 4
Table 4

Величины ОДУ и РВ (разрешенного вылова)*, вылов и освоение тихоокеанской наваги в 2013–2022 гг.

Total allowable catch of saffron cod for 2013–2022 and its realization

Год	Зоны/подзоны																													
	ЗБ			Кар			ПК			ЮК			СО			ЗК			КК			ВС			ПП			ЗС		
	1*	2	3	1	2	3	1*	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1*	2	3	1*	2	3
2013	5,0	9,60	0,2	7,1	5,40	76	0,060	0,01	2	2,70	1,08	41	0,590	0,079	13	10,74	9,4	88	2,60	1,2	48	8,42	8,7	103	3,8	1,33	35	1,310	0,44	33
2014	5,0	0	0	12,0	6,50	54	0,060	0,01	24	2,70	0,65	27	0,632	0,061	10	6,62	6,2	93	6,62	6,4	97	6,72	7,0	104	4,9	1,25	26	1,374	0,87	63
2015	5,0	0	0	12,0	10,0	85	0,060	0,08	128	2,70	1,32	50	0,435	0,352	81	10,93	10,2	94	10,60	10,2	96	4,21	4,1	97	4,7	0,60	13	1,259	1,79	142
2016	5,0	0	0	12,0	9,50	79	0,060	0,06	102	2,56	1,29	51	0,549	0,753	137	9,18	8,7	95	8,88	8,5	96	5,47	5,3	97	6,4	0,35	6	1,332	0,93	70
2017	5,0	2,90	58,0	12,0	11,10	93	0,060	0,04	73	3,80	2,09	55	0,812	0,272	34	21,80	13,8	64	11,90	7,4	62	5,21	4,6	88	4,6	0,33	7	1,458	1,47	101
2018	5,0	0,02	0,3	16,0	14,50	91	0,080	0,01	3	4,20	1,38	33	1,005	0,299	30	20,0	12,5	62	10,80	15,7	145	4,25	4,2	99	4,4	0,41	9	1,204	1,56	129
2019	5,0	2,70	54,0	16,0	12,20	76	0,080	0,01	6	3,16	2,32	74	1,077	0,212	20	15,10	7,5	50	14,80	18,4	125	3,90	3,8	96	4,3	0,63	15	1,0	1,13	113
2020	5,0	0,60	12,0	16,0	7,90	49	0,080	0,03	39	3,67	2,30	63	2,364	0,338	14	18,25	10,4	57	17,95	21,2	118	4,28	4,1	96	3,7	1,13	30	1,287	1,82	142
2021	5,0	1,10	22,0	16,0	8,20	51	0,070	0,03	36	3,70	1,19	32	4,358	0,310	7	14,80	10,6	71	14,60	12,1	83	5,75	4,6	80	3,9	0,53	14	1,326	1,13	85
2022	6,8	1,10	15,0	16,0	7,90	49	0,072	0,01	11	4,60	1,73	38	4,476	0,338	8	14,80	10,5	71	14,60	10,5	72	5,97	5,5	92	4,2	0,55	13	1,490	0,59	40
Среднее	5,2	1,79	16,0	13,5	9,34	70	0,070	0,03	42	3,40	1,54	46	1,630	0,302	35	14,20	9,9	74	11,30	11,2	94	5,48	5,2	95	4,5	0,64	17	1,300	1,20	92

Примечание. 1 — ОДУ, тыс. т; 1* — РВ, тыс. т; 2 — вылов, тыс. т; 3 — освоение, %.

* Состояние промысловых ресурсов. Прогноз общего вылова гидрионтов по Дальневосточному рыбохозяйственному бассейну на 2015 г. (краткая версия). Владивосток: ТИПРО-центр, 2015. 373 с.; Состояние промысловых ресурсов. Прогноз общего вылова гидрионтов по Дальневосточному рыбохозяйственному бассейну на 2022 г. (краткая версия). Владивосток: ТИПРО, 2022. 434 с.



Рис. 6. Вклад различных орудий лова в общий вылов тихоокеанской наваги в дальневосточных морях в 2013–2022 гг., %

Fig. 6. Contribution of certain fishing gear to the summary catch of saffron cod in the Far-Eastern Seas in 2013–2022, %

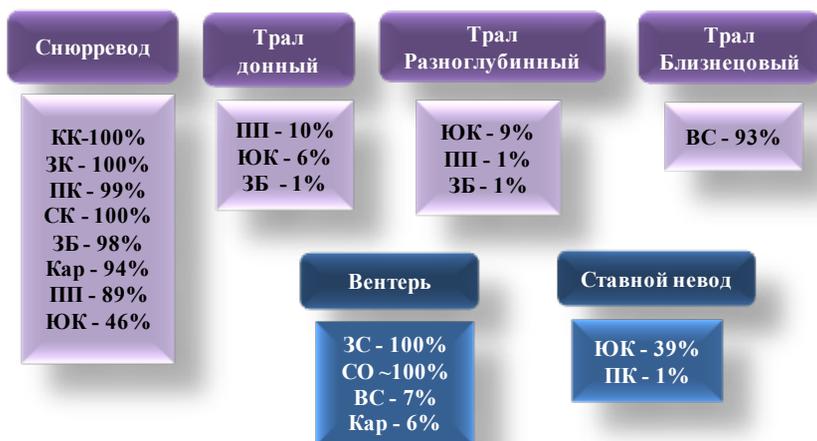


Рис. 7. Вклад различных орудий лова в вылов тихоокеанской наваги в дальневосточных подзонах в 2013–2022 гг.

Fig. 7. Contribution of certain fishing gear to the catch of saffron cod in 2013–2022, by fishing districts

Берингоморской зоне, в Карагинской подзоне — 48,0 см и в уловах близнецового трала в Восточно-Сахалинской подзоне — 47,3 см.

Наибольших значений среднего возраста (5,2 года) и средней массы (454 г) навага достигает в уловах снурревода в Западно-Берингоморской зоне. Максимальные предельные массы отмечаются у рыб из западноберингоморского и западнокамчатского районов — соответственно 1300 и 1200 г. Навага заливов Камчатский, Кроноцкий, Авачинский, входящих в Петропавловско-Командорскую рыбопромысловую подзону, и Карагинский (Карагинская подзона) имеет близкие предельные (830–840 г) и средние величины массы тела (284,5–293,1 г) (табл. 5).

Таблица 5

Пределные и средние биологические параметры тихоокеанской наваги в различных орудиях лова и промысловых подзонах в 2013–2022 гг.

Table 5

Limits and average values of biological parameters for saffron cod caught by various fishing gear in certain fishing districts in 2013–2022

Зона/ подзона	Тип орудия лова	Длина, см			Масса, г			Возраст, годы		
		Min	Max	μ	Min	Max	μ	Min	Max	μ
ЗБ	Снюрревод	30,0	52,0	37,5	60,0	1300,0	453,7	1	12	5,2
	Донный трал	5,0	49,0	32,7	–	–	–	–	–	–
Кар	Снюрревод	17,0	48,0	32,9	24,0	840,0	293,1	1	11	3,3
ПК	Снюрревод	17,0	45,0	30,2	46,0	830,0	284,5	1	10	3,2
	Ставной невод	16,0	36,0	23,3	27,0	496,0	119,3	1	8	2,9
СК	Донный трал	28,0	54,0	43,9	–	–	–	–	–	–
ЮК	Ставной невод	13,1	44,8	30,1	17,0	742,0	224,9	1	7	2,3
СО	Вентерь	22,1	27,2	24,7	80,1	139,4	104,6	2	13	3,8
	Донный трал	12,0	37,0	23,7	10,6	417,5	112,0	2	8	2,8
ЗК, КК	Снюрревод	18,0	54,0	35,8	50,0	1200,0	378,8	1	12	3,9
ВС	Ближнецовый трал	14,1	47,3	28,3	44,0	815,0	156,1	2	9	3,3
ПП	Донный трал	9,5	46,0	23,6	10,0	480,0	132,3	1	9	2,6
	Ставной невод	10,5	38,0	23,9	10,0	380,0	105,7	1	7	2,2
ЗС	Вентерь	14,1	44,0	26,4	65,0	412,5	187,4	2	9	3,5

Примечание. Min — минимальное значение; Max — максимальное значение; μ — среднее значение.

Распределение и динамика запасов тихоокеанской наваги

По результатам проведенных последних донных траловых съемок наибольшая биомасса наваги была отмечена у западной Камчатки — 197,4 тыс. т, в Карагинской подзоне — 100,4 тыс. т, в Западно-Берингоморской — 37,5 тыс. т, в Восточно-Сахалинской и Петропавловско-Командорской подзонах — соответственно 17,1 и 17,2 тыс. т.

Наибольшие скопления традиционно наблюдаются на западнокамчатском шельфе (Западно-Камчатская и Камчатско-Курильская подзоны), в юго-западной части Берингова моря в прол. Литке (Карагинская подзона) и в северо-западной части Берингова моря у мыса Наварин (Западно-Берингоморская зона), где вылов составляет около 4,5 т/час траления.

Так, на западнокамчатском шельфе по результатам донной траловой съемки, проведенной в 2022 г., скопления повышенной плотности наваги располагались преимущественно в северной и центральной частях на глубинах до 100 м (рис. 8). Уловы вида на 1 час траления варьировали от 0 до 4,540 т при среднем значении около 0,133 т. Доля наваги по массе достигала 48,3 % и в среднем составляла 5,4 %. По всему району исследований средняя плотность рыб составляла 3,014 тыс. экз./км², или 1,309 т/км².

Максимальные скопления наваги в Западно-Берингоморской зоне в мае-июне 2016 г. наблюдались в юго-восточной части обследованной акватории в диапазоне глубин 51–100 м и севернее мыса Наварин. Уловы на 1 час траления варьировали от 0 до 0,257 т при среднем значении, равном 0,0125 т. Средняя плотность распределения наваги составляла 0,131 т/км².

В Карагинской подзоне в сентябре — начале октября 2020 г. навага была отмечена в большей части контрольных тралений, а основные концентрации зарегистрированы на юге Карагинского залива, в зал. Корфа и в восточной части Олюторского залива (рис. 8). Относительное количество этого вида по массе в отдельных тралениях достигало 86,6 %, а в среднем — 4,1 %. Уловы на 1 час траления варьировали от 0 до 2,259 т при среднем значении 0,0968 т (табл. 6). По всему району исследований плотность рыб составляла 24,690 тыс. экз./км², или 1,493 т/км². Биомасса и численность наваги в 2020 г. были максимальными с 2012 г.

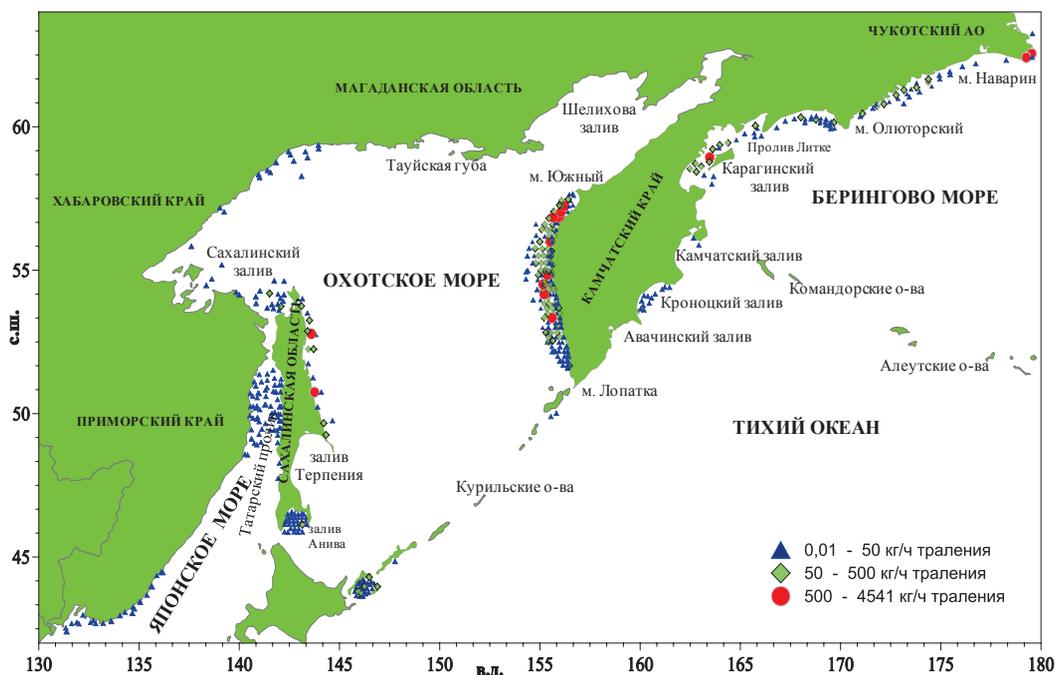


Рис. 8. Распределение тихоокеанской наваги в дальневосточных морях по данным донных траловых съемок 2016–2023 гг.

Fig. 8. Distribution of saffron cod in the Far-Eastern Seas on the data of bottom trawl surveys conducted in 2016–2023

Таблица 6

Численность, биомасса ($K_u = 0,4$), частота встречаемости и улов тихоокеанской наваги на часовое траление по результатам донных траловых съемок, проведенных в 2016–2023 гг.

Table 6

Abundance and biomass of saffron cod assessed with the catchability coefficient 0.4, the species occurrence and CPUE on the data of bottom trawl surveys conducted in 2016–2023

Зона/ подзона	Период	Численность, млн экз.	Биомасса, тыс. т	Частота встречаемости, %	Улов, т/час траления
ЗБ	Май-июнь 2016 г.	95,720	37,518	32,8	0,0125
Кар	Сентябрь-октябрь 2020 г.	664,319	106,400	63,3	0,0968
ПК	Июнь-сентябрь 2017 г.	0,160	17,200	5,0	
ЮК	Октябрь 2020 г.	53,100	3,290	58,7	0,0214
СО ¹	Июль-август 2019 г.	0,083	1,155	0,3	0,0161
СО ²	Июль-август 2019 г.	0,061	7,511	34,3	0,1519
ВС	Октябрь-ноябрь 2021 г.	68,500	17,125	32,0	0,0525
ЗК, КК	Июль-август 2022 г.	454,030	197,400	70,6	0,1331
ПП ¹	Апрель-май 2022 г.	0,026	1,880	51,5	0,0065
ПП ²	Май-июнь 2022 г.	0,017	2,300	14,4	0,0063
ЗС	Март-апрель 2023 г.	20,744	1,600	32,3	0,0027

Учетные работы в тихоокеанских водах Камчатки проводятся нерегулярно. По данным траловых съемок запасы, встречаемость, доля в общем вылове и уловы наваги в Петропавловско-Командорской подзоне характеризуются незначительными величинами, увеличиваясь в основном в осенне-зимний период. По данным последней траловой съемки, проведенной в июне-сентябре 2017 г., общая биомасса наваги на обследованном участке на шельфе у юго-восточного побережья и в Авачинском заливе оценена в 17,2 т. Доля в траловых уловах составила лишь 0,02 %. Частота встречаемости возросла по сравнению со сходным периодом съемки в 2002 г. и составила 5 %.

В северной части Охотского моря (Северо-Охотоморская подзона) в июле-августе 2019 г. наибольшие концентрации наваги отмечались в Сахалинском заливе, где частота ее встречаемости достигала 34 %, а уловы на 1 час траления составляли в среднем 0,1519 т. В районе от зал. Шельтинга до зал. Бабушкина (в пределах Магаданской области) частота встречаемости наваги в уловах не превышала 0,3 %, а улов на 1 час траления — только 0,0161 т.

В Японском море уловы большой величиной не отличаются и преимущественно не превышают 0,05 т/час траления. Однако проведенные в 2022 г. в северном и южном районах подзоны Приморья траловые съемки показали, что при практически схожих величинах численности, биомассы и уловов на час траления в Татарском проливе частота встречаемости наваги более чем в три раза превышает таковую зал. Петра Великого (табл. 6, рис. 8).

В Южно-Курильской зоне по данным траловой съемки 2020 г. встречаемость наваги составила 59 %, что является наиболее высокой величиной среди представителей тресковых в этом районе. Навага была широко распределена в Южно-Курильском проливе и у зал. Касатка в диапазоне глубин 18–140 м. Основные скопления располагались в южной части Южно-Курильского пролива и к северо-востоку от о. Шикотан. Средняя плотность концентраций вида по всему району обитания составляла 3,16 т/км² (в 2018 г. — 5,08 т/км²), максимальная величина достигала 32,58 т/км². Навага южных Курильских островов не испытывает значительного промыслового воздействия, и это дает основания полагать, что динамика запаса обусловлена внутриволевыми причинами и факторами внешней среды.

У северо-восточного Сахалина навага образует нерестовые скопления в приустьевых участках проливов, соединяющих заливы Пильтун, Чайво, Ныйский, Набильский, Луньский с Охотским морем. Нерестилища расположены на глубине 2–8 м. Наибольшие скопления формируются в зал. Пильтун, на долю которого приходится около 70 % вылова всей наваги, добываемой в этом районе. В октябре-ноябре 2021 г. по данным донной траловой съемки у северо-восточного Сахалина оцененная биомасса составила 17,125 тыс. т. Навага в основном была отмечена на глубинах менее 60 м при биомассе 0,01–27,9 т/км². Средняя удельная биомасса по всему району работ составила 1,21 т/км². Наиболее плотные скопления наваги были зафиксированы южнее зал. Луньского на глубине 37 м (рис. 8). Учет наваги в 2021 г. показал увеличение ее биомассы по сравнению с прошлыми съемками. Однако говорить о резком увеличении численности по материалам одной съемки преждевременно.

По данным проведенной донной траловой съемки в марте-апреле 2023 г. в Западно-Сахалинской подзоне уловы наваги на 1 час траления варьировали от 0,0002 до 0,0480 т при среднем значении, равном 0,0088 т.

Практически все эксплуатируемые запасы наваги в последние годы находились выше их среднегодового уровня или колебались в его пределах, за исключением запасов в Восточно-Сахалинской и Западно-Сахалинской подзонах. Но к 2021–2022 гг. эти запасы достигли среднегодового уровня. По результатам модельных расчетов наибольшие величины общего и нерестового запаса в 2022 г. отмечены в Западно-Камчатской подзоне — соответственно 210,4 и 178,6 тыс. т (в среднем 61,7 тыс. т) и в Карагинской подзоне — 111,7 и 90,7 тыс. т (в среднем 52,2 тыс. т) (рис. 9).

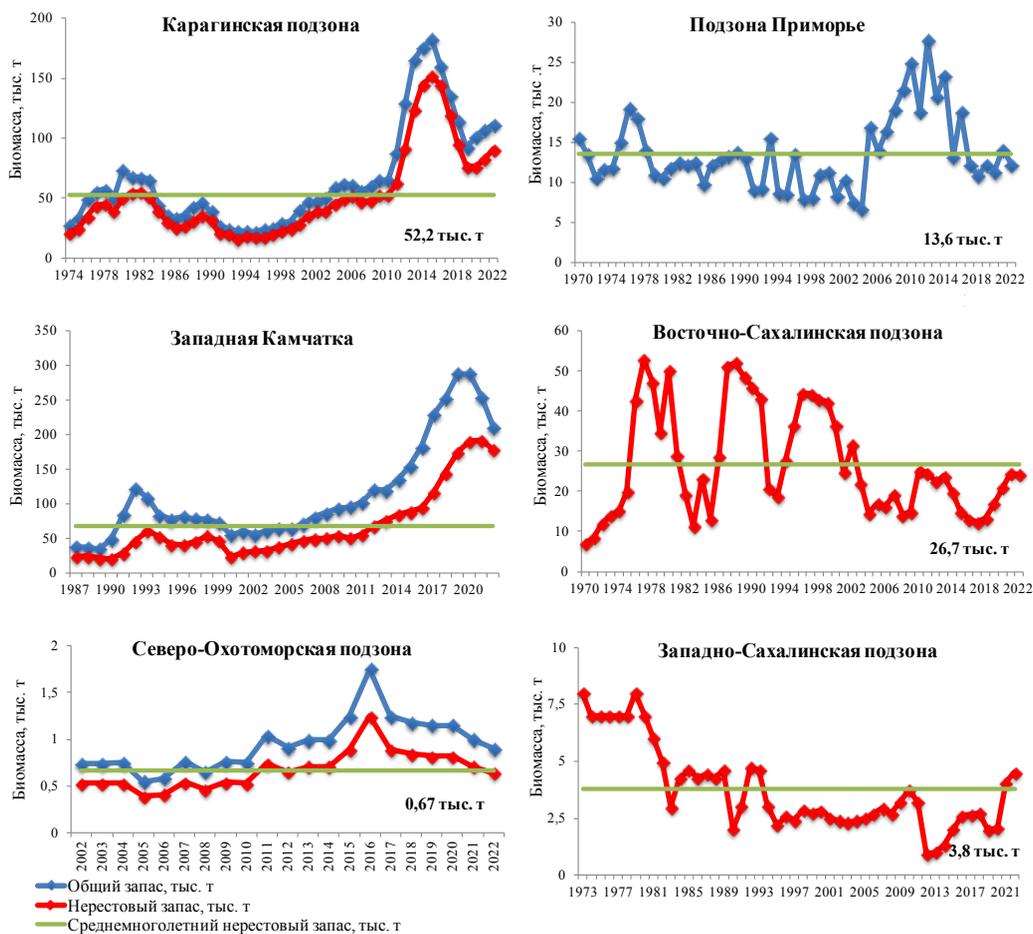


Рис. 9. Динамика запасов тихоокеанской наваги в дальневосточных промысловых подзонах
Fig. 9. Dynamics of the saffron cod stocks, by fishing districts of the Far-Eastern Seas

В целом состояние запасов тихоокеанской наваги в рыбопромысловых подзонах в настоящее время можно считать удовлетворительным.

Для наваги характерны значительные флюктуации промыслового запаса, зависящие как от величины ежегодного пополнения, так и от степени их эксплуатации. Анализ имеющихся данных показывает, что поколения повышенной численности появляются в периоды с преимущественным развитием теплых процессов или в годы с умеренным гидрологическим режимом, поскольку смертность личинок наваги во многом зависит от температуры воды в весенний период [Гаврилов, Шарапова, 1982; Шарапова, Мясникова, 1982; Новикова, 2007; Зуенко и др., 2010; Зуенко, 2012]. Этот факт хорошо прослеживается на самых многочисленных популяциях западнокамчатской и карагинской наваги. Так, в периоды «теплых» лет, в обеих популяциях практически ежегодно появлялись высокочисленные поколения, что привело к значительному росту биомассы (рис. 9 и 10).

Как следует из представленной схемы (рис. 10), в 2000–2022 гг. наибольшее количество урожайных поколений появлялось в районах Приморья, западной Камчатки и Карагинской подзоны. В то же время эти районы характеризуются и большим количеством малочисленных поколений. В Северо-Охотоморской, Восточно-Сахалинской и Западно-Сахалинской подзонах большинство поколений оцениваются как среднеурожайные, что, возможно, связано с более стабильными условиями обитания. Поколения 2019 и 2020 гг. в рыбопромысловых зонах у западной Камчатки, южных Курильских островов и в Приморье оцениваются как низкоурожайные. В связи с этим запасы наваги в этих районах в ближайшие годы будут снижаться.

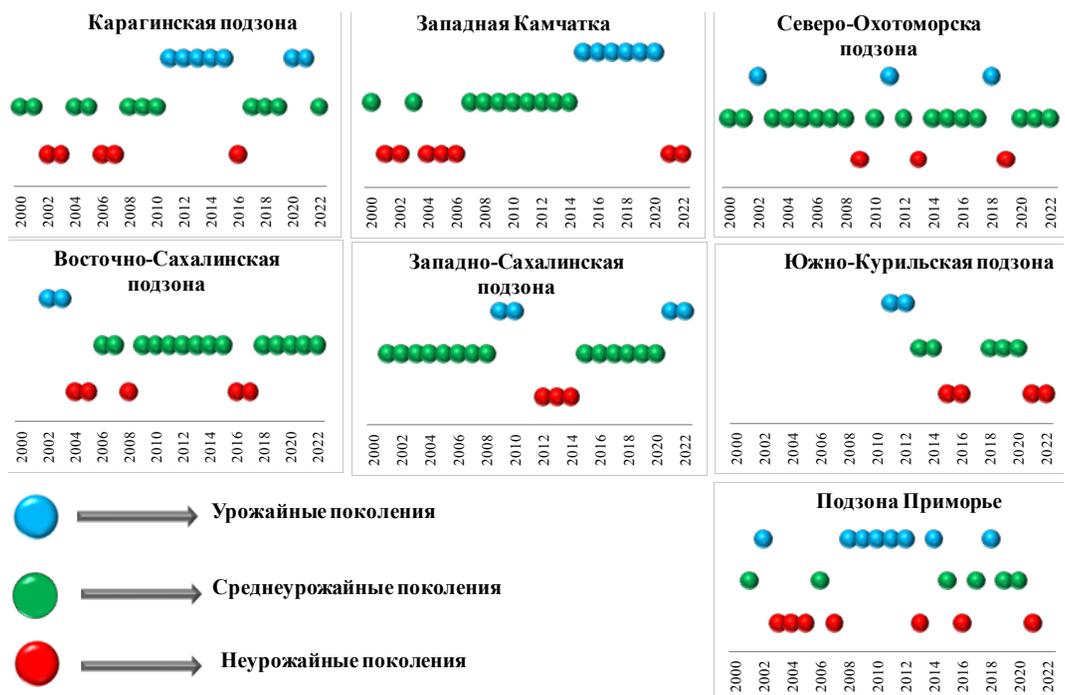


Рис. 10. Графическое представление урожайности поколений (двухгодовалые особи) тихоокеанской наваги в дальневосточных промысловых подзонах

Fig. 10. Indices of the year-classes strength (number of 2-year old fish) for saffron cod, by fishing districts of the Far-Eastern Seas

Существующие проблемы промысла наваги и пути их решения

В Северо-Охотоморской промысловой подзоне на основании существенных различий выделены локальные стада наваги Тауйской губы (изучением и прогнозированием возможного вылова непосредственно занимается МагаданНИРО), заливов Счастья и Николая (зона ответственности ХабаровскНИРО) и запас наваги Сахалинского залива в зоне ответственности ХабаровскНИРО и СахНИРО. Особи наваги в этих районах имеют значимые различия в размерном составе, темпах роста, особенностях размножения, динамике запасов, которые вызваны экологическими условиями (структура течений, протяженность шельфовой зоны), обуславливающими существование обособленных группировок [Семененко, 1965; Сафронов, 1986].

Суммарный рекомендованный вылов наваги в подзоне складывается из рекомендаций трех филиалов. Так, на 2023 г. рекомендовано к вылову 2,663 тыс. т. Однако в Тауйской губе можно выловить только 0,243 тыс. т (табл. 7).

Таблица 7

Величина промыслового запаса и рекомендованного вылова тихоокеанской наваги в Северо-Охотоморской подзоне в 2023 г., тыс. т

Table 7

Commercial stock and recommended catch for saffron cod in the North Okhotsk Sea fishing subzone in 2023, thousand tons

Район подзоны	Промысловый запас	РВ на 2023 г.	Доля от общего РВ, %
В границах Магаданской области	1,155	0,243	9,12
В границах Хабаровского края	6,600	1,500	56,34
В границах Сахалинской области	4,200	0,920	34,54
Итого	11,955	2,663	

Лов наваги в границах Магаданской области исключительно подледный, вентерный, осуществляется только на мелководных участках Тауйской губы (в январе-апреле, декабре). Приблизительно в эти же сроки ведется вентерный промысел наваги в Сахалинском заливе рыбопромышленными организациями Сахалинской области. В зоне ответственности ХабаровскНИРО вылов наваги на 90 % производится в основном в период открытой воды (апрель-июнь) ставными и закидными неводами [Овсянников, 2020].

С 2019 г., после объединения объемов РВ по всей Северо-Охотоморской подзоне, включая Сахалинский залив с добычей наваги в Тауйской губе, начала развиваться ситуация, которая привела к высокой доле вероятности полной остановки промысла на данной акватории.

Существующий объединенный прогноз из величин запасов наваги обособленных популяций восточной, западной и южной частей позволяет каждому из пользователей вне зависимости от района, в котором он планирует производить лов, получить разрешение на любой объем вылова в пределах, определенных для подзоны. Применение системы наделяния пользователей квотами по заявочному принципу может привести к ситуации, когда весь объем будет освоен на одном из стад, составляющих общий запас по подзоне. Такое обстоятельство негативно отразится на состоянии его запаса и чревато необратимыми последствиями. Так, навага, обитающая в Тауйской губе (в границах Магаданской области), уже испытывает значительный промысловый пресс и находится на грани выбивания, хотя доля РВ для этого запаса минимальна (табл. 7). При этом в возрастном составе уловов преобладают группы возрастов остатка при отсутствии пополнения (рис. 11).

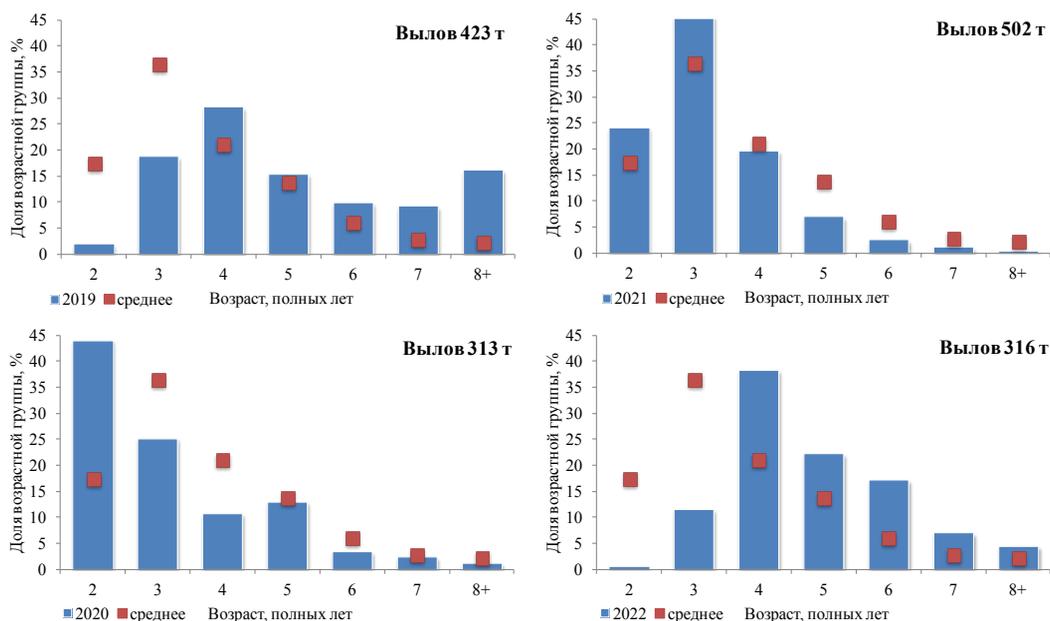


Рис. 11. Возрастная структура уловов тихоокеанской наваги в Тауйской губе (Северо-Охотоморская подзона)

Fig. 11. Age structure of saffron cod caught in the Tauyskaya Guba Bay (northern Okhotsk Sea)

На основании результатов целого ряда исследований биологии и экологии наваги в Охотском море [Семененко, 1965; Сафронов, 1986; Ракитина, 2006, 2009, 2012; Услонцев, Хованский, 2008; Новикова, 2013, 2014; Овчинников и др., 2017; Юсупов, Ракитина, 2017; Ракитина, Смирнов, 2018; Овсянников, 2020] считаем необходимым формировать прогноз вылова наваги в Северо-Охотоморской подзоне отдельно по единицам запаса:

— для западной части подзоны, прилегающей к территории Хабаровского края;

— для восточной части подзоны, прилегающей к территории Магаданской области;

— для южной части подзоны — Сахалинский залив в границах Сахалинской области. Далее суммировать полученные величины для формирования общей величины РВ для подзоны в целом.

Аналогичная практика, в силу особенностей популяционной структуры некоторых объектов промысла, успешно применяется при формировании прогнозов ОДУ/РВ сельди тихоокеанской в Западно-Сахалинской и Восточно-Сахалинской подзонах, наваги, морской малоротой корюшки, азиатской зубастой корюшки, камбал в Восточно-Сахалинской подзоне, белокорого и черного палтусов во всех рыбопромысловых зонах дальневосточных морей.

Выводы

В рыбопромысловых районах Дальнего Востока промысел базируется на нагульной и нерестовой наваге. Коммерческий лов проводится мало- и среднетоннажным флотом, вооруженным активными орудиями лова — снюрреводами и тралами, а также ведется береговой промысел вентерями, ставными и закидными неводами.

В 2003–2022 гг. вылов наваги в дальневосточных морях изменялся в пределах 16,7–50,6 тыс. т, составив в среднем 33,9 тыс. т. В последнее десятилетие (2013–2022 гг.) среднегодовалый вылов составил 40,3 тыс. т против 27,6 тыс. т в 2003–2012 гг. и увеличился почти в 1,5 раза. Основная доля в вылове вида принадлежит Камчатскому краю. Около 80 % уловов наваги сосредоточено в Охотском море, главным образом в водах западной Камчатки.

Наибольшие скопления наваги традиционно отмечаются на западнокамчатском шельфе, в юго-западной и северо-западной частях Берингова моря, где вылов достигает 4,5 тыс. кг/час траления.

Основными районами промысла являются Камчатско-Курильская, Западно-Камчатская, Восточно-Сахалинская и Карагинская подзоны. Неиспользуются запасы в Приморье, Северо-Охотоморской подзоне (в пределах Хабаровского края), а также в Западно-Беринговоморской зоне.

Состояние запасов тихоокеанской наваги в исследуемых рыбопромысловых подзонах в настоящее время можно считать удовлетворительным.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают признательность всем коллегам, участвовавшим в экспедициях в районах Курильской гряды, Охотского, Японского и Берингова морей.

The authors are grateful to all colleagues participated in the marine expeditions to the Okhotsk, Japan and Bering Seas and the waters at Kuril Islands for the saffron cod studies.

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, написание текста — О.В. Новикова; раздел статьи «Существующие проблемы промысла и пути их решения» — М.В. Ракитина; сбор и предоставление биостатистического материала — О.В. Новикова, М.В. Ракитина, А.В. Метленков, Л.А. Черноиванова, А.Ю. Немченко. Совместно обсуждены полученные результаты.

Research concept, data analysis, text writing — O.V. Novikova; the section «Existing problems of fishery and ways to solve them» — M.V. Rakitina; collection of biostatistical materials — all co-authors. Results of the analysis were discussed jointly.

Список литературы

- Аксютинна З.М.** Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1968. — 288 с.
- Антонов Н.П., Новикова О.В.** Тихоокеанская навага // Состояние биологических ресурсов северо-западной Пацифики. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2003. — С. 51–57.
- Барсуков В.В.** Рыбы бухты Провидения и сопредельных вод Чукотского полуострова // Тр. ЗИН АН СССР. — 1958. — Т. 25. — С. 130–163.
- Борец Л.А.** Аннотированный список рыб дальневосточных морей. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2000. — 192 с.
- Борец Л.А.** Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. — 217 с.
- Василец П.М., Доценко В.С.** О некоторых аспектах биологии наваги Авачинской губы в первые два года жизни // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. — 2003. — Вып. 4. — С. 279–286.
- Гаврилов Г.М., Шарапова Т.Н.** Динамика численности наваги залива Петра Великого // Рыб. хоз-во. — 1982. — № 3. — С. 26–27.
- Датский А.В., Андронов П.Ю.** Ихтиоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря : моногр. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2007. — 261 с.
- Датский А.В., Пальм С.А., Чикилев В.Г.** Рыбные ресурсы прибрежной зоны Анадырского-Наваринского района // Рыб. хоз-во. — 2000. — № 5. — С. 22–24.
- Дубровская Н.В.** Биология и промысел дальневосточной наваги : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : Мосрыбвтуз, 1954. — 15 с.
- Зуенко Ю.И.** Значение резонанса фенологических ритмов для воспроизводства зимнерестующих видов рыб в Японском море // Вопр. промысл. океанол. — 2012. — Вып. 9–2. — С. 135–152.
- Зуенко Ю.И., Черноиванова Л.А., Вдовин А.Н., Устинова Е.И.** Влияние изменений климата на воспроизводство наваги *Eleginus gracilis* в заливе Петра Великого (Японское море) // Вопр. промысл. океанол. — 2010. — Вып. 7, № 1. — С. 132–144.
- Ившина Э.Р., Метленков А.В.** Некоторые данные по промыслу, распределению и размерному составу дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* Tilesius, 1810 у Южных Курильских островов // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2022. — Вып. 65. — С. 26–41. DOI: 10.15853/2072-8212.2022.65.26-41.
- Ильин О.И., Сергеева Н.П., Варкентин А.И.** Оценка запасов и прогнозирование ОДУ восточнокамчатского минтая (*Theragra chalcogramma*) на основе предосторожного подхода // Тр. ВНИРО. — 2014. — Т. 151. — С. 62–74.
- Козлов Б.М.** Биология и промысел наваги в северной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 1959. — Т. 47. — С. 118–144.
- Козлов Б.М.** Наблюдения над развитием икры наваги // Изв. ТИНРО. — 1951. — Т. 34. — С. 261–262.
- Колпаков Н.В.** Некоторые данные по биологии тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* (Gadidae) прибрежных вод северного Приморья // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 143. — С. 131–139.
- Легенькая С.А.** Закономерности линейного роста тихоокеанской наваги в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 798–804.
- Линдберг Г.У., Легеза М.И.** Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 2 : моногр. — М. ; Л. : Наука, 1965. — 394 с. (Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР, т. 84.)

Малкин Е.М. Принцип регулирования промысла на основе концепции репродуктивной изменчивости популяции // Вопр. ихтиол. — 1995. — Т. 35, вып. 4. — С. 537–540.

Михеев А.А. Применение фильтра Калмана в когортной модели для корректировки оценок запаса при наличии неучтенного вылова // Вопр. рыб-ва. — 2016. — Т. 17, № 1. — С. 20–41.

Мухачева В.А. Материалы по развитию дальневосточной наваги (*Eleginus gracilis* Tilesius) // Тр. ИОАН СССР. — 1957. — Т. 20. — С. 356–370.

Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы Приморья : моногр. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2002. — 552 с.

Новикова О.В. Дальневосточная навага (*Eleginus gracilis* (Til.)) прикамчатских вод : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2007. — 23 с.

Новикова О.В. Некоторые особенности распределения и биологии тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* (Tilesius) юго-восточной Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2020. — Вып. 57. — С. 99–116. DOI: 10.15853/2072-8212.2020.57.99-116.

Новикова О.В. Обзор промысла тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* (Til.) в дальневосточных морях // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2014. — Вып. 33. — С. 38–48.

Новикова О.В. Промысел, распределение и некоторые особенности биологии наваги (*Eleginus gracilis* (Tilesius)) прикамчатских вод // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2002. — Вып. 6. — С. 120–130.

Новикова О.В. Современное состояние запасов дальневосточной наваги Охотского моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2013. — Вып. 29. — С. 104–109.

Новикова О.В. Условия формирования промысловых скоплений наваги *Eleginus gracilis* Tilesius (Gadidae) у Западной Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2010. — Вып. 18. — С. 71–81.

Овсянников В.П. Прибрежные рыбы северо-западной части Охотского моря (западнее 147° в.д.): промысел и перспективы его развития // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 4. — С. 837–855. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-837-855.

Овчинников В.В., Прикоки О.В., Клинушкин С.В. и др. Водные биологические ресурсы северо-западной части Охотского моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2017. — Вып. 44. — С. 5–15. DOI: 10.15853/2072-8212.2017.44.5-15.

Орлов А.М., Сабиров Р.М., Токранов А.М. Некоторые особенности распределения и биологии наваги *Eleginus gracilis* в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. — 2011. — Т. 153, кн. 2. — С. 274–291.

Покровская Т.Н. Географическая изменчивость биологии наваги (рода *Eleginus*) // Тр. ИОАН СССР. — 1960. — Т. 31. — С. 19–110.

Ракитина М.В. К вопросу объединения прогноза возможного вылова малых популяций рыб для прибрежного рыболовства на примере наваги Северо-Охотоморской подзоны // Тез. докл. XI Всерос. конф. по проблемам рыбопромыслового прогнозирования, посвящ. 150-летию со дня рождения Н.М. Книповича. — Мурманск : ПИНРО, 2012 : <https://www.elibrary.ru/item.asp?edn=tflyls>.

Ракитина М.В. Навага Тауйской губы: анализ промысла, биологическая структура, запас // Тр. МагаданНИРО. — 2009. — Вып. 3. — С. 221–232.

Ракитина М.В. Состояние запасов и перспективы промысла рыб прибрежного комплекса Тауйской губы (навага, азиатская корюшка, голубой окунь) // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. — Магадан : МагаданНИРО, 2001. — Вып. 1. — С. 185–196.

Ракитина М.В. Тихоокеанская навага // Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. — Владивосток : Дальнаука, 2006. — С. 407–414.

Ракитина М.В., Смирнов А.А. Тихоокеанская навага (*Eleginus gracilis* Tilesius) Тауйской губы Охотского моря: экология, современное состояние запаса и перспективы промысла // Рыб. хоз-во. — 2018. — № 3. — С. 49–52.

Сафронов С.Н. Внутривидовая дифференциация тихоокеанской наваги Сахалино-Курильского бассейна // Состояние запасов и динамика численности пелагических рыб Мирового океана. — Калининград : АтлантНИРО, 1979. — С. 86–88.

Сафронов С.Н. Структура и численность популяций тихоокеанской наваги в прибрежных водах Сахалина и Курильских островов // Рыб. хоз-во. — 1981. — № 6. — С. 32–35.

Сафронов С.Н. Экология дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* Tilesius (Gadidae) шельфа Сахалина и южных Курильских островов : автореф дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВНЦ АН СССР, 1986. — 26 с.

Семененко Л.И. К вопросу о локальных группировках тихоокеанской наваги // Изв. ТИНРО. — 1971. — Т. 75. — С. 37–46.

Семененко Л.И. О локальных стадах тихоокеанской наваги и перспективах ее промысла в северной части ареала // Изв. ТИНРО. — 1965. — Т. 59. — С. 136–144.

Семененко Л.И. Особенности роста тихоокеанской наваги // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 71. — С. 97–108.

Толстяк А.Ф. Влияние некоторых факторов среды на численность поколений камчатской наваги // Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей. — М. : Наука, 1990. — С. 148–155.

Услонцев А.А., Хованский И.Е. Основные водно-биологические ресурсы Тугуро-Чумиканского района: пути и возможности рационального освоения // Современное состояние водных биоресурсов : мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 287–291.

Федоров В.В. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. — М. : ВНИРО, 2000. — С. 7–46.

Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. — Владивосток : Дальнаука, 2003. — 204 с.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2001. — 197 с.

Черноivanова Л.А. Рост наваги *Eleginus gracilis* Амурского залива (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 123. — С. 100–104.

Шарапова Т.Н., Мясникова И.Н. Влияние климата и солнечной активности на динамику численности дальневосточной наваги залива Петра Великого // II Всесоюзный съезд океанологов : тез. докл. Секция : Биология океана. — 1982. — Вып. 5, ч. 2. — С. 79–80.

Шейко Б.А., Федоров В.В. Глава 1. Рыбообразные и рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. — Петропавловск-Камчатский : Камч. печ. двор, 2000. — С. 7–69.

Юсупов Р.Р., Ракитина М.В. Размножение, эмбриональное и раннее постэмбриональное развитие тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* (Gadidae) Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 189. — С. 52–66. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-189-52-66.

Alfonso N.R., Coad B.W., Sawatzky C.D., Reist J.D. Distributional Records for Marine Fishes of Arctic Canada : Can. Data Rep. Fish. Aquat. Sci. — 2018. — № 1287. — 319 p.

Amaoka K., Nakaya K., Yabe M. The Fishes of Northern Japan. — Sapporo : Kita-Nihon Kaijo Center Co. Ltd., 1995. — 390 p.

Geromont H.F., Butterworth D.S. Generic Management Procedures for Data-Poor Fisheries: Forecasting with Few Data // ICES J. Mar. Sci. — 2015. — Vol. 72, Iss. 1. — P. 251–261. DOI: 10.1093/icesjms/fst232.

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

McAllister D.E. Keys to the marine fishes of Arctic Canada : Nat. Hist. Pap. Nat. Mus. Can. — 1960. — № 5. — 21 p.

Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. Pacific Arctic Marine Fishes : CAFF Monitoring Ser. Rep. — 2016. — № 23. — 398 p.

Pope J.G. An investigation of the accuracy of Virtual Population Analysis using cohort analysis // ICNAF Res. Bull. — 1972. — № 9. — P. 65–74.

Quast J.C., Hall E.C. List of fishes of Alaska and adjacent waters with a guide to some of their literature : NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-658. — 1972. — 47 p.

Walters W. The fishes collected by the Canadian Arctic Expedition, 1913–1918, additional notes on the ichthyofauna of Western Arctic Canada // Bull. Nat. Mus. Canada. — 1953. — № 128. — P. 13–18.

References

- Aksyutina, Z.M.**, *Elementy matematicheskoi otsenki rezul'tatov nablyudeniya v biologicheskikh i rybnokhozyaystvennykh issledovaniyakh* (Elements of Mathematical Evaluation of the Results of Observations in Biological and Fishery Research), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1968.
- Antonov, N.P. and Novikova, O.V.**, Pacific saffron cod, in *Sostoyaniye biologicheskikh resursov Severo-Zapadnoy Patsifiki* (State of biological resources of the Northwest Pacific), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2003, pp. 51–57.
- Barsukov, V.V.**, The fishes of the Providence Bay and of adjacent waters, *Tr. Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR*, 1958, vol. 25, pp. 130–163.
- Borets, L.A.**, *Annotirovannyi spisok ryb dal'nevostochnykh morei* (Annotated List of Fishes of the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2000.
- Borets, L.A.**, *Donnye ikhtiotseny rossiiskogo shel'fa dal'nevostochnykh morei: sostav, struktura, elementy funktsionirovaniya i promyslovoye znachenie* (Benthic Ichthyocoenes on the Russian Shelf of the Far Eastern Seas: Composition, Structure, Functioning Elements, and Commercial Significance), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1997.
- Vasilets, P.M. and Dotsenko, V.S.**, On some aspects of the biology of saffron cod in the Avacha Bay during the first two years of life, *Tr. Kamchatskogo Fil. Tikhookean. Inst. Geogr. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2003, vol. 4, pp. 279–286.
- Gavrilov, G.M. and Sharapova, T.N.**, Dynamics of the abundance of saffron cod in the Peter the Great Bay, *Rybn. Khoz.*, 1982, no. 3, pp. 26–27.
- Datsky, A.V. and Andronov, P.Yu.**, *Ikhtiotseny verkhnego shel'fa severo-zapadnoi chasti Beringova morya* (The Ichthyocoenes on the Upper Shelf of the Northwestern Bering Sea), Magadan: Sev.-Vost. Nauchn. Tsentr, Dal'nevost. Otd., Ross. Akad. Nauk, 2007.
- Datskiy, A.V., Palm, S.A., and Chikilyov, V.G.**, Fish resources in the coastal zone of the Anadyr-Navarin region, *Rybn. Khoz.*, 2000, no. 5, pp. 22–24.
- Dubrovskaya, I.M.**, Biology and fishing of the Far Eastern cod, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Moskovskiy tekhnicheskii institut rybnoy promyshlennosti i khozyaystva im. Mikoyana, 1954.
- Zuenko, Yu.I.**, The significance of the resonance of phenological rhythms for the reproduction of winter-spawning fish species in the Sea of Japan, *Vopr. Promysl. Okeanol.*, 2012, vol. 9–2, pp. 135–152.
- Zuenko, Yu.I., Chernovanova, L.A., Vdovin, A.N., and Ustinova, E.I.**, Influence of climate change on the reproduction of cod *Eleginus gracilis* in the Peter the Great Bay (Sea of Japan), *Vopr. Promysl. Okeanol.*, 2010, vol. 7, no. 1, pp. 132–144.
- Ivshina, E.R. and Metlenkov, A.V.**, Some data on the fishery, distribution and size composition of saffron cod *Eleginus gracilis* Tilesius, 1810 near the Southern Kuril Islands, *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean*, 2022, vol. 65, pp. 26–41. doi 10.15853/2072-8212.2022.65.26-41
- Ilyin, O.I., Sergeeva, N.P., and Varkentin, A.I.**, East-Kamchatka Walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*) Stock and TAC Assessment Based on the Precautionary Approach, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanol.*, 2014, vol. 151, pp. 62–74.
- Kozlov, B.M.**, Biology and fishery of navaga in the northern part of the Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanol.*, 1959, vol. 47, pp. 118–144.
- Kozlov, B.M.**, Observations on the development of navaga caviar, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanol.*, 1951, vol. 34, pp. 261–262.
- Kolpakov, N.V.**, Some data on the biology of the saffron cod *Eleginus gracilis* (Gadidae) in coastal waters of the northern Primorye, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanol.*, 2005, vol. 143, pp. 131–139.
- Legenkaya, S.A.**, Regularities of linear growth of wahna cod *Eleginus gracilis* in the Far-Eastern Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanol.*, 1998, vol. 124, pp. 798–804.
- Lindberg, G.U. and Legeza, M.I.**, *Ryby Yaponskogo morya i sopredel'nykh chastei Okhotskogo i Zheltogo morei* (Fishes of the Sea of Japan and Adjacent Waters of the Sea of Okhotsk and Yellow Sea), Moscow: Nauka, 1965, part 2. [Opredeliteli po faune SSSR (Keys to Fauna of the USSR), Leningrad: Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, vol. 84.]
- Malkin, Ye.M.**, A principle of fishery regulation based on the conception of reproductive variability of populations, *Vopr. Ikhtiol.*, 1995, vol. 35, no. 4, pp. 537–540.
- Mikheev, A.A.**, Kalman filter application in cohort model for adjusting stock assessments in the case of unreported catch, *Vopr. Rybolov.*, 2016, vol. 17, no. 1, pp. 20–41.

Mukhacheva, V.A., Materials on the development of the Far Eastern saffron cod (*Eleginus gracilis* Tilesius), *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1957, vol. 20, pp. 356–370.

Novikov, N.P., Sokolovsky, A.S., Sokolovskaya, T.G., and Yakovlev, Yu.M., *Ryby Primorya* (Fishes of Primorsky Krai), Vladivostok: Dal'rybvuz, 2002.

Novikova, O.V., Far Eastern navaga (*Eleginus gracilis* (Til.)) of Kamchatka waters, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky, 2007.

Novikova, O.V., Some peculiarities of saffron cod *Eleginus gracilis* (Tilesius) biology and distribution on South-East Kamchatka, *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean*, 2020, vol. 57, pp. 99–116. doi 10.15853/2072-8212.2020.57.99-116

Novikova, O.V., Review of saffron cod *Eleginus gracilis* (Til.) fishery in the Far Eastern Seas, *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean*, 2014, vol. 33, pp. 38–48.

Novikova, O.V., Catches, distribution and some peculiarities of biology of saffron cod *Eleginus gracilis* (Tilesius) in the waters adjacent to Kamchatka, *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean*, 2002, vol. 6, pp. 120–130.

Novikova, O.V., Modern state of saffron cod *Eleginus gracilis* stock abundance in the Okhotsk Sea, *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean*, 2013, vol. 29, pp. 104–109.

Novikova, O.V., The terms of formation of fishing accumulations of saffron cod *Eleginus gracilis* Tilesius (Gadidae) of West Kamchatka, *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean*, 2010, vol. 18, pp. 71–81.

Ovsyannikov, V.P., Coastal fishes in the northwestern Okhotsk Sea (westward from 147 E): fishery and prospects of its development, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 4, pp. 837–855. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-837-855

Ovchinnikov, V.V., Prikoki, O.V., Klinushkin, S.V., Rakitina, M.V., and Volobuev, V.V., Aquatic biological resources of the northwest part of the Sea of Okhotsk, *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean*, 2017, vol. 44, pp. 5–15. doi 10.15853/2072-8212.2017.44.5-15

Orlov, A.M., Sabirov, R.M., and Tokranov, A.M., Some features of the distribution and biology of saffron cod *Eleginus gracilis* in the Pacific waters of the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka, *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2011, vol. 153, no. 2, pp. 274–291.

Pokrovskaya, T.N., Geographical variability in the biology of saffron cod (genus *Eleginus*), *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1960, vol. 31, pp. 19–110.

Rakitina, M.V., On the issue of combining the forecast of possible catch of small fish populations for coastal fisheries using the example of navaga of the North Sea of Okhotsk subzone, in *Tez. dokl. XI Vseross. konf. po problemam rybopromyslovogo prognozirovaniya, posvyashch. 150-letiyu so dnya rozhdeniya N.M. Knipovicha* (Abstract report XI All-Russ. Conf. on the Problems of Fishery Forecasting, dedicated to the 150th anniversary of the birth of N.M. Knipovich), Murmansk: PINRO, 2012.

Rakitina, M.V., Navaga of the Tau Bay: analysis of the fishery, biological structure, stock, *Tr. Magadan. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 3, pp. 221–232.

Rakitina, M.V., Status of stocks and perspectives for fishery in the coastal complex of the Tau Bay (navaga, Arctic smelt, blue rockfish), *Tr. Magadan. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2001, vol. 1, pp. 185–196.

Rakitina, M.V., Pacific saffron cod, in *Landshafty, klimat i prirodnye resursy Tauiskoi guby Okhotskogo morya* (Landscapes, Climate, and Natural Resources of Tau Bay, Sea of Okhotsk), Vladivostok: Dal'nauka, 2006, pp. 407–414.

Rakitina, M.V. and Smirnov, A.A., Pacific navaga *Eleginus gracilis* Tilesius of the Sea of Okhotsk Tau Bay: ecology, current state of the stock and fishing prospects, *Rybn. Khoz.*, 2018, no. 3, pp. 49–52.

Safronov, S.N., Intraspecific differentiation of the Pacific navaga of the Sakhalin-Kuril basin, in *Sostoyaniye zapasov i dinamika chislennosti pelagicheskikh ryb Mirovogo okeana* (State of stocks and population dynamics of pelagic fishes of the World Ocean), Kaliningrad: AtlantNIRO, 1979, pp. 86–88.

Safronov, S.N., Structure and population size of Pacific saffron cod in the coastal waters of Sakhalin and the Kuril Islands, *Rybn. Khoz.*, 1981, no. 6, pp. 32–35.

Safronov, S.N., Ecology of the Far Eastern navaga *Eleginus gracilis* Tilesius (Gadidae) from the Sakhalin shelf and the southern Kuril Islands, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1986.

Semenenko, L.I., To the question of *Eleginus navaga gracilis* Tilesius local group, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1965, vol. 59, pp. 136–144.

Semenenko, L.I., On the local herds of the Pacific saffron cod and the prospects for its fishing in the northern part of the range, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1971, vol. 75, pp. 37–46.

Semenenko, L.I., Peculiarities of growth of the Pacific navaga, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 71, pp. 97–108.

Tolstyak, A.F., The influence of some environmental factors on the number of generations of Kamchatka navaga, in *Biologicheskkiye resursy shel'fovyykh i okrainnykh morei* (Biological Resources of Shelf and Marginal Seas), Moscow: Nauka, 1990, pp. 148–155.

Uslontsev, A.A. and Khovansky, I.E., The main aquatic and biological resources of the Tuguro-Chumikansky region: ways and possibilities of rational development, in *Mater. nauchn. konf., posvyashch. 70-letiyu S.M. Konovalova "Sovremennoe sostoyanie vodnykh bioresursov"* (Proc. Sci. Conf. 70th anniversary of S.M. Konovalova "Current state of aquatic biological resources"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, pp. 287–291.

Fedorov, V.V., Species composition, distribution and habitat depths of fish-like and fish species of the northern Kuril Islands, *Promyslovo-biologicheskkiye issledovaniya ryb v tikhookeanskikh vodakh Kuril'skikh ostrovov i prilozhashchikh raionakh Okhotskogo i Beringova morei v 1992–1998 gg.* (Fishes 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. 7–46.

Fedorov, V.V., Chereshev, I.A., Nazarkin, M.V., Shestakov, A.V., and Volobuev, V.V., *Katalog morskikh i presnovodnykh ryb severnoi chasti Okhotskogo morya* (Catalogue of Marine and Freshwater Fishes from the Northern Sea of Okhotsk), Vladivostok: Dal'nauka, 2003.

Chereshev, I.A., Volobuev, V.V., Khovansky, I.E., and Shestakov, A.V., *Pribrezhnyye ryby severnoi chasti Okhotskogo morya* (Coastal Fishes of the Northern Sea of Okhotsk), Vladivostok: Dal'nauka, 2001.

Chernoivanova, L.A., Growth of Arctic cod *Eleginus gracilis* in the Amur Bay (Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1998, vol. 123, pp. 100–104.

Sharapova, T.N. and Myasnikova, I.N., The influence of climate and solar activity on the population dynamics of the Far Eastern navaga of the Peter the Great Bay, in *II Vsesoyuznyy s'ezhd okeanologov: tez. dokl. Sektsiya: Biologiya okeana* (II All-Union Congress of Oceanologists: Abstracts of reports. Section: Ocean biology), 1982, vol. 5, part 2, pp. 79–80.

Sheiko, B.A. and Fedorov, V.V., Chapter 1. Fish-like and fishes, in *Katalog pozvonochnykh Kamchatki i sopredel'nykh morskikh akvatoriy* (Catalog of Kamchatka's vertebrates and adjacent marine areas), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatsky Pechatny Dvor, 2000, pp. 7–69.

Yusupov, R.R. and Rakitina, M.V., Reproduction, embryonic and early post-embryonic development of saffron cod *Eleginus gracilis* Gadidae) from the Tauyskaya Guba Bay (northern Okhotsk Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 189, pp. 52–66. doi 10.26428/1606-9919-2017-189-52-66

Alfonso, N.R., Coad, B.W., Sawatzky, C.D., and Reist, J.D., Distributional Records for Marine Fishes of Arctic Canada, *Can. Data Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 2018, no. 1287.

Amaoka, K., Nakaya, K., and Yabe, M., The Fishes of Northern Japan, Sapporo: Kita-Nihon Kaijo Center Co. Ltd., 1995.

Geromont, H.F. and Butterworth, D.S., Generic Management Procedures for Data-Poor Fisheries: Forecasting with Few Data, *ICES J. Mar. Sci.*, 2015, vol. 72, no. 1, pp. 251–261. doi 10.1093/icesjms/fst232

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

McAllister, D.E., Keys to the marine fishes of Arctic Canada, *Nat. Hist. Pap. Nat. Mus. Can.*, 1960, no. 5.

Mecklenburg, C.W., Mecklenburg, T.A., Sheiko, B.A., and Steinke, D., Pacific Arctic Marine Fishes, *CAFF Monitoring Ser. Rep.*, 2016, no. 23.

Pope, J.G., An investigation of the accuracy of Virtual Population Analysis using cohort analysis, *ICNAF Res. Bull.*, 1972, no. 9, pp. 65–74.

Quast, J.C. and Hall, E.C., List of fishes of Alaska and adjacent waters with a guide to some of their literature, *NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-658*, 1972.

Walters, W., The fishes collected by the Canadian Arctic Expedition, 1913–1918, additional notes on the ichthyofauna of Western Arctic Canada, *Bull. Nat. Mus. Canada*, 1953, no. 128, pp. 13–18.

Polozheniye po funktsionirovaniyu otraslevoy iyerarkhicheskoy informatsionno-analiticheskoy avtomatizirovannoy sistemy upravleniya ispol'zovaniyem vodnykh bioresursov (informatsionnaya sistema «Rybolovstvo») (Regulations on the functioning of the sectoral hierarchical information and analytical automated system for managing the use of aquatic biological resources (the “Fishing” information system)), Moscow: VNIERKh, 1996.

Vasilets, P.M., FMS analyst — computer program for processing data from Russian Fishery Monitoring System, 2015. doi 10.12140/RG.2.1.5186.0962

Sostoyaniye promyslovykh resursov. Prognoz obshchego vylova gidrobiontov po dal'nevostochnomu rybokhozyaystvennomu basseynu na 2015 g. (kratkaya versiya) (State of commercial resources. Forecast of the total catch of hydrobionts in the Far Eastern fishery basin for 2015 (short version)), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2015.

Sostoyaniye promyslovykh resursov. Prognoz obshchego vylova gidrobiontov po dal'nevostochnomu rybokhozyaystvennomu basseynu na 2022 g. (kratkaya versiya) (State of commercial resources. Forecast of the total catch of hydrobionts in the Far Eastern fishery basin for 2022 (short version)), Vladivostok: TINRO, 2022.

Поступила в редакцию 26.07.2023 г.

После доработки 1.09.2023 г.

Принята к публикации 4.09.2023 г.

The article was submitted 26.07.2023; approved after reviewing 1.09.2023;

accepted for publication 4.09.2023

Обзорная статья

УДК 597.552.511–13

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-770-786

EDN: NQROVE

**ЖИЗНЕННЫЕ СТРАТЕГИИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ.
СООБЩЕНИЕ 1. РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ****С.Л. Марченко***

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

Аннотация. На основании литературных данных представлен обзор разнообразия жизненных стратегий тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*. Приведена информация о случаях полициклии и смены жизненной формы в онтогенезе.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, жизненные стратегии, жизненные формы, проходные рыбы, типично проходная форма, жилые рыбы, карликовая (неотеническая) жилая форма

Для цитирования: Марченко С.Л. Жизненные стратегии тихоокеанских лососей. Сообщение 1. Разнообразие жизненных форм // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 770–786. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-770-786. EDN: NQROVE.

Review article

**Life strategies of pacific salmon.
Communication 1. Diversity of life forms****Sergey L. Marchenko**

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

Abstract. Diversity of life strategies of pacific salmon (gen. *Oncorhynchus*) is reviewed on the basis of published data. Cases of polycyclicality and changes in life strategy during the ontogenesis are described.

Keywords: pacific salmon, *Oncorhynchus*, life strategy, life form, anadromous species, precocious anadromous form, resident form, precocious part

For citation: Marchenko S.L. Life strategies of pacific salmon. Communication 1. Diversity of life forms, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 770–786. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-770-786. EDN: NQROVE.

Введение

Исследованию жизненных стратегий тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* посвящено множество работ [Ricker, 1938; Крохин, 1967; Никулин, 1970, 1975; Иванков

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

и др., 1977, 1981, 1984; Иванков, 1984; Семенченко, 1989; Kato, 1991; Kaeriyama, Ueda, 1998; Гриценко, 2002; Hendry et al., 2004; Quinn, Myers, 2004; Кузищин, 2010; Павлов, Савваитова, 2010; Волобуев, Марченко, 2011; Груздева и др., 2013; Животовский, 2015; Brenkman et al., 2017; Quinn, 2018; Кириллова и др., 2021; и мн. др.]. Однако в них, как правило, описаны отдельные стороны жизненной истории тех или иных видов (например сима *Oncorhynchus masou* [Крыхтин, 1962; Семенченко, 1985; Tsiger et al., 1994; Малютина, 2010; и др.]), либо жизненные стратегии тихоокеанских лососей в обзорах рассмотрены как частный случай, касающийся лососевых рыб (сем. Salmonidae) в целом [Hendry, Steams, 2004; Павлов, Савваитова, 2010; Quinn, 2018; и др.]. Исследования, в которых представлены сведения о жизненных стратегиях всех видов тихоокеанских лососей*, единичны. К таковым, например, относится работа М.К. Глубоковского и С.Л. Марченко [2019].

Цель настоящего сообщения — на основе обобщения литературных данных представить обзор жизненных стратегий тихоокеанских лососей, а также рассмотреть случаи полициклии и смены жизненных стратегий в онтогенезе.

Встречаемость жизненных форм у тихоокеанских лососей

Тихоокеанские лососи в онтогенезе реализуют проходную (анадромную) и жилую (резидентную) жизненные стратегии. Жизненный цикл первой проходит в пресных и морских (океанических) водах, второй — исключительно в пресных водах. Каждая из стратегий представлена двумя жизненными формами [Глубоковский, Марченко, 2019]:

— проходная жизненная стратегия — типично проходной (анадромной) и карликовой проходной (каюрки);

— жилая жизненная стратегия — типично жилой (резидентной) и карликовой резидентной (неотенической).

Типично проходная (анадромная) жизненная форма. Известна у всех видов тихоокеанских лососей. Типично проходные особи — это крупные рыбы обоих полов, которые составляют основу численности каждого вида. Перед нерестом они нагуливаются в морских водах, совершая протяженные (до нескольких тысяч километров) и длительные (от одного года до нескольких лет) нагульные миграции в море [Groot, Margolis, 1991; Атлас..., 2002; Шунтов, Темных, 2008; The Ocean..., 2018]. Исключение составляет сима, которая нагуливается на морских акваториях, расположенных сравнительно недалеко от нерестовых рек [Двинин, 1957; Tanaka, 1965; Machidori, Kato, 1984; Лапко, Старцев, 1996; Tamate, Maekawa, 2000; Багинский, 2002; Захарова, Коваль, 2012].

Карликовая проходная жизненная форма (каюрки). По размерам тела существенно уступает рыбам типично анадромной жизненной формы. Например, в реках Магаданской области длина тела каюрки кижуча не превышает 42,7 см, тогда как особи типично анадромной формы достигают 84,0 см [Марченко, 2022а].

Перед нерестом нагуливается в морских водах, но не зимует в них и возвращается на нерест в год ската после короткого (от нескольких недель до нескольких месяцев) нагула. В морской период жизни не совершает протяженных миграций. Однако в пресных водах может преодолевать сотни километров [Zimmerman et al., 2003; Johnson et al., 2012].

В подавляющем большинстве случаев анадромные карлики представлены самцами. Единичные самки описаны для горбуши [Hikita, 1984] и кижуча [Parkinson et al., 2016].

В отечественной литературе [Крогиус и др., 1987; Алтухов, 2004; Голубь, 2007] каюрками иногда ошибочно называют некрупных рыб, которые возвращаются на нерест

* Автор придерживается мнения о том, что род тихоокеанские лососи состоит из шести видов: горбуша *O. gorbuscha*, кета *O. keta*, нерка *O. nerka*, кижуч *O. kisutch*, чавыча *O. tshawytscha* и сима.

после одной зимовки в море. Такие особи относятся к типично анадромной форме. В зарубежной литературе они имеют специальные названия: «jack» — для самцов и «jill» — для самок. При этом некоторые исследователи [Marr, 1943; Foerster, Ricker, 1953; Волобуев, Марченко, 2011; Глубоковский, Марченко, 2019; и др.] «джеками» («jack») ошибочно называют особей анадромной карликовой жизненной формы. Синонимом анадромных карликов (каюрок) в зарубежной литературе являются «миниджеки» («minijack»)* [Zimmerman et al., 2003; Johnson et al., 2012].

Карликовая анадромная жизненная форма (каюрки) описана у нерки [Волобуев, Путивкин, 1998; Urawa, Kaeriyama, 1999; Глубоковский, Марченко, 2019; Марченко, 2022б], кижуча [Грибанов, 1948; Ковтун, 2005; Зорбиди и др., 2006; Марченко и др., 2013; Parkinson et al., 2016], чавычи [Вронский, 1972; Johnson et al., 2012], симы [Семенченко, 1985; Kato, 1991; Tsiger et al., 1994] и горбуши [Иванков и др., 1975, 1987; Ефанов, Кочнева, 1980; Foster et al., 1981; Hikita, 1984; Никифорова, 1996; Каев, 2002; Точилина, Смирнов, 2015]. Кета — единственный вид тихоокеанских лососей, для которого каюрки не известны.

Типично резидентная жизненная форма. Описана для нерки [Розов, 1931**; Крохин, Крогиус, 1936; Ricker, 1938; Крохин, 1967; Иванков, 1968, 1984; Foerster, 1968; Никулин, 1970, 1975; Отчет..., 1972***; Куренков, 1977а; Остроумов, 1977, 1985; Черешнев, 1981; Бугаев, 1995; Kaeriyama, Ueda, 1998; Голубь, 2007; Погодаев, Куренков, 2007; Kogura et al., 2011; Nakabo et al., 2011; Марченко и др., 2017; Марченко, 2022б]; кижуча [Голованов, 1931****; Шмидт, 1950; Foerster, Ricker, 1953; Rounsefell, 1958; Куренков, 1977б; Куренков и др., 1982; Токранов и др., 2004; Зорбиди и др., 2006; Токранов, 2014; Parkinson et al., 2016; Кириллова и др., 2021; Марченко, 2022а]; симы [Моисеев, 1957; Акулин и др., 1984; Цыгир, Иванков, 1987; Цыгир, 1990; Kato, 1991; Tamate, Maekawa, 2000; Kogura et al., 2011; Барабанщиков, Шаповалов, 2015; Tabata et al., 2016]; чавычи [Johnson et al., 2012; Brenkman et al., 2017; Jeffres, Adams, 2019].

В границах естественных ареалов для кеты и горбуши известны по одному случаю развития рыб по линии типично жилой жизненной формы. Так, неполовозрелая особь кеты (длина тела — 36,5 см, возраст — 4+) была выловлена в оз. Лэнгфорд (Британская Колумбия) [Peden, Edwards, 1976], а половозрелый самец горбуши (длина тела — 20,6 см, возраст — 2+) — в оз. Фрейзер (о. Кодьяк, Аляска) [Hennick et al., 1968]. В то же время для горбуши известны [Schumacher, Eddy, 1960; Бакштанский, 1962; Schumacher, Hale, 1962; Collins, 1975; Kwain, Chappel, 1978; Berg, 1979; Wagner, Stauffer, 1982] многочисленные случаи образования типично жилой жизненной формы после вселения в озера, расположенные вне нативного ареала. Для кеты такие случаи не описаны.

По размерам тела особи резидентной жизненной формы зачастую не уступают рыбам типично анадромной жизненной формы. Например, кокани вырастает до 53,0–73,0 см [Погодаев, Куренков, 2007], а типично жилые формы кижуча, чавычи и симы — соответственно до 30,0–59,5 [Foerster, Ricker, 1953; Куренков, 1977а; Зорбиди и др., 2006; Кириллова и др., 2021], 66,3–81,2 [Young et al., 2016] и 50,0–55,4 см [Цыгир, Иванков, 1987].

Типично жилая жизненная форма в озерно-речных системах и зарегулированных бассейнах рек совершает относительно протяженные миграции. Например, кижуч [Куренков, 1977б; Куренков и др., 1982] и сима [Цыгир, Иванков, 1987], а также гор-

* С «minijack» иногда синонимизируют типично резидентную или карликовую резидентную жизненные формы [Bourget et al., 2016].

** Розов В.Е. Отчет о работах в Охотском районе в 1929 и 1930 гг. / ТИНРО. Владивосток, 1931. 86 с.

*** Отчет экспедиции по рыбохозяйственному обследованию оз. Аччен и лагуны / Охотскрыбвод. Магадан, 1972. 106 с.

**** Голованов Ф.Ф. Рыбопромысловая характеристика рек Охоты и Кухтуй : отчет о НИР / ТИНРО. № 141/400. Владивосток, 1931. 55 с.

буша, вселенная в Великие озера [Collins, 1975; Kwain, Chappel, 1978], нагуливаются в озерах и водохранилищах, а нерестятся в их притоках. Аналогично себя ведет часть типично резидентной чавычи [Brenkman et al., 2017] и кокани [Маркевич и др., 2019]. Но у чавычи также известны особи, которые нагуливаются на ограниченных равнинных участках крупных рек и на нерест поднимаются в притоки [Jeffres, Adams, 2019], а у кокани есть особи, весь жизненный цикл которых проходит в озерах [Куренков, 1977а; Kogura et al., 2011; Лепская и др., 2017].

Тихоокеанские лососи типично резидентной жизненной формы могут быть представлены как исключительно самцами [Бугаев, 2011; Johnson et al., 2012; Марченко и др., 2017; Марченко, 2022б], так и рыбами обоих полов. В последнем случае могут формироваться изолированные самовоспроизводящиеся популяции. Например, сима [Моисеев, 1957; Акулин и др., 1984; Цыгир, Иванков, 1987; Цыгир, 1990; Барабанщиков, Шаповалов, 2015; Yamamoto et al., 2019], чавыча [Quinn, Myers, 2004; Romer, Monzyk, 2014; Young et al., 2016; Brenkman et al., 2017], кижуч [Зорбиди и др., 2006; Кириллова и др., 2021] и нерка [Бугаев, Кириченко, 2008] образуют их в водоемах, утративших связь с морем в силу естественных (трансформация рельефа в результате тектонических процессов и вулканической активности) либо антропогенных (строительство дамб и плотин) причин. Также причиной формирования популяций кокани может быть вселение нерки в бессточные озера [Kogura et al., 2011].

Резидентная карликовая (неотеническая) жизненная форма. Характеризуется наименьшими размерами тела среди жизненных форм тихоокеанских лососей. Так, длина тела неотенических особей симы варьирует от 11,8 до 21,2 [Иванков и др., 1977, 1981], чавычи — от 8,0 до 15,0 [Johnson et al., 2012], кижуча — от 10,5 до 12,2 см [Кириллова и др., 2021].

Жилые карликовые особи, как правило, представлены самцами. Самки среди них известны только у симы [Крыхтин, 1962; Tanaka, 1965; Иванков и др., 1981; Morita et al., 2018].

Резидентные карлики описаны для чавычи [Rutter, 1903; Rich, 1920; Gebhards, 1960; Mullan et al., 1992; Pearsons et al., 2009; Johnson et al., 2012; Bourret et al., 2016], симы [Моисеев, 1957; Крыхтин, 1962; Christie, 1970; Иванков и др., 1977, 1981; Цыгир, Иванков, 1987; Kato, 1991; Tsiger et al., 1994] и кижуча [Кириллова и др., 2021]. У горбуши, кеты и нерки они не известны.

Отличительной особенностью неотенических рыб является придонный образ жизни и сохранение криптической окраски на протяжении всей жизни, что делает их визуально неотличимыми от молоди в пресноводный период жизни — пестряток («parr») [Берг, 1961; Иванков, Броневский, 1978; Johnson et al., 2012; Кириллова и др., 2021].

Миграции жилых карликов, как правило, ограничены пределами нерестовых водотоков [Utoh, 1976, 1977; Иванков и др., 1977, 1981; Tamate, Maekawa, 2000; Jeffres, Adams, 2019; Кириллова и др., 2021]. Тем не менее отдельные особи выходят на нагул в основное русло рек [Кузищин и др., 2009; Малютина, 2010], а при прогреве речных вод до сублетальной температуры они могут мигрировать в озера и в водохранилища, в которых сохраняется благоприятный термический режим [Sakai et al., 1985; Hsu et al., 2010; Morita et al., 2018].

На основании небольших размеров некоторые исследователи у нерки и кижуча в качестве карликовой (в случае нерки — «остаточной», «residual») жизненной формы описывали типично жилых рыб, которые обитают в толще воды и имеют пелагическую окраску тела: нерка — серебристую [Ricker, 1938; Крогиус, Крохин, 1956; Крохин, 1967], кижуч — серебристую с фиолетовым отливом [Куренков, 1977б; Куренков и др., 1982].

В англоязычной литературе жилой резидентной карликовой форме тихоокеанских лососей соответствуют термины «precocious male» [Gebhards, 1960; Bernier et al., 1993], «dwarf male» [Dougan, 1993], «precocious parr» [Quinn, 2018], «mature parr» [Tamate, Maekawa, 2000; Zimmerman et al., 2003; Johnson et al., 2012; Jeffres, Adams, 2019] или «mature juveniles» [Jeffres, Adams, 2019].

Случаи полициклии и смены жизненной стратегии в онтогенезе

Общеизвестна моноцикличность тихоокеанских лососей. Вместе с тем тотальная гибель после нереста характерна только для анадромных особей, тогда как часть жилых рыб выживает. Например, «постпроизводители» обоих полов описаны для типично жилой формы нерки (кокани) в озерах Ксудач, Толмачевское и Демидовское [Погодаев, Куренков, 2007; Маркевич и др., 2011; Лепская и др., 2017]. Выжившие после нереста самцы известны у типично жилой [Klein, Finnell, 1969] и неотенической [Христофоров, 1986] жизненных форм кижуча. Кроме того, в ходе экспериментальных работ по оценке возможности выращивания кижуча в пресной воде было показано, что часть самок выживают после нереста [Изюмова, 1982].

Случаи повторного нереста резидентных «постпроизводителей» нерки и кижуча не известны. Напротив, повторно, в том числе неоднократно, нерестятся выжившие после нереста резидентные самцы и самки сими [Christie, 1970; Цыгир, 1990; Kiso, Kosaka, 1994; Morita et al., 2018], а также неотенические самцы чавычи [Robertson, 1957; Bernier et al., 1993; Unwin et al., 1999].

Полициклия дает особи потенциальную возможность изменить жизненную стратегию в онтогенезе. Так, известны случаи [Tsiger et al., 1994], когда неотеническая особь сими, созревшая в пресной воде и выжившая после нереста, смолтифицировалась, скатилась в море и возвратилась на повторный нерест как особь типично проходной формы. Изменение вектора развития в онтогенезе возможно и у чавычи, у которой в ходе эксперимента неотенические самцы, выжившие после нереста, созревали после перевода в морскую воду [Bernier et al., 1993].

Заключение

В основу представленной классификации жизненных стратегий тихоокеанских лососей были положены: протяженность миграций, смена среды обитания на определенных этапах развития, продолжительность морского периода жизни, а также наличие и срок перехода от придонного образа жизни к пелагическому. Этот подход позволяет упростить классификацию жизненных форм, сведя их количество до четырех. В то же время использование в классификациях местообитаний (ручьи, реки, озера, эстуарии), длительности пресноводного и морского периодов жизни, одновременности созревания, изменчивости соотношения полов, возможности реализации полициклии, смены жизненной стратегии и т.д. приводит к формированию сложных классификаций, содержащих 10–15 жизненных форм [Кузищин, 2010; Павлов, Савваитова, 2010; Волобуев, Марченко, 2011], что подчеркивает поливариантную модель реализации жизненного цикла тихоокеанских лососей, но сложно в применении для оценки вектора развития жизненной истории.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

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

The author is grateful to E.A. Kirillova, Cand. Sc. Biology (KamchatNIRO, IPEE RAS) for valuable advises and comments while preparing the paper.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not sponsored.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

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

The author declares that there is no conflict of interest.

Список литературы

Акулин В.Н., Гавренков Ю.И., Марковцев В.Г. О нахождении жилой формы симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) (Salmonidae) в водохранилище Артемовского гидроузла (Южное Приморье) // *Вопр. ихтиол.* — 1984. — Т. 24, № 5. — С. 856–859.

Алтухов Ю.П. Динамика генофондов при антропогенных воздействиях // *Вестн. ВО-ГиС.* — 2004. — Т. 8, № 29. — С. 40–59.

Атлас распространения в море различных стад тихоокеанских лососей в период осенне-летнего нагула и преднерестовых миграций / под ред. О.Ф. Гриценко. — М. : ВНИРО, 2002. — 190 с.

Багинский Д.В. О зимнем нагуле симы в районе южных Курильских островов // *Изв. ТИНРО.* — 2002. — Т. 130. — С. 792–799.

Бакштанский Э.Л. Горбуша в озере // *Науч.-техн. бюл. ПИНРО.* — 1962. — № 4(22). — С. 46–47.

Барабанщиков Е.И., Шаповалов М.Е. Жилая форма симы (*Oncorhynchus masou*) из бассейна р. Усури (Приморский край) // *Бюл. № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке.* — Владивосток : ТИНРО-центр, 2015. — С. 140–146.

Берг Л.С. Избранные труды. — Т. 4 : Ихтиология. — М. : АН СССР, 1961. — 746 с.

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., Кириченко В.Е. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2008. — 280 с.

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

Волобуев В.В., Путивкин С.В. Экологическая структура популяций нерки Северо-Востока Азии // *Биологическое разнообразие животных Сибири* : тез. докл. конф. — Томск : Томск. ун-т, 1998. — С. 126–127.

Вронский Б.Б. Материалы о размножении чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) р. Камчатки // *Вопр. ихтиол.* — 1972. — Т. 12, № 2(73). — С. 293–308.

Глубоковский М.К., Марченко С.Л. Тихоокеанские лососи *Oncorhynchus*, жизненные стратегии, жизненные формы (фенотипы), атаксантин, нагульные акватории, условия нагула // *Вопр. ихтиол.* — 2019. — Т. 59, вып. 4. — С. 429. DOI: 10.1134/S0042875219040064.

Голубь Е.В. Нерка *Oncorhynchus nerka* Чукотки: биология, распространение, численность : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Анадырь, 2007. — 24 с.

Грибанов В.И. Кижуч (*Oncorhynchus kisutch* (Walb.)) (биологический очерк) // *Изв. ТИНРО.* — 1948. — Т. 28. — С. 43–101.

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

Груздева М.А., Малютина А.М., Кузищин К.В. и др. Закономерности формирования жизненной стратегии у симы *Oncorhynchus masou* реки Коль (Западная Камчатка) в связи с процессами роста и полового созревания // *Вопр. ихтиол.* — 2013. — Т. 53, вып. 5. — С. 587–602. DOI: 10.7868/S0042875213050056.

Двинин П.А. Места зимовок симы в районе Сахалина // *Рыб. хоз-во.* — 1957. — № 11. — С. 79–80.

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

Животовский Л.А. Эволюционная история тихоокеанских лососей и форелей // *Тр. ВНИРО.* — 2015. — Т. 157. — С. 4–23.

Захарова О.А., Коваль М.В. Новые сведения по раннему морскому периоду жизни симы в водах Охотского моря // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы 13-й междунар. науч. конф., посвящ. 75-летию со дня рождения известного отечественного специалиста в области лесоведения, ботаники и экологии д.б.н. С.А. Дыренкова. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2012. — С. 195–198.

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

Иванков В.Н. Причины периодических и ежегодных флюктуаций численности и изменений биологических признаков горбуши Южных Курильских островов // Вопр. ихтиол. — 1984. — Т. 24, № 6. — С. 895–906.

Иванков В.Н. Тихоокеанские лососи острова Итуруп // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 49–74.

Иванков В.Н., Броневский А.М. Постларвальная неотения у рыб // Зоол. журн. — 1978. — Т. 57, № 1. — С. 87–93.

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

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

Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Карпенко С.Н., Лукьянов П.Е. Биология проходных рыб южного Приморья // Биология проходных рыб Дальнего Востока. — Владивосток : ДВГУ, 1984. — С. 10–36.

Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Флоряк В.С. и др. Неотенические самки симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) из реки Кривая (Южное Приморье) // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, № 5. — С. 938–942.

Изюмова И.М. Рыбоводно-биологическая характеристика самок кижуча, выращенных в пресной воде // Тр. ГосНИОРХ. — 1982. — Т. 188. — С. 271–277.

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

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

Ковтун А.А. Биология кижуча острова Сахалин : моногр. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2005. — 95 с.

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М. Результаты исследований биологии нерки-красной, состояния ее запасов и колебания численности в водах Камчатки // Вопр. ихтиол. — 1956. — Вып. 7. — С. 3–20.

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. Тихоокеанский лосось — нерка (красная) в экологической системе оз. Дальнего (Камчатка) : моногр. — Л. : Наука, 1987. — 198 с.

Крохин Е.М. Материалы к познанию карликовой красной *Oncorhynchus nerka* Walb. в Дальнем озере (Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 1967. — Т. 7, вып. 3(44). — С. 433–445.

Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. Озерная форма красной (*Oncorhynchus nerka*) из Кроноцкого озера на Камчатке // ДАН СССР. — 1936. — Т. 4(13), № 2(106). — С. 87–90.

Крыхтин М.Л. Материалы о речном периоде жизни молоди симы // Изв. ТИНРО. — 1962. — Т. 48. — С. 84–132.

Кузищин К.В. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососевых рыб (семейство Salmonidae) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М. : МГУ, 2010. — 49 с.

Кузищин К.В., Малютина А.М., Груздева М.А. и др. Экология размножения симы *Oncorhynchus masou* в бассейне реки Коль (западная Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 2009. — Т. 49, № 4. — С. 470–482.

Куренков С.И. Две репродуктивно изолированные группы жилой нерки *Oncorhynchus nerka kenerlyi* (Suckley) Кроноцкого озера // Вопр. ихтиол. — 1977а. — Т. 17, № 4. — С. 597–606.

Куренков С.И. Жилой кижуч на Камчатке // Вопр. географии Камчатки. — 1977б. — № 7. — С. 52–55.

Куренков С.И., Горшков С.А., Толстяк Т.И. Распространение и биология пресноводного кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) (Salmonidae) на Камчатке // Вопр. ихтиол. — 1982. — Т. 22, № 6. — С. 966–973.

Лапко В.В., Старцев А.В. Новые данные о морском периоде жизни молоди симы *Oncorhynchus masou* в Охотском море // Биол. моря. — 1996. — Т. 22, № 3. — С. 163–166.

Лепская Е.В., Кириллова Е.А., Коваль М.В. и др. Внутрипопуляционная дифференциация кокани (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) в Толмачевском водохранилище (Камчатка) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2017. — Вып. 7. — С. 118–126.

Малютина А.М. Экология и структура популяции симы *Oncorhynchus masou* (Brevoort) на севере ареала (на примере популяции р. Коль, западная Камчатка) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 2010. — 26 с.

Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Леман В.Н. и др. Перспективы рыбохозяйственного освоения озера Кроноцкое, полуостров Камчатка // Вопр. рыб-ва. — 2019. — Т. 20, № 1. — С. 5–22.

Маркевич Г.Н., Ивашкин Е.Г., Павлов Е.Д. Явление посленерестового выживания у озерной нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Изв. РАН. Сер. Биол. — 2011. — № 5. — С. 619–624.

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

Марченко С.Л. Нерка *Oncorhynchus nerka* (Salmoniformes, Salmonidae) материкового побережья Охотского моря // Вопр. рыб-ва. — 2022б. — Т. 23, № 3. — С. 102–121. DOI: 10.36038/0234-2774-2022-23-2-102-121.

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

Марченко С.Л., Волобуев М.В., Хаменкова Е.В., Поспехов В.В. Особенности покатной миграции молоди горбуши и кеты реки Тауй // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : мат-лы 8-й Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию рыбохозяйственного образования на Камчатке. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2017. — Ч. 1. — С. 148–153.

Моисеев П.А. Образование жилой формы симы (*Oncorhynchus masou morpha formosanus* (Jordan et Oshima)) в бассейне реки Седанка // ДАН СССР. — 1957. — Т. 112, № 1. — С. 163–164.

Никифорова Г.В. О нахождении половозрелых сеголеток горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в водоемах юго-восточного Сахалина // Вопр. ихтиол. — 1996. — Т. 36, № 6. — С. 840–841.

Никулин О.А. Воспроизводство красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в бассейне р. Охоты // Тр. ВНИРО. — 1975. — Т. 106. — С. 97–105.

Никулин О.А. О связи между снижением абсолютной численности красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) и увеличением относительной численности карликов среди нагуливающейся молоди в озере Уегинском (Охотский район) // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 71. — С. 205–217.

Остроумов А.Г. Жилая нерка *Oncorhynchus nerka kenerlyi* (Suckley) в бассейне р. Воровской (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 1977. — Т. 17, № 5(106). — С. 941–943.

Остроумов А.Г. Нерестовые озера Камчатки // Вопросы географии Камчатки. — 1985. — № 9. — С. 47–56.

Павлов Д.С., Савванитова К.А. Внутривидовая структура рыб. Анадромия и резидентность у лососевых рыб (Salmonidae) // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2010. — С. 33–61.

Погодаев Е.Г., Куренков С.И. Интродукция кокани *Oncorhynchus nerka kenerlyi* (Suckley) в озера Камчатки // Вопр. рыб-ва. — 2007. — Т. 8, № 3(31). — С. 394–406.

Семенченко А.Ю. Новый элемент биологической структуры южноприморской симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) // Биологические исследования лососевых. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 36–43.

Семенченко А.Ю. Приморская сима : моногр. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1989. — 192 с.

Токранов А.М. Пресноводные формы лососей Камчатского края // На перекрестке континентов : мат-лы XXXI Крашенинниковских чтений. — Петропавловск-Камчатский : Камч. краев. науч. б-ка им. С.П. Крашенинникова, 2014. — С. 342–345.

Токранов А.М., Бугаев В.Ф., Павлов Н.Н. Жилой кижуч *Oncorhynchus kisutch* оз. Голыгинское (южная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 5-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2004. — С. 92–95.

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

- Христофоров О.Л.** Состояние гонад в осенний период у кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) — объекта заводского воспроизводства в бассейне р. Тымь (северный Сахалин) // Тр. ЗИН АН СССР. — 1986. — Т. 154. — С. 99–107.
- Цыгир В.В.** Жилая сима из бассейна Седанкинского водохранилища (южное Приморье) // Биология шельфовых и проходных рыб. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1990. — С. 47–52.
- Цыгир В.В., Иванков В.Н.** Жилая сима *Oncorhynchus masou* из бассейна Артемовского водохранилища (Приморский край) // Вопр. ихтиол. — 1987. — Т. 27, № 4. — С. 576–583.
- Черешнев И.А.** Материалы по биологии проходных лососевых Восточной Чукотки // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 116–146.
- Шмидт П.Ю.** Рыбы Охотского моря : моногр. — М. ; Л. : АН СССР, 1950. — 370 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.
- Berg R.E.** External morphology of the pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, introduced into Lake Superior // J. Fish. Res. Board Can. — 1979. — Vol. 36, № 10. — P. 1283–1287. DOI: 10.1139/f79-183.
- Bernier N.J., Heath D.D., Randall D.J., Iwama G.K.** Repeat sexual maturation of precocious male chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) transferred to seawater // Can. J. Zool. — 1993. — Vol. 71(4). — P. 683–688. DOI: 10.1139/z93-092.
- Bourret S.L., Caudill C.C., Keefer M.L.** Diversity of juvenile Chinook salmon life history pathways // Rev. Fish Biol. Fisheries. — 2016. — Vol. 26. — P. 375–403. DOI: 10.1007/s11160-016-9432-3.
- Brenkman S.J., Sutton K.T., Marshall A.R.** Life history observations of adfluvial Chinook Salmon prior to reintroduction of anadromous salmonids // North American Journal of Fisheries Management. — 2017. — Vol. 37, № 6. — P. 1220–1230. DOI: 10.1080/02755947.2017.1353562.
- Christie W.J.** A review of the Japanese salmon *Oncorhynchus masou* and *O. rhodurus* with particular reference to their potential for introduction into Ontario water : Res. Informat paper (Fishes). — 1970. — № 37. — 46 p. DOI: 10.2307/1441669.
- Collins J.J.** Occurrence of Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Lake Huron // J. Fish. Res. Board Can. — 1975. — Vol. 32, № 3. — P. 402–404. DOI: 10.1139/f75-047.
- Dougan M.C.R.** Growth and development of Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*: effects of exercise training and seawater transfer : PhD Dissertation. — Christchurch, New Zealand : University of Canterbury, 1993. — 189 p.
- Foerster R.E.** The sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* : Bull. Fish. Res. Board Can. — 1968. — Vol. 162. — 422 p.
- Foerster R.E., Ricker W.E.** The coho salmon of Cultus Lake and Sweltzer Creek // J. Fish. Res. Board Can. — 1953. — Vol. 10, № 6. — P. 293–319. DOI: 10.1139/f53-021.
- Foster R.W., Bagatell C., Fuss H.J.** Return of one-year-old pink salmon to a stream in Puget Sound // The Progressive Fish-Culturist. — 1981. — Vol. 43, № 1. — P. 31. DOI: 10.1577/1548-8659(1981)43[31:ROOPST]2.0.CO;2.
- Gebhards S.V.** Biological notes on precocious male Chinook salmon parr in the Salmon River Drainage, Idaho // The Progressive Fish-Culturist. — 1960. — Vol. 22, № 3. — P. 121–123. DOI: 10.1577/1548-8659(1960)22[121:BNOPMC]2.0.CO;2.
- Groot C., Margolis L.** Pacific Salmon Life Histories. — Vancouver, B.C. : UBC Press, 1991. — 576 p.
- Hendry A., Bohlin T., Jonsson B., Berg O.** To sea or not to sea? Anadromy versus non anadromy in salmonids // Evolution illuminated: salmon and their relatives / A. Hendry, S. Steams (eds.). — Oxford : Oxford Univ. Press, 2004. — P. 92–125. DOI: 10.1093/oso/9780195143850.003.0004.
- Hendry A., Steams S.** Evolution illuminated: salmon and their relatives. — Oxford : Oxford Univ. Press, 2004. — 520 p. DOI: 10.1093/oso/9780195143850.001.0001.
- Hennick D.P., Edfelt L.B., Eaton M.F.** Use of a lacustrine environment by Pink and Chum salmon // The Progressive Fish-Culturist. — 1968. — Vol. 30, № 4. — P. 236–238. DOI: 10.1577/1548-8640(1968)30[236:UOALEB]2.0.CO;2.
- Hikita T.** Further records on the small pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) caught in Hokkaido, Japan // Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery. — 1984. — Vol. 38. — P. 83–88.
- Hsu T.-H., Wang Z.-Y., Takata K. et al.** Use of microsatellite DNA and amplified fragment length polymorphism for cherry salmon (*Oncorhynchus masou*) complex identification // Aquacult. Res. — 2010. — Vol. 41, № 9. — P. e316–e325. DOI: 10.1111/j.1365-2109.2010.02533.x.

Jeffres C.A., Adams C.C. Novel life history tactic observed in fall-run Chinook Salmon // Ecology. — 2019. — Vol. 100, № 9. — P. 1–3. DOI: 10.1002/ecy.2733.

Johnson J., Johnson T., Copeland T. Defining life histories of precocious male parr, minijack, and jack Chinook salmon using scale patterns // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2012. — Vol. 141, № 6. — P. 1545–1556. DOI: 10.1080/00028487.2012.705256.

Kaeriyama M., Ueda H. Life history strategy and migration pattern of juvenile sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and chum salmon (*O. keta*) in Japan: a review // NPAFC Bull. — 1998. — № 1. — P. 163–171.

Kato F. Life histories of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*) // Pacific Salmon Life Histories / eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC Press, 1991. — P. 447–522.

Kiso K., Kosaka S. Iteroparity of female fluvial form Masu Salmon, *Oncorhynchus masou* in a river of the southern Sanriku district, Honshu, Japan // Aquacult. Sci. — 1994. — Vol. 42, № 1. — P. 71–77 (in Japanese with English summary).

Klein W.D., Finnell L.M. Comparative study of coho salmon introductions in Parvin Lake and Granby Reservoir // The Progressive Fish-Culturist. — 1969. — Vol. 31, № 2. — P. 99–108. DOI: 10.1577/1548-8640(1969)31[99:CSOCSI]2.0.CO;2.

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.

Kwain W., Chappel J.A. First evidence for even-year spawning pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, in Lake Superior // J. Fish. Res. Board Can. — 1978. — Vol. 35, № 10. — P. 1373–1376. DOI: 10.1139/f78-216.

Machidori S., Kato F. Spawning populations and marine life of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) : Int. North Pac. Fish. Comm. Bull. — 1984. — Vol. 43. — 138 p.

Marr J.C. Age, length and weight studies of three species of Columbia River salmon (*Oncorhynchus keta*, *O. gorbuscha*, *O. kisutch*) // Stanford Ichtyol. Bull. — 1943. — Vol. 2, № 6. — P. 157–197.

Morita K., Tsuboi J.I., Sahashi G. et al. Iteroparity of stream resident masu salmon *Oncorhynchus masou* // J. Fish Biol. — 2018. — Vol. 93, № 4. — P. 750–754. DOI: 10.1111/jfb.13771.

Mullan J.W., Rockhold A., Chrisman C.R. Communications: Life histories and precocity of Chinook salmon in the mid-Columbia River // Progressive Fish-Culturist. — 1992. — Vol. 54, № 1. — P. 25–28. DOI: 10.1577/1548-8640(1992)054<0025:CLHAPO>2.3.CO;2.

Nakabo T., Nakayama K., Muto N., Miyazawa M. *Oncorhynchus kawamurae* «Kunimasu» a deepwater trout, discovered in Lake Saiko, 70 years after extinction in the original habitat, Lake Tazawa, Japan // Ichthyol. Res. — 2011. — Vol. 58(2). — P. 180–183. DOI: 10.1007/s10228-011-0204-8.

Parkinson E.A., Perrin C.J., Ramos-Espinoza D., Taylor E.B. Evidence for freshwater residualism in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, from a watershed on the North Coast of British Columbia // Canadian Field-Naturalist. — 2016. — Vol. 130, № 4. — P. 336–343. DOI: 10.22621/cfn.v130i4.1928.

Pearsons T.N., Johnson C.L., James B.B., Temple G.M. Abundance and Distribution of Precociously Mature Male Spring Chinook Salmon of Hatchery and Natural Origin in the Yakima River // North American Journal of Fisheries Management. — 2009. — Vol. 29, Iss. 3. — P. 778–790. DOI: 10.1577/M08-069.1.

Peden A.E., Edwards J.C. Permanent residence in fresh water of a large Chum Salmon (*Oncorhynchus keta*) // Syesis. — 1976. — Vol. 9. — P. 363.

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

Quinn T.P., Myers K.W. Anadromy and the marine migrations of Pacific salmon and trout: Rounsefell revisited // Rev. Fish Biol. Fish. — 2004. — Vol. 14, Iss. 4. — P. 421–442. DOI: 10.1007/s11160-005-0802-5.

Rich W.H. Early history and seaward migration of Chinook salmon in the Columbia and Sacramento rivers : Bull. of the Bureau of Fisheries. — 1920. — Vol. 37. — 78 p.

Ricker W.E. «Residual» and kokanee salmon in Cultus Lake // J. Fish. Res. Board Can. — 1938. — Vol. 4, № 4. — P. 192–217. DOI: 10.1139/f38-018.

Robertson O.H. Survival of precociously mature king salmon male parr (*Oncorhynchus tshawytscha* Juv.) after spawning // California Fish and Game. — 1957. — Vol. 43. — P. 119–130.

Romer J.D., Monzyk F.R. Adfluvial Life History in Spring Chinook Salmon from Quartzville Creek, Oregon // North American Journal of Fisheries Management. — 2014. — Vol. 34, Iss. 5. — P. 885–891. DOI: 10.1080/02755947.2014.923073.

- Rounsefell G.A.** Anadromy in North American Salmonidae // Fish. Bull. Fish Wildl. Serv. — 1958. — Vol. 58. — P. 171–185.
- Rutter C.** Natural history of the quinnant salmon: a report of investigations in the Sacramento River, 1896–1901 // Bull. U.S. Fish. Comm. — 1903. — № 22. — P. 65–142.
- Sakai H., Niioaka T., Urano S.I. et al.** Water quality of Lake Toya and of all the lake's in- and outflow rivers // Environ. Sci., Hokkaido. — 1985. — Vol. 8(1). — P. 1–9.
- Schumacher R.E., Eddy S.** The appearance of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), in Lake Superior // Trans. Amer. Fish. Soc. — 1960. — Vol. 89, Iss. 4. — P. 371–373. DOI: 10.1577/1548-8659(1960)89[371:TAOPSO]2.0.CO;2.
- Schumacher R.E., Hale J.S.** Third generation of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), in Lake Superior // Trans. Amer. Fish. Soc. — 1962. — Vol. 91, Iss. 4. — P. 421–422. DOI: 10.1577/1548-8659(1962)91[421:TGPSOG]2.0.CO;2.
- Tabata R., Kakioka R., Tominaga K. et al.** Phylogeny and historical demography of endemic fishes in Lake Biwa: the ancient lake as a promoter of evolution and diversification of freshwater fishes in western Japan // Ecology and evolution. — 2016. — Vol. 6(8). — P. 2601–2623. DOI: 10.1002/ece3.2070.
- Tamate T., Maekawa K.** Life cycle of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in Shumarinai Lake, northern Hokkaido, Japan // Eurasian J. For. Res. — 2000. — Vol. 1. — P. 39–42.
- Tanaka S.** Salmon of the North Pacific Ocean. Part IX. Coho, chinook and masu salmon in offshore waters. 3. A review of the biological information on masu salmon (*Oncorhynchus masou*) // Bull. Int. North Pac. Fish. Comm. — 1965. — № 16. — P. 75–135.
- The ocean ecology of Pacific salmon and trout** / ed. R.J. Beamish. — Bethesda, Maryland, 2018. — 1147 p.
- Tsiger V.V., Skirin V.I., Krupyanko N.I. et al.** Life history forms of male masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in South Primor'e, Russia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1994. — Vol. 51, № 1. — P. 197–208. DOI: 10.1139/f94-022.
- Unwin M.J., Kinnison M.T., Quinn T.P.** Exceptions to semelparity: postmaturation survival, morphology, and energetics of male chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1999. — Vol. 56. — P. 1172–1181.
- Urawa S., Kaeriyama M.** Temporary Residence of Precocious Sockeye (*Oncorhynchus nerka*) in the Ocean // Bull. National Salmon Resources Center. — 1999. — № 2. — P. 9–13.
- Utoh H.** Study of the mechanism of differentiation between the stream resident form and the seaward migratory form in masu salmon, *Oncorhynchus masou* Brevoort. I. Growth and sexual maturity of precocious masu salmon parr // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. — 1976. — Vol. 26(4). — P. 321–326 (in Japanese).
- Utoh H.** Study of the mechanism of differentiation between the stream resident form and the seaward migratory form in masu salmon, *Oncorhynchus masou* Brevoort. II. Growth and sexual maturity of precocious masu salmon parr // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. — 1977. — Vol. 28(2). — P. 66–73 (in Japanese).
- Wagner W.C., Stauffer T.M.** Distribution and abundance of pink salmon in Michigan Tributaries of the Great Lakes, 1967–1980 // Trans. Amer. Fish. Soc. — 1982. — Vol. 111, Iss. 4. — P. 523–526. DOI: 10.1577/1548-8659(1982)111<523:DAAOPS>2.0.CO;2.
- Yamamoto S., Morita K., Kikko T. et al.** Phylogeography of a salmonid fish, masu salmon *Oncorhynchus masou* subspecies-complex, with disjunct distributions across the temperate northern Pacific // Freshwater Biology. — 2019. — Vol. 65, № 4. — P. 698–715. DOI: 10.1111/fwb.13460.
- Young K.L., Barnes M.E., Kientz J.L.** Reproductive characteristics of landlocked fall Chinook salmon from Lake Oahe, South Dakota // Prairie Naturalist. — 2016. — Vol. 48. — P. 79–86.
- Zimmerman C.E., Wes Stonecypher R. Jr., Hayes M.C.** Migration of precocious male hatchery Chinook salmon in the Umatilla River, Oregon // North American Journal of Fisheries Management. — 2003. — Vol. 23, № 3. — P. 1006–1014. DOI: 10.1577/M02-015.

References

- Akulin, V.N., Gavrenkov, Yu.I., and Markovtsev, V.G.,** A record of the freshwater form of *Oncorhynchus masu* (Brevoort) (Salmonidae) in the reservoir of the Artemovsk hydrosystem (southern Primor'e), *Vopr. Ikhtiol.*, 1984, vol. 24, no. 5, pp. 856–859.
- Altukhov, Yu.P.,** Dynamics of gene pools under anthropogenic influences, *Informatsionnyy vestnik VOGiS*, 2004, vol. 8, no. 29, pp. 40–59.
- Atlas rasprostraneniya v more razlichnykh stad tikhookeanskikh lososey v period vesenne-letnego nagula i prednerestovykh migratsiy* (Atlas of the distribution in the sea of various herds of

Pacific salmon during the spring-summer feeding and pre-spawning migrations), Gritsenko, O.F., ed., Moscow: VNIRO, 2002.

Baginsky, D.V., On winter feeding migration of masu salmon in the South Kuril region, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 130, pp. 792–799.

Bakhtansky, E.L., Pink salmon in the lake, *Nauch.-tekhn. byul. PINRO*, 1962, no. 4 (22), pp. 46–47.

Barabanshchikov, E.I. and Shapovalov, M.E., Residential form of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) from the river basin. Ussuri (Primorsky Territory), in *Byull. N 10 izucheniya Tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 10 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2015, pp. 140–146.

Berg, L.S., *Selected works of T. 4. Ichthyology*, Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1961.

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. and Kirichenko, V.E., *Nagul'no-nerestovyye ozera aziatskoy nerki (vkluychaya nekotoryye drugie vodoyemy areala)* (Feeding and Spawning Lakes for Asian Sockeye Salmon Stocks (Including Several Additional Water Bodies in the Range), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2008.

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

Volobuev, V.V. and Putivkin, S.V., Ecological structure of sockeye salmon populations in Northeast Asia, in *Tezisy dokl. konf. «Biologicheskoye raznoobraziye zhivotnykh Sibiri»* (Biological diversity of Siberian animals), Tomsk: Tomsk. Univ., 1998, pp. 126–127.

Vronsky, B.B., Some data on the reproduction of Kamchatka chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum), *Vopr. Ikhtiol.*, 1972, vol. 12, no. 2(73), pp. 293–308.

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

Golub', E.V., Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) of Chukotka: Biology, Distribution, Abundance, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Anadyr, 2007.

Gribanov, V.I., Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch* (Walb.)) (Biological essay), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1948, vol. 28, pp. 43–101.

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

Gruzdeva, M.A., Maljutina, A.M., Kuzishchin, K.V., Belova, N.V., P'yanova, S.V., and Pavlov, D.S., Regularities of the life history strategy adoption in masu salmon *Oncorhynchus masou* from the Kol River (Western Kamchatka) in regard to the processes of growth and sexual maturation, *J. Ichthyol.*, 2013, vol. 53, no. 8, pp. 585–599. doi 10.1134/S0032945213050056

Dvinin, P.A., Wintering areas of the masu salmon in the Sakhalin region, *Rybn. Khoz.*, 1957, no. 11, pp. 79–80.

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

Zhivotovsky, L.A., Evolutionary history of Pacific salmon and trout, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 157, pp. 4–23.

Zakharova, O.A. and Koval, M.V., A new data about early marine period of life of masu salmon on the Sea of Okhotsk, in *Proc. 13th Int. Sci. Conf. Commem. dedicated to the 75th anniversary of S.A. Dyrenkov's birthday "Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters"*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2012, pp. 195–198.

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

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

- Ivankov, V.N.**, Pacific salmon of Iturup Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1968, vol. 65, pp. 49–74.
- Ivankov, V.N. and Bronevsky, A.M.**, Postlarval neoteny in fishes, *Zool. Zh.*, 1978, vol. 57, no. 1, pp. 87–93.
- Ivankov, V.N., Mitrofanov, Yu.A., and Bushuev, V.P.**, Case of maturation of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) at the age of less than one year, *Vopr. Ikhtiol.*, 1975, vol. 15, no. 3, pp. 556–557.
- Ivankov, V.N., Mitrofanov, Yu.A., and Omelchenko, V.T.**, Maturity of pink salmon in the first year of life, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1987, vol. 13, no. 1, pp. 28–31.
- Ivankov, V.N., Padetsky, S.N., Karpenko, S.N., and Lukyanov, P.E.**, Biology of anadromous fishes in southern Primorsky Krai, in *Biologiya prokhodnykh ryb Dal'nego Vostoka* (Biology of Anadromous Fishes in the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 1984, pp. 10–36.
- Ivankov, V.N., Padetsky, S.N., Floryak, V.S., Churikova, N.I., and Gavrenkov, Yu.I.**, Neotenic females of the masu salmon *Oncorhynchus masu* (Brevoort) from the Krivaya River (South Primor'e), *Vopr. Ikhtiol.*, 1981, vol. 21, no. 5, pp. 938–942.
- Izumova, I.M.**, Aquaculture and biological characteristics of female coho salmon reared in fresh water, *Sb. Nauchn. Tr. Gos. Nauchno-Issled. Inst. Ozern. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1982, vol. 188, pp. 271–277.
- Kaev, A.M.**, About the capture of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* and chum salmon *Oncorhynchus keta* of rare age, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2002, vol. 28, no. 6, pp. 457–458.
- Kirillova, E.A., Kirillov, P.I., Kuzishchin, K.V., Pavlov, D.S., Malyutina, A.M., and Gruzdeva, M.A.**, Resident coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the asian part of range. Revisiting the freshwater component in the structure of the species, *J. Ichthyol.*, 2021, vol. 61, no. 5, pp. 709–730. doi 10.1134/S003294522105009X
- Kovtun, A.A.**, *Biologiya kizhucha ostrova Sakhalin* (Biology of coho salmon on Sakhalin Island), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2005.
- Krogus, F.V. and Krokhin, E.M.**, Results of studies of the biology of sockeye salmon, the state of its stocks and fluctuations in numbers in the waters of Kamchatka, *Vopr. Ikhtiol.*, 1956, no. 7, pp. 3–20.
- Krogus, F.V., Krokhin, E.M., and Menshutkin, V.V.**, *Tikhookeanskiy losos' — nerka (krasnaya) v ekologicheskoy sisteme oz. Dal'nego (Kamchatka)* (Pacific salmon — sockeye salmon (red) in the ecological system of Lake Far (Kamchatka)), Leningrad: Nauka, 1987.
- Krokhin, E.M.**, A contribution to the study of *Oncorhynchus nerka* (Walb.) in Lake Daljnee (Kamchatka), *Vopr. Ikhtiol.*, 1967, vol. 7, no. 3(44), pp. 433–445.
- Krokhin, E.M. and Krogus, F.V.**, Lake red form (*Oncorhynchus nerka*) from Kronotskoye Lake in Kamchatka, *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 1936, vol. 4(13), no. 2(106), pp. 87–90.
- Krykhtin, M.L.**, Materials on the riverine period in the life history of juvenile masu salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1962, vol. 48, pp. 84–132.
- Kuzishchin, K.V.**, Formation and adaptive significance of intraspecific ecological diversity of salmon fish (family Salmonidae), *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ., 2010.
- Kuzishchin, K.V., Malyutina, A.M., Gruzdeva, M.A., Savvaitova, K.A., and Pavlov, D.S.**, Reproduction ecology of masu salmon *Oncorhynchus masou* in the Kol basin (Western Kamchatka), *J. Ichthyol.*, 2009, vol. 49, no. 4, pp. 441–453.
- Kurenkov, S.I.**, Two reproductively isolated groups of the non-anadromous sockeye *Oncorhynchus nerka* kennerlyi (Suckley) from Lake Kronotsk, *Vopr. Ikhtiol.*, 1977, vol. 17, no. 4, pp. 597–606.
- Kurenkov, S.I.**, Residential coho salmon in Kamchatka, *Vopr. geografii Kamchatki*, 1977, no. 7, pp. 52–55.
- Kurenkov, S.I., Gorshkov, S.A., and Tolstyak, T.I.**, The range and biology of the freshwater coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) (Salmonidae) in Kamchatka, *Vopr. Ikhtiol.*, 1982, vol. 22, no. 6, pp. 966–973.
- Lapko, V.V. and Startsev, A.V.**, New data on the marine life of the young masu salmon *Oncorhynchus masou* in the Sea of Okhotsk, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1996, vol. 22, no. 3, pp. 151–154.
- Lepskaya, E.V., Kirilliva, E.A., Koval, M.V., Bugaev, V.F., Tepnin, O.B., Bogdanova, K.V., and Polyakova, A.A.**, Intrapopulation differentiation of kokanee (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) in Tolmachevskoye reservoir (Kamchatka), in *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2017, no. 7, pp. 118–126.
- Malyutina, A.M.**, Ecology and population structure of the masu salmon *Oncorhynchus masou* (Brevoort) in the north of its range (based on the example of the population of the Kol River, western Kamchatka), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ., 2010.

Markevich, G.N., Esin, E.V., Leman, V.N., Kuzishin, K.V., and Shevliakov, E.A., Fishery development prospects in the Lake Kronotskoe basin, Kamchatka Peninsula, *Vopr. Rybolov.*, 2019, vol. 20, no. 1, pp. 5–22.

Markevich, G.N., Ivashkin, E.G., and Pavlov, E.D., Postspawning Survival in Lacustrine Sock-Eyed Salmon *Oncorhynchus nerka* Walb., *Biol. Bull.*, 2011, vol. 38, no. 5, pp. 533–537.

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

Marchenko, S.L., Sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Salmoniformes, Salmonidae) of continental coast of the Sea of Okhotsk, *Vopr. Rybolov.*, 2022, vol. 23, no. 3, pp. 102–121. doi 10.36038/0234-2774-2022-23-2-102-121

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

Marchenko, S.L., Volobuev, M.V., Khamenkova, E.V., and Pospekhov, V.V., Features of downstream migration of juvenile pink salmon and chum salmon of the Tau River, in *Tezisy докладov 8-y Vseros. nauchn.-prakt. konf., posvyashchennaya 75-letiyu rybokhozyaystvennogo obrazovaniya na Kamchatke "Prirodnyye resursy, ikh sovremennoye sostoyaniye, okhrana, promyslovoye i tekhnicheskoye ispol'zovaniye"* (Proc. 8th All-Russ. Sci.-Pract. Conf., Commem. 75th Anniversary of Fisheries Education in Kamchatka "Natural resources, their current status, protection, commercial and technical use"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskii Gos. Tekh. Univ., 2017, part 1, pp. 148–153.

Moiseev, P.A., Formation of a residential form of masu salmon (*Oncorhynchus masou morpha formosanus* (Jordan et Oshima)) in the Sedanka River basin, *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 1957, vol. 112, no. 1, pp. 163–164.

Nikiforova, G.V., On the record of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* mature under-yearlings in the basins of the south-east Sakhalin, *Vopr. Ikhtiol.*, 1996, vol. 36, no. 6, pp. 840–841.

Nikulin, O.A., Reproduction of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walb.) in the Okhota River basin, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 106, pp. 97–105.

Nikulin, O.A., Connection between reduction of absolute numbers of red *Oncorhynchus nerka* (Walb.) salmon of absolute numbers dwarves among fattening juvenales in the Ueginsk Lake (Okhotsk area), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 71, pp. 205–217.

Ostroumov, A.G., The kokanee *Oncorhynchus nerka kenerlyi* (Suckley) in the Vorovskaya River basin (West Kamchatka), *Vopr. Ikhtiol.*, 1977, vol. 17, no. 5(106), pp. 941–943.

Ostroumov, A.G., Spawning lakes of Kamchatka, *Vopr. geografii Kamchatki*, 1985, no. 9, pp. 47–56.

Pavlov, D.S. and Savvaitova, K.A., Intraspecific structure of fish. Anatomy and residency in salmonids (Salmonidae), in *Aktual'nyye problemy sovremennoy ikhtologii (k 100-letiyu G.V. Nikol'skogo)* (Current problems of modern ichthyology (to the 100th anniversary of G.V. Nikolsky), Moscow: KMK, 2010, pp. 33–61.

Pogodaev, E.G. and Kurenkov, S.I., Introduction of kokanee salmon into the lakes of Kamchatka, *Vopr. Rybolov.*, 2007, vol. 8, no. 3(31), pp. 394–406.

Semenchenko, A.Yu., A new element of the biological structure of the South Primorye masu salmon *Oncorhynchus masu* (Brevort), in *Biologicheskie issledovaniya lososevykh* (Biological Studies of Salmonids), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1985, pp. 36–43.

Semenchenko, A.Yu., *Primorskaya sima* (Masu Salmon of Primorsky Krai), Vladivostok: Dal'nevost. Otd. Akad. Nauk SSSR, 1989.

Tokranov, A.M., Freshwater forms of salmon in the Kamchatka region, in *Na perekrestke kontinentov: mat-ly XXXI Krasheninnikovskikh chteniy* (At the crossroads of continents: materials of the XXXI Krasheninnikov Readings), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamch. krayev. nauch. b-ka im. S.P. Krasheninnikova, 2014, pp. 342–345.

Tokranov, A.M., Bugaev, V.F., and Pavlov, N.N., Land-locked coho salmon of Golyginskoye lake (southern Kamchatka), in *Mater. 5 nauchn. konf. "Sokhraneniye bioraznoobraziya Kamchatki i prilgayushchikh morei"* (Proc. 5th Int. Sci. Conf. "Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2004, pp. 92–95.

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

Khristoforov, O.L., The state of the gonads in autumn in coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum), an object of hatchery reproduction in the river basin. Tym (northern Sakhalin), *Tr. Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR*, 1986, vol. 154, pp. 99–107.

Tsygir, V.V., Residential masu salmon from the Sedankinskoe reservoir basin (southern Primorye), in *Biologiya shel'fovyykh i prokhodnykh ryb* (Biology of shelf and anadromous fish), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1990, pp. 47–52.

Tsygir, V.V. and Ivankov, V.N., The freshwater masu *Oncorhynchus masou* from the Artemovsk reservoir basin (the Maritime Province of the USSR Pacific coast), *Vopr. Ikhtiol.*, 1987, vol. 27, no. 4, pp. 576–583.

Chereshnev, I.A., Materials on the biology of migratory salmon of Eastern Chukotka, in *Ryby v ekosistemakh lososevykh rek Dal'nego Vostoka* (Fishes in the ecosystems of salmon rivers of the Far East), Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences, 1981, pp. 116–146.

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

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

Berg, R.E., External morphology of the pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, introduced into Lake Superior, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1979, vol. 36, no. 10, pp. 1283–1287. doi 10.1139/f79-183

Bernier, N.J., Heath, D.D., Randall, D.J., and Iwama, G.K., Repeat sexual maturation of precocious male chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) transferred to seawater, *Can. J. Zool.*, 1993, vol. 71, no. 4, pp. 683–688. doi 10.1139/z93-092

Bourret, S.L., Caudill, C.C., and Keefer, M.L., Diversity of juvenile Chinook salmon life history pathways, *Rev. Fish Biol. Fisheries*, 2016, vol. 26, pp. 375–403. doi 10.1007/s11160-016-9432-3

Brenkman, S.J., Sutton, K.T., and Marshall, A.R., Life history observations of adfluvial Chinook Salmon prior to reintroduction of anadromous salmonids, *North American Journal of Fisheries Management*, 2017, vol. 37, no. 6, pp. 1220–1230. doi 10.1080/02755947.2017.1353562

Christie, W.J., A review of the Japanese salmon *Oncorhynchus masou* and *O. rhodurus* with particular reference to their potential for introduction into Ontario water, *Res. Informat paper (Fisheries)*, 1970, no. 37. doi 10.2307/1441669

Collins, J.J., Occurrence of Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Lake Huron, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1975, vol. 32, no. 3, pp. 402–404. doi 10.1139/f75-047

Dougan, M.C.R., Growth and development of Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*: effects of exercise training and seawater transfer, *PhD Dissertation*, Christchurch, New Zealand: University of Canterbury, 1993.

Foerster, R.E., The sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 1968, vol. 162.

Foerster, R.E. and Ricker, W.E., The coho salmon of Cultus Lake and Sweltzer Creek, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1953, vol. 10, no. 6, pp. 293–319. doi 10.1139/f53-021

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

Gebhards, S.V., Biological notes on precocious male Chinook salmon parr in the Salmon River Drainage, Idaho, *The Progressive Fish-Culturist*, 1960, vol. 22, no. 3, pp. 121–123. doi 10.1577/1548-8659(1960)22[121:BNOPMC]2.0.CO;2

Groot, C. and Margolis, L., *Pacific Salmon Life Histories*, Vancouver, B.C.: UBC Press, 1991.

Hendry, A., Bohlin, T., Jonsson, B., and Berg, O., To sea or not to sea? Anadromy versus non anadromy in salmonids, *Evolution illuminated: salmon and their relatives*, Hendry, A., Steams, S., eds., Oxford: Oxford Univ. Press, 2004, pp. 92–125. doi 10.1093/oso/9780195143850.003.0004

Hendry, A. and Steams, S., *Evolution illuminated: salmon and their relatives*, Oxford: Oxford Univ. Press, 2004. doi 10.1093/oso/9780195143850.001.0001

Hennick, D.P., Edfelt, L.B., and Eaton, M.F., Use of a lacustrine environment by Pink and Chum salmon, *The Progressive Fish-Culturist*, 1968, vol. 30, no. 4, pp. 236–238. doi 10.1577/1548-8640(1968)30[236:UOALEB]2.0.CO;2

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

Hsu, T.-H., Wang, Z.-Y., Takata, K., Onozato, H., Hara, T., and Gwo, J.-Ch., Use of microsatellite DNA and amplified fragment length polymorphism for cherry salmon (*Oncorhynchus masou*) complex identification, *Aquacult. Res.*, 2010, vol. 41, no. 9, pp. e316–e325. doi 10.1111/j.1365-2109.2010.02533.x

Jeffres, C.A. and Adams, C.C., Novel life history tactic observed in fall-run Chinook Salmon, *Ecology*, 2019, vol. 100, no. 9, pp. 1–3. doi 10.1002/ecy.2733

Johnson, J., Johnson, T., and Copeland, T., Defining life histories of precocious male parr, minijack, and jack Chinook salmon using scale patterns, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 2012, vol. 141, no. 6, pp. 1545–1556. doi 10.1080/00028487.2012.705256

Kaeriyama, M. and Ueda, H., Life history strategy and migration pattern of juvenile sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and chum salmon (*O. keta*) in Japan: a review, *NPAFC Bull.*, 1998, no. 1, pp. 163–171.

Kato, F., Life histories of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 447–522.

Kiso, K. and Kosaka, S., Iteroparity of female fluviatile form Masu Salmon, *Oncorhynchus masou* in a river of the southern Sanriku district, Honshu, Japan, *Aquacult. Sci.*, 1994, vol. 42, no. 1, pp. 71–77 (in Japanese with English summary).

Klein, W.D. and Finnell, L.M., Comparative study of coho salmon introductions in Parvin Lake and Granby Reservoir, *The Progressive Fish-Culturist*, 1969, vol. 31, no. 2. pp. 99–108. doi 10.1577/1548-8640(1969)31[99:CSOCSI]2.0.CO;2

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

Kwain, W. and Chappel, J.A., First evidence for even-year spawning pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, in Lake Superior, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1978, vol. 35, no. 10, pp. 1373–1376. doi 10.1139/f78-216

Machidori, S. and Kato, F., Spawning populations and marine life of masu salmon (*Oncorhynchus masou*), *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, 1984, vol. 43.

Marr, J.C., Age, length and weight studies of three species of Columbia River salmon (*Oncorhynchus keta*, *O. gorbuscha*, *O. kisutch*), *Stanford Ichthyol. Bull.*, 1943, vol. 2, no. 6, pp. 157–197.

Morita, K., Tsuboi, J.I., Sahashi, G., Kikko, T., Ishizaki, D., Kishi, D., Endo, Sh., and Koseki, Y., Iteroparity of stream resident masu salmon *Oncorhynchus masou*, *J. Fish Biol.*, 2018, vol. 93, no. 4, pp. 750–754. doi 10.1111/jfb.13771

Mullan, J.W., Rockhold, A., and Chrisman, C.R., Communications: Life histories and precocity of Chinook salmon in the mid-Columbia River, *Progressive Fish-Culturist*, 1992, vol. 54, no. 1, pp. 25–28. doi 10.1577/1548-8640(1992)054<0025:CLHAPO>2.3.CO;2

Nakabo, T., Nakayama, K., Muto, N., and Miyazawa, M., *Oncorhynchus kawamurae* «Kunimasu» a deepwater trout, discovered in Lake Saiko, 70 years after extinction in the original habitat, Lake Tazawa, Japan, *Ichthyol. Res.*, 2011, vol. 58, no. 2, pp. 180–183. doi 10.1007/s10228-011-0204-8

Parkinson, E.A., Perrin, C.J., Ramos-Espinoza, D., and Taylor, E.B., Evidence for freshwater residualism in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, from a watershed on the North Coast of British Columbia, *Canadian Field-Naturalist*, 2016, vol. 130, no. 4, pp. 336–343. doi 10.22621/cfn.v130i4.1928

Pearsons, T.N., Johnson, C.L., James, B.B., and Temple, G.M., Abundance and Distribution of Precociously Mature Male Spring Chinook Salmon of Hatchery and Natural Origin in the Yakima River, *North American Journal of Fisheries Management*, 2009, vol. 29, no. 3, pp. 778–790. doi 10.1577/M08-069.1

Peden, A.E. and Edwards, J.C., Permanent residence in fresh water of a large Chum Salmon (*Oncorhynchus keta*), *Syesis*, 1976, vol. 9, p. 363.

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

Quinn, T.P. and Myers, K.W., Anadromy and the marine migrations of Pacific salmon and trout: Rounsefell revisited, *Rev. Fish. Biol. Fish.*, 2004, vol. 14, no. 4, pp. 421–442. doi 10.1007/s11160-005-0802-5

Rich, W.H., Early history and seaward migration of Chinook salmon in the Columbia and Sacramento rivers, *Bull. of the Bureau of Fisheries*, 1920, vol. 37.

Ricker, W.E., «Residual» and kokanee salmon in Cultus Lake, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1938, vol. 4, no. 4, pp. 192–217. doi 10.1139/f38-018

Robertson, O.H., Survival of precociously mature king salmon male parr (*Oncorhynchus tshawytscha* Juv.) after spawning, *California Fish and Game*, 1957, vol. 43, pp. 119–130.

Romer, J.D. and Monzyk, F.R., Adfluvial Life History in Spring Chinook Salmon from Quartzville Creek, Oregon, *North American Journal of Fisheries Management*, 2014, vol. 34, no. 5, pp. 885–891. doi 10.1080/02755947.2014.923073

Rounsefell, G.A., Anadromy in North American Salmonidae, *Fish. Bull. Fish Wildl. Serv.*, 1958, vol. 58, pp. 171–185.

Rutter, C., Natural history of the quinnant salmon: a report of investigations in the Sacramento River, 1896–1901, *Bull. U.S. Fish. Comm.*, 1903, no. 22, pp. 65–142.

Sakai, H., Niioaka, T., Urano, S.I., Kurasaki, M., and Kojima, Y., Water quality of Lake Toya and of all the lake's in-and outflow rivers, *Environ. Sci., Hokkaido*, 1985, vol. 8, no. 1, pp. 1–9.

Schumacher, R.E. and Eddy, S., The appearance of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), in Lake Superior, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1960, vol. 89, no. 4, pp. 371–373. doi 10.1577/1548-8659(1960)89[371:TAOPSO]2.0.CO;2

Schumacher, R.E. and Hale, J.S., Third generation of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), in Lake Superior, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1962, vol. 91, no. 4, pp. 421–422. doi 10.1577/1548-8659(1962)91[421:TGPSOG]2.0.CO;2

Tabata, R., Kakioka, R., Tominaga, K., Komiya, T., and Watanabe, K., Phylogeny and historical demography of endemic fishes in Lake Biwa: the ancient lake as a promoter of evolution and diversification of freshwater fishes in western Japan, *Ecology and evolution*, 2016, vol. 6, no. 8, pp. 2601–2623. doi 10.1002/ece3.2070

Tamate, T. and Maekawa, K., Life cycle of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in Shumarinai Lake, northern Hokkaido, Japan, *Eurasian J. For. Res.*, 2000, vol. 1, pp. 39–42.

Tanaka, S., Salmon of the North Pacific Ocean. Part IX. Coho, chinook and masu salmon in offshore waters. 3. A review of the biological information on masu salmon (*Oncorhynchus masou*), *Bull. Int. North Pac. Fish. Comm.*, 1965, no. 16, pp. 75–135.

The Ocean Ecology of Pacific Salmon and Trout, Beamish R.J., ed., Bethesda, Md.: Am. Fish. Soc., 2018.

Tsiger, V.V., Skirin, V.I., Krupyanko, N.I., Kashkin, K.A., and Semenchenko, A.Yu., Life history forms of male masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in South Primor'e, Russia, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1994, vol. 51, № 1, pp. 197–208. doi 10.1139/f94-022

Unwin, M.J., Kinnison, M.T., and Quinn, T.P., Exceptions to semelparity: postmaturation survival, morphology, and energetics of male chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*), *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1999, vol. 56, pp. 1172–1181.

Urawa, S. and Kaeriyama, M., Temporary Residence of Precocious Sockeye (*Oncorhynchus nerka*) in the Ocean, *Bull. National Salmon Resources Center*, 1999, no. 2, pp. 9–13.

Utoh, H., Study of the mechanism of differentiation between the stream resident form and the seaward migratory form in masu salmon, *Oncorhynchus masou* Brevoort. I. Growth and sexual maturity of precocious masu salmon parr, *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1976, vol. 26, no. 4, pp. 321–326 (in Japanese).

Utoh, H., Study of the mechanism of differentiation between the stream resident form and the seaward migratory form in masu salmon, *Oncorhynchus masou* Brevoort. II. Growth and sexual maturity of precocious masu salmon parr, *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1977, vol. 28, no. 2, pp. 66–73 (in Japanese).

Wagner, W.C. and Stauffer, T.M., Distribution and abundance of pink salmon in Michigan Tributaries of the Great Lakes, 1967–1980, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1982, vol. 111, no. 4, pp. 523–526. doi 10.1577/1548-8659(1982)111<523:DAAOPS>2.0.CO;2

Yamamoto, S., Morita, K., Kikko, T., Kawamura, K., Sato Sh., and Gwo, Jc., Phylogeography of a salmonid fish, masu salmon *Oncorhynchus masou* subspecies-complex, with disjunct distributions across the temperate northern Pacific, *Freshwater Biology*, 2019, vol. 65, no. 4, pp. 698–715. doi 10.1111/fwb.13460

Young, K.L., Barnes, M.E., and Kientz, J.L., Reproductive characteristics of landlocked fall Chinook salmon from Lake Oahe, South Dakota, *Prairie Naturalist*, 2016, vol. 48, pp. 79–86.

Zimmerman, C.E., Wes Stonecypher, R.Jr., and Hayes, M.C., Migration of precocious male hatchery Chinook salmon in the Umatilla River, Oregon, *North American Journal of Fisheries Management*, 2003, vol. 23, no. 3, pp. 1006–1014. doi 10.1577/M02-015

Otchet ekspeditsii po rybokhozyaystvennomu obsledovaniyu oz. Achchen i laguny (Report of the expedition on fishery survey of the lake Achchen and lagoons), Available from Okhotskrybvod, Magadan, 1972.

Rozov, V.E., *Otchet o rabotakh v Okhotskom rayone v 1929 i 1930 gg.* (Report on work in the Okhotsk region in 1929 and 1930), Available from TINRO, Vladivostok, 1931.

Golovanov, F.F., *Otchet Nauchno-Issled. Rab. "Rybpromyslovaya kharakteristika rek Okhoty i Kukhtuy"* (Res. Rep. "Fishing characteristics of the Okhota and Kukhtui rivers"), Available from TINRO, no. 141/400, Vladivostok, 1931.

Поступила в редакцию 5.10.2023 г.

После доработки 24.10.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

The article was submitted 5.10.2023; approved after reviewing 24.10.2023;
accepted for publication 30.11.2023

Научная статья

УДК 639.247.453

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-787-804

EDN: NWIYZC



**БАЙКАЛЬСКАЯ НЕРПА (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PHOCIDAE).
1. РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТА ПО УВЕЛИЧЕННОМУ
ПРОМЫСЛОВОМУ ИЗЪЯТИЮ (РЕТРОСПЕКТИВНАЯ ОЦЕНКА)**

Е.А. Петров*

Байкальский музей Сибирского отделения РАН,
664520, Иркутская обл., пос. Листвянка, ул. Академическая, 1

Аннотация. Проанализированы первичные полевые материалы, собранные во время весенних научно-промысловых побоек в 1970–1980-е гг., показана динамика основных параметров популяции байкальской нерпы (возрастно-половая структура, линейно-массовые индексы, репродуктивная активность) в годы проведения на Байкале научно-промыслового эксперимента в условиях увеличенного промыслового изъятия (1977–1985 гг.). Обсуждается проблема достижения популяцией высокой численности, дальнейший рост которой ограничивается «емкостью среды». Показано, что интенсивный промысел на протяжении 9 лет практически не привел к ожидаемому улучшению показателей состояния популяции, что объясняется недоучетом численности популяции. Отмеченные изменения упомянутых показателей отражают внутривидовые процессы, направленные на регуляцию численности популяции, слабо связаны с трофическим фактором и сокращением плотности популяции. Численность байкальской нерпы росла вплоть до конца 1980-х гг., несмотря на интенсивную промысловую нагрузку, усугубленную негативными последствиями, вызванными необычно ранним исчезновением ледового покрова в 1981 г. Сделан вывод о нецелесообразности возобновления промысла байкальской нерпы в промышленных масштабах с целью регуляции ее численности. Отмечен низкий уровень (если не полное отсутствие) биологического обоснования обсуждаемой инициативы.

Ключевые слова: байкальский тюлень, емкость среды, саморегуляция численности, промысел, научно-производственный эксперимент

Для цитирования: Петров Е.А. Байкальская нерпа (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Phocidae). 1. Результаты эксперимента по увеличенному промысловому изъятию (ретроспективная оценка) // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 787–804. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-787-804. EDN: NWIYZC.

Original article

Baikal seal (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Phocidae). 1. Results of the experiment on heightened commercial withdrawal (retrospective evaluation)

Evgeny A. Petrov

Baikal Museum, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences
Akademicheskaya Str. 1, Listvyanka 664520, Russia

D.Biol., principal researcher, evgen-p@yandex.ru, ORCID 0000-0001-8976-8291

* Петров Евгений Аполлонович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, evgen-p@yandex.ru, ORCID 0000-0001-8976-8291.

Abstract. Dynamics of the main parameters of the Baikal seal population (age and sex structure, size and weight indices, reproductive activity) in the years of experiment with heightened commercial withdrawal of the seals (1977–1985) is analyzed on the base of primary field data collected during the spring hunting. The problem of natural limitation for the population abundance is discussed for the case when further growth is limited by carrying capacity of the habitat. The observed changes of age, sex, size, and reproductive parameters reflected intrapopulation processes of the abundance regulation, weakly associated with trophic and density factors. Despite intensive commercial load and negative consequences of unusually early ice melting in 1981, the number of Baikal seal grew until the late 1980s. The withdrawal did not lead to expected improvement of the population status that was explained by underestimation of the stock. Low level (or complete absence) of biological substantiation for the experiment is noted.

Keywords: Baikal seal, carrying capacity, population self-regulation, commercial hunting, experiment on population dynamics

For citation: Petrov E.A. Baikal seal (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Phocidae). 1. Results of the experiment on heightened commercial withdrawal (retrospective evaluation), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 787–804. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-787-804. EDN: NWIYZC.

Введение

Байкальская нерпа *Pusa sibirica* Gm. — эндемичный пагетодный вид настоящих тюленей, обитающий в глубоководном пресноводном озере в центре Евразии. Этот тюлень завершает трофическую цепь водоема и служит индикатором состояния экосистемы оз. Байкал [Пастухов, 1973, 1993; Пастухов, Гладыш, 1981], поэтому является одним из основных объектов современного биомониторинга*. В настоящее время популяцию байкальской нерпы можно назвать если не процветающей, то, во всяком случае, не проблемной. В Красном списке видов, находящихся под угрозой исчезновения МСОП (The IUCN Red List of Threatened Species), ее состояние определено как наименее опасное [Goodman, 2016]. В этом документе перечислены угрозы для популяции, включая изменения климата и загрязнения среды, но все они не носят критического характера.

Большая численность популяции — один из показателей благосостояния вида, однако именно она стала причиной беспокойства. В последние годы в прессе широко обсуждался вопрос о необходимости возобновления промысла байкальской нерпы. Обосновывают это высокой численностью популяции, якобы превышающей так называемую «емкость среды», а также тем, что нерпа наносит большой вред рыбакам, распугивая омуля и выедавая улов из сетей, и вообще уничтожает омуля. Возобновление промысла должно стать своеобразной санкцией против хищника. Между тем подобная ситуация на Байкале уже была. Прежние исследователи посчитали, что к 1971–1975 гг. численность популяции нерпы выросла настолько, что ее дальнейший рост стал ограничиваться естественной емкостью среды [Гладыш и др., 1984; Пастухов, 1993]. В 1972 г. расчетная численность популяции составляла 75 тыс. [Пастухов и др., 1973], и эту величину еще раньше считали максимально возможным уровнем [Пастухов, 1967]. О достижении «емкости среды» судили по таким признакам, как увеличение возраста первого деторождения у самок, снижение линейно-массовых показателей животных и т.д., т.е. имелось некое биологическое обоснование для подобного вывода и последовавшего в результате предложения о проведении «научно-производственного эксперимента по оценке состояния популяции в условиях увеличенного промыслового изъятия» [Пастухов, 1993, с. 241] (в дальнейшем по тексту НПЭ). Этой мерой предполагалось повысить естественный экологический резерв продуктивности популяции нерпы, привести ее численность к «оптимальной величине» и осуществить переход от промысла к зверобойному (нерпичьему) хозяйству [Пастухов, 1984]. Предложение одобрили

* Государственный доклад «О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2020 году». Иркутск: ФГБУН Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2021. 370 с.

все вышестоящие и контролирующие организации, и эксперимент был осуществлен (1977–1985 гг.). Численность «основного запаса» (особей в возрасте $\geq 1+$ лет) на начало эксперимента оценивалась в 68–70 тыс. [Пастухов, 1993]. На время эксперимента объем официальной ежегодной добычи увеличили в 2–3 раза по сравнению с 1970 гг. (и в 6 раз по сравнению с 1940–1960 гг.). За 9 лет эксперимента официально добыто ≈ 50 тыс. тюленей, а с учетом ННН (незаконная, неподотчетная и неконтролируемая добыча) — не менее 75 тыс. [Пастухов, 1993]. В монографии В.Д. Пастухова [1993] (итоге многолетних работ) отмечено, что НПЭ не замедлил положительным образом отразиться на общем состоянии популяции в 1976–1980 гг., и перечислено, что, собственно, изменилось. Например, произошла стабилизация питания (по доминированию малой голомянки), и уже в 1976–1980 гг. количественные показатели питания стали выше, чем были до НПЭ, но в 1981–1985 гг. — несколько ухудшились, оставаясь лучше исходных. Одновременно весовые характеристики, особенно молодых особей, в 1981–1985 гг. улучшились. Чтобы объяснить это несоответствие, В.Д. Пастухов акцентировал внимание на климатических (ледовых) условиях, которые до эксперимента были якобы неблагоприятными, а в 1976–1985 гг. улучшились. Другой итог НПЭ — в 1981–1985 гг. продолжалось уменьшение количества молодых самок в возрасте 4–10 лет, участвующих в воспроизводстве [Пастухов, 1993], что объяснялось селективностью промысла (как и «постарение» популяции). На наш взгляд, подведенные итоги недостаточно обоснованы и вызывают сомнения.

В современных условиях при декларируемой численности популяции, вдвое большей, чем в начале НПЭ (≈ 130 тыс.), вновь заговорили о достижении предельной емкости среды и необходимости ее регуляции путем возобновления промысла. Однако, в отличие от прежних исследователей, авторы идеи не предоставляют никакого научного обоснования, кроме величины самой численности, определение которой вызывает много вопросов*, не говоря о том, что «емкость среды» — величина непостоянная и неизвестная.

Целью настоящей работы является оценка состояния популяции в годы проведения НПЭ на основе ретроспективного анализа первичных данных, собранных А.П. Гладышем в те годы, и дискуссия о целесообразности возобновления промысла байкальской нерпы для сокращения ее численности.

Материалы и методы

Основой для работы послужили первичные данные полевых сборов за 1970–1985 гг., хранящиеся в фондах СибрыбНИИПроект (ныне ОАО Востсибрыбцентр, г. Улан-Удэ). Материалы были собраны и обработаны (определение пола, размера, возраста и т.п.) сотрудниками лаборатории сырьевых ресурсов названного института под руководством А.П. Гладыша. Использовались традиционные методики, в частности индекс беременности (%) определяли непосредственно по наличию плода (осенью), возраст взрослых особей — по годовым кольцам на цементе клыков на окрашенных поперечных срезах (зуб предварительно декальцинировали), а у нерп до 6+ лет — по годовым сегментам когтей [Пастухов, 1993; Amano et al., 2000]. Первичные материалы собирались параллельно со сборами, проводимыми экспедициями Лимнологического института (г. Иркутск): в те же сроки и в тех же местах, но при сотрудничестве с другими бригадами официальных нерповщиков. Подавляющее большинство данных А.П. Гладыша оставались неопубликованными.

Мы провели ревизию сохранившихся материалов и их статистическую обработку по стандартным методикам по принятой в наших работах схеме (приводятся в основ-

* Смотрите, например, «Материалы, обосновывающие общие допустимые уловы водных биологических ресурсов в озере Байкал (с впадающими в него реками) на 2021 г. (с оценкой воздействия на окружающую среду)». Улан-Удэ: Байкальский филиал «ВНИРО», 2020. С. 60–73 (<http://baikal.vniro.ru/ru/ob-slush>).

ном средние значения и ошибки средних, $X \pm SE$, а также количество исследованных животных n и максимальное значение того или иного показателя, max). Количество исследованных животных приведено в табл. 1.

Таблица 1

Количество проанализированных байкальских нерп, шт.
(материалы за 1971–1985 гг. собраны А.П. Гладышем, за 1988–1999 гг. — наши данные)

Table 1

Number of analyzed Baikal seals, ind.
(materials are collected by A.P. Gladyshev in 1971–1985 and by the author in 1988–1999)

Определяемые показатели	Годы сбора материалов							
	1971– 1976	1977– 1978	1979– 1980	1982– 1983	1984– 1985	1988– 1990	1991– 1994	1997– 1999
Воспроизводство у самок $\geq 4+$ лет*	–	67	79	92	84	77	54	83
Возраст (структура) у самцов и самок	1426	527	643	589	200	488	417	485
Количество самок	1683	1164		866		488	417	485
В том числе особи $\geq 4+$ лет	518	379		309		197	203	264
Линейно-массовые, самцы самки	607	159	135	197		141	76	80
	718	193	174	263		115	74	81

* Определялось по наличию плода у взрослых самок в осенних выборках.

В отличие от В.Д. Пастухова, использовавшего в своих статьях при анализе возрастные группы 1+...9+, 10+...19+... и 40+...49+ лет, что мы считаем малоинформативным и неверным (например, в группу 1+...9+ лет попадают и молодые, и неполовозрелые, и часть взрослых особей), мы группируем животных по биологически обоснованным возрастным группам [Петров и др., 1997]: молодые животные 1+...3+ лет; возраст полового созревания — 4+...6+ лет*; взрослые, подразделенные на зрелых — 7+...12+ лет, пожилых 13+...19+, старых 20+...29+ и долгожителей — $\geq 30+$ лет. Последние две группы хотя и включают по 10 когорт и более, но очень малочисленны и по ряду признаков могут считаться однородными.

В работе использованы главным образом данные от животных, добытых с плавающих льдов в мае-июне охотниками-нерповщиками огнестрельным оружием в северной части оз. Байкал, выборки были достаточно объемными и неселективными; добытые многочисленные куматканы (перелинявшие щенки, перешедшие с молочного на самостоятельное питание) в анализе не учитывались. На рисунках и по тексту для сравнения приведены некоторые наши сведения по другим годам (с 1988 г. и позже), в основном опубликованные ранее.

Результаты и их обсуждение

Соотношение самок и самцов (доля самок) до НПЭ в разных возрастных категориях было в пользу самок (различия значимы) (рис. 1), в том числе у взрослой части популяции ($\geq 7+$ лет, $n = 518$, при $p = 0,01$), за исключением долгожителей ($\geq 30+$), что, возможно, объясняется малой выборкой последних ($n = 16$). За годы проведения НПЭ доля самок увеличилась, четче стала просматриваться ее прямая зависимость от возраста: у молодых (1+...3+ лет, $n = 573$) она была достоверно меньше ($0,55 \pm 0,021$), чем у взрослых ($0,62 \pm 0,025$, $n = 379$).

Доминирование самок в популяции байкальской нерпы расценивали как видовой признак, при этом самцы определялись как «ограниченные полигамы» [Пастухов,

* Приведены данные по самкам, у самцов процессы созревания запаздывают на год; следует отметить, что по данным 1960-х гг. $\approx 15\%$ самок в возрасте 6+ лет были неполовозрелыми [Пастухов, 1969], т.е. процесс созревания растягивался минимум на год.

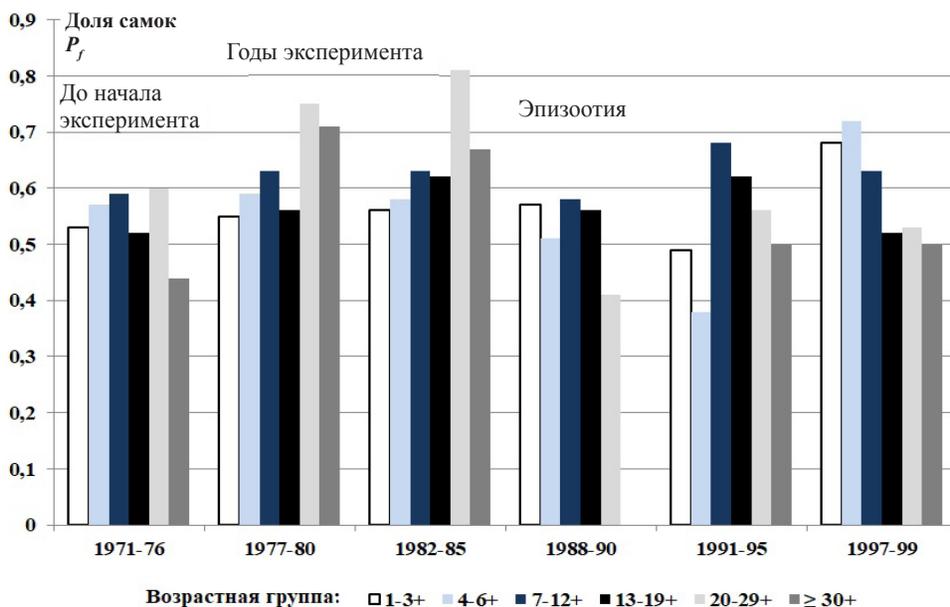


Рис. 1. Доля самок (P_f) у разновозрастных байкальских нерп в разные годы
 Fig. 1. Portion of females (P_f) for Baikal seals of certain ages, by years

1993]. Преобладание самок на протяжении НПЭ и увеличение доли самок с возрастом можно считать положительным феноменом. Последнее связывали с большей продолжительностью жизни самок в связи с повышенной смертностью самцов. Однако их высокую смертность объясняли странной причиной: самцы, «много сил отдавшие гону, а затем приступившие к смене волосяного покрова», якобы погибали от «солнечного перегрева на последних льдах» [Пастухов, 1993, с. 19–20]*. Только в годы эпизоотии (пик осень-зима 1987–1988 гг.) и массовой гибели животных, которая, возможно, имела селективный характер [Петров, 2000], количество самок заметно уменьшилось, в том числе среди старых особей (рис. 1).

Возрастная структура популяции. До НПЭ популяция в целом была очень молодой — более 50 % ее численности составляли особи в возрасте 1+...3+ лет (рис. 2). Средний возраст самцов ($5,20 \pm 0,21$ года, $n = 770$, max 33+) и самок ($5,40 \pm 0,19$, $n = 909$, max 37+) не различался. Среди самок ($n = 928$) 17 % численности приходилось на созревающих особей (4+...6+ лет), 23 % составляли зрелые животные (7+...12+ лет), и всего 9 % — пожилые, старые и долгожители (рис. 2), т.е. воспроизводство популяции обеспечивали 32 % численности самок. Структура самцов была еще моложе (рис. 2), среди них заведомо взрослых ($\geq 7+$ лет) было всего ≈ 29 %.

За годы проведения НПЭ возрастная структура менялась, особенно быстро у самок, и уже в 1977–1978 гг. (и позже, в 1982–1983 гг.) она достоверно отличалась от структуры самцов, о чем свидетельствует двухвыборочный анализ полных возрастных рядов 1+...35+ лет. Но изменения у самцов и самок были однонаправленные: популяция «старела» (рис. 2), однако даже крайние значения до НПЭ и в его конце различались недостоверно (за исключением самцов в 1984–1985 гг. — она была достоверно «старше», чем исходная). Особенно большие изменения произошли в 1982–1985 гг.,

* Несколько трупов взрослых самцов, лежащих на плавающих льдинах, мы, действительно, находили во время лодочного промысла в конце 1970-х гг. Издали звери выглядели крепко спящими (по ним даже стреляли). При осмотре признаков насильственной смерти не обнаружили, у зверей наступало трупное очождение, но подкожный жир оставался сильно гиперемированным. Эти находки послужили основой для вывода В.Д. Пастухова, который, конечно, не соответствует действительности хотя бы потому, что такие находки за 30 лет больше не повторялись.

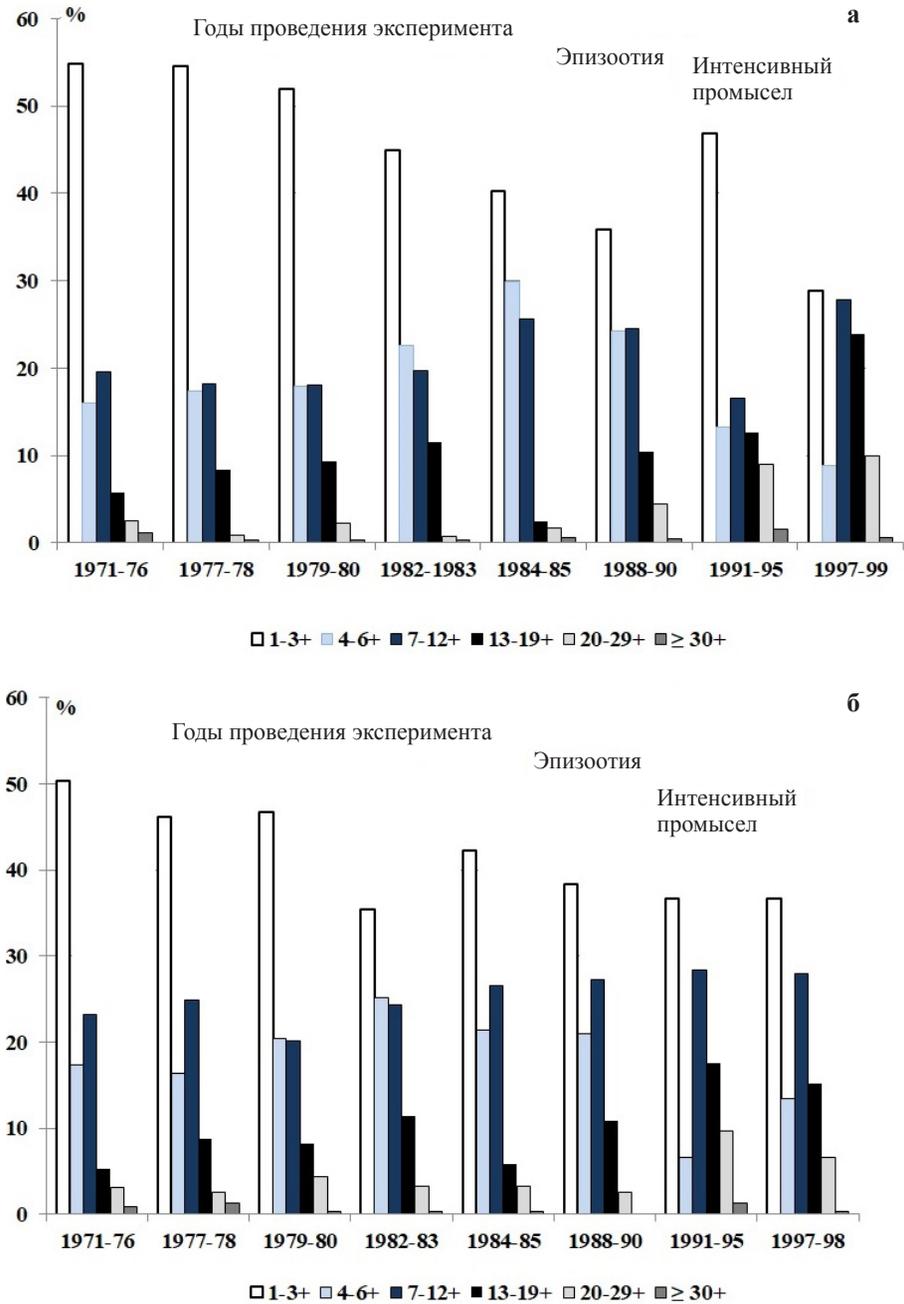


Рис. 2. Динамика возрастной структуры самок (а) и самцов (б) до начала, во время эксперимента и после его завершения

Fig. 2. Dynamics of age structure for females (а) and males (б) of Baikal seal before the experiment, during the experiment, and after the experiment completion

т.е. спустя 5 лет после начала интенсивного промысла. Средний возраст самок достоверно ($p = 0,01$) увеличился уже в начале НПЭ, составив в 1977–1980 гг. $6,30 \pm 0,23$ года ($n = 694$, max 34+). У самцов он достоверно ($p = 0,05$) увеличился только в 1981–1985 гг. (до $5,90 \pm 0,29$ года, $n = 303$, max 32+).

Отмеченное «постарение» популяции в целом соответствует прежним выводам, согласно которым средний популяционный возраст нерп в 1976–1980 гг. увеличился на 10,8 %, в 1981–1985 гг. — на 31,0 % (по сравнению с 1971–1975 гг.) [Пастухов, 1993].

Уточним, что в регламентирующих документах существовало ограничение по возрасту добываемых животных (половину лимита должны были составлять разновозрастные животные, вторую половину — куматканы). На практике обычно больше добывалось куматканов, поэтому доля молодых животных в популяции неизбежно сокращалась. Случалось, что план выполняли за счет добычи тысяч разновозрастных особей. В цитируемой монографии В.Д. Пастухова [1993, с. 18–19] можно прочесть о том, что феномен «постарения» популяции «фактически отсутствовал в 1961–1970 гг.» и «стал наблюдаться значительно раньше (с 1966–1970 гг.), ...хотя и не носил столь резко выраженного характера, как в 1981–1985 гг.». Постарение популяции расценивалось как нежелательное явление, однако, начиная НПЭ по увеличению объема промыслового изъятия нерпы в 3 раза и при значительном изъятии молодняка, ее «омоложения» ожидать было трудно. Для самок байкальской нерпы пострепродуктивный возраст не установлен [Пастухов, 1993], поэтому преобладание взрослых особей у такого долгоживущего вида, как байкальская нерпа, позволяет увеличить темп воспроизводства популяции (отношение численности репродуцирующих самок к численности популяции). Это преимущество в какой-то мере обнуляется сокращением пополнения репродуктивной части популяции. Выходя за рамки нашей работы, отметим, что после эпизоотии популяция выглядела еще более «постаревшей».

Воспроизводство популяции. До начала НПЭ все самки репродуктивного возраста ($\geq 4+$ лет) активно участвовали в воспроизводстве популяции (рис. 3). Почти половина молодых самок (4+...5+) приносили щенков (яловость 48 %), что позволяло при относительно высокой яловости взрослых самок (23 %) поддерживать удельную рождаемость на уровне ≈ 24 % [Петров, Гладыш, 2000]. Особенно высокой была репродуктивная активность молодых особей (4+...6+ лет), вклад которых в 1970 г. в удельную рождаемость ($m_x C_x$, где m_x — плодовитость самки возраста x , C_x — доля самок возраста x) составлял 42,5 % (рис. 4). Оставшуюся часть приплода приносили самки в возрасте $\geq 7+$ лет.

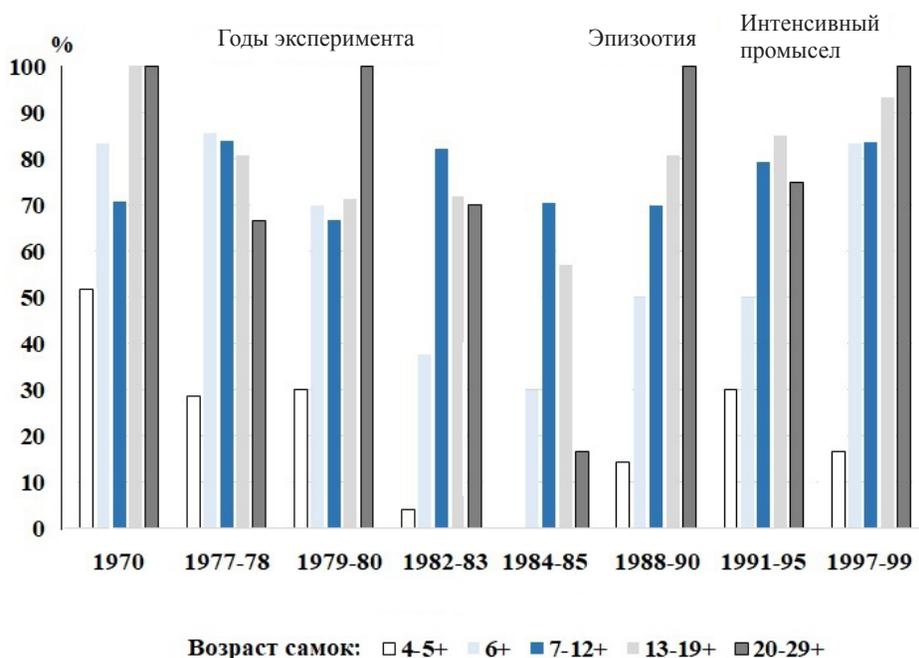


Рис. 3. Динамика индекса беременности (%) самок разных возрастных групп до начала, во время проведения (1977–1985 гг.) и после завершения эксперимента

Fig. 3. Dynamics of the pregnancy index (%) for certain age groups of Baikal seal females before the experiment, during the experiment (1977–1985), and after the experiment

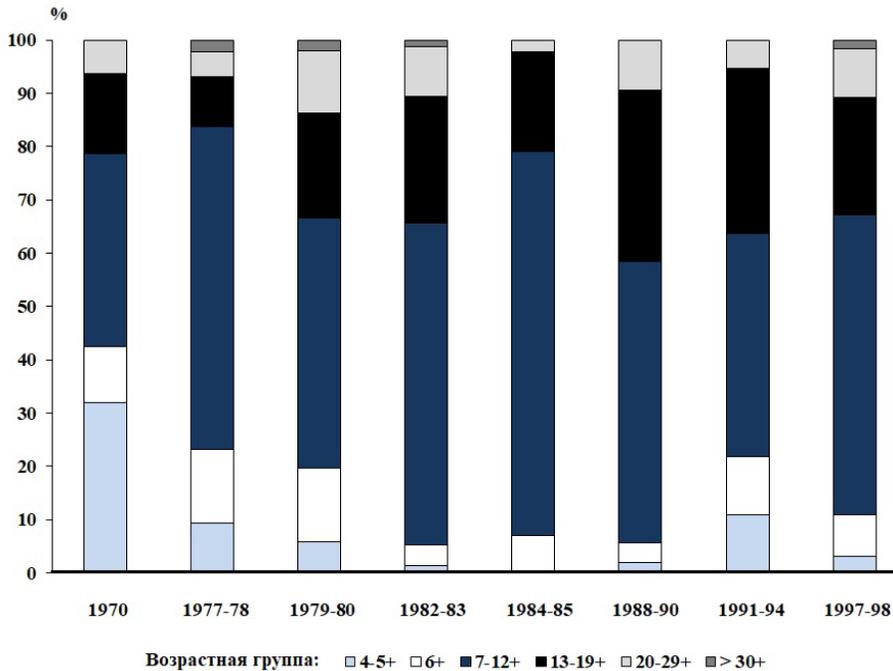


Рис. 4. Вклад самок разного репродуктивного возраста в воспроизводство популяции байкальской нерпы до начала (1970 г.), во время проведения (1977–1985 гг.) и после завершения эксперимента

Fig. 4. Contribution of Baikal seal females to reproduction of population before the experiment (1970), during the experiment (1977–1985), and after the experiment, by reproductive ages

С началом эксперимента произошли значительные изменения. В 1977–1978 гг. плодовитость самок возраста 4+ и 5+ лет понизилась настолько, что при той же относительной численности (рис. 4) их роль в воспроизводстве сократилась с 32 до 9 %, и основная нагрузка легла на самок возрастной группы 7+...12+ лет (рис. 4), несмотря на то что яловость этих самок была довольно большой (рис. 3), они приносили около 60 % численности приплода, а не 36 %, как было в 1970 г. (рис. 4).

Средний возраст плодоносящих самок увеличился с $9,10 \pm 0,79$ лет (1970 г., *lim* 4+...27+ лет, $n = 47$) до $12,0 \pm 0,91$ года в 1979–1980 гг. (*lim* 5+...34+ лет, $n = 52$). Он оставался таким же следующие два года ($n = 76$), но в 1984–1985 гг. уменьшился до $10,0 \pm 0,54$ (*lim* 5+...23+ лет, $n = 44$).

Таким образом, в начале НПЭ 4-летние самки не приносили потомство, а среди 5+- и 6+-летних самок созревала незначительная часть. В 1984–1985 гг. у самок возрастной группы $\geq 7+$ лет яловость увеличилась до 40 %, и воспроизводство популяции на 72 % обеспечивали самки возраста 7+...12+. Видно, что репродуктивная активность самок на протяжении НПЭ претерпела наибольшие изменения. Они выразились в сокращении доли молодых самок в воспроизводстве популяции не только за счет увеличения их яловости, но и по причине сокращения относительной численности самок этого возраста («постарение»). Как следствие, с 1979–1980 гг. репродуктивная нагрузка от 4–5-летних самок (при относительно высокой их численности, см. рис. 1) постепенно перешла к старшим особям (рис. 3). В 1982–1983 гг. 4+...5+-летние самки почти не участвовали в воспроизводстве (яловость до 100 %), а яловость 6+-летних самок составляла 63 %, и в дальнейшем они тоже перестали приносить потомство. В 1982–1985 гг. основная нагрузка легла на старших самок (рис. 3, 4).

Более позднее половое созревание самок можно связать с замедлением физического роста самок в начале жизненного пути. При этом самую задержку роста самок в 1976–1985 гг. трудно объяснить недостатком пищевых ресурсов, особенно с учетом

динамики массы жира. Представляется, что явно в хороших кормовых условиях в организме тюленей интенсивно синтезируется жировая ткань, ее масса достигает больших значений, но это мало влияет (или вовсе не влияет) на скорость полового созревания, которая замедляется. Задержка роста и полового созревания животных является одним из проявлений саморегуляции численности популяции, механизм «включения» которого неизвестен.

Однако и в начале НПЭ отмечены значительные изменения, наступившие в результате каких-то неизвестных событий между 1970 и 1978 г. В эти годы численность популяции росла [Пастухов, 1993], это и отразилось на сроках полового созревания самок (как одного из механизмов регуляции численности популяции), что свидетельствует о высокой численности популяции. В конце НПЭ индекс яловости самок репродуктивного возраста составлял 30 % (уменьшилась их плодовитость), но, поскольку относительная численность самок этой возрастной группы выросла с 69 до 87 %, рождаемость в популяции даже увеличилась (> 28 %) [Петров, Гладыш, 2000].

Линейно-массовые показатели. Как менялась масса тела (МТ), масса жира (МЖ) и другие показатели нерпы в годы проведения НПЭ, в кратком виде показано в табл. 2. Непосредственно перед началом НПЭ (1974–1976 гг.) рассматриваемые индексы продолжали уменьшаться по сравнению со значениями 1971–1973 гг., что, наверное, было следствием уменьшения обеспеченности пищей в результате либо высокой численности популяции, либо уменьшения количества рыбы, либо того и другого вместе. Однако у самок и самцов были различия (табл. 2). У самок в возрасте до 4+ лет средние годовые привесы МТ достоверно уменьшились, а судя по уравнениям регрессии (табл. 3, графики не приводятся), заметные негативные изменения происходили у молодых, созревающих и почти не участвующих в размножении самок (у особей 1+...10+ лет), а у самцов — только до 6+-летнего возраста. У самцов, напротив, средние годовые привесы МТ достоверно увеличились, особенно у особей 1+...4+ лет, достигнув максимальных значений.

В эти годы «взрослой» массы (60 кг) самки достигали в возрасте 23+ лет (по сравнению с 18+ в 1971–1973 гг.), а самцы — в возрасте 16+ лет (что всего на 2 года позже, чем в предыдущие годы).

Динамика МЖ* в сравниваемые периоды иная. У самок средняя МЖ уменьшилась, причем у молодых самок (1+...4+ лет) достоверно ($p = 0,05$). У самцов в целом можно говорить лишь о тенденции к понижению МЖ, но у неполовозрелых особей она все же стала меньше, чем была в 1971–1973 гг.

Во многом разнонаправленная динамика интерьерных индексов у самок и самцов свидетельствует о том, что в 1974–1976 гг. взрослым самцам питания вполне хватало и они, в отличие от взрослых самок, продолжали набирать массу, а взрослые самки, скорее всего, испытывали недостаток пищи, чтобы поддерживать прежнюю форму, но они, конечно, не голодали, учитывая различную стратегию питания взрослых самцов и самок [Петров, Смирнова, 2008].

В следующие четыре года (1977–1978 и 1979–1980) у самок сохранялась прежняя динамика главных индексов (по сравнению со значениями до НПЭ) (табл. 2). У самцов динамика немного сложнее (разная у разновозрастных особей) (табл. 2), но и у них тенденция изменений та же. Как итог, 60-килограммовой массы самцы стали достигать заметно позже (в 1979–1980 гг. в возрасте 20+ лет). Примечательно, что весовой рост байкальской нерпы останавливается приблизительно в возрасте 20 лет, когда масса тела достигает 60 кг и исчезают различия в асимптотической массе тела самцов и самок [Amano et al., 2000]. Только в 1981–1984 гг. у самцов и самок МТ стала увеличиваться, а МЖ значительно увеличилась (табл. 2), и тем не менее они были заметно меньше, чем до начала НПЭ. Эти показатели превзошли начальные значения только в годы

* Имеется в виду так называемая хоровина (это шкура + подкожный жир, кг), отношение массы жира к массе тела, выраженное в процентах — упитанность.

Динамика основных линейно-массовых параметров байкальской нерпы до и во время научно-промыслового эксперимента (по: [Петров, 2003], с изменениями, достоверные различия помечены*)

Table 2

Dynamics of the main size-weight parameters for Baikal seals before and during the experiment (after: [Petrov, 2003], with changes marked by asterisk)

Пол	МТ, кг	МЖ, кг	Упитанность, %	Зоологическая длина тела, см	Возраст (МТ 60 кг)
До начала НПЭ (сравнение 1974–1976 с 1971–1973 гг.)					
Самки	Уменьшилась* у всех особей	Уменьшилась* у всех особей	Осталась высокой	Уменьшилась у всех (особенно у особей < 10+ лет)	23+
Самцы	Уменьшилась у особей 1+...7+ лет; увеличилась у особей ≥ 8+ лет	Уменьшилась у особей 1+...7+ лет; не изменилась или увеличилась у особей ≥ 8+ лет	Оставалась высокой	Не изменилась* у 1+...7+ лет; увеличилась у взрослых	16+
Изменения за первые два года НПЭ (сравнение 1977–1978 с 1974–1976 гг.)					
Самки	Продолжала уменьшаться, особенно у ≥ 7+...8+ лет	Не отличалась* (осталась пониженной)	Оставалась высокой	Продолжала уменьшаться (особенно у неполовозрелых)	После 25+
Самцы	У всех не менялась*	Не отличалась/превышала у всех возрастов	Оставалась высокой	Увеличилась, у особей ≥ 3+ лет, стала max с 1971 г.	16+
За третий и четвертый года НПЭ (сравнение 1979–1980 с 1974–1976 гг.)					
Самки	Уменьшилась* у особей 1+...5+ лет, но увеличилась у ≥ 6+...7+ лет	Уменьшилась у 1+...5+ лет, у старших — увеличилась с возрастом	Увеличилась у всех до значений 1971–1973 гг.	Продолжала уменьшаться* у особей всех возрастов	22+
Самцы	Уменьшилась у всех, особенно у взрослых	Уменьшилась у молодых, у старших — увеличилась; годовые приросты не изменились	Увеличились у особей всех возрастов	Уменьшилась у всех особей	20+
За пятый–восьмой года НПЭ (сравнение 1981–1984 с 1974–1976 гг.)					
Самки	Уменьшилась у 1+...5+ лет, у ≥ 8+ лет — увеличилась	Увеличилась у 1+ и 2+ лет, оставаясь ниже исходных значений, у взрослых — увеличилась (> чем в 1971–1976 гг.); привесы у всех max за 1971–1980 гг.	Увеличилась у всех	Уменьшилась* у 1+...4+ лет, у взрослых — увеличилась; у особей ≥ 9+ max с 1971 г.	19+
Самцы	Увеличилась, оставаясь меньше* исходной	Резко увеличилась, у ≥ 5+ лет max для 1971–1976 гг. (но у 1+ и 2+ лет — меньше исходной); у всех увеличился прирост (max за 1971–1980 гг.)	Увеличилась у всех	Не изменилась у взрослых, у 1+...7+ лет уменьшилась	18+

эпизоотии, и особенно в 1991–1995 гг. [Петров, 1999] (табл. 3), когда добывали очень много зверей (в том числе процветали ННН).

Упитанность тела (%) у всех животных оставалась на протяжении НПЭ высокой и в целом не уступала таковой предшествующих лет (а у самцов она была даже несколько выше). Упитанность самок и самцов в 1981–1984 гг. даже недостоверно превышала

Таблица 3

Коэффициенты регрессии уравнения $Y = aX^b$, описывающего зависимость массы тела (МТ, кг), подкожного жира (МЖ, кг) и длины тела (ДТ, см) байкальской нерпы от возраста (T , г.) по весенним данным 1971–2000 гг.

Table 3

Regression coefficients for $Y = aX^b$ equations describing the Baikal seals body weight (МТ, kg), subcutaneous fat amount (МЖ, kg), and body length (ДТ, cm) dependence on age (T , year), on the data collected in springs of 1971–2000

Коэффициент	МТ/Т	МЖ/Т	ДТ/Т	МТ/Т	МЖ/Т	ДТ/Т
	Самки			Самцы		
До начала НПЭ 1971–1973 гг.						
<i>a</i>	20,82	10,98	96,38	21,50	11,35	97,32
<i>b</i>	0,369	0,356	0,120	0,357	0,292	0,134
1974–1976 гг.						
<i>a</i>	18,65	9,99	93,39	19,38	10,29	94,83
<i>b</i>	0,371	0,349	0,129	0,408	0,330	0,150
Первые два года НПЭ, 1977–1978 гг.						
<i>a</i>	18,80	10,68	91,99	19,50	10,80	96,19
<i>b</i>	0,357	0,320	0,135	0,406	0,323	0,143
Третий-четвертый годы НПЭ, 1979–1980 гг.						
<i>a</i>	17,19	8,89	91,40	17,82	9,30	93,50
<i>b</i>	0,408	0,41	0,133	0,402	0,364	0,148
Пятый-восьмой годы НПЭ, 1981–1984 гг.						
<i>a</i>	16,11	8,89	87,90	17,69	9,79	92,00
<i>b</i>	0,450	0,444	0,160	0,432	0,389	0,161
Эпизоотия 1988–1990 гг.						
<i>a</i>	18,71	9,98	90,40	19,68	11,19	92,12
<i>b</i>	0,388	0,37	0,134	0,382	0,315	0,145
Интенсивный промысел 1991–1995 гг.						
<i>a</i>	22,90	13,28	95,54	24,07	14,22	97,69
<i>b</i>	0,312	0,290	0,112	0,317	0,224	0,125
Начало ограничения промысла 1997–2000 гг.						
<i>a</i>	20,76	10,82	93,70	21,50	11,70	95,35
<i>b</i>	0,334	0,342	0,111	0,319	0,249	0,115

Примечание. Коэффициенты регрессии: *a* — численно равен индексу в возрасте 1+; *b* — наклон, показывающий скорость роста индекса у особей в возрасте от 1+ до 10+ лет; достоверность аппроксимации (r^2) везде не менее 0,99 (не указана).

исходные значения, но за счет чего это происходило, не совсем понятно, поскольку этот индекс определяется динамикой двух переменных (МТ и МЖ), нередко разнонаправленной. Без учета подкожного жира асимптотическая масса «ядра» тела у самцов больше, чем у самок, примерно на 10 кг [Amano et al., 2000].

Очень консервативный индекс зоологическая длина тела. У самок длина менялась медленнее, чем МТ, но в 1979–1980 гг. самки были мельче, чем их ровесницы до эксперимента. Длина тела самцов всех возрастов тоже заметно уменьшалась: сначала у созревающих особей (4+...6+ лет в 1977–1978 гг.), позже — у особей всех возрастов (в 1979–1980 гг.). Самцы до возраста полового созревания (7+ лет) оставались мельче, чем до НПЭ и в 1981–1984 гг. (см. табл. 2). Линейный рост байкальской нерпы продолжается, по крайней мере, еще 10 лет после достижения половой зрелости, и асимптотическая длина тела у самцов (138,5 см) значимо больше, чем у самок (127,3 см) [Amano et al., 2000].

По представленным материалам видно, что уменьшение массовых и линейных показателей, во-первых, до 1976 г. проявилось не во всей популяции — оно не затронуло взрослых самцов, у которых падение этих индексов произошло позже, в годы

проведения НПЭ (в 1979–1980 гг.); во-вторых, в годы НПЭ линейно-массовые индексы у самок продолжали падать. Только в 1981–1984 гг. отмечено их увеличение как у самцов, так и у самок, но хотя масса жира даже превзошла значения 1971–1973 гг., общая МТ оставалась ниже исходных значений. Кроме того, у самцов динамика рассматриваемых индексов запаздывала во времени примерно на 3–5 лет по сравнению с самками. Вероятно, причины половых различий кроются в разной физиологии самцов и самок, в разных энергетических затратах и неодинаковой пищевой активности самцов и самок разного возраста [Петров и др., 2007; Петров, Смирнова, 2008]. Только к концу НПЭ пришло в «норму» соотношение длины и массы тела, массы жира, характерное для самцов и самок.

По одним литературным данным заметное повышение «весовых характеристик у животных, особенно первых четырех годовичных групп животных» произошло в 1981–1985 гг. (по сравнению с таковыми 1976–1980 гг.*) [Пастухов, 1993, с. 243]. По другим — МТ у нерп в возрасте 1+...4+ лет уменьшилась в 1976–1980 гг. (по сравнению с периодом до начала НПЭ) и в 1981–1983 гг. различия стали достоверными [Гладыш и др., 1984].

«Емкость среды». Когда говорят о «емкости среды», обычно имеют в виду трофический аспект [Гладыш и др., 1984; Пастухов, 1987, 1993], поскольку если возникает недостаток пищи, это должно отражаться на физических параметрах животных, в первую очередь молодых (растущих). Как сказано выше, уменьшение линейно-массовых показателей до НПЭ было одним из критериев достижения популяцией «емкости среды» [Пастухов, 1993]. Но еще раньше, с 1940 по 1970 г., по мнению В.Д. Пастухова [1987], численность нерпы способна была увеличиться почти на 30 тыс. голов, т.е. могла приблизиться к уровню емкости среды. «Емкость среды» в данном случае определялась по состоянию рыбных ресурсов озера — весьма сомнительная оценка. Уже во время проведения НПЭ на основании продолжающегося падения массовых индексов у молодых байкальских нерп был сделан вывод [Гладыш и др., 1984, с. 108], что ее популяция достигла «пределов максимальной емкости ее экологической ниши в экосистеме Байкала», а это «однозначно указывает на необходимость увеличения промыслового изъятия ее минимум до 8 тыс. голов в год». О недостатке пищи не говорится, но по контексту трофический фактор подразумевается. Заметим, что по данным тех же исследователей на тот момент общая численность популяции байкальской нерпы (т.е. особей в возрасте $\geq 0+$ лет) составляла 81624 особи.

Однако необходимо учитывать, что биомасса и численность основных пищевых объектов нерпы, а это главным образом два вида короткоциклических голомянок (Comerphoridae), за время эксперимента могли неоднократно и существенно меняться [Стариков, 1977], и даже их сезонные колебания могут быть значительными [Нагорный, 1983]. Таким образом, исключать возможность возникновения временного дисбаланса в системе «хищник–жертва» нельзя, но и отмечаемое в отдельные годы расширение видового состава пищи нерп [Петров, 2003] свидетельствует только о возможном недостатке главных объектов питания (голомянок). В этом случае голомянки, «урожайность» которых опять-таки быстро меняется, успешно замещаются другими видами рыб [Пастухов, 1993; Петров, Смирнова, 2008].

Примечательно, что отрицательные симптомы, послужившие обоснованием к проведению НПЭ, в дальнейшем стали объяснять не столько кормовой емкостью среды, сколько годовыми особенностями раннего освобождения Байкала ото льда, отсюда ненормальным прохождением важнейших биологических циклов (линька, нагул, эмбриогенез) и некоторой структурной перестройкой популяции в последнее десятилетие [Пастухов, 1993]**. Другими словами, трофическая емкость среды оказалась ни при

* Непонятно, почему автор сравнивает с начальным периодом НПЭ, а не с исходным.

** Очевидно, имеются в виду 1965–1975 гг. В 1970–1980-е гг. существенного изменения ледового режима еще не наблюдалось, поэтому 1981 г., когда лед на Байкале исчез на 12–14 дней раньше обычных сроков, и был назван «экстремальным» в жизни нерпы [Пастухов, 1993].

чем, а проведение НПЭ было вызвано иными мотивами, на наш взгляд, интересами добывающих организаций, в частности колхоза «Победа» (ныне не существующего), с которым у «науки» были тесные связи.

Заметим, что НПЭ оказался «не чистым» — в его течение вмешались события 1981 г. Тогда из-за необычно раннего (для тех лет) потепления и исчезновения льда годовой цикл нерпы нарушился, что имело серьезные негативные последствия [Пастухов, 1993]. В частности, осенью 1981 г. отмечали очень высокую яловость, точнее большое количество небеременных самок* (91 % у 4+...5+-летних, 89 — у 6+-леток, и 70 у самок в возрасте $\geq 7+$ лет, а в целом — 74 %) [Петров, 2003]. Только за счет этого популяция на следующий год не досчиталась порядка 15 тыс. голов молодняка, поэтому, чтобы выполнить план, нерповщики весной 1982 г. недостающих куматканов заменили на разновозрастного зверя. Ситуация с яловостью быстро нормализовалась, и уже в 1982–1983 гг. у самок в возрасте $\geq 7+$ лет она составляла 22 % (какой была до начала НПЭ).

Численность популяции (по истории вопроса см. сообщение 2). Возникает вопрос, при какой численности популяции по косвенным признакам определялось, что численность достигла емкости среды? По нашей оценке, в 1960–1970-е гг. популяция росла более быстрыми темпами, чем предполагалось, и на начало НПЭ ее численность была не менее 100 тыс. голов [Петров и др., 1997]. Проведенные по первичным материалам учетов приплода в 1972 и 1980 гг. и по тогдашним показателям репродукции и половозрастной структуры (по материалам А.П. Гладыша) расчеты дали даже более высокие значения — соответственно 124 и 121 тыс. особей [Петров, 2008а]. Численность популяции ($\geq 1+$ лет) оставалась высокой до конца 1980-х гг., и в 1988 г. (на пике эпизоотии) она оценивалась в 115 тыс. [Вспышка чумы..., 1992]. Только после массовой гибели животных от чумы плотоядных (1987–1989 гг.), протекающей на фоне непрекращающегося промысла (!), численность нерпы, вероятно, сократилась и стабилизировалась примерно на уровне 100 тыс. [Петров, Гладыш, 2000]. Такую динамику показывает и тот факт, что, несмотря на предупреждение об опасности дальнейшего сохранения промысла в объемах 1976–1985 гг. [Пастухов, 1993], после окончания НПЭ годовые лимиты добычи (позже — объемы допустимого улова, ОДУ) оставались на уровне 6–8 тыс. голов [Петров, 2007, 2008б] без видимых негативных последствий для популяции.

Примечательно, что современные научные сотрудники, занимающиеся мониторингом популяции байкальской нерпы, намеренно или по незнанию дают неверную информацию, и мы не смогли пройти мимо этого. Так, в Материалах к прогнозу ОДУ на 2024 г.**, которые проходят общественные слушания, констатируется, что поскольку «молодняк не несет никакой репродуктивной нагрузки, т.е. не участвует в размножении», «добыча неполовозрелых молодых зверей оказывает на состояние популяции байкальской нерпы наименьшее воздействие, в отличие от промысла взрослых особей...», и далее: «Данное положение послужило в 70–80-х гг. прошлого века *основанием для введения запрета промышленной добычи разновозрастного зверя*» (с. 80–81, курсив наш). Это сказано о годах проведения НПЭ — расцвета нерпичьего промысла! Двумя страницами раньше утверждалось, что введение запрета на промышленную добычу нерпы не было связано с ухудшением состояния ее популяции (что верно), а обусловлено продолжительным (1998–2005 гг.) периодом, когда не проводился учет численности пополнения. Очевидно, речь идет о другом периоде, однако, если быть

* За летнее время у части беременных самок произошли резорбция плодов, выкидыши [Пастухов, 1993].

** Материалы, обосновывающие общие допустимые уловы водных биологических ресурсов в озере Байкал (с впадающими в него реками) на 2024 г. (с оценкой воздействия на окружающую среду). Улан-Удэ: Байкальский филиал «ВНИРО», 2023. С. 68–81 (<http://baikal.vniro.ru/ru/ob-slush>).

точным, то полный учет не проводился с 1998 по 2014 г. (см. сообщение 2), но не это было причиной запрета.

Однако в конце 1990-х гг., в условиях полной бесконтрольности промысла и разгула браконьерства (и в целом ННН), мы сочли ситуацию опасной и при отсутствии биологических предпосылок по нашей инициативе были предприняты меры по защите популяции. Сначала была запрещена добыча разновозрастного зверя (с 1999 г.), что на практике означало отмену осеннего сетного лова и значительное ограничение весеннего ружейного промысла, а с 2000 г. был вдвое сокращен ОДУ (до 3000–3500 особей) [Петров, 2008б].

Примечательно, что в «нулевые» годы экспертная комиссия государственной экологической экспертизы (Минприроды РФ, г. Москва) весьма рьяно «защищала» нерпу, не соглашаясь даже с научным обоснованием ОДУ в количестве 3500 особей (!). Кончилось это тем, что промышленную добычу байкальской нерпы в 2009 г. запретили* без каких-либо серьезных обоснований, а на наш взгляд исключительно под тогдашним давлением Greenpeace. С тех пор согласно Правилам нерпу можно добывать либо в целях обеспечения ведения традиционного образа жизни и осуществления традиционной хозяйственной деятельности коренных малочисленных народов Севера, Сибири и Дальнего Востока Российской Федерации, либо в научно-исследовательских и контрольных целях, и ежегодно устанавливаемый ОДУ не превышает 3000 особей.

Заключение

За годы проведения научно-производственного эксперимента по оценке реакции популяции байкальской нерпы на значительно увеличенное промысловое изъятие основные параметры популяции, зависящие от ее плотности и удерживающие популяцию в «стационарном состоянии» или быстро возвращающие ее к нему, определенно изменились. Несмотря на многолетнюю ежегодную добычу порядка 10 тыс. особей (официальный промысел + ННН), ожидаемой мобилизации репродуктивной активности и повышения естественного экологического резерва продуктивности популяции ради которых НПЭ и затевался, не произошло, а отрицательные симптомы, отмечаемые до его начала, по крайней мере не исчезли, если не усугубились. В частности, продолжилось «постарение» популяции — доля молодых особей сократилась, старших — возросла, а репродуктивная активность самок претерпела значительные изменения (выпадение из воспроизводства молодых самок привело к перераспределению ролей среди старших). Изменения линейно-массовых индексов сначала проявились у самок; самцы оказались консервативнее, тем самым внося долю скепсиса в причины феномена, поскольку одни и те же биотические и абиотические факторы оказывали разное воздействие на динамику интерьерных индексов у самок и самцов, а также у разновозрастных особей. В целом линейно-массовые характеристики нерп четкой динамики не показали, т.е. не всегда оперативно отражали предполагаемое сокращение численности популяции. Другими словами, прямой зависимости физических параметров нерпы от сокращения плотности животных на единицу площади акватории/кормового участка не обнаружено, что свидетельствует о том, что «недоедание», возможно, не является первопричиной колебаний линейно-массовых параметров животных. Тем не менее темп роста зверей замедлился, что, вероятно, стало причиной более позднего полового созревания самок (не в 4+...5+, а преимущественно в 6+...7+ лет), и во всех возрастных группах, но особенно в старших, доля самок увеличилась, среди них произошло перераспределение репродуктивной нагрузки.

Если судить по динамике массы тела как интегральной характеристике состояния зверей, то чтобы она изменилась с отрицательной на положительную, как полагают, в

* Правилами рыболовства для Байкальского рыбохозяйственного бассейна (2009 г.); последняя редакция утверждена приказом Минсельхоза России от 24.04.2020 № 226.

ответ на значимое сокращение численности популяции, потребовалось не менее 10 лет интенсивного промысла щенков и разновозрастных нерп, «подкрепленного» негативными последствиями 1981 г. Только в 1988–1990 гг., на фоне затухающей эпизоотии в результате массовой гибели нерп от чумы плотоядных, масса тела молодых особей превзошла значения 1977–1984 гг., приближаясь к «доэкспериментальным» значениям*. Хотя этот феномен можно объяснять двояко, а также говорить о снижении численности или о возникновении временного дисбаланса в системе «рыба–нерпа», на наш взгляд, задержка реакции популяции на столь мощный фактор, как значительное увеличение физического изъятия ее членов, объясняется недооценкой начальной численности популяции.

Анализ материалов за 1970–1985 гг. свидетельствует о том, что, скорее всего, существенного сокращения численности популяции за время проведения НПЭ не случилось, она оставалась большой, и более высокой, чем считали раньше. Последнее обстоятельство и позволило популяции относительно благополучно пережить НПЭ. Сегодняшняя ситуация с намерением возобновить промысел нерпы похожа на историю с НПЭ, чему посвящено второе наше сообщение.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарит коллег, научных сотрудников Байкальского музея, за участие в обсуждении рукописи, а также за критические замечания.

The author is thankful to his colleagues from the Baikal Museum who took part in discussion of the manuscript for their critical comments.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study has no sponsor funding.

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.

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

This article does not contain studies involving humans or animals as subjects of experimental studies. Bibliographic references to all used sources are formatted in accordance with the rules of this edition

The author states that he has no conflict of interest.

Список литературы

Вспышка чумы плотоядных у байкальской нерпы (1987/88 г.) / под ред. М.А. Грачева. — Новосибирск : Наука, 1992. — 71 с.

Гладыш А.П., Пронин Н.М., Жалцанова Д.-С.Д. Многолетние изменения биологических показателей и зараженности байкальской нерпы // Вопросы развития рыбного хозяйства в бассейне оз. Байкал. — Л. : Промрыбвод, 1984. — С. 100–108.

Нагорный В.К. Особенности распределения и продукционная структура голомянок // Динамика продуцирования рыб Байкала. — Новосибирск : Наука, 1983. — С. 6–14.

Пастухов В.Д. Байкальская нерпа // Путь познания Байкала. — Новосибирск : Наука, 1987. — С. 258–266.

Пастухов В.Д. Байкальская нерпа как последнее звено в продукции пелагиали озера // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. — М. : Наука, 1967. — С. 243–252.

* Официальной даты прекращения НПЭ нет; по В.Д. Пастухову [1993] он продолжался с 1976 по 1985 г., но и в дальнейшем объемы промышленной добычи не были скорректированы.

- Пастухов В.Д.** Влияние промысла и морского охотничьего хозяйства на состояние и управление популяцией байкальской нерпы // Морские млекопитающие внутренних водоемов, Балтики и Черного моря. — М. : Наука, 1984. — С. 253–268.
- Пастухов В.Д.** Наступление половой зрелости у самок байкальской нерпы // Морские млекопитающие. — М. : Наука, 1969. — С. 127–135.
- 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.** О роли тюленей в континентальных водоемах (на примере Байкала) // Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах : мат-лы 3-го Всесоюз. лимнолог. совещ. — Листвничное на Байкале, 1973. — Вып. 1. — С. 116–118.
- Пастухов В.Д., Гладыш А.П.** Нерпа как индикатор состояния рыбных ресурсов Байкала // Круговорот вещества и энергии в водоемах : тез. докл. 5-го Всесоюз. лимнолог. совещ. — Иркутск, 1981. — Вып. 3. — С. 150–152.
- Пастухов В.Д., Гладыш А.П., Иванов М.К.** Опыт учета приплода байкальской нерпы // Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах : мат-лы 3-го Всесоюз. лимнолог. совещ. — Листвничное на Байкале, 1973. — Вып. 1. — С. 200–202.
- Петров Е.А.** Байкальская нерпа (эколого-эволюционные аспекты) : дис. ... д-ра биол. наук. — Улан-Удэ : БГУ, 2003. — 364 с.
- Петров Е.А.** Динамика численности популяции и масса тела байкальской нерпы: существует ли связь? // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по мат-лам 5-й Междунар. конф. — Одесса, 2008а. — С. 431–435.
- Петров Е.А.** Нужен ли запрет промысла байкальской нерпы? // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по мат-лам 5-й Междунар. конф. — Одесса, 2008б. — С. 435–439.
- Петров Е.А.** Половозрастная структура, воспроизводство и численность популяции байкальской нерпы (по материалам 1990-х гг.) // Морские млекопитающие Голарктики : мат-лы Междунар. конф. — Архангельск, 2000. — С. 314–317.
- Петров Е.А.** Проблемы эксплуатации популяции байкальской нерпы // Рыб. хоз-во. — 2007. — № 1. — С. 74–77.
- Петров Е.А.** Современное состояние популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Pinnipedia, Phocidae): линейно-весовые характеристики // Зоол. журн. — 1999. — Т. 78, № 9. — С. 1117–1124.
- Петров Е.А., Воронов А.В., Егорова Л.И. и др.** Половозрастная структура и репродуктивный потенциал байкальской нерпы *Pusa sibirica* (Pinnipedia, Phocidae) // Зоол. журн. — 1997. — Т. 76, № 6. — С. 743–749.
- Петров Е.А., Гладыш А.П.** Влияние промысла на популяцию байкальской нерпы (по материалам 1970–1990-х гг.) // Морские млекопитающие Голарктики : мат-лы Междунар. конф. — Архангельск, 2000. — С. 318–322.
- Петров Е.А., Смирнова О.Г.** Питание байкальской нерпы // Рыб. хоз-во. — 2008. — № 3. — С. 53–57.
- Петров Е.А., Смирнова О.Г., Ткачев В.В.** Потребление ценных промысловых видов рыб байкальской нерпой (*Pusa sibirica* Gm., Phocidae, Pinnipedia) // Сибир. экол. журн. — 2007. — Т. 14, № 4. — С. 639–652.
- Стариков Г.В.** Голомянки Байкала : моногр. : — Новосибирск : Наука, 1977. — 95 с.
- Amano M., Miyazaki N., Petrov E.A.** Age determination and growth of Baikal seals (*Phoca sibirica*) // Advances in Ecological Research. — 2000. — Vol. 31. — P. 449–462.
- Goodman S.** *Pusa sibirica*: The IUCN Red List of Threatened Species. 2016. e.T41676A45231738. DOI: 10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41676A45231738.en.

References

- Vspyshka chumy plotoyadnykh u baykal'skoy nerpy* (1987/88) (An outbreak of carnivorous plague in the Baikal seal), Grachev, M.A., ed., Novosibirsk: Nauka, 1992.
- Gladyshev, A.P., Pronin, N.M. and Zhaltanova D.-S.D.,** Longterm changes in biological indicators and infestation of the Baikal seal, in *Voprosy razvitiya rybnogo khozyaystva v bassejne ozera Baykal* (Issues of development of fisheries in the Lake Baikal basin), Leningrad: Promrybvod, 1984, pp. 100–108.
- Nagorny, V.K.,** Peculiarities of distribution and production structure of golomyanok, in *Dinamika produtsirovaniya ryb Baykala* (Dynamics of fish production in Baikal), Novosibirsk: Nauka, 1983, pp. 6–14.

Pastukhov, V.D., Baikal seal, in *Put' poznaniya Baykala* (The path of knowledge of Baikal), Novosibirsk: Nauka, 1987, pp. 258–266.

Pastukhov, V.D., Baikal seal as the last link in the production of the pelagic zone of the lake, in *Krugovorot veshchestva i energii v ozernykh vodoyomakh* (Cycle of matter and energy in lake reservoirs), Moscow: Nauka, 1967, pp. 243–252.

Pastukhov, V.D., Influence of fishing and marine hunting on the state and management of the population of the Baikal seal, in *Morskiye mlekopitayushchiye vnutrennikh vodoyomov, Baltiki i Chornogo moray* (Marine mammals of inland water bodies, the Baltic and the Black Sea), Moscow: Nauka, 1984, pp. 253–268.

Pastukhov, V.D., The onset of puberty in female Baikal seals, in *Morskiye mlekopitayushchiye* (Marine mammals), Moscow: Nauka, 1969, pp. 127–135.

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., On the role of seals in continental reservoirs (using the example of Baikal), in *Mater. 3-go Vsesoyuz. limnol. soveshch. "Krugovorot veshchestva i energii v ozerakh i vodokhranilishchakh"* (Proc. 3rd All-Union. limnol. Meet. "Cycle of matter and energy in lakes and reservoirs"), Listvenichnoye on Baikal, 1973, vol. 1, pp. 116–118.

Pastukhov, V.D. and Gladyshev, A.P., Seal as an indicator of the state of Baikal fish resources, in *Tezisy dokl. 5-go Vsesoyuz. limnol. soveshch. "Krugovorot veshchestva i energii v vodoyemakh"* (Proc. 5th All-Union. limnol. Meet. "Cycle of matter and energy in lakes and reservoirs"), Irkutsk, 1981, vol. 3, pp. 150–152.

Pastukhov, V.D., Gladyshev, A.P. and Ivanov, M.K., Experience in accounting for the offspring of the Baikal seal, in *Mater. 3-go Vsesoyuz. limnol. soveshch. "Krugovorot veshchestva i energii v ozerakh i vodokhranilishchakh"* (Proc. 3rd All-Union. limnol. Meet. "Cycle of matter and energy in lakes and reservoirs"), Listvenichnoye na Baykale, 1973, vol. 1, pp. 200–202.

Petrov, E.A., Baikal seal (ecological and evolutionary aspects), *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Ulan-Ude: Baikal. Gos. Univ., 2003.

Petrov, E.A., Population dynamics and body weight of the Baikal seal: is there a connection?, in *Marine Mammals of the Holarctic, Collection of Scientific Papers*, Odessa, 2008, pp. 431–435.

Petrov, E.A., Is it necessary to ban fishing for the Baikal seal?, in *Marine Mammals of the Holarctic, Collection of Scientific Papers*, Odessa, 2008, pp. 435–439.

Petrov, E.A., Sex and age structure, reproduction and population size of the Baikal seal (based on the materials of the 1990s), in *Mater. Mezhdunar. konf. "Morskiye mlekopitayushchiye Golarktiki"* (Proc. Intern. Conf. "Marine mammals of the Holarctic"), Arkhangelsk, 2000, pp. 314–317.

Petrov, E.A., Problems of exploitation of Baikal seal population, *Rybn. Khoz.*, 2007, no 1, pp. 74–77.

Petrov, E.A., Current state of the Baikal seal (*Pusa sibirica*, Pinnipedia, Phocidae) population: size-weight characteristics, *Zool. Zh.*, 1999, vol. 78, no. 9, pp. 1117–1124.

Petrov, E.A., Voronov, A.V., Egorova, L.I., Ivanov, M.K., Sarmin, D.R., and Surov, A.P., Age-sex structure and potential for reproduction of *Pusa sibirica* (Pinnipedia, Phocidae), *Zool. Zh.*, 1997, vol. 76, no. 6, pp. 743–749.

Petrov, E.A. and Gladyshev, A.P., Influence of fishing on the population of the Baikal seal (based on materials from the 1970s–1990s), in *Mater. Mezhdunar. konf. "Morskiye mlekopitayushchiye Golarktiki"* (Proc. Intern. Conf. "Marine mammals of the Holarctic"), Arkhangelsk, 2000, pp. 318–322.

Petrov, E.A. and Smirnova, O.G., Feeding of Baikal seal, *Rybn. Khoz.*, 2008, no. 3, pp. 53–57.

Petrov, E.A., Smirnova, O.G., and Tkachev, V.V., Consumption of valuable food fish species by Baikal seal (*Pusa sibirica* Gm., Phocidae, Pinnipedia), *Sibirskiy ekolog. Zhurn.*, 2007, vol. 14, no. 4, pp. 639–652.

Starikov, G.V., *Golomyanki Baykala* (Golomyanki of Baikal), Novosibirsk: Nauka, 1977.

Amano, M., Miyazaki, N., and Petrov, E.A., Age determination and growth of Baikal seals (*Phoca sibirica*), *Advances in Ecological Research*, 2000, vol. 31, pp. 449–462.

Goodman, S., *Pusa sibirica*, *The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T41676A45231738*. doi 10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41676A45231738.en

Gosudarstvennyy doklad «O sostoyanii ozera Baykal i merakh po yego okhrane v 2020 godu» (State report "On the state of Lake Baikal and measures for its protection in 2020"), Irkutsk: Federal State Budgetary Institution of Science Institute of Geography named after. V.B. Sochavy SB RAS, 2021.

Materialy, obosnovyvyayushchiye obshchiye dopustimyye ulovy vodnykh biologicheskikh resursov v ozere Baykal (s vpadayushchimi v nego rekami) na 2021 g. (s otsenkoy vozdeystviya na okruzhayushchuyu sredu)(Materials substantiating the total allowable catches of aquatic biological resources in Lake Baikal (with rivers flowing into it) for 2021 (with an environmental impact assessment), Ulan-Ude: Baikal branch of FGBNU “VNIRO”, 2020, pp. 60–73 [<http://baikal.vniro.ru/ru/ob-slush>]. Cited July, 2023.

Materialy, obosnovyvyayushchiye obshchiye dopustimyye ulovy vodnykh biologicheskikh resursov v ozere Baykal (s vpadayushchimi v nego rekami) na 2024 g. (s otsenkoy vozdeystviya na okruzhayushchuyu sredu)(Materials substantiating the total allowable catches of aquatic biological resources in Lake Baikal (with rivers flowing into it) for 2024 (with an environmental impact assessment), Ulan-Ude, Baikal branch of FGBNU “VNIRO”, 2023, pp. 68–81 [<http://baikal.vniro.ru/ru/ob-slush>]. Cited July, 2023.

Поступила в редакцию 17.08.2023 г.

После доработки 16.11.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

*The article was submitted 17.08.2023; approved after reviewing 16.11.2023;
accepted for publication 30.11.2023*

Научная статья

УДК 639.247.453

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-805-821

EDN: QBYYJR



**БАЙКАЛЬСКАЯ НЕРПА (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PHOCIDAE).
2. О ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ И ЕЕ РЕГУЛЯЦИИ
ПУТЕМ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ПРОМЫШЛЕННОЙ ДОБЫЧИ**

Е.А. Петров*

Байкальский музей Сибирского отделения РАН,
664520, Иркутская обл., пос. Листвянка, ул. Академическая, 1

Аннотация. Целью обзора было выяснить обоснованность постановки вопроса о возобновлении промысла байкальской нерпы и кратко изложить свое видение такой перспективы. На материалах, ежегодно представляемых для Государственного доклада «О состоянии озера Байкал и мерах по его охране» Байкальским филиалом ВНИРО, показана несостоятельность их использования для принятия важных решений в отношении популяции байкальской нерпы *Pusa sibirica* Gm. Критически освещается история изучения численности популяции и методических подходов к ее определению, выявлены проблемные места проводимого мониторинга состояния популяции. Высказаны сомнения в адекватности представляемых данных реальному состоянию популяции тюленей. Констатируется, что современное состояние популяции нерпы благополучное, ее численность высокая, но не чрезмерная. Емкость среды — переменная и трудноопределяемая величина, которая не может служить поводом для возобновления промышленной добычи байкальской нерпы. Мотивирована необоснованность такого решения и отмечены негативные последствия в случае его принятия.

Ключевые слова: численность популяции, байкальская нерпа, промышленный вылов, учет численности, емкость среды

Для цитирования: Петров Е.А. Байкальская нерпа (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Phocidae). 2. О численности популяции и ее регуляции путем возобновления промышленной добычи // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 805–821. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-805-821. EDN: QBYYJR.

Original article

Baikal seal (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Phocidae). 2. On the problem of population abundance and its regulation through resumption of commercial hunting

Evgeny A. Petrov

Baikal Museum, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences
Akademicheskaya Str. 1, Listvyanka 664520, Russia

D.Biol., principal researcher, evgen-p@yandex.ru, ORCID 0000-0001-8976-8291

* Петров Евгений Аполлонович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, evgen-p@yandex.ru, ORCID 0000-0001-8976-8291.

© Петров Е.А., 2023

Abstract. Prospects of resumption the Baikal seal (*Pusa sibirica*) commercial hunting are discussed. Inconsistency of the materials annually submitted by BaikalNIRO for the State report “On the state of Lake Baikal and measures for its protection” for making important decisions regarding the population of Baikal seal is shown. Studies on the population dynamics and methods of its assessment are considered critically, the problems in monitoring of the population are revealed. Adequacy of the presented data on the seals abundance to their real number is doubtful. Current state of the population is considered as quite prosperous, its abundance is high but not excessive. Carrying capacity of the habitat is a variable and difficult to determine, its dynamics is vague and cannot be considered as a reliable basis for resuming the commercial hunting. Groundlessness of such proposals is substantiated and possible negative consequences are shown.

Keywords: population size, Baikal seal, commercial hunting, head count, carrying capacity

For citation: Petrov E.A. Baikal seal (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Phocidae). 2. On the problem of population abundance and its regulation through resumption of commercial hunting, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 805–821. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-805-821. EDN: QBYYJR.

Введение

Байкальская нерпа *Pusa sibirica* Gm. (рис. 1) играет исключительно важную роль в функционировании экосистемы оз. Байкал и одновременно сама является чутким критерием ее состояния [Пастухов, 1993]. Говоря простыми словами, если популяция нерпы хорошо себя чувствует, то и в экосистеме, по крайней мере в пелагической ее части, все звенья функционируют нормально. Потребляя главным образом рыбную пищу, нерпа служит чувствительным индикатором состояния запасов основных рыб озера [Гурова, Пастухов, 1974; Пастухов, Гладыш, 1981], а в отношении голомянок (р. *Somphorus*) — это самые многочисленные рыбы в Байкале, составляющие основу питания нерпы — выступает основным их потребителем [Гурова, Пастухов, 1974], тем самым способствуя сохранению кормовой базы для промыслового омуля [Пастухов, 1993]. Именно поэтому байкальская нерпа до сих пор была, как и вся экосистема озера, объектом охраны и заботы. Организация добычи байкальской нерпы изложена в подзаконном нормативном правовом акте — в Правилах рыболовства в Байкальском рыбохозяйственном бассейне (далее Правила) (<https://fish.gov.ru/otraslevaya-deyatelnost/organizacziya-rybolovstva/prikazy/>, <https://minjust.consultant.ru/documents/23996>), — согласно которому промышленная добыча нерпы запрещена (по факту промысел не проводится с 2007 г.). По Правилам добыча нерпы разрешена в целях обеспечения ведения традиционного образа жизни и осуществления традиционной хозяйственной деятельности коренных малочисленных народов Севера, Сибири и Дальнего Востока и в научно-исследовательских и контрольных целях, а общий допустимый улов (ОДУ) не превышает 2–3 тыс. голов.



Рис. 1. Взрослая самка байкальской нерпы (фото К.М. Иванова)

Fig. 1. An adult female Baikal seal (photo by K.M. Ivanov)

В Международной Красной книге нерпа отнесена к видам, вызывающим наибольшее беспокойство [Goodman, 2016]. Такая ситуация сложилась исторически, но этому в немалой мере способствует статус Байкала. Озеро с островами, а также прилегающая к нему водоохранная зона и особо охраняемые природные территории составляют центральную экологическую зону Байкальской природной территории с особым статусом природопользования, исключающим практически все виды хозяйственной деятельности (<http://www.kremlin.ru/acts/bank/13787>). Байкальская нерпа — единственный вид морских млекопитающих, по крайней мере среди других родственных байкальской нерпе [Sasaki et al., 2003; Arnason et al., 2006] тюленей, обитающих во внутренних водоемах, популяция которого прекрасно себя чувствует. Другие находятся в ином положении. Кольчатая нерпа *Phoca hispida saimensis*, обитающая в оз. Сайма (Финляндия), находится под угрозой исчезновения [Kunnasranta et al., 2021]. Популяция ладожской кольчатой нерпы (*Ph. hispida ladogensis*) — обитателя самого большого европейского Ладожского озера — находится в депрессивном состоянии, и подвиду присвоен статус уязвимого [Sipiälä, Huvärinen, 2014]. Каспийский тюлень *Pusa caspica*, обитающий в соленом озере Каспийское море, с 2008 г. занесен в Международную Красную книгу как вид, находящийся под угрозой исчезновения [Гудман и др., 2012]. Ненамного лучше состояние балтийских тюленей.

Причиной, побудившей сделать это обзорное сообщение, стало поручение, данное Росрыболовству совместно с Минприроды, ВНИРО и Сибирским отделением Российской академии наук 4 апреля 2023 г. по итогам заседания Правительственной комиссии по вопросам охраны оз. Байкал. Поручено до 25 мая 2023 г. проанализировать возможные отрицательные последствия увеличения численности байкальской нерпы и рассмотреть необходимость и механизмы регулирования численности байкальской нерпы (<http://government.ru/docs/>).

Несложно догадаться, на какую информацию опиралась комиссия, чтобы дать поручение, сформулированное подобным образом. Привлекает внимание фраза «возможные отрицательные последствия». Под «механизмом регуляции численности», понятно, подразумевается давно обсуждаемое в СМИ и в высоких инстанциях возобновление промышленной добычи байкальской нерпы. Пожалуй, впервые в мировой практике (смотрите обзор об использовании морских млекопитающих человеком [Robards, Reeves, 2011]) и уж точно в нашей стране высказано опасение по поводу большой численности (N) дикой популяции морского млекопитающего. Надо понимать, настолько большой, что, как в былые времена, пора принимать меры «искусственного регулирования» численности.

Цель сообщения — выяснить обоснованность постановки вопроса о возобновлении промысла байкальской нерпы и кратко изложить свое видение такой перспективы. При этом мы не будем касаться организационных, логистических и экономических сторон вопроса, а также конфликта интересов человека и байкальской нерпы не только потому, что такого конфликта нет [Гурова, Пастухов, 1974; Егорова и др., 1992; Пастухов, 1993; Петров, Егорова, 1998; Петров и др., 2007; Петров, Смирнова, 2008]*, но и потому, что мы не можем представить, чтобы в современном мире такой «конфликт» мог привести к столь радикальным мерам, как преднамеренное уничтожение животных. Речь пойдет только о численности популяции нерпы и биологической целесообразности ее регулирования.

Материалы и методы

Статья по сути является обзором имеющихся данных по затрагиваемому вопросу. Материалами для ее написания послужили *официальные данные* по численности попу-

* Если не считать жалоб рыбаков (по большей части неофициальных — сетной лов омуля запрещен) на нерп, портящих орудия лова, выедающих улов, разгоняющих стада омуля и т.п.

ляции и ее состоянию, изложенные в ежегодных Государственных докладах «О состоянии озера Байкал и мерах по его охране» за 2011–2022 гг. (далее ГД)*. Материалы для ГД предоставляет Байкальский филиал ВНИРО, г. Улан-Удэ (далее БайкалНИРО). Эти материалы не рецензируются и печатаются в авторском изложении. Это же учреждение является и разработчиком ежегодных прогнозов общего допустимого улова (ОДУ), которые проходят общественные слушания и экологическую экспертизу. Для обсуждения привлечены имеющиеся публикации сотрудников БайкалНИРО по затрагиваемой теме, а ввиду их малочисленности также данные из доступных нам ежегодных материалов, обосновывающих величину ОДУ водных биологических ресурсов в оз. Байкал.

Результаты и их обсуждение

Информационная основа. Внести изменения в Правила в части восстановления промышленной добычи байкальской нерпы БайкалНИРО рекомендовал еще в 2012 г., когда численность популяции составляла < 100 тыс. голов (ГД — 2012). Рекомендация была отклонена ввиду отсутствия с 1997 г. полномасштабных работ по учету пополнения нерпы на всей акватории озера (ГД — 2013). Заметим, речи о емкости среды не было. В дальнейшем численность нерпы по данным БайкалНИРО росла невиданными темпами (см. таблицу).

Предполагаемая динамика численности популяции байкальской нерпы по данным Байкальского филиала ВНИРО
Estimated dynamics of the Baikal seal population according to BaikalNIRO data

Год	Источник	N общая (приплода), тыс. особей	Насколько изменилась N	
			Тыс. особей	%
2013	ГД — 2013	108,2	+10,8	> 11,0
2014	ГД — 2014	114,4	+6,2	5,7
2015	ГД — 2015	128,7 (24,40 ± 5,66)	+14,3	12,5
2016	ГД — 2016	130,9	+2,2	1,7
2017	ГД — 2017	128,1	-2,8	1,8
2018	ГД — 2018	137,6 (26,10 ± 3,39)	+9,3	7,4
2019	ГД — 2019	130,0	-7,6	5,5
2020	ГД — 2020	133,2	+3,2	2,5
2021	ГД — 2021	164,6	+31,40 ± 4,06	23,6
2022	Материалы..., 2023*	160,3	-4,3	2,6

Примечание. Выделены годы, когда проводился полный учет численности логовищ (N приплода).

* Материалы, обосновывающие общие допустимые уловы водных биологических ресурсов в оз. Байкал (с впадающими в него реками) на 2024 г. (с оценкой воздействия на окружающую среду). М.: ВНИРО, 2023. 86 с. <http://baikal.vniro.ru/ru/ob-slush>.

Причин стремительного роста численности популяции авторы не касались, но ее сокращение в 2019 г. (≈ на 8 тыс. голов) сочли нужным объяснить тем, что не была обследована южная акватория. Поэтому (?!), мол, ошибка при подсчете численности приплода оказалась большой (25 %). Уточним: за 14 лет работы БайкалНИРО (с 2009

* ГД — 2011. Иркутск: Сибирский филиал ФГУНПП «Росгеолфонд», 2012. 417 с.; ГД — 2012. Иркутск: СФ ФГУНПП «Росгеолфонд», 2013. 436 с.; ГД — 2013. Иркутск: СФ ФГУНПП «Росгеолфонд», 2014. 462 с.; ГД — 2014. Иркутск: СФ ФГУНПП «Росгеолфонд», 2015. 436 с.; ГД — 2015. Иркутск: ИНЦХТ, 2016. 372 с.; ГД — 2016. Иркутск: ИНЦХТ, 2017. 374 с.; ГД — 2017. Иркутск: АНО «КЦ Эксперт», 2018. 340 с.; ГД — 2018. Иркутск: АНО «КЦ Эксперт», 2019. 340 с.; ГД — 2019. Иркутск: АНО «КЦ Эксперт», 2020. 344 с.; ГД — 2020. Иркутск: ФГБУН Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2021. 360 с.; ГД — 2021. Иркутск: ФГБУН Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2022. 370 с.

по 2022 г.) южная часть Байкала не обследовалась 9 раз/лет, а северная — 8 раз/лет. Во всех частях озера учетные работы были проведены три раза: в 2015, 2018 и 2021 гг., и были получены статистически неразличающиеся оценки.

В ГД — 2014 была анонсирована подготовка обоснования о внесении изменений в Правила. Для убедительности авторы ГД и материалов для прогнозов ОДУ привлекли и другую информацию, в частности они упомянули, что осенью 2017 г. по восточному побережью южного Байкала были обнаружены 150 трупов нерп, причины смерти не установлены (ГД — 2017), а летом 2018 г. сотрудники БайкалНИРО уточнили эти данные — оказалось, погибли не менее 1 тыс. особей (ГД — 2018, ГД — 2021). Как удалось это сделать спустя 5–6 мес., остается загадкой. В 2018 г. Росрыболовство составило проект приказа об изменениях в Правилах в части возобновления промышленной добычи нерпы, мотивируя это высокой численностью популяции, массовой гибелью нерп и риском возникновения эпизоотии. Однако эту затею не поддержали, и, в основном благодаря позиции общественности и экологических организаций, проект отозвали (ГД — 2018). Одновременно подверглись критике методические подходы к определению запасов нерпы, в связи с чем была предпринята попытка провести авиаучет.

Весной 2019 г. совместными усилиями ВНИРО (г. Москва), ООО «Современные информационные технологии» (ООО «СИТ» г. Санкт-Петербург), ООО «Специальный технологический центр» (ООО «СТЦ» г. Санкт-Петербург) и БайкалНИРО (г. Улан-Удэ) был апробирован авиаучет байкальской нерпы в северной части Байкала с помощью БПЛА «ЛУНЬ-20» (гражданская версия аппарата «ОРЛАН-10») (ГД — 2019). Основные технические подробности работы опубликованы [Бизиков и др., 2019], для нас важно, что количество логовищ в северной части озера, полученное традиционным ледовым методом учета, оказалось в 2,5 раза меньше, чем полученное при авиаучете (ГД — 2019).

Данные не стали использовать, но эти результаты, очевидно, поддержали идею возобновления промышленной добычи нерпы. Ничем иным мы не можем объяснить увеличение общей численности популяции байкальской нерпы в 2021 г. на > 31 тыс. голов (ГД — 2021). Столь же высокая численность получена и в 2022 г., несмотря на то что учетные работы на льду согласно материалам* проводились только в средней части озера, а численность логовищ (щенных самок) в северной и южной частях рассчитывали как многолетнюю среднюю значений (которые, в свою очередь, в большинстве своем тоже получены расчетным путем).

История вопроса о численности. Как известно, о благополучии любой дикой популяции судят прежде всего по ее численности (разумеется, с учетом экологии, поведения, размеров и других особенностей вида), и в 2010–2020-е гг. динамика общей численности по данным БайкалНИРО шла по нарастающей. Представляется интересным, как развивались представления об общей численности популяции. Байкальская нерпа хорошо изученный вид, и в настоящее время ее изучению уделяется большое внимание [Соловьева и др., 2020; Бизиков и др., 2021; Купчинский и др., 2021; Петров и др., 2021; Иванов и др., 2022; Петров, Купчинский, 2022, 2023]. Первые оценки численности нерпы можно найти в работах П.И. Мартынова, Т.М. Иванова, Н.С. Свиридова и др. [Петров, 2009]. Они были основаны на опросных данных и интуиции исследователей и не превышали 20–30 тыс. голов. В.Д. Пастухов, занимавшийся изучением нерпы всю жизнь, критиковал эти сведения, однако, без сомнения, ориентировался на них. В его ранних работах численность популяции нерпы в 1960-е гг. оценивалась как «не более 35–40» тыс. голов и считалась низкой по сравнению с 1920–1930-ми гг. [например, Пастухов, 1967].

* Материалы, обосновывающие общие допустимые уловы водных биологических ресурсов в озере Байкал (с впадающими в него реками) на 2024 г. (с оценкой воздействия на окружающую среду). М.: ВНИРО, 2023. 86 с. <http://baikal.vniro.ru/ru/ob-slush>.

Проведенный анализ питания нерпы и определение общего потребления рыбы всей популяцией нерпы показали, что кормовые ресурсы Байкала не способны прокормить популяцию нерпы численностью в 100 тыс. голов (о такой возможной численности писали уже в 1960-е гг. [Кожов, 1962]), а «более реальным представляется количество в 70–80 тыс. голов, для чего *нужно удвоить* предполагаемую современную численность нерпичьего стада» [Пастухов, 1967, с. 251] (курсив наш). Похоже, что результаты будущих определений численности были предопределены уже тогда. Во всяком случае, когда применяемый поначалу маршрутный (ленточный) учет логовищ ценных самок в 1970-е гг. заменили на более точный учет логовищ на учетных площадках [Пастухов, 1982, 1993], N так называемого «основного запаса» (зверей в возрасте $\geq 1+$) оценивалась в 68–70 тыс., а всей популяции — около 82–84 тыс. голов. До 1985 г. такие учеты на всей площади озера были проведены 6 раз, и полученные значения статистически год от года не различались, составляя в среднем $15,50 \pm 1,86$ тыс. приплода [Пастухов, 1993].

После вспышки эпизоотии и массовой гибели зверей в 1988 г. [Вспышка чумы... 1992] провели учет по упомянутой методике. Численность приплода и основного запаса (возраст $\geq 1+$) оказалась высокой — соответственно 22500 ± 7000 ($\pm 2SD$) и 115 тыс. [Петров и др., 1992]. Однако статистический анализ показал, что ошибка учета диких животных на больших территориях настолько велика, что не дает основания делать обоснованные заключения даже о динамике численности исследуемой популяции (не говоря об абсолютных значениях). Например, численность щенков в 1972 г. (16000 ± 5000) и в 1988 г. (22300 ± 7000) при $p = 0,95$ лежала в перекрывающихся интервалах — соответственно 11000–21000 и 15500–29300. А численность популяции, рассчитанная по половозрастной структуре и репродуктивной активности самок тех лет, находилась соответственно в интервалах 55000–105000 и 76500–146500 [Петров и др., 1992]. Точность определения численности ярко демонстрирует тот факт, что учеты не «уловили» ощутимый урон, нанесенный популяции в результате «экстремальной» весны 1981 г.*, когда популяция сократилась на ≈ 10 тыс. приплода и потеряла 5 тыс. разновозрастных животных в результате нарушения режима промысла весной 1982 г. [Пастухов, 1993].

Позже метод учета был несколько модифицирован [Петров и др., 1997], что позволило уменьшить ошибку определения численности щенков до 10–15 % при условии выдерживания методических требований при проведении полевых работ, что на практике трудно осуществить. По «новой» методике приплод считали в 1994 и 1997 гг. Полученную большую численность приплода рассматривали не как свидетельство роста численности популяции, а как результат структурных перестроек в популяции [Петров и др., 1997; Петров, 2003]. После 1997 г. учеты численности приплода нерпы по всему Байкалу не проводили до 2015 г.

Интенсивный промысел на протяжении 11 лет (1977–1987 гг.), начавшийся как научно-производственный эксперимент в связи с высокой N популяции, якобы превышающей трофические возможности среды обитания (смотрите сообщение 1), не привел к ожидаемым изменениям показателей, зависимым от плотности зверей, т.е. значимого сокращения численности популяции не произошло. Более того, N популяции продолжала расти и во время «эксперимента» [Пастухов, 1987] и, вероятно, достигла максимума во второй половине 1980-х гг., о чем и свидетельствовал учет 1988 г.

Мы пришли к выводу, что N популяции в 1970–1980-е гг. была недооценена либо ее рост проходил быстрее, чем предполагалось, в любом случае она была выше декларируемых значений [Петров, 2003]. Высокая численность помогла «пережить» высокую промысловую нагрузку во время эксперимента и одновременно могла спро-

* Из-за нарушения годового цикла (задержка линьки, сокращение времени нагула и др.) осенью яловость самок составляла 63 %, что значительно уменьшило численность приплода в 1982 г. [Пастухов, 1993].

воцировать вспышку эпизоотии 1987–1988 гг. [Вспышка чумы..., 1992], что не так однозначно, поскольку почти одновременно многие виды тюленей также переболели той же болезнью (т.е. была пандемия). Но очевидно, что в целом популяция пережила и это событие достаточно благополучно и быстро восстановилась, несмотря на то что промысел не прекращался, а общая убыль на пике эпизоотии составляла более 16 тыс. животных (24–21 % общей численности) [Петров, 2003].

Анализ обоснований инициативы возобновления промысла. Таким образом, большая численность популяции — явление не новое. В 2000-е гг. в материалах, подаваемых в ГД, как и в материалах для ежегодного определения величины ОДУ*, указывалось, что по *косвенным признакам* популяция нерпы имеет большую численность (около 100 тыс.) и главной угрозой для нее является неконтролируемый промысел (в современной терминологии ННН — незаконный, несообщаемый и нерегулируемый промысел, т.е. незаконный вылов биоресурсов в промышленных масштабах). Учеты численности не проводились. Начиная с 2009 г. материалы стал предоставлять Байкал-НИРО, и во всех фигурируют результаты как бы проводимых *традиционных учетов* численности приплода на разрезах и полигонах, на основании которых рассчитывалась общая численность популяции (сами расчеты ни разу не были приведены). Однако упомянутые «учеты» таковыми не являлись, что видно при внимательном просмотре представляемых скудных материалов.

Во-первых, как сказано выше, в течение 11 лет/сезонов (из 14) учетные работы проводились не по всему Байкалу, а только в средней части озера, реже — и в северной, не охватывая всего ареала щелящихся самок. Недостающие данные получали арифметически, исходя из сомнительных допусков. Принимали, например, что в южной части Байкала находятся 20 % логовищ, что не всегда соответствует действительности. Это видно и по сводной таблице 4.1, приведенной в материалах обоснования ОДУ на 2024 г.,** — в разные годы это значение менялось от 15 до 25 % (как в расчетах учитывали северную часть, тоже очень редко обследуемую, вообще не объясняется).

Во-вторых, на схемах, приводимых в соответствующих ГД за 3 сезона/года, четко видно (рис. 2), что никаких разрезов (с берега на берег) с учетными площадками на них размером 1,5 x 1,5 км, как того требует методика, на льду не закладывалось***. На рис. 2 показаны некие большие участки льда, по которым учетчики передвигались хаотично (видимо, от одного тороса к другому) и отмечали встреченные логова (GPS), они и нанесены на схемах. Это и есть полигоны. В 2011 г. обследовался один полигон в средней части озера (рис. 2, А). В 2012 г. полигонов было 3 (в средней и северной частях) (рис. 2, D, E) и 10 учетных разрезов (на схеме их нет). В 2013 г. обследованы 1 полигон и 13 учетных разрезов (рис. 2, B, C), но на прилагаемой схеме полигонов 3, а не один. В другом источнике, который должен служить основой для ГД, указано, что в 2013 г. были обследованы только 10 разрезов (по 5 в средней и северной частях озера), а не 13, и один полигон площадью 180 км² в средней части (ГД — 2021).

В упомянутых выше методиках учета приплода байкальской нерпы нет понятия «полигон». В свое время мы проводили работы на полигонах для выяснения ряда экологических вопросов, но не использовали их в качестве «учетного» материала. Впрочем, можно уверенно утверждать, что провести работы на учетных площадках (тем более расположенных в разных частях озера) и одновременно обследовать указанные полигоны невозможно ни физически, ни по состоянию льда. Без сомнения, в большинстве случаев по факту выполнялась вторая часть работы, бесспорно нужная и полезная,

* Тогда материалы готовили ФГУП (позже ОАО) Восточно-Сибирский научно-производственный центр рыбного хозяйства («Востсибрыбцентр», г. Улан-Удэ), и Лимнологический институт СО РАН (г. Иркутск).

** Материалы... [2023]. <http://baikal.vniro.ru/ru/ob-slush>.

*** В ГД за другие годы ни подобные, ни какие-либо иные данные, получаемые в полевых условиях, не приводятся вообще.

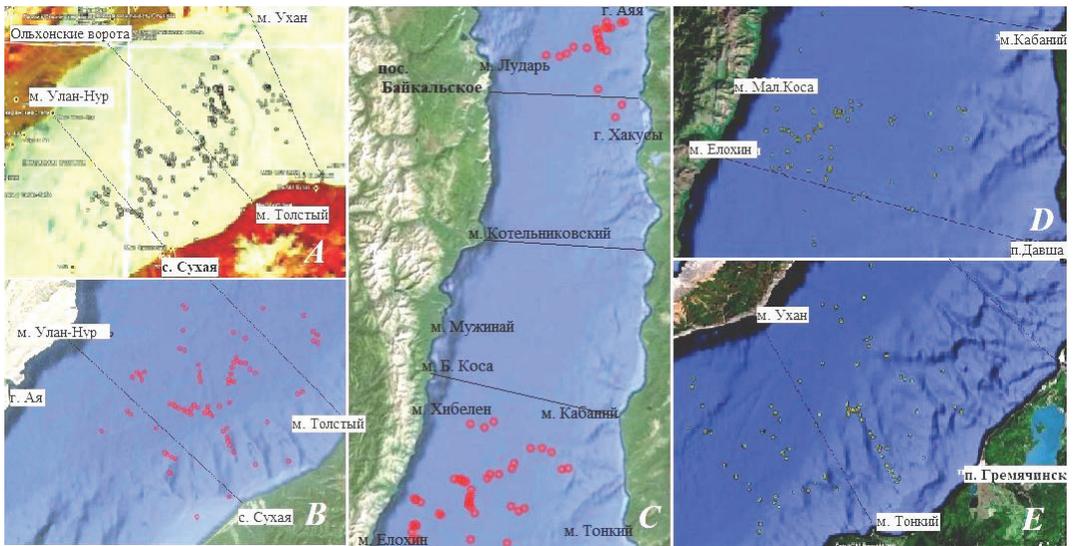


Рис. 2. Расположение логовищ самок байкальской нерпы по данным учетных работ в разных частях оз. Байкал: **A** — 2011 г., апрель, средняя часть (ГД — 2011); **B, C** — 2013 г., апрель, средняя и северная части (ГД — 2013); **D, E** — 2012 г., апрель, северная и средняя части (ГД — 2012). Точками обозначены логовища, отмеченные по GPS; прямыми линиями — стандартные учетные разрезы, подлежащие обследованию по методике (рисунки заимствованы из соответствующих Государственных докладов)

Fig. 2. Location of the Baikal seal females lairs in certain parts of Lake Baikal, on the data of counting surveys: **A** — April 2011, middle part; **B, C** — April 2013, middle and northern parts; **D, E** — April 2012, northern and middle parts. The lairs are shown by *dots* (localized with GPS); *straight lines* — standard accounting transects (schemes from the State reports)

но не имеющая отношения к учету. Возникает вопрос: как данные, полученные на полигоне в средней части Байкала, превращались в результаты учетов и интерполировались на всю территорию? Гудман [Goodman, 2016] по поводу этих данных мягко, но справедливо заметил: поскольку методологические детали исследований недоступны, приводимые оценки численности популяции не позволяют делать надежных демографических выводов, а получаемые краткосрочные тренды численности отражают вариации ошибок учетов.

В Материалах, обосновывающих ОДУ водных биологических ресурсов в оз. Байкал, нередко присутствуют сомнительные сведения и, что особенно настораживает, грубые ошибки. Особенно показательны в этом отношении Материалы, обосновывающие ОДУ на 2015 г. (раздел 4)*, написанные на основе данных 2013 г. О самих ледовых работах сказано выше, а на с. 28 приведен расчет N популяции исходя из результата ледовых учетных работ, которые, как мы показали, были проведены не по методике. Но и эти расчеты сделаны с ошибками. Не будем утруждать читателя изложением арифметических выкладок, приведенных в источнике, но отметим, что они касаются расчета N самок репродуктивного возраста ($\geq 4+$) и N всех самок (с молодыми). Кроме того, самки возраста $4+$ присутствуют как в категории молодых ($1+...4+$ лет), так и взрослых ($\geq 4+$ лет) особей, а взрослые самки, не рожавшие в 2013 г. (т.е. яловые), вообще не учтены; также «проигнорировали» молодых самцов, а к половозрелым отнесли самцов в возрасте $4+...6+$ лет, что неверно по определению. Расчетная N популяции определена в 108,2 тыс. голов (что существенно меньше, чем

* Материалы, обосновывающие общие допустимые уловы водных биологических ресурсов в озере Байкал (с впадающими в него реками) на 2015 г. Улан-Удэ: Байкальский филиал ФГБУП ГОСРЫБЦЕНТР, 2015. 29 с.

должно быть, если исправить ошибки). При этом авторы полагают, что если учесть статистическую ошибку при определении приплода (!), то общая N популяции может варьировать от 100 до 110 тыс. голов*. Про ошибки в определении данных по половозрастной структуре и репродуктивной активности самок, используемых при расчетах, вообще не упоминается.

При учете численности логовищ (ценных самок) ошибка доходит до 30 % [Петров и др., 1992, 1997], а в расчеты общей N популяции добавляются неизбежные и неопределенные ошибки, возникающие при определении половозрастной структуры и репродуктивной активности. Таким образом, мы получаем лишь оценки N и приплода, и популяции, по которым можно судить в лучшем случае о движении популяции [Петров, 2002]. Поскольку существенных сдвигов в методике учетов пока нет, на наш взгляд, важнее продолжать многолетний ряд наблюдений (мониторинг) динамики основных показателей функционирования популяции, прежде всего половозрастной структуры и репродуктивной активности [Петров, 2002, 2004]. При этом если N достаточно стабильна во времени, то упомянутые маркеры весьма динамично отражают общее состояние популяции. Но эти работы, разумеется, надо существенно расширить, а не ограничиваться отловом одной-двух сотен нерп осенью, как это происходит сейчас.

В Материалах, обосновывающих ОДУ байкальской нерпы на 2024 г.**, таких грубых ляпсусов почти нет***, но они подтверждают невероятную информацию за предыдущий год. А именно: темп роста популяции такого крупного млекопитающего, как тюлень, составил почти 24 %, в результате чего N нерп за 1 год увеличилась на 31,4 тыс. особей, а самое удивительное, что такое увеличение общей N «было ожидаемо» — прирост стал возможен благодаря сохранению некоего «большого репродукционного запаса» в популяции (ГД — 2021). Под этим термином, судя по контексту, понимается индекс яловости самок репродуктивного возраста осенью 2021 г. (52 %), превышающий обычный показатель [Пастухов, 1993] в 2–3 раза. При такой яловости авторы доклада насчитали почти 32 тыс. щенков, родившихся в 2022 г.

Несмотря на кажущееся обилие собираемых материалов (если судить по ГД), публикаций, написанных на их основе, практически нет. Нам известна работа [Ткачев и др., 2016] с описанием результатов учета логовищ байкальской нерпы, проведенного по всему озеру после долгого перерыва в 2015 г. Наличие в статье большого количества ошибок (например, в табл. 4 при расчете показателей репродуктивной активности самок) вынуждает нас критически относиться к изложенным материалам. Исследователи опустили исходные данные, полученные при учете, тем самым исключив стороннюю оценку качества работы, не указали объемы осенних выборок (из других источников видно, что они были явно недостаточными), имеются и другие вопросы к тексту и интерпретациям данных.

Но главное, в разделе «Материалы и методика» сказано, что половозрастная структура популяции оценивалась по обобщенным данным, полученным в ходе весенних (май-июнь) и осенних (октябрь-ноябрь) полевых работ, однако по факту использовались только нерепрезентативные осенние материалы (это очевидно по тексту статьи [Ткачев и др., 2016]). Между тем известно, что данные по половозрастной структуре, получаемые из анализа весенних выборок (активная добыча нерп с плавающих льдов в пелагиали огнестрельным оружием) и осенних данных (пассивный сетной лов в мелководных заливах), существенно различаются [Пастухов, 1993; Петров, 2003]. Как правило, в осенних выборках больше взрослых особей, которые заходят в заливы первыми, особенно беременные самки [Пастухов, 1993], и половозрастная структура

* Материалы... [2015].

** Материалы... [2023]. <http://baikal.vniro.ru/ru/ob-slush>.

*** Не считая нечитаемой таблицы 4.3 и некоторых интерпретаций, противоречащих известным фактам.

получается «старее», т.е. половозрастной состав выборок зависит от очередности захода разновозрастных животных в залив, а она из года в год определяется абиотическими факторами (погодой и ледовой обстановкой). Анализ осенних выборок позволяет оценить половозрастной состав небольшой части популяции, которая откочевывает в мелководные заливы [Пастухов, 1993], и неизвестно, насколько структура таких выборок отражает структуру всей популяции. Например, в географически удаленные заливы (Чивыркуйский и Провал) осенью заходят разные группы нерп, не только по половозрастному составу, но и по другим показателям, включая репродуктивные [Петров, Ткачев, 2006]. Из материалов к прогнозу ОДУ* следует, что средний возраст нерп, отловленных в Чивыркуйском заливе, был в 2,6 раза больше, чем у нерп, отловленных в том же году в зал. Дагары, расположенном примерно на 200 км севернее. Поэтому насколько корректно объединять эти выборки (с целью повышения количества животных), не вполне понятно.

Ранее [Петров, 2003; Петров, Ткачев, 2006] показано, что, чтобы осенние выборки были репрезентативными, нужно не только отлавливать и анализировать большое количество животных, важно, чтобы материал собирался весь период, от появления первопроходцев в заливе до откочевки зверей из залива (последними уходят неполовозрелые особи) [Пастухов, 1993].

По этим причинам использование «осенней» половозрастной структуры (к тому же получаемой из анализа незначительных по объему выборок) мы считаем методически неверным [Петров, 2003]. В данном случае это вынужденный прием, поскольку БайкалНИРО не владеет другими материалами. Между тем использование при расчетах численности популяции верных параметров — необходимое условие получения адекватных оценок [Петров, 2003]. Например, если яловость самок в 2021 г. была не 52 %, а, скажем, 26, то при прочих равных условиях общая расчетная численность популяции в 2022 г. оказалась бы почти на 40 % (т.е. на 45 тыс. голов) меньше.

Кстати, авторы анализируемых материалов отсутствие в их выборках особей $\geq 30+$ лет (которые в прежние годы всегда присутствовали) объясняют тем, что эти звери в места осенних концентраций подходят в период активного ледостава, когда отлов нерп уже заканчивался. Это, во-первых, противоречит опубликованным данным [Пастухов, 1993], во-вторых, говорит о методической ошибке при сборе исходного материала, о чем сказано немного выше. В разбираемых материалах много ошибочных интерпретаций самых разных вопросов. Например, авторы неоднократно называют общую численность популяции нерпы «промысловым запасом»; в ГД — 2013 утверждается, что *ограниченная емкость среды* может привести к включению механизма саморегуляции либо к опасности нового возникновения эпизоотии внутри популяции байкальской нерпы или что молодые нерпы не могут нырять на большие глубины и питаться рыбами «бычково-голомянкового» комплекса и т.д.

Вопрос о «**емкости среды**» в трофическом аспекте, к которому постоянно апеллируют лоббисты возобновления промысла байкальской нерпы, обсуждался в первом нашем сообщении. Величина этой «емкости» определяется динамикой биомассы голомянок и других рыб, служащих объектами питания нерпы, которая, в свою очередь, зависит от интенсивности развития более низших звеньев трофической цепи. Поэтому емкость среды для долгоживущей нерпы — величина неопределенная, а ее «достижение» может наступить как при численности зверей, например, в 100 тыс., так и при численности в 150 тыс. голов. Заметить, что численность нерпы достигла некоего максимального предела (точнее, находится в процессе достижения), можно только по косвенным признакам, а не по абсолютной численности, определяемой современными методами. В качестве таковых выступают механизмы саморегуляции, которая идет в любой дикой популяции непрерывно, хотя конкретные ее механизмы не всегда хорошо заметны и им не уделяется должного внимания.

* Материалы... [2023]. <http://baikal.vniro.ru/ru/ob-slush>.

На наш взгляд, за последнее время популяция нерпы неоднократно приближалась к емкости среды, однако никаких острых негативных последствий (в виде тех же эпизоотий) не возникало [Петров, 2007]. Опасность возникновения эпидемий, возможно, и существует, но и этот негативный фактор находится в ряду естественных механизмов саморегуляции. Следует иметь в виду, что «регуляция плотности популяции осуществляется на значительно более низкой по сравнению с верхней асимптотой емкости местообитания», которая «достигается лишь в том случае, если полностью используются ресурсы энергии и пространства» [Одум, 1975, с. 255], чего на Байкале явно не наблюдается.

Если прежде достижение популяцией байкальской нерпы емкости среды исследователи в той или иной мере обосновывали многолетней динамикой комплекса показателей, используемых для анализа состояния популяции, то в настоящее время это спекулятивное утверждение, биологически никак не подтверждаемое. Оно зиждется исключительно на том основании, что нерпы «стало много» (добавим — и она стала кому-то мешать). Доводы, что нерпа стала встречаться там, где ее раньше не было, или что тюлени выедают омуля в сетях рыбаков (заметим, промышленное рыболовство ставными сетями на Байкале отсутствует) и им подобные неприемлемы, особенно в подобных формулировках: «Высокая численность нерпы подтверждается и косвенными показателями, свидетельствующими о расширении мест ее обитания» [ГД — 2015, с. 47].

Нет сомнений, что столь упорное лоббирование вопроса о возобновлении промышленной добычи не мотивируется интересами популяции. Усматривается только один мотив, который как-то можно связать с биологической целесообразностью. Это устойчивое мнение большинства рыбаков и рыбопромышленников о вреде, наносимом нерпой байкальскому омулю (а потому численность нерпы нужно уменьшить, т.е. отрегулировать). Странно, но такого же мнения, судя по их намерениям, придерживаются биологи БайкалНИРО*. Мы полагаем, что вопрос о степени воздействия тюленей на ценные промысловые виды рыб давно закрыт — омуль, сиг и хариус в питании нерпы встречаются сезонно и кратковременно, а вся популяция потребляет не более 3 % биомассы этих рыб [Пастухов, 1993; Петров и др., 2007; Петров, Смирнова, 2008]. То, что нерпа забирается в ставные невода и «ворует» рыбу — актуальная проблема на всех морях от Камчатки до Сахалина, решать ее сокращением численности зверей вряд ли возможно.

Пока шла работа над статьей, состоялся круглый стол (16.05.2023 г.), организованный Институтом проблем и экологии эволюции им. А.М. Северцева РАН и Фондом поддержки экологических разработок и исследований «Озеро Байкал», по теме «Численность байкальской нерпы: регулировать или нет?». Там, кроме прочего, был представлен доклад о результатах учета приплода нерпы с помощью БПЛА, проведенного по всей акватории озера в 2021 г. (публикаций нет). По нашему мнению, доклад был «сырым» и неубедительным. В частности, много вопросов вызвала идентификация логовищ на снимках (разумеется, все прочие упомянутые выше вопросы относительно условий расчетов никуда не исчезли). Более того, демонстрируемые снимки массовых залежек нерп на кромках огромных разводий (и другие), строго говоря, не имеющие отношения к учету приплода (логовищ), по нашему мнению, не могли быть сделаны в указанные сроки (с 7.04 по 11.05.2021 г.), поскольку таких разводий в это время, судя по мониторингу ледовой обстановки (<http://sputnik.irk.ru>), не было. Но главное не в этом. В результате ряда методических манипуляций авторами доклада была получена общая численность популяции в 2021 г., равная 132 тыс., т.е. оценка, указанная БайкалВНИРО в ГД — 2021 (164,7 тыс.), по сути, была отвергнута.

* Еще профессор А.А. Коротнев [1900] писал, что нерпу надо уничтожать, как вредителя... С тех пор наука в лице упомянутых биологов с места не сдвинулась.

Заключение

Мы пришли к двум заключениям. Первое касается численности популяции. Оснований для выводов о каких-либо существенных изменениях численности в 2010–2020-е гг. нет. С учетом большой ошибки в определении численности приплода и неизбежных ошибок (тоже, вероятно, немаленьких) в определении яловости и структуры популяции затруднительно говорить даже о движении популяции. Утверждение о достижении популяцией байкальской нерпы максимально возможной численности (емкости среды обитания) также ничем не обосновано. Экологическая емкость среды (трофическая) не косная величина, а весьма динамичная, зависящая от множества факторов, учесть которые практически невозможно. Признаки достижения популяцией предельной плотности, такие как изменения в питании, замедление физического роста, задержка полового созревания, изменение соотношения полов и возрастной структуры и т.д. (на которые исследователи практически не обращают внимания), означают приведение в действие механизмов саморегуляции популяции, т.е. популяция регулирует свою плотность (численность) постоянно и никакое вмешательство в этот процесс не требуется. Потенциальная угроза возникновения эпидемии из-за высокой численности популяции также маловероятна и в любом случае не может быть поводом к целенаправленному уничтожению огромного количества здоровых животных. Численность популяции, несомненно, большая, но какая именно, неизвестно.

Второе заключение касается собственно идеи возобновления промысла. Предложение возродить промысел нерпы с целью регуляции ее запасов, как минимум, преждевременное. Но если численность нерпы столь велика, как считают авторы инициативы, и кто-то все же решит возобновить промысел, то сделать это будет очень непросто (а на наш взгляд, и невозможно). Чтобы сократить плотность популяции до неких размеров (известных только авторам инициативы) и тем самым улучшить ее состояние и якобы избежать возникновения эпизоотий, необходимо ежегодно добывать не менее 10–12 тыс. разновозрастных зверей (а не щенков-куматканов, а только они и имеют коммерческую ценность). Добыча в незначительных объемах, как показывает опыт научно-производственного эксперимента (см. сообщение 1), не даст ожидаемого биологического результата. Между тем в современных условиях организовать добычу нерпы возможно только «кустарными методами».

Такую биологическую задачу — если ее ставить вообще — можно решить только специально организованным масштабным промыслом, при этом надо будет добывать коммерчески малоценных разновозрастных зверей на протяжении нескольких лет, после чего промысел должен быть прекращен (при достижении цели). Такая перспектива вряд ли заинтересует инвесторов. Получать меховую продукцию, т.е. от щенков-куматканов (спрос на которую, кстати, сейчас невелик), будет весьма затруднительно по ряду причин. В частности, в условиях ухудшения ледового режима организовать масштабный ледовый промысел нереально; весенний (лодочный) промысел также не будет успешным (экономически выгодным), в том числе из-за изменившихся сроков линьки животных и быстрого исчезновения плавающих льдов; остается осенний сезон (сетной лов в заливах), за который добыть несколько тысяч зверей было невозможно, даже когда промысел был хорошо организован и им занимались пять рыболовецких колхозов.

Отсюда возникает ряд труднорешаемых вопросов организационно-экономического характера, на которые у авторов предложения, очевидно, ответов нет, а обсуждение которых выходит за рамки нашей статьи.

Наконец, на фоне политики интенсивного развития внутреннего туризма, в том числе в Байкальском регионе, возобновление промысла приведет к имиджевым потерям и репутационным рискам, несопоставимым с сомнительными доходами от коммерческого промысла и почти недостижимыми позитивными биологическими последствиями. С точки зрения сохранения имиджа оз. Байкал как перспективного

объекта туристической индустрии, на наш взгляд, даже крайний вариант (смертность от болезни) предпочтительнее, нежели ежегодный отстрел тысяч животных практически на глазах туристов.

Единственным положительным моментом этого проекта, если промысел будет проводиться строго под контролем «науки», может стать получение репрезентативных научных материалов как основы для будущих работ по мониторингу состояния популяции, но для этого возобновлять промысел нужды нет — достаточно организовать добычу 3–5 тыс. разновозрастных зверей в течение одного-двух лет с научными целями.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарит к.б.н. А.Б. Купчинского за прочтение статьи и полезные замечания, которые, надеемся, пошли на пользу тексту.

The author is thankful to Ph.D. A.B. Kupchinsky for reading the manuscript and valuable remarks useful for the text enhancing.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена в рамках программы IV.VIII.69.1.5. «Изучение некоторых элементов экосистем территории Восточной Сибири по результатам натурных и экспериментальных исследований как отражение изменений абиотических факторов среды. Усовершенствование дистанционных методов слежения за функционированием береговых лежбищ байкальской нерпы и поведением животных на них (видеонаблюдения)».

The study was conducted within the framework of budget program IV.VIII.69.1.5. «The study of some elements of ecosystems in the territory of Eastern Siberia on the results of field and experimental researchers as a reflection of changes in abiotic environmental factors. Improvement of remote methods for monitoring the functioning of the coastal rookeries of Baikal seal and behavior of the animals on them (surveillance video)».

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.

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

This article does not contain studies involving humans or animals as subjects of experimental studies. Bibliographic references to all used sources are formatted in accordance with the rules of this edition

The author states that he has no conflict of interest.

Список литературы

Бизиков В.А., Болтнев Е.А., Петров Е.А. и др. Экспериментальная авиасъемка байкальской нерпы с использованием БПЛА большой дальности // Тр. ВНИРО. — 2019. — Т. 175. — С. 226–228.

Бизиков В.А., Петерфельд В.А., Черноок В.И. и др. Методические рекомендации по проведению учета приплода байкальской нерпы (*Pusa sibirica*) с беспилотных летательных аппаратов в Байкальском рыбохозяйственном бассейне. — М.: ВНИРО, 2021. — 56 с.

Вспышка чумы плотоядных у байкальской нерпы (1987/88 г.) / под ред. М.А. Грачева. — Новосибирск: Наука, 1992. — 71 с.

Гудман С., Дмитриева Л., Баймуканов М. и др. Популяционный статус каспийского тюленя (*Pusa caspica*): угрозы, приоритеты и проблемы сохранения // Морские млекопитающие Голарктики: сб. науч. тр. по мат-лам 7-й Междунар. конф. — М.: Совет по морским млекопитающим, 2012. — Т. 1. — С. 205–208.

Гурова Л.А., Пастухов В.Д. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала: моногр. — Новосибирск: Наука, 1974. — 184 с.

Егорова Л.И., Елагин О.К., Иванов М.К. и др. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 1. Метод и результаты исследования питания в конце 80-х гг. // Сибир. биол. журн. — 1992. — № 4. — С. 40–47.

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.

Кожов М.М. Биология озера Байкал : моногр. — М. : АН СССР, 1962. — 315 с.

Коротнев А.А. Предварительный отчет по исследованию озера Байкал летом 1900 года // Вестник рыбопромышленности. — 1900. — № 9/10. — С. 423–437.

Купчинский А.Б., Петров Е.А., Овдин М.Е. Первый опыт применения дистанционного мониторинга лежбища байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) // Биота и среда природных территорий. — 2021. — № 2. — С. 77–94. DOI: 10.37102/2782-1978_2021_2_6.

Одум Ю. Основы экологии : моногр. : пер. с 3-го англ. изд. / под ред. Н.П. Наумова. — М. : Мир, 1975. — 740 с.

Пастухов В.Д. Байкальская нерпа // Путь познания Байкала. — Новосибирск : Наука, 1987. — С. 258–266.

Пастухов В.Д. Байкальская нерпа как последнее звено в продукции пелагиали озера // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. — М. : Наука, 1967. — С. 243–252.

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. Учет приплода и оценка численности популяции байкальской нерпы // Морфофизиологические и экологические исследования байкальской нерпы. — Новосибирск : Наука, 1982. — С. 122–141.

Пастухов В.Д., Гладыш А.П. Нерпа как индикатор состояния рыбных ресурсов Байкала // Круговорот вещества и энергии в водоемах : тез. докл. 5-го Всесоюз. лимнол. совещ. — Иркутск, 1981. — Вып. 3. — С. 150–152.

Петров Е.А. Байкальская нерпа : моногр. — Улан-Удэ : ИД «ЭКОС», 2009. — 176 с.

Петров Е.А. Байкальская нерпа (эколого-эволюционные аспекты) : дис. ... д-ра биол. наук. — Улан-Удэ : БГУ, 2003. — 364 с.

Петров Е.А. Воспроизводство и проблемы прогнозов ОДУ байкальской нерпы (*Pusa sibirica*) // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по мат-лам 3-й Междунар. конф. — М. : КМК, 2004. — С. 460–464.

Петров Е.А. Проблемы эксплуатации популяции байкальской нерпы // Рыб. хоз-во. — 2007. — № 1. — С. 74–77.

Петров Е.А. Сокращается ли численность байкальской нерпы? // Морские млекопитающие Голарктики : тез. докл. 2-й Междунар. конф. — М. : КМК, 2002. — С. 212–213.

Петров Е.А., Воронов А.В., Иванов М.К. Численность, распределение приплода и промысел байкальской нерпы *Pusa sibirica* (Pinnipedia, Phocidae) // Зоол. журн. — 1997. — Т. 76, № 7. — С. 858–864.

Петров Е.А., Егорова Л.И. Современное состояние популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica*, Pinnipedia, Phocidae): питание и упитанность // Зоол. журн. — 1998. — Т. 77, № 5. — С. 593–600.

Петров Е.А., Елагин О.К., Егорова Л.И. и др. Состояние популяции байкальской нерпы // Вспышка чумы плотоядных у байкальской нерпы (1987/88 г.). — Новосибирск : Наука, 1992. — С. 20–26.

Петров Е.А., Купчинский А.Б. Ракообразные в питании байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.). 2. Фактор процветания популяции? // Байкал. зоол. журн. — 2022. — № 2(32). — С. 115–125.

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., Бадардинов А.А. Значение береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788, Pinnipedia). 3. Функционирование лежбищ байкальской нерпы на острове Тонкий (Ушканы острова, оз. Байкал) по материалам видеонаблюдений // Зоол. журн. — 2021. — Т. 100, № 7. — С. 823–840. DOI: 10.31857/S0044513421070102.

Петров Е.А., Смирнова О.Г. Питание байкальской нерпы // Рыб. хоз-во. — 2008. — № 3. — С. 53–57.

Петров Е.А., Смирнова О.Г., Ткачев В.В. Потребление ценных промысловых видов рыб байкальской нерпой (*Pusa sibirica* Gm., Phocidae, Pinnipedia) // Сибир. экол. журн. — 2007. — Т. 14, № 4. — С. 639–652.

Петров Е.А., Ткачев В.В. Сравнение половозрастной структуры и репродуктивной активности нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) из двух географически удаленных районов озера Байкал // Вестник БГУ. — 2006. — Сер. 2, вып. 8. — С. 246–255.

Соловьева М.А., Пилипенко Г.Ю., Глазов Д.М. и др. Активность перемещений байкальской нерпы по данным спутникового мечения // Тр. ВНИРО. — 2020. — Т. 181. — С. 92–101. DOI: 10.36038/2307-3497-2020-181-92-101.

Ткачев В.В., Варнаевский А.В., Бобков А.И., Тугарин А.И. Современное состояние популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) // Вестн. рыбохоз. науки. — 2016. — Т. 3, № 1(9). — С. 53–63.

Arnason U., Gullberg A., Janke A. et al. Pinniped phylogeny and a new hypothesis for their origin and dispersal // Mol. Phylogenet. Evol. — 2006. — Vol. 41, № 2. — P. 345–354. DOI: 10.1016/j.ympev.2006.05.022.

Goodman S. *Pusa sibirica*: The IUCN Red List of Threatened Species. 2016. e.T41676A45231738. DOI: 10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41676A45231738.en.

Kunnasranta M., Niemi M., Auttila M. et al. Sealed in a lake — Biology and conservation of the endangered Saimaa ringed seal: A review // Biological Conservation. — 2021. — Vol. 253. DOI: 10.1016/j.biocon.2020.108908.

Robards M.D., Reeves R.R. The global extent and character of marine mammal consumption by humans: 1970–2009 // Biological Conservation. — 2011. — Vol. 144(12). — P. 2770–2786. DOI: 10.1016/j.biocon.2011.07.034.

Sasaki H., Numachi K., Grachev M.A. The origin and genetic relationships of the Baikal seal, *Phoca sibirica*, by restriction analysis of mitochondrial DNA // Zool. Sci. — 2003. — Vol. 20(11). — P. 1417–1422. DOI: 10.2108/zsj.20.1417.

Sipilä T., Hyvärinen H. Status and biology of Saimaa (*Phoca hispida saimensis*) and Ladoga (*Phoca hispida ladogensis*) ringed seals // NAMMCO Scientific Publications. — 2014. — Vol. 1. — P. 83–99. DOI: 10.7557/3.2982.

References

Bizikov, V.A., Boltnev, E.A., Petrov, E.A., Peterfeld, V.A., and Chernook V.I., Experimental aerial survey of the Baikal seal using long-range UAVs, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 175, pp. 226–228.

Bizikov, V.A., Peterfeld, V.A., Chernook, V.I., Kuznetsov, N.V., Petrov, E.A., Bobkov, A.A., Tkachev, V.V., Sidorov, L.K., and Boltnev, E.A., *Metodicheskiye rekomendatsii po provedeniyu ucheta priploda baykal'skoy nerpy (Pusa sibirica) s bespilotnykh letatel'nykh apparatov v Baykal'skom rybokhozyaystvennom bassejne* (Methodological recommendations for the accounting of the offspring of the Baikal seal (*Pusa sibirica*) from unmanned aerial vehicles in the Baikal fishery basin), Moscow: VNIRO, 2021.

Vspyshka chumy plotoyadnykh u baykal'skoy nerpy (1987/88) (An outbreak of carnivorous plague in the Baikal seal), Grachev, M.A., ed., Novosibirsk: Nauka, 1992.

Goodman S., Dmitrieva, L., Baimukanov, M., Bignert, A., Jüssi, I., Jüssi, M., Kasimbekov, Ye., Verevkin, M., Vysotsky, V., Wilson, S., and Härkönen, T., Population status of Caspian seals (*Pusa caspica*): threats, priorities and barriers to conservation, in *Marine Mammals of the Holarctic, Collection of Scientific Papers*, Moscow: Sovet po morskim mlekopitayushchim, 2012, vol. 1, pp. 205–208.

Gurova, L.A. and Pastukhov, V.D., *Pitaniye i pishchevyye vzaimootnosheniya pelagicheskikh ryb i nerpy Baykala* (Nutrition and food relationships between pelagic fish and seals of Baikal), Novosibirsk: Nauka, 1974.

Egorova, L.I., Elagin, O.K., Ivanov, M.K., Kazachishina, I.J., and Petrov, E.A., Feeding of the Baikal seal: state of the problem. 1. The method and results of feeding studies at the end of the eighties, *Sibir. biol. Zhurn.*, 1992, vol. 4, pp. 40–47.

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

Kozhov, M.M., *Biologiya ozera Baykal* (Biology of Lake Baikal), Moscow: Academy of Sciences USSR, 1962.

Korotnev, A.A., Preliminary report on the study of Lake Baikal in the summer of 1900, *Vestnik rybopromyshlennosti* (Bulletin of the fishing industry), 1900, no. 9/10, pp. 423–437.

Kupchinsky, A.B., Petrov, E.A., and Ovdin, M.E., First attempt at remote monitoring the Baikal Seal's (*Pusa sibirica* Gm.) coastal rookery, *Biota i sreda prirodnykh territoriy*, 2021, no. 2, pp. 77–94. doi 10.37102/2782-1978_2021_2_6

Odum, E.P., *Fundamentals of Ecology*, Philadelphia; L.; Toronto: W.B Saunders, 1971.

Pastukhov, V.D., Baikal seal, in *Put' poznaniya Baykala* (The path of knowledge of Baikal), Novosibirsk: Nauka, 1987, pp. 258–266.

Pastukhov, V.D., Baikal seal as the last link in the production of the pelagic zone of the lake, in *Krugovorot veshchestva i energii v ozernykh vodoyomakh* (Cycle of matter and energy in lake reservoirs), Moscow: Nauka, 1967, pp. 243–252.

Pastukhov, V.D., *Nerpa Baykala. Biologicheskkiye 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., Calculation of the offspring and assessment of the population size of the Baikal seal, in *Morfo-fiziologicheskkiye i ekologicheskkiye issledovaniya baykal'skoy nerpy* (Morphological and ecological studies of the Baikal seal), Novosibirsk: Nauka, 1982, pp. 122–141.

Pastukhov, V.D. and Gladyshev, A.P., Seal as an indicator of the state of Baikal fish resources, in *Tezisy dokl. 5-go Vsesoyuz. limnol. soveshch. "Krugovorot veshchestva i energii v vodoyemakh"* (Proc. 5th All-Union. limnol. Meet. "Cycle of matter and energy in lakes and reservoirs"), Irkutsk, 1981, vol. 3, pp. 150–152.

Petrov, E.A., *Baykal'skaya nerpa* (Baikal seal), Ulan-Ude: Publishing House "ECOS", 2009.

Petrov, E.A., Baikal seal (ecological and evolutionary aspects), *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Ulan-Ude: BSU, 2003.

Petrov, E.A., Reproduction and problems of forecasting the TAC of the Baikal seal (*Pusa sibirica*), in *Marine Mammals of the Holarctic, Collection of Scientific Papers*, Moscow: KMK, 2004, pp. 460–464.

Petrov, E.A., Problems of exploitation of the population of the Baikal seal, *Rybn. Khoz.*, 2007, no. 1, pp. 74–77.

Petrov, E.A., Is the baikal seal population reducing, in *Marine mammals of the Holarctic, Abstracts reports*, Moscow: KMK, 2002, pp. 212–213.

Petrov, E.A., Voronov, A.V., and Ivanov, M.K., Numbers, breed distribution and hunting of *Pusa sibirica* (Pinnipedia, Phocidae) population, *Zool. Zh.*, 1997, vol. 76, no. 7, pp. 858–864.

Petrov, E.A. and Egorova, L.I., Current state of the Baikal seal population (*Pusa sibirica*, Pinnipedia, Phocidae): nutrition and fatness, *Zool. Zh.*, 1998, vol. 77, no. 5, pp. 593–600.

Petrov, E.A., Elagin, O.K., Egorova, L.I., Ivanov, M.K., and Voronov, A.L., Status of the Baikal seal population in 1988–89), in *Vspyshka chumy plotoyadnykh u baykal'skoy nerpy, 1987/88*, Novosibirsk: Nauka, 1992, pp. 20–26.

Petrov, E.A. and Kupchinsky, A.B., Crustaceans in the nutrition of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gm.). 2. A population prosperity factor?, *Baykal'skiy zoologicheskii zhurnal*, 2022, no. 2(32), pp. 115–125.

Petrov, E.A. and Kupchinsky, A.B., 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., Fialkov, V.A., and Badardinov, A.A., The importance of coastal rookeries in the life of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia). 3. Functioning of the Baikal Seal rookeries on Tonkiy Island, Ushkany Islands, Lake Baikal, based on video observations, *Zool. Zh.*, 2021, vol. 100, no. 7, pp. 823–840. doi 10.31857/S0044513421070102

Petrov, E.A. and Smirnova, O.G., Nutrition of the Baikal seal, *Rybn. Khoz.*, 2008, no. 3, pp. 53–57.

Petrov, E.A., Smirnova, O.G., and Tkachev, V.V., Consumption of valuable food fish species by Baikal seal (*Pusa sibirica* Gm., Phocidae, Pinnipedia), *Sibirskiy ekolog. Zhurn.*, 2007, vol. 14, no. 4, pp. 639–652.

Petrov, E.A. and Tkachev, V.V., Comparison of sex and age structure and reproductive activity of seals (*Pusa sibirica* Gm.) from two geographically remote areas of Lake Baikal, *Vestnik Baikal. Gos. Univ.*, 2006, vol. 2(8), pp. 246–255.

Solovieva, M.A., Pilipenko, G.Yu., Glazov, D.M., Peterfeld, V.A., Petrov, E.A., and Rozhnov, V.V., Movement activity of the Baikal seal according to satellite tagging data, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 181, pp. 92–101. doi 10.36038/2307-3497-2020-181-92-101

Tkachev, V.V., Varnavsky, A.V., Bobkov, A.I., and Tugarin, A.I., Current status Baikal seal population (*Pusa sibirica* Gm.), *Vestnik rybokhozyaystvennoi nauki*, 2016, vol. 3, no. 1(9), pp. 53–63.

Arnason, U., Gullberg, A., Janke, A., Kullberg, J.M., Lehman, N., Petrov, E.A., and Väinölä, R., Pinniped phylogeny and a new hypothesis for their origin and dispersal, *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2006, vol. 41, no. 2, pp. 345–354. doi 10.1016/j.ympev.2006.05.022

Goodman, S., *Pusa sibirica*, *The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T41676A45231738*. doi 10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41676A45231738.en

Kunnasranta, M., Niemi, M., Auttila, M., Valtonen, M., Kammonen, J., and Nyman, T., Sealed in a lake — Biology and conservation of the endangered Saimaa ringed seal: A review, *Biological Conservation*, 2021, vol. 253. doi 10.1016/j.biocon.2020.108908

Robards, M.D. and Reeves, R.R., The global extent and character of marine mammal consumption by humans: 1970–2009, *Biological Conservation*, 2011, vol. 144(12), pp. 2770–2786. doi 10.1016/j.biocon.2011.07.034

Sasaki, H., Numachi, K., and Grachev, M.A., The origin and genetic relationships of the Baikal seal, *Phoca sibirica*, by restriction analysis of mitochondrial DNA, *Zool. Sci.*, 2003, vol. 20(11), pp. 1417–1422. doi 10.2108/zsj.20.1417

Sipiälä, T. and Hyvärinen, H., Status and biology of Saimaa (*Phoca hispida saimensis*) and Ladoga (*Phoca hispida ladogensis*) ringed seals, *NAMMCO Scientific Publications*, 2014, vol. 1, pp. 83–99. doi 10.7557/3.2982

<https://fish.gov.ru/otraslevaya-deyatelnost/organizacziya-rybolovstva/prikazy/>, <https://minjust.consultant.ru/documents/23996>. Cited June, 2023.

<http://www.kremlin.ru/acts/bank/13787>. Cited June, 2023.

<http://government.ru/docs/>. Cited June, 2023.

Gosudarstvennyye doklady «O sostoyanii ozera Baykal i merakh po yego okhrane» za 2011–2022 gg. (State reports “On the state of Lake Baikal and measures for its protection” for 2011–2022).

Materialy, obosnovyvyayushchiye obshchiye dopustimyye ulovy vodnykh biologicheskikh resursov v ozere Baykal (s vpadayushchimi v nego rekami) na 2024 g. (s otsenkoy vozdeystviya na okruzhayushchuyu sredu) (Materials justifying the total allowable catches of aquatic biological resources in Lake Baikal (with the rivers flowing into it) for 2024 (with an assessment of the impact on the environment), Moscow: VNIRO, 2023. <http://baikal.vniro.ru/ru/ob-slush>. Cited June, 2023.

Materialy, obosnovyvyayushchiye obshchiye dopustimyye ulovy vodnykh biologicheskikh resursov v ozere Baykal (s vpadayushchimi v nego rekami) na 2015 g. (Materials substantiating the total permissible catches of aquatic biological resources in Lake Baikal (with the rivers flowing into it) for 2015), Ulan-Ude: Baikal branch of the Federal State Budgetary Enterprise Gosrybtsentr, 2015.

Поступила в редакцию 17.08.2023 г.

После доработки 16.11.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

The article was submitted 17.08.2023; approved after reviewing 16.11.2023; accepted for publication 30.11.2023

Научная статья

УДК 581.526.323(265.53)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-822-851

EDN: DYQMYG



ХАРАКТЕРИСТИКА СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ НА ОСНОВАНИИ КОНЦЕПЦИИ АДАПТИВНОЙ ЗОНЫ

А.А. Дуленин*

Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

Аннотация. На материалах водолазной съемки 2020 г., с использованием данных, полученных с 2003 по 2022 г. в северо-западной части Охотского моря, описана и классифицирована сублиторальная растительность. Выделены 5 ассоциаций (*Saccharinetum latissimae*, *Pseudolessonetum laminarioidae*, *Alarietum esculentae*, *Sargassetum miyabeae*, *Zosteretum marinae*) и одна группа сообществ красных водорослей, отнесенных к пяти союзам, трем порядкам и трем классам. Все ассоциации водорослей в районе формируются повсеместно, на большей части обследованного диапазона глубин, имеют статистически равномерный характер распределения и формируют 88 % площади растительного покрова. Ценофлоры ассоциаций бедны: в них отмечено до 5–6 видов или многовидовых групп. Показано, что в качестве методологической основы для описания морских сублиторальных растительных сообществ умеренного пояса оптимальна концепция адаптивной зоны. Выявлено, что ассоциации сублиторали района исследований представляют собой элементарные петерсеновские сообщества, в которых в среднем $\frac{3}{4}$ покрытия дна и биомассы формируются главным доминантом. Выделенные ассоциации и высшие синтаксоны могут быть встроены в наиболее распространенную флористическую систему синтаксономической классификации. Использование концепции адаптивной зоны позволяет решить проблему авторского субъективизма при выделении синтаксонов, приближает синтаксономию к естественной классификации и придает ей экологический смысл. Доказана применимость концепции адаптивной зоны для оценки ресурсов района исследования, их объем определен в 200 тыс. т на площади 64 км².

Ключевые слова: северо-западная часть Охотского моря, сублитораль, ассоциации растительности, концепция адаптивной зоны

Для цитирования: Дуленин А.А. Характеристика сублиторальной растительности северо-западной части Охотского моря на основании концепции адаптивной зоны // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 822–851. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-822-851. EDN: DYQMYG.

* Дуленин Александр Алексеевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, dulenin@mail.ru, ORCID 0000-0002-3491-6805.

© Дуленин А.А., 2023

Characteristics of sublittoral vegetation in the northwestern Okhotsk Sea based on the concept of adaptive zone

Alexander A. Dulenin

Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO),
13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia

Ph.D., leading researcher, dulenin@mail.ru, ORCID 0000-0002-3491-6805

Abstract. Sublittoral vegetation in the northwestern Okhotsk Sea is described on the data of diving survey in 2020 and some additional data obtained from 2003 to 2022. Five macroalgae associations (*Saccharinetum latissimae*, *Pseudolessonetum laminarioidae*, *Alarietum esculentae*, *Sargassetum miyabae*, and *Zosteretum marinae*) and one group of red algae communities are identified and classified into 5 alliances, 3 orders and 3 classes. All these associations occur over entire area (from 56° to 59° N), within almost whole range of the surveyed depths (2–11 m), and occupy a total of 88 % of the vegetation cover, with statistically uniform distribution. Coenofloras of the associations are poor: up to 5–6 species or multispecies groups have been noted in every association. The concept of an adaptive zone is proposed as an optimal methodological basis for describing marine sublittoral plant communities in the temperate zone. The sublittoral associations in the study area are considered as elementary Petersen-type communities with on average $\frac{3}{4}$ of the bottom cover and biomass formed by the main dominant species. These associations and higher syntaxa can be built into the most common floristic system of syntaxonomic classification. The adaptive zone concept allows to solve the problem of subjectivism in selection of syntaxa, so the syntaxonomy becomes closer to natural classification with ecological meaning. Successful applicability of the adaptive zone concept for the algae resources assessment is proven; the stock in the surveyed area of 64 km² is evaluated as $200 \cdot 10^3$ t.

Keywords: northwestern Okhotsk Sea, sublittoral vegetation, algae association, adaptive zone concept

For citation: Dulenin A.A. Characteristics of sublittoral vegetation in the northwestern Okhotsk Sea based on the concept of adaptive zone, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 822–851. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-822-851. EDN: DYQMYG.

Введение

Ценотическая структура поселений донных морских растений определяет их хозяйственную ценность и предоставляемые ими экосистемные услуги. Сообщества морских растений выступают в качестве «экосистемных инженеров» [Teagle et al., 2017; Miller et al., 2018; Shelamof et al., 2022; и др.], определяющих структуру биотических сообществ. С ними топически и трофически связаны разнообразные промысловые организмы [Сухин, 2002; Колпаков, 2018; Дуленин, Диденко, 2021; и др.]. Кроме того, они сами формируют значительные промысловые ресурсы [Суховеева, Подкорытова, 2006; Блинова, 2014; Ferdouse et al., 2018; MacMonagail et al., 2018; Ресурсы..., 2020; и др.].

Между тем ценотическая структура сублиторальной растительности дальневосточных морей России изучена слабо. В частности, это касается Охотского моря. Так, И.С. Гусарова [1975] выделила 102 ассоциации сублиторали островов Большой Курильской гряды, в том числе и с охотоморской стороны, однако в автореферате ее кандидатской диссертации они не перечислены. Далее растительные ассоциации всего Охотского моря были описаны В.Б. Возжинской [1996] в диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. На литорали и в сублиторали ею выделены 83 ассоциации, а в материковой части моря — 48 фитоценозов. Этот термин, судя по тексту, она использует как синоним термина «ассоциация». Однако фитоценозы, или ассоциации, в автореферате не поименованы. Л.П. Перестенко [1996] в юго-западной части Охотского моря и у Шантарских островов выделила 44 сублиторальных фитоценоза, также ею не перечисленных. Кроме того, из ее текста неясно,

что именно она понимает под термином «фитоценоз» — единичный относительно однородный участок растительности или же группу таких участков. Работа Д.А. Галанина [1999] не содержит описаний сообществ макрофитов. Подробные качественные и количественные характеристики доминирующих видов сублиторальных водорослей северных Курильских островов, в том числе с их охотоморской стороны, дал В.С. Огородников [2002, 2003, 2007]. Однако сообщество растительности он понимал как пояс растительности целого острова. Кроме того, в качестве доминантов он среди прочих указывает ряд видов со средней биомассой 0,007–0,220 кг/м², что не имеет смысла, поскольку при таком обилии они могут формировать лишь разреженные поселения, к которым не приложимы категории доминирования. После этого Н.В. Евсеева [2007] описала фитоценозы южных Курильских островов, объединенные в соответствующие ассоциации, с указанием их основных количественных характеристик. Однако процедуры описания растительности были ею лишь кратко обозначены, без подробного описания применявшихся методик.

Таким образом, какие-либо сведения о сообществах сублиторальной растительности имеются по северной части Охотского моря, а также по Курильским и Шантарским островам. По материковой северо-западной части Охотского моря (СЗОМ) такие сведения в литературе отсутствуют, что указывает на целесообразность описания ценотической структуры сублиторальной растительности этого района.

Далее, во всех перечисленных выше публикациях критерии выделения доминирующих видов не указаны. Подчас в качестве доминантов приведены заведомо малообильные виды. Часто неясно, что авторы понимают под терминами «сообщество», «фитоценоз», «ассоциация». Это затрудняет сравнение различных описаний. Кроме того, в имеющихся работах не приводятся и четкие процедуры выделения, описания и классификации сообществ растительности. Полная синтаксономическая классификация не выполнена ни по одному из районов.

На взгляд автора, перечисленные пробелы и неясности в изученности донной растительности Охотского моря (как и дальневосточных морей в целом) связаны с отсутствием четко обозначенной теоретико-методической основы, которая объединяла бы описания разных исследователей. Во всех процитированных работах так или иначе приведены доминанты растительного покрова, т.е. по сути дела все исследователи использовали доминантно-физиономический подход к описанию растительности [Миркин, Наумова, 2012]. Тем не менее основания использования такого подхода ими не обсуждаются. Это не удивительно, поскольку методы изучения живого покрова морского дна до сих пор находятся в стадии разработки, а авторы описаний морской растительности различных регионов обычно пользуются геоботаническими методиками, разработанными на суше [Калугина-Гутник, 1975; Возжинская, 1986; Афанасьев и др., 2012; Скрипцова и др., 2018; и т.д.].

Наиболее перспективной теоретической основой, которая позволяет описывать сообщества биоты на основании понятных принципов и воспроизводимых процедур, автор видит концепцию адаптивной зоны (АЗ) [Волвенко, 2018, 2019], в соответствии с которой в сообществе количественно преобладают наиболее приспособленные к обитанию на данном участке виды. Не вдаваясь в обсуждение теоретических основ концепции, нужно отметить, что биотические сообщества в ее рамках понимаются в петерсеновском смысле — как повторяющиеся группы видов, опознаваемые и называемые по наиболее обильным видам [Несис, 1977]. Учитывая выраженные особенности структуры донной морской растительности умеренного пояса — наличие поясов и поселений с количественным преобладанием единственного вида [Блинова, 2014], растительные сообщества целесообразно описывать как элементарные петерсеновские сообщества, выделяемые по единственному доминанту.

Цель настоящей работы состояла в том, чтобы дать характеристику ценотической структуре сублиторальной растительности приматериковой северо-западной части Охотского моря на основе проверяемых и воспроизводимых процедур описания и клас-

сификации растительности, для чего выделить и описать ассоциации сублиторальной растительности района, охарактеризовать пространственное распределение выделенных ассоциаций, выполнить синтаксономическую классификацию растительности района, выявить экосистемные характеристики растительных ассоциаций, оценить объем приуроченных к ним растительных ресурсов.

Материалы и методы

Материалы собраны в СЗОМ на участках от мыса Борисова на юго-западе до Эйриной губы на северо-востоке вдоль берегов протяженностью около 800 км (рис. 1). Использованы данные водолазной съемки на нерестилищах сельди, проведенной в мае-июне 2020 г. Съемка проведена сотрудниками ХабаровскНИРО С.Д. и А.С. Пономаревыми. Во время съемки выполнены 482 водолазные станции, сопровождавшиеся количественными пробами макрофитов. Дополнительно привлечены сведения, собранные в районе с 2002 по 2023 г., в том числе при участии автора статьи.

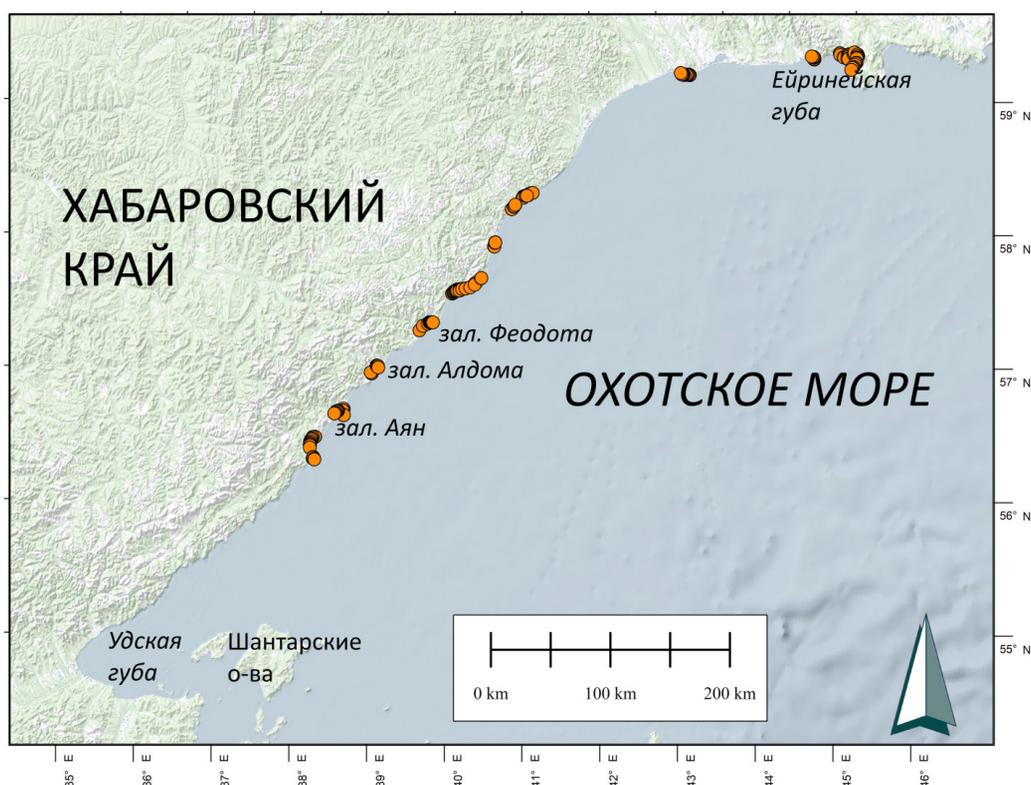


Рис. 1. Район исследований в СЗОМ, 2020 г.

Fig. 1. The area in the northwestern Okhotsk Sea surveyed in 2020

Во время работ применяли легководлазное снаряжение. Выполняли гидробиологические разрезы, ориентированные перпендикулярно береговой черте. Расстояние между разрезами составляло от 0,5 до 1,0 км. Участки, где не было растительности или признаков нереста сельди, не обследовали. На каждом разрезе в зависимости от рельефа дна на расстоянии от 30 до 50 м располагали от 2 до 10 станций. Регулярный отбор данных осуществляли на глубинах от 2 до 12–14 м, т.е. до нижней границы пояса растительности у большей части побережий Охотского моря. В отдельных случаях обследованы глубины до 35 м. Для рекогносцировки и получения изображений общего облика растительности использовали подводный дрон Qysea Fifish v6.

Удельную биомассу (УБМ, кг/м²) количественных проб со дна учитывали путем отбора с площадок в 0,25 м² с последующим пересчетом на 1 м². В сборах, выполнен-

ных во время икорной съемки, присутствовали растения, на которые была отложена икра сельди. Для них УБМ вычисляли как разность УБМ растений и икры. Водоросли из поднятых на борт проб (включая попавшие в пробы краснокнижные виды) после очистки от икры, определения видового состава и взвешивания возвращали в естественную среду обитания.

Проективное покрытие (ПП) определяли глазомерным способом путем осмотра 1–100 м² дна в зависимости от характера поселений и видимости. Для удобства ПП указывали в долях от единицы [Миркин и др., 1989], где 0 означал полное отсутствие растительности, а 1 — полное покрытие дна растительностью. При ПП от 0,1 до 1,0 использована равномерная шкала ПП с шагом в 0,1. При меньшем ПП его указывали с точностью до 0,01. При отсутствии видимости ПП не учитывали. В связи с относительно низкой точностью учета во время экспедиционных водолазных съемок были обработаны только пробы с УБМ не менее 0,1 кг/м² и ПП не менее 0,01.

Для характеристики условий распространения растительных ассоциаций указывали гранулометрический характер грунта (менее 0,1 мм — илы, от 0,1 до 1,0 мм — пески, от 1 до 10 мм — гравий, от 10 до 100 мм — галька, от 100 до 1000 мм — валуны, более 1000 мм — глыбы, а также скалистые грунты) и уклон дна (1–4° — незаметный, 5–19° — слабый, 20–59° — крутой, 60–90° — отвесный) [по: Арзамасцев, Преображенский, 1990].

Виды растений идентифицированы с помощью имеющихся определителей и атласов [Перстенко, 1994; Ключкова, 1996; Ключкова и др., 2009а, б]. Систематическое положение представителей родов *Saccharina* Stackhouse 1809, *Alaria* Greville 1830 уточнено канд. биол. наук А.В. Скрипцовой (ННЦБМ РАН) с использованием методов молекулярно-генетического анализа. Названия таксонов приведены в соответствии с международной альгологической базой Algaebase [<https://www.algaebase.org>]. В силу специфики икорных съемок выполняли количественный учет преимущественно растений I яруса (с высотой растительного покрова от 0,5 до 3,0 м). Из-за невозможности количественного видового учета обильных водорослей нижних ярусов обилие водорослей II яруса (от 0,05 до 0,50 м), преимущественно красных, указывали без разделения по видам, а данные по растительности III (от 0,01 до 0,05 м) и IV ярусов (ниже 0,01 м), т.е. преимущественно членистым известковым и корковым водорослям, не собирали. Макрофиты литорали и сублиторальной каймы (от 0 глубин до 2 м [Щапова, 1957]) исключены из рассмотрения исходя из специфики сбора материалов.

При описании растительности использовали нижеследующие основные понятия и термины.

Доминант каждого яруса растительности — наиболее обильный в этом ярусе вид при условии превышения порогов доминирования [Баканов, 2005], условно принятых ранее [Дуленин, 2020а] на уровне 0,2 по ПП и 1 кг/м² по УБМ. Главным доминантом (ГД) называли вид, наиболее обильный в сообществе. Пороги доминирования были использованы, чтобы избежать артефактов описания растительности разреженных поселений, когда в качестве доминантов могут быть указаны заведомо малообильные виды, не формирующие растительного покрова.

Субдоминант — вид, обилие которого на данной станции (в данном ярусе) меньше, чем у доминанта, однако не ниже порогового.

Сопутствующий — вид с максимальными показателями обилия на станции ниже пороговых.

Фитоценоз — в соответствии с континуалистскими воззрениями на природу растительного сообщества [Миркин, Наумова, 2012] «условно отграниченный и однородный (на глаз) контур растительности, часть континуума фитоценотического» [Миркин и др., 1989]. Поскольку в настоящей работе задачи установления границ отдельных фитоценозов не ставилось, то, исходя из специфики проводимых водолазных съемок, в качестве отдельных фитоценозов описывались условно однородные участки растительности, получаемые при выполнении каждого гидробиотанического описания. В отдельных случаях имеющиеся материалы позволяли рассматривать в качестве

фитоценозов большие однородные участки (выделы) растительности, на которых выделено множество гидробиотических описаний. Фитоценозы описаны на основе концепции адаптивной зоны [Волвенко, 2018, 2019].

Адаптивная зона — это участок (акватория или территория), на котором условия для вида (таксона) столь благоприятны, что он по биомассе и/или численности преобладает над всеми прочими [Волвенко, 2018]. Учитывая специфику растительного покрова, в настоящей работе в качестве показателей обилия использовали УБМ и ПП. Адаптивными зонами видов считали фитоценозы, где рассматриваемый вид выступает в роли ГД.

Гидробиотическое описание — совокупность данных о растительности и среде ее обитания, собранных на одной водолазной станции.

Растительная ассоциация — растительные сообщества определенного флористического состава и сходного внешнего облика, встречающиеся в единообразных экологических условиях [De Wildeman, 2010, по: Терийа и др., 2022]. Здесь в качестве объединяемых в ассоциацию растительных сообществ понимаются фитоценозы с одинаковым ГД.

Сообщество — безранговая классификационная единица, используемая, когда имеющегося материала недостаточно для определения синтаксономического ранга фитоценона [Миркин и др., 1989].

При выделении ассоциаций и последующей синтаксономической классификации растительности автор руководствовался прагматическим подходом, исходя из принципа редукционизма [Миркин и др., 1989], в соответствии с которым выполнялся минимум классификационных построений, необходимый для однозначного опознания ассоциаций и синтаксонов высшего порядка.

Процедура описания ассоциаций, разработанная ранее [Дуленин, 2021], была следующей. Основой для выделения ассоциаций служили стандартизированные электронные таблицы с описаниями гидробиологических станций, содержащие сведения об отмеченных на станции видах и показателях их обилия. Все станции с одним и тем же ГД отфильтровывали из электронной таблицы. Эти станции служили для описания соответствующей ассоциации. Виды, отмеченные на станциях, отнесенных к одной ассоциации, ранжировали по убыванию средних значений обилия, начиная с верхнего яруса до нижнего, указывая сначала доминанты, потом субдоминанты и, наконец, сопутствующие виды. Внутри каждой группы виды ранжировали по частоте встречаемости. Поскольку на разных гидробиологических станциях ценотическая роль видов могла меняться, указывали максимальную ценотическую роль каждого вида в пределах ассоциации. В первую очередь виды ранжировали по ПП, во вторую — по УБМ. Для каждого вида приводили количество описаний (т.е. гидробиологических станций), на которых этот вид встречался в пределах ассоциации, а также минимальное, максимальное, среднее и медианное значения обилия отдельно для ПП и УБМ и частоту встречаемости вида в ассоциации (ЧВА). Ниже списка видов каждого яруса приводили суммарные данные по его обилию. Ниже списка всех видов ассоциации указывали суммарные показатели обилия этой ассоциации. Самостоятельные ярусы в каждой ассоциации выделяли только в том случае, если суммарное максимальное обилие его видов превышало установленные пороги доминирования.

Результаты обработки представляли в виде итоговых таблиц с характеристиками ассоциаций. Описанные ранее разреженные поселения [Дуленин, 2015], не образующие выраженного растительного покрова, где растения не формируют между собой структурных связей, а суммарное обилие не достигает порогов доминирования, не рассматривались.

Для всех ассоциаций были определены предельные глубины, широты, участки распространения, а также частота встречаемости (ЧВ) — доля от всех станций съемки, на которых были отмечены растения, в процентах. ЧВ показывала относительную долю площади каждой ассоциации от общей площади растительности. Для каждой

ассоциации указывали видовое богатство в форме Σ , $m(\text{min-max})$, где Σ — видовое богатство ценофлоры ассоциации, а $m(\text{min-max})$ — среднее, минимальное и максимальное видовое богатство на отдельных гидробиологических станциях.

При синтаксономической классификации использован подход Е.И. Вейсберга [2010], совмещающего использование доминантного и флористического методов классификации. Для этого ГД ассоциаций указаны в качестве их диагностических видов. Названия ассоциаций образовывали из видового названия ГД, используя рекомендации Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры [Терийа и др., 2022].

Ассоциации с главными доминантами, принадлежащими к одному роду или семейству, объединяли в союзы. В синтаксоны ранга порядка объединяли союзы с главными доминантами своих ассоциаций, таксономически принадлежащими к одному порядку, в синтаксоны ранга класса — порядки с главными доминантами, таксономически принадлежащими к одному классу. Ранее на аналогичных принципах был составлен продромус сублиторальной растительности для северо-западной части Японского моря (СЗЯМ) [Дуленин, 2021], поэтому общие характеристики растительности района исследований сравниваются в работе с характеристиками этого региона.

Поскольку первичные гидрботанические описания являются данными для служебного пользования, представляющими коммерческую ценность, полное их опубликование в соответствии с рекомендациями Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры [Терийа и др., 2022] невозможно. В связи с этим таблицы с характеристиками ассоциаций содержат обобщенные описательные статистики вместо первичных описаний. Кроме таких таблиц, в работе приведено только по одному первичному описанию каждой ассоциации, принятому в качестве ее номенклатурного типа (*holotypus hoc loco*). В качестве таких описаний использованы фрагменты стандартных электронных таблиц с первичными данными водозащитных съемок. Все фитоценологические описания выполнены автором статьи. База данных с первичными описаниями, количественными и качественными характеристиками выделенных ассоциаций (фитоценотека) хранится в Хабаровском филиале ВНИРО.

Результаты и их обсуждение

Ниже приведены характеристики выделенных ассоциаций.

Acc. *Saccharinetum latissimae* ass. nov. hoc loco; номенклатурный тип (*holotypus hoc loco*) (табл. 1). Диагностический вид — *Saccharina latissima* (Linnaeus) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders 2006. Количество описаний — 51. Автор — А.А. Дуленин.

Таблица 1

Номенклатурный тип ассоциации *Saccharinetum latissimae*.
Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием

Table 1

Nomenclature type of the association *Saccharinetum latissimae*.
Fragment of the spreadsheet with primary description

Дата	Участок	№ станции	Ши-рота	Дол-гота	Глуби-на, м	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Ярус
07.06.20	Ейринойская губа	467	59,326	145,906	5	Валуны	<i>Saccharina latissima</i>	0,4	1,724	1
07.06.20	То же	467	59,326	145,906	5	«	<i>Sargassum miyabei</i>	0,3	1,048	1
07.06.20	«	467	59,326	145,906	5	«	Rhodophyta	0,2	0,943	2

Ассоциация (табл. 2, рис. 2) региональная, в СЗОМ отмечена повсеместно. Формируется на твердых грунтах (от галечных до скалистых) у открытых и полузащищенных побережий при уклоне от незаметного до крутого на глубинах от 2 до 9 м. Тренд распределения участков формирования ассоциации в районе по глубине статистически незначим ($\alpha = 0,12 \pm 0,14$, $R^2 = 0,08$, $p = 0,39$), т.е. на разных участках

своего формирования ассоциация распределяется по глубине относительно равномерно. Монодоминантными были 64 % фитоценозов. Выявленная ЧВ ассоциации — 18 %, что значительно превышает ЧВ любых ассоциаций порядка Laminaretalia из соседней СЗЯМ [Дуленин, 2021]. Площадь, занимаемая фитоценозами ассоциации в районе исследования, оценена в 13 км², биомасса — в 54 тыс. т, биомасса ГД — в 40 тыс. т.

Таблица 2
Качественные и количественные характеристики ассоциации *Saccharinetum latissimae* в СЗОМ

Table 2
Qualitative and quantitative characteristics of the association *Saccharinetum latissimae* in the northwest Okhotsk Sea

№	Макрофит	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						ЧВА, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Saccharina latissima</i> ГД	51	0,30	0,80	0,40	0,02	0,40	51	0,27	7,08	3,07	0,19	3,26	100
2	<i>Alaria esculenta</i> C1	11(8)	0,10	0,40	0,27	0,03	0,30	11	0,43	3,41	1,78	0,35	1,80	21
3	<i>Sargassum miyabe</i> C1	8(4)	0,10	0,40	0,25	0,03	0,25	8	0,66	3,77	1,70	0,37	1,41	15
4	<i>Pseudolessonia laminarioides</i> C1	6(3)	0,01	0,30	0,19	0,05	0,20	6	0,12	2,18	0,96	0,30	0,86	11
	I ярус, Σ	51	0,05	1,00	0,53	0,03	0,60	53	0,27	7,36	3,81	0,25	3,74	100
5	Rhodophyta Д2	20(5)	0,05	0,30	0,19	0,02	0,20	20	0,11	2,43	0,91	0,12	0,95	38
6	<i>Ulva lactuca</i>	1	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	1	0,10	0,10	0,10	0,00	0,10	2
	II ярус, Σ	20(5)	0,05	0,30	0,19	0,02	0,20	20	0,11	2,43	0,91	0,12	0,95	38
	Σ	51	0,30	1,00	0,62	0,02	0,60	51	0,27	8,41	4,15	0,26	4,25	100

Примечание. Здесь и далее: N — количество станций, на которых вид отмечен в пределах данной ассоциации; Min — минимум; Max — максимум; M — среднее; SE — стандартная ошибка; Me — медиана; Д — доминант с номером своего яруса; С — субдоминант с номером своего яруса. Полу жирным выделены количественные показатели ГД и всей ассоциации. Для доминантов и субдоминантов в скобках указано количество описаний, на которых обилие вида превышало пороги доминирования.

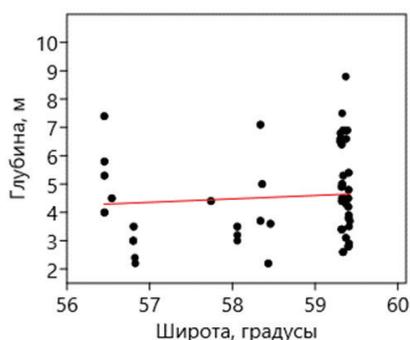


Рис. 2. Физиономический облик ассоциации *Saccharinetum latissimae* с отложенной на водорослях икрой сельди (слева) и ее распространение в СЗОМ (справа)

Fig. 2. Physiognomic appearance of the association *Saccharinetum latissimae* with herring roe laid on seaweeds (left panel) and its distribution in the northwestern Okhotsk Sea (right panel)

Высота растительного покрова до 2 м. Ассоциация образована преимущественно многолетними растениями (табл. 2). Выделено 2 яруса растительности. Виды, отмеченные в обоих ярусах, выступают в роли доминантов и субдоминантов в других ассоциациях. Исключительно в роли сопутствующего вида учтена *Ulva lactuca*. В ценофлоре отмечено 6 видов против 12–30 видов в ассоциациях порядка Laminaretalia из СЗЯМ, описанных ранее [Дуленин, 2021]. В сборах встречалось от 1 до 3, в среднем 1,9 вида на каждой станции. Субдоминантами являлись 3 вида в I ярусе, доминантами

II яруса — красные водоросли. Сахарина в пределах таких фитоценозов пригодна для промыслового освоения.

Ранее *S. latissima* указывалась в литературе как *Laminaria gurjanovae* либо как *Saccharina gurjanovae*. О количественном преобладании вида в структуре растительности района исследований без описания сообществ сообщали М.В. Суховеева [1976], И.С. Гусарова с соавторами [1993], Л.П. Перестенко [1997] и автор статьи [Дуленин, 2015, 2016, 2020б]. Ранее сообщества *S. latissima* были описаны в Пенжинской губе Охотского моря [Блинова, 1968], у берегов южного Сахалина [Голиков и др., 1985], в Беринговом море — в Анадырском заливе [Толстикова, 1980] и у восточной Камчатки [Перестенко, 1997], а также в зал. Петра Великого Японского моря [Перестенко, 1980]. Эти данные позволяют заключить, что ассоциация распространена по всему Охотскому морю, кроме Курильских островов, и в Беринговом море. В южном Приморье, в зал. Петра Великого, имеются условия рефугиума, где также формируются фитоценозы описанной ассоциации.

Acc. *Pseudolessonetum laminarioidae* ass. nov. hoc loco; номенклатурный тип (holotypus hoc loco) — табл. 3. Диагностический вид — *Pseudolessonia laminarioides* (Postels et Ruprecht) G.Y. Cho, Kloczkova, Krupnova et Woo 2006. Количество описаний — 20. Автор — А.А. Дуленин.

Таблица 3

Номенклатурный тип ассоциации *Pseudolessonetum laminarioidae*.
Фрагмент базы данных с первичным описанием

Table 3

Nomenclature type of the association *Pseudolessonetum laminarioidae*.
Fragment of the spreadsheet with primary description

Дата	Участок	№ станции	Широта, град.	Долгота, град.	Глубина, м	Грунт	Макрофиты	ПП, доля	УБМ, кг/м ²	Ярус
02.06.2020	Близ р. Унчэ	271	58,059	140,609	5,5	Скальный	<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	0,4	1,978	1
02.06.2020	«	271	58,059	140,609	5,5	То же	<i>Saccharina latissima</i>	0,1	1,227	1
02.06.2020	«	271	58,059	140,609	5,5	«	<i>Alaria esculenta</i>	0,1	0,629	1
02.06.2020	«	271	58,059	140,609	5,5	«	<i>Sargassum miyabei</i>	0,1	0,470	1
02.06.2020	«	271	58,059	140,609	5,5	«	Rhodophyta	0,1	0,743	2

Ассоциация региональная, отмечена повсеместно в районе исследования (рис. 3, табл. 4). Формируется на твердых (валунных, скальных) грунтах преимущественно у полузащищенных побережий при уклоне дна от незаметного до слабого на глубинах от 3 до 6 м. В районе исследования ассоциация распределяется по глубине относительно равномерно ($\alpha = -0,41 \pm 0,2$, $R^2 = 0,01$, $p = 0,5$). Выявленная ЧВ ассоциации — 6%. Это наименьшая ЧВ среди прочих ассоциаций макроводорослей района, т.е. *P. laminarioides* в СЗОМ образует ассоциации реже других доминантов. Монодоминантными были 25% фитоценозов. Площадь, занимаемая фитоценозами ассоциации в СЗОМ, оценена в 5 км², биомасса — в 22 тыс. т, биомасса ГД — в 14 тыс. т.

Высота растительного покрова до 1,5 м. Ассоциация образована однолетним ГД и многолетними субдоминантами (табл. 4). В ценофлоре отмечено не менее 5 видов. В сборах присутствовало 1–4, в среднем 2,3 вида. В качестве субдоминантов отмечены 3 вида в I ярусе, в качестве доминантов II яруса — красные водоросли.

Ранее на сообщества с доминированием *P. laminarioides* у о. Большой Шантар указывали В.Б. Возжинская и Н.М. Селицкая [1970], а в районе исследования и у Шантарских островов в целом — Л.П. Перестенко [1996]. Подробные качественные и количественные описания этих сообществ в указанных районах в этих публикациях

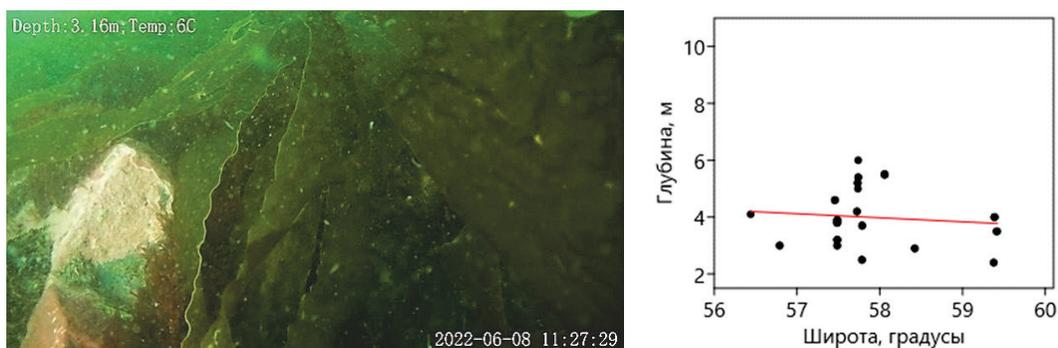


Рис. 3. Физиономический облик ассоциации *Pseudolessonietum laminarioidae* (слева) и ее распространение в СЗОМ (справа)

Fig. 3. Physiognomic appearance of the association *Pseudolessonietum laminarioidae* (left panel) and its distribution in the northwestern Okhotsk Sea (right panel)

Таблица 4

Качественные и количественные характеристики ассоциации *Pseudolessonietum laminarioidae* в СЗОМ

Table 4

Qualitative and quantitative characteristics of the association *Pseudolessonietum laminarioidae* in the northwestern Okhotsk Sea

№	Макрофит	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						ЧВА, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Pseudolessonia laminarioides</i> ГД	20	0,30	0,70	0,35	0,02	0,30	20	1,57	5,17	3,08	0,21	2,96	100
2	<i>Alaria esculenta</i> CI	8(1)	0,01	0,30	0,15	0,03	0,15	8	0,23	3,04	1,38	0,32	1,23	40
3	<i>Saccharina latissima</i> CI	7(1)	0,01	0,30	0,13	0,04	0,10	7	0,25	3,42	1,63	0,44	1,41	35
4	<i>Sargasum miyabei</i> CI	2(1)	0,10	0,30	0,20	0,10	0,20	2	0,47	1,88	1,17	0,70	1,17	10
	I ярус, Σ	20	0,20	0,80	0,48	0,04	0,45	20	2,01	6,78	4,31	0,32	4,21	100
5	Rhodophyta Д2	8(3)	0,10	0,40	0,21	0,04	0,20	8	0,74	1,81	1,17	0,14	1,08	40
	II ярус, Σ	8(3)	0,10	0,40	0,21	0,04	0,20	8	0,74	1,81	1,17	0,14	1,08	40
	Σ	20	0,20	0,81	0,56	0,04	0,55	20	2,01	7,68	4,78	0,34	4,98	100

отсутствуют. И.С. Гусарова с соавторами [1993] и автор статьи [Дуленин, 2015, 2016, 2020в] приводили характеристики *P. laminarioides* — ГД ассоциации в районе исследования — без описания сообществ. На то, что псевдолессония образует собственные поселения в северной и восточной частях моря (у побережий западной Камчатки), указывала Е.И. Блинова [1968, 1971]. Вполне очевидно, что фитоценозы, формируемые такими поселениями, следует отнести к описанной выше ассоциации. Следует заключить, что ассоциация *Pseudolessonietum laminarioidae* распространена в северной части Охотского моря, т.е. от Шантарских островов до западной Камчатки.

Acc. *Alarietum esculentae* ass. nov. hoc loco; номенклатурный тип (holotypus hoc loco) — табл. 5. Диагностический вид — *Alaria esculenta* (Linnaeus) Greville 1830. Количество описаний — 90. Автор — А.А. Дуленин.

Ассоциация (рис. 4, табл. 6) региональная, распространена в СЗОМ повсеместно. Формируется на твердых грунтах преимущественно у открытых прибойных побережий при уклоне дна от незаметного до крутого. Отмечена на глубинах от 2 до 11 м, т.е. ее расположение почти полностью охватывает глубины формирования пояса растительности СЗОМ. Тренд распределения участков формирования ассоциации в районе по глубине (рис. 4, справа) близок к статистически значимому ($\alpha = 0,27 \pm 0,14$, $R^2 = 0,02$, $p = 0,052$) и показывает некоторый рост глубин ее расположения с юга на север. Монодоминантными были 19 % фитоценозов. Выявленная ЧВ ассоциации — 29 %, наивысшая из ассоциаций района. Таким

Номенклатурный тип ассоциации *Alarietum esculentae*.
Фрагмент базы данных с первичным описанием

Table 5

Nomenclature type of the association *Alarietum esculentae*.
Fragment of the spreadsheet with primary description

Дата	Участок	№ станции	Ши-рота, град.	Дол-гота, град.	Глу-бина, м	Грунт	Макрофиты	ПП, доля	УБМ, кг/м ²	Ярус
31.05.2020	Зал. Феодота	130	57,093	138,918	4,1	Глыбы	<i>Alaria esculenta</i>	0,50	3,228	I
31.05.2020	То же	130	57,093	138,918	4,1	«	<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	0,01	0,394	I
31.05.2020	«	130	57,093	138,918	4,1	«	<i>Saccharina latissima</i>	0,01	0,242	I
31.05.2020	«	130	57,093	138,918	4,1	«	Rhodophyta	0,01	2,564	II

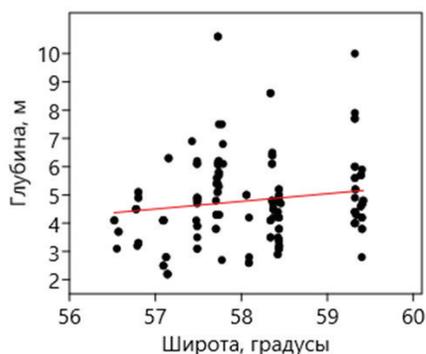


Рис. 4. Физиономический облик ассоциации *Alarietum esculentae* (слева) и ее распространение в СЗОМ (справа)

Fig. 4. Physiognomic appearance of the *Alarietum esculentae* association (left panel) and its distribution in the northwestern Okhotsk Sea (right panel)

Таблица 6

Качественные и количественные характеристики ассоциации *Alarietum esculentae* СЗОМ

Table 6

Qualitative and quantitative characteristics of the association *Alarietum esculentae* in the northwestern Okhotsk Sea

№	Макрофит	ПП, доля					УБМ, кг/м ²					ЧВА, %		
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M		SE	Me
1	<i>Alaria esculenta</i> ГД	90	0,30	0,90	0,40	0,01	0,40	90	0,69	14,47	2,98	0,16	2,70	100
2	<i>Saccharina latissima</i> CI	22(8)	0,01	0,40	0,18	0,03	0,15	22	0,09	3,18	1,49	0,22	1,27	24
3	<i>Sargassum miyabei</i> CI	7(4)	0,10	0,35	0,24	0,04	0,30	7	0,55	3,32	1,73	0,37	1,57	8
4	<i>Pseudolessonia laminarioides</i> CI	7(1)	0,01	0,30	0,16	0,04	0,20	7	0,24	1,98	1,11	0,23	1,22	8
	I ярус, Σ	90	0,10	1,00	0,50	0,02	0,50	90	0,69	15,69	3,54	0,19	3,36	101
5	Rhodophyta Д2	40(8)	0,01	0,60	0,17	0,02	0,10	40	0,04	2,88	0,78	0,09	0,69	44
	II ярус, Σ	40(8)	0,01	0,60	0,17	0,02	0,10	40	0,04	2,88	0,78	0,09	0,69	44
	Σ	90	0,10	1,00	0,58	0,02	0,55	91	0,69	15,69	3,88	0,19	3,72	101

образом, для ее ГД в СЗОМ имеются условия, обеспечивающие наивысший среди макрофитов района успех в борьбе за субстрат, а АЗ занимают почти треть площади растительного покрова района. Площадь фитоценозов ассоциации оценена в 22 км², биомасса — в 86 тыс. т, биомасса ГД — в 66 тыс. т.

Высота растительного покрова до 3 м. Ассоциация образована преимущественно многолетними растениями (табл. 6). Выделено 2 яруса растительности. Виды обоих ярусов выступают в роли доминантов и субдоминантов. Исключительно сопутствующих видов не выявлено. В ценофлоре отмечено 5 видов. В сборах отмечали от 1 до 3, в среднем 1,8 вида. В качестве субдоминантов отмечены 3 вида в I ярусе, в качестве доминантов II яруса — красные водоросли.

Результаты молекулярно-генетического анализа образцов *Alaria* из района исследования показали, что они являются представителями *A. esculenta* (А.В. Скрипцова, неопубликованные данные). Н.Г. Клочкова с соавторами [2009a] считают внутривидовую систематику рода *Alaria* весьма запутанной, А.В. Климова [2018] констатирует чрезвычайную морфологическую изменчивость его представителей, а И.С. Гусарова (устное сообщение) говорит о сильном перекрывании морфологических признаков у экземпляров, отнесенных к разным видам. Е.И. Блинова [1971] не определяла *Alaria* до вида, указывая на преобладание *Alaria* sp. в северной части Охотского моря. Доминирование *Alaria marginata* Postels & Ruprecht 1840 (без описания сообществ) отмечено у берегов Курильских и Шантарских островов [Гусарова и др., 1993], а за пределами Охотского моря — у берегов восточной Камчатки [Перестенко, 1997]. В.С. Огородников [2007] сообщает о доминировании у северных Курильских островов *Alaria angusta* Kjellman 1889. Судя по приведенным характеристикам поселений *Alaria ochotensis* Yendo 1919 [Клочкова, 1996], сообщества с ее доминированием формируются у обоих берегов Татарского пролива. Из сказанного следует, что сообщества с доминированием видов рода *Alaria* распространены по всему Охотскому морю, в западной части Берингова моря и в Татарском проливе. Если видовая принадлежность главного доминанта надежно установлена, сообщества алярий следует рассматривать в ранге ассоциаций, если нет — в ранге союза.

Акц. *Sargassetum miyabae* ass. nov. hoc loco; номенклатурный тип (holotypus hoc loco) — табл. 7. Диагностический вид *Sargassum miyabei* Yendo 1907. Количество описаний 64. Автор — А.А. Дуленин.

Таблица 7

Номенклатурный тип ассоциации *Sargassetum miyabae*.
Фрагмент базы данных с первичным описанием

Table 7

Nomenclature type of the association *Sargassetum miyabae*.
Fragment of the spreadsheet with primary description

Дата	Участок	№ станции	Широта, град.	Долгота, град.	Глубина, м	Грунт	Макрофиты	ПП, доля	УБМ, кг/м ²	Ярус
28.05.2020	Зал. Алдома	34	56,806	138,473	3,1	Скальный	<i>Sargassum miyabei</i>	0,6	2,728	I
28.05.2020	То же	34	56,806	138,473	3,1	То же	<i>Alaria esculenta</i>	0,2	1,365	I
28.05.2020	«	34	56,806	138,473	3,1	«	<i>Saccharina latissima</i>	0,1	1,966	I
28.05.2020	«	34	56,806	138,473	3,1	«	<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	0,1	0,870	I

Ассоциация (рис. 5, табл. 8) региональная, распространена в СЗОМ повсеместно. Формируется на твердых грунтах преимущественно в полузащищенных бухтах и заливах. Отмечена на глубинах от 3 до 10 м. Тренд распределения участков формирования ассоциации в районе по глубине статистически незначим ($\alpha = 0,06 \pm 0,08$, $R^2 = 0,04$, $p = 0,46$), что показывает равномерный характер ее распространения в районе на разных глубинах.

Экологические условия формирования ассоциации сходны с таковыми в СЗЯМ [Дуленин, 2021]. Однако выявленная ЧВ ассоциации в обсуждаемом районе — 21 % против 3 % в СЗЯМ. Иными словами, в Охотском море эта ассоциация весьма широко

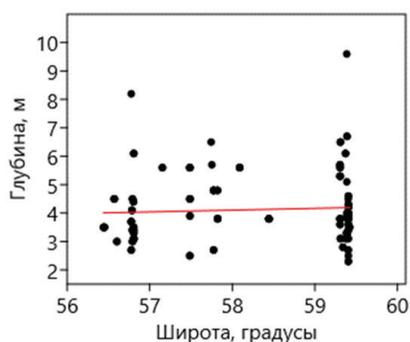
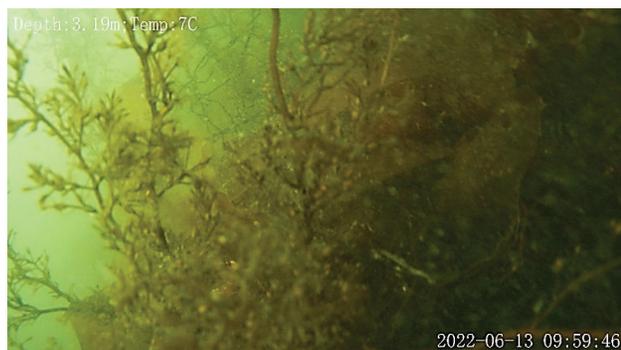


Рис. 5. Физиономический облик ассоциации *Sargassum miyabeae* (слева) и ее распространение в СЗОМ (справа)

Fig. 5. Physiognomic appearance of the *Sargassum miyabeae* (left panel) and its distribution in the northwestern Okhotsk Sea (right panel)

Таблица 8
Качественные и количественные характеристики ассоциации *Sargassum miyabeae* СЗОМ

Table 8
Qualitative and quantitative characteristics of the association *Sargassum miyabeae* in the northwestern Okhotsk Sea

№	Макрофит	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						ЧВА, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Sargassum miyabeae</i> ГД	64	0,30	0,7	0,4	0,01	0,40	64	0,50	11,84	4,02	0,33	3,10	100
2	<i>Saccharina latissima</i> C1	24(7)	0,01	0,4	0,17	0,02	0,10	24	0,41	5,01	1,56	0,23	1,17	38
3	<i>Alaria esculenta</i> C2	13(5)	0,10	0,3	0,21	0,03	0,20	13	0,23	3,56	1,62	0,31	1,40	20
4	<i>Pseudolessonia laminarioides</i> C3	6(1)	0,10	0,4	0,18	0,05	0,15	6	0,87	2,94	1,48	0,32	1,24	9
	I ярус, Σ	64	0,20	1,0	0,55	0,02	0,50	64	0,50	14,31	5,08	0,40	4,41	100
5	Rhodophyta Д1	33(21)	0,01	0,5	0,20	0,02	0,20	33	0,04	3,08	0,87	0,14	0,76	52
6	<i>Ulva lactuca</i>	3	0,01	0,1	0,04	0,03	0,01	3	0,07	0,30	0,16	0,07	0,11	5
	II ярус, Σ	33(21)	0,01	0,5	0,20	0,02	0,20	33	0,04	3,08	0,87	0,14	0,76	52
	Σ	64	0,20	1,0	0,65	0,02	0,68	64	0,72	15,48	5,53	0,42	5,19	100

распространена, формируя пятую часть растительного покрова дна. Среднее суммарное ПП в ассоциации 0,65, средняя УБМ — 5,53 кг/м² против 1,15 и 11,72 кг/м² в СЗЯМ. Монодоминантными были 14 % фитоценозов ассоциации против 60 % в обследованной части Японского моря. Вероятно, это следует объяснять меньшим видовым богатством фитоценозов, благодаря чему в условиях ослабленной конкуренции виды достигают относительно высоких уровней доминирования. Таким образом, макрофиты ассоциации *Sargassum miyabeae* в различных районах реализуют существенно различающиеся жизненные стратегии. В СЗОМ фитоценозы ассоциации захватывают большие площади дна, имея относительно низкие показатели обилия, тогда как в условиях высокой конкуренции СЗЯМ [Дуленин, 2021] они достигают значительных показателей обилия на небольших площадях. Индекс доминирования Броцкой-Зенкевича, рассчитанный для ассоциации в СЗОМ, составил 1,08, тогда как в СЗЯМ — 0,59. Это позволяет говорить, что в борьбе за существование ГД ассоциации почти в 2 раза более успешен в районе исследования, чем в СЗЯМ. Площадь фитоценозов ассоциации оценена в 16 км², биомасса — в 88 тыс. т, биомасса ГД — в 64 тыс. т.

Высота растительного покрова ассоциации до 3 м. Ассоциация образована многолетними и однолетними растениями (табл. 8). В ценофлоре отмечено 6 видов против 20 видов в Японском море. В сборах от 1 до 4, в среднем 1,6 вида. В качестве субдоминантов отмечены 3 вида в I ярусе, в качестве доминантов II яруса — красные водоросли.

Образцы водорослей семейства Sargassaceae из района исследования являются представителями *S. miyabei*. Ранее ассоциации с доминированием *S. miyabei* выделяли в зал. Петра Великого [Скарлато и др., 1967; Перестенко, 1980]. У берегов западного Сахалина ассоциацию *S. miyabei* описали К.М. Петров и В.Б. Поздеев [1992]. Ассоциацию *Sargassetum miyabae* у западных берегов Татарского пролива впервые выделил автор статьи [Дуленин, 2021]. Описаний сообществ вида или указаний на его доминирование в Приморье севернее зал. Петра Великого автором не найдено, однако, учитывая распространение таких сообществ в соседних регионах: в зал. Петра Великого и у обоих берегов Татарского пролива, следует полагать, что указанный пробел связан не с отсутствием сообществ в северных районах Приморья, а с недостатком данных. Исходя из сказанного можно считать, что указанная ассоциация, помимо района исследований, распространена в российской части Японского моря.

Группа сообществ кустистых красных водорослей (рис. 6, табл. 9). Количество описаний 77. До появления надежных качественных и количественных данных о сообществах автор воздерживается от описания их ассоциаций.

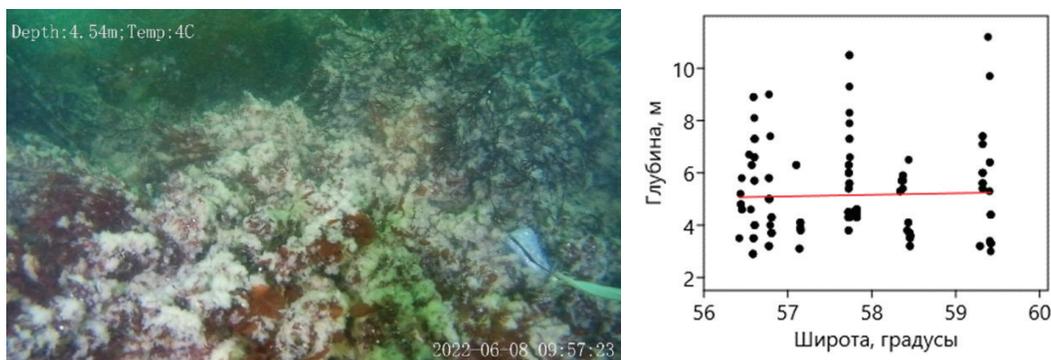


Рис. 6. Физиономический облик группы сообществ кустистых красных водорослей (слева) и их распространение в СЗОМ (справа)

Fig. 6. Physiognomic appearance of bushy red algae communities (left panel) and its distribution in the northwestern Okhotsk Sea (right panel)

Таблица 9

Качественные и количественные характеристики группы сообществ кустистых красных водорослей в СЗОМ

Table 9

Qualitative and quantitative characteristics of bushy red algae communities in the northwestern Okhotsk Sea

№	Макрофит	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						ЧВА, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Alaria marginata</i> ДИ	33(10)	0,01	0,40	0,19	0,02	0,20	33	0,03	5,12	1,69	0,20	1,29	43
2	<i>Stephanocystis crassipes</i> ДИ	15(6)	0,01	0,40	0,21	0,03	0,20	15	0,13	8,33	1,97	0,56	1,15	19
3	<i>Saccharina gurjanovae</i> ДИ	13(2)	0,01	0,30	0,09	0,03	0,10	13	0,21	4,03	1,19	0,32	0,92	17
4	<i>Pseudolessonia laminarioides</i> CI	12(4)	0,10	0,40	0,23	0,03	0,20	12	0,79	3,59	1,66	0,24	1,51	16
	I ярус, Σ	54(27)	0,01	0,60	0,25	0,02	0,25	54	0,24	8,33	2,24	0,21	1,78	70
5	Rhodophyta ГД	77	0,30	0,80	0,49	0,02	0,50	77	0,64	4,90	2,00	0,11	1,81	100
6	<i>Ulva lactuca</i>	2	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	2	0,05	0,14	0,09	0,04	0,09	3
	II ярус, Σ	77	0,30	0,80	0,49	0,02	0,50	77	0,64	4,90	2,00	0,11	1,81	100
	Σ	77	0,30	1,00	0,66	0,02	0,61	77	0,64	10,02	3,57	0,23	3,15	100

Сообщества региональные, распространены по всему району. Фитоценозы сообществ во время съемки 2020 г., использованной для выявления их количественных

и пространственных характеристик, отмечены на твердых грунтах при уклоне дна от незаметного до отвесного у открытых и полузащищенных побережий на глубинах от 3 до 11 м. Наблюдения, выполненные в 2003 и 2009 гг., позволяют констатировать наличие таких сообществ на глубинах до 25 м. Максимальных глубин распространения сообщества красных водорослей достигают у скалистых берегов с крутым или отвесным уклоном дна, где пояс твердых грунтов уходит глубоко под воду.

Фитоценозы распределяются по глубине относительно равномерно ($\alpha = 0,06 \pm 0,14$, $R^2 = 0,001$, $p = 0,67$). Выявленная ЧВ группы — 11 %. Монодоминантными были 29 % фитоценозов. Площадь фитоценозов ассоциации оценена в 8 км², биомасса — в 30 тыс. т, биомасса ГД — в 17 тыс. т.

Высота растительного покрова до 0,4 м. В ценофлоре фитоценозов отмечено не менее 12 видов. В сборах наблюдали 1–4, в среднем 2,3 вида. В качестве субдоминантов отмечены 3 вида в I ярусе. В качестве ГД и субдоминантов отдельных фитоценозов могут выступать принадлежащие ко II ярусу растительности красные водоросли *Ptilota asplenioides* (Esper) C. Agardh 1822, *Odonthalia corymbifera* (S.G. Gmelin) Greville 1830, *Tichocarpus crinitus* (S.G. Gmelin) Ruprecht 1850, *Chondrus platynus* (C. Agardh) Ruprecht 1850, *Neohyppophyllum middendorffii* (Ruprecht) M.J. Wynne 1983, *Hymenena ruthenica* (Postels et Ruprecht) A.D. Zinova 1965, *Crossocarpus lamuticus* Ruprecht 1850.

Анализируя литературные данные о роли красных водорослей в структуре растительности дальневосточных морей России, автор считает нужным ограничиться здесь упоминанием лишь тех публикаций, которые касаются перечисленных выше видов. Е.И. Блинова [1968, 1971] указывает на доминирование в северной части Охотского моря *P. asplenioides*, *O. corymbifera*, *T. crinitus*. И.С. Гусарова с соавторами [1993] в качестве наиболее обильных называют *P. asplenioides* и *T. crinitus* — в районе нашего исследования, у Шантарских и Курильских островов, *O. corymbifera* — у Курильских островов и в районе нашего исследования, у Шантарских и Курильских островов. Л.П. Перестенко [1996] выделила фитоценозы с доминированием *C. lamuticus* у Шантарских островов, а в Беринговом море у берегов восточной Камчатки с доминированием *P. asplenioides* [Перестенко, 1997]. Были описаны ассоциации *O. corymbifera* в зал. Петра Великого [Перестенко, 1980], а позднее и у западного Сахалина [Петров, Поздеев, 1992]. Итак, сообщества красных водорослей формируются во всех дальневосточных морях России. В СЗЯМ ассоциации *Ptilotetum asplenioidae* и *Odonthalietum corymbiferae* были выделены автором статьи [Дуленин, 2021]. С высокой вероятностью нахождение фитоценозов этих ассоциаций следует предполагать и в районе исследования.

Acc. *Zosteretum marinae* (Borgesén 1905) Harmsen 1936 [<https://e-veg.net/synsystem>]. Поскольку ассоциация описана ранее, здесь не приведен фрагмент таблицы с первичными данными, послужившими для ее описания. Количество описаний, выполненных с 2002 по 2022 г., — 70. Ассоциация (табл. 10, рис. 7) локальная, в районе исследований единственный ее фитоценоз формируется на одном участке в хорошо защищенном куту зал. Алдома на песчаных и песчано-илистых грунтах на глубинах от 0 до 4 м. Из-за мелководности кутовой части залива количественные оценки распределения растительности по глубинам получить не удалось, однако по визуальным наблюдениям растительность ассоциации в пределах своих биотопов распределяется равномерно. Выявленная ЧВ ассоциации — 3 %. Ее фитоценоз в зал. Алдома во все годы наблюдений был монодоминантным. Площадь биотопа, в пределах которого располагается фитоценоз, — 15,5 км², однако площадь фитоценоза оценить не удалось из-за мелководности участка: его большую часть невозможно обследовать водолазным ботом со значительной осадкой. Что касается биомассы, необходимо понимать, что средняя УБМ в пределах ассоциации (0,5 кг/м²) сильно занижена, поскольку зостера морская — листопадное растение, которое зимует в виде корневищ и во время икорных съемок только начинает процесс накопления фитомассы. В связи с этим общая площадь формирования ассоциации и ее фитомасса не определены.

Таблица 10
 Качественные и количественные характеристики ассоциации *Zosteretum marinae*
 СЗОМ (по данным 2004–2020 гг.)

Table 10
 Qualitative and quantitative characteristics of the association *Zosteretum marinae*
 in the northwestern Okhotsk Sea (data of 2004–2020)

№	Макрофит	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						ЧВА, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Zostera marina</i> ГД	70	0,3	0,5	0,4	0,01	0,4	70	0,03	3,4	0,5	0,1	0,3	100

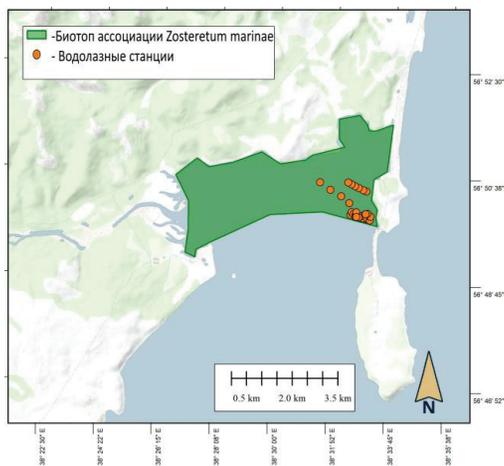


Рис. 7. Физиономический облик ассоциации *Zosteretum marinae*. Использовано фото из северо-западной части Татарского пролива, сделанное в июле, в период наибольшего развития растительного покрова (слева). Биотоп ассоциации и участки выполнения водолазных станций в зал. Алдома Охотского моря (справа)

Fig. 7. Physiognomic appearance of the association *Zosteretum marinae* (left panel, the photo was taken in the northwestern Tatar Strait in July, when the vegetation cover had the greatest development) and scheme of the association biotope with sites of diving stations in the Aldoma Bay, the Okhotsk Sea (right panel)

Ближайшие к району исследований участки формирования фитоценозов ассоциации находятся в Охотском море в кутовых частях Тугурского и Ульбанского заливов и в Тауйской губе. Широкому распространению ассоциации в районе препятствует отсутствие подходящих для ее формирования хорошо защищенных мелководных бухт с рыхлыми грунтами на прочих участках района. Вообще же поселения zostеры морской широко распространены от субтропических до субарктических вод [Short et al., 2001]. Согласно данным электронного справочника e-veg.net [https://e-veg.net/synsystem] ассоциация *Zosteretum marinae* (Borgesen 1905) Harmsen 1936 была описана у европейских атлантических берегов в 1905 г. В дальневосточных морях поселения и сообщества zostеры морской отмечены целым рядом исследователей. Т.Ф. Щапова [1957] указывала на наличие больших полей zostеры морской в заливах по всему западному побережью Японского моря — от зал. Петра Великого до зал. Чихачева. Сообщества вида в зал. Петра Великого описывали О.А. Скарлато с соавторами [1967], Л.П. Перестенко [1980], В.И. Фадеев [1985], А.В. Скрипцова с соавторами [2018]. Л.Г. Паймеева [1984] наблюдала поселения zostеры морской у побережий Приморья. У западного Сахалина ассоциации zostеры морской описали К.М. Петров и В.Б. Поздеев [1992]. Е.И. Блинова [1971] указывала на наличие поселений zostеры морской в северной части Охотского моря и у западной Камчатки, а Н.В. Евсева [2007] — у южных Курильских островов. Л.П. Перестенко [1997] сообщала о наличии поселений zostеры морской у восточной Камчатки. Других указаний на их нахождение в российской части Берингова моря автором статьи не найдено. Тем не менее у американских берегов

Берингова моря, включая Берингов пролив и ближайшие к Командорским Алеутские острова, поселения zostеры морской отмечены на множестве участков [McRoy, 1968]. Вероятно, отсутствие в литературе данных о берингоморских поселениях вида у российских берегов связано со слабой изученностью этих районов. Судя по всему, фитоценозы ассоциации *Zosteretum marinae* распространены во всех дальневосточных морях — Японском, Охотском и Беринговом.

Продромус сублиторальной растительности СЗОМ. Первый продромус сублиторальной растительности дальневосточных морей России был составлен автором по СЗЯМ [Дуленин, 2021]. Попыток составления продромуса растительности СЗОМ до сих пор не предпринималось. В СЗОМ описано 5 ассоциаций и одна группа сообществ. Они включены в состав 5 союзов, 3 порядков и 3 классов растительности (табл. 11). В настоящее время, до совместного анализа данных, полученных в СЗОМ и СЗЯМ, и

Таблица 11

Продромус растительности и характеристики ассоциаций сублиторали СЗОМ

Table 11

Vegetation prodromus and characteristics of algae associations in the sublittoral zone of the northwestern Okhotsk Sea

№	Синтаксон	Главный доминант/ диагностический вид	N яру- сов	Участки распростра- нения	Широта, град.	Глу- бина, м	N видов, Σ, m(min- max)	ЧВ, %
Кл. Phaeophycetea								
Пор. Laminaretales								
Союз Saccharinion								
1	<i>Saccharinetum latissimae</i> ass. nov. hoc loco	<i>Saccharina latissima</i>	2	Повсеместно	56,4–59,4	2–9	6, 1,6(1–4)	17
Союз Pseudolessonion								
2	<i>Pseudolessonietum laminarioidae</i> ass. nov. hoc loco	<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	2	«	56,4–59,4	2–6	5, 2,3(1–4)	6
Союз Alarion								
3	<i>Alarietum esculentae</i> ass. nov. hoc loco	<i>Alaria esculenta</i>	2	«	56,4–59,4	2–11	5, 1,8(1–3)	29
Пор. Sargassetalia								
Союз Sargassion								
4	<i>Sargassetum miyabeae</i> ass. nov. hoc loco	<i>Sargassum miyabei</i>	2	«	56,4–59,4	2–10	6, 1,6(1–4)	21
Кл. Rhodophytoetea								
5	Группа сообществ красных водорослей с ГД II яруса	<i>Ptilota asplenioides</i> , <i>Odonthalia corymbifera</i> , <i>Tichocarpus crinitus</i> , <i>Chondrus platynus</i> , <i>Neohypophyllum middendorffii</i> , <i>Hymenena ruthenica</i> , <i>Crossocarpus lamuticus</i>	2	«	56,4–59,4	3–11	5, 2,3(1–4)	11
Кл. Zosteretea								
Пор. Zosteretalia Bèguinot 1941								
Союз Zosterion Christiansen 1934								
6	<i>Zosteretum marinae</i> (Borgesen 1905) Harmsen 1936	<i>Zostera marina</i>	1	Зал. Алдома	57,7	0–4	1(1–2)	3

литературы о растительности всего Дальнего Востока России, автор воздерживается от формулирования диагнозов высших синтаксонов растительности.

Система флористической синтаксономии весьма удобна, поэтому естественно, что идея встраивания сообществ, выделенных на основе доминантно-физиономического подхода, в эту систему не нова. В наземной растительности, по данным В.И. Василевича [2010], около 5/6 ассоциаций выделено по доминантам, которые выступают единственными характерными видами ассоциаций. Таким образом, предложенный подход распространен и вполне продуктивен, особенно учитывая популярность флористической синтаксономии. Такой опыт уже имеется для пресноводной растительности [Вейсберг, 2010].

Встраивание синтаксонов, выделенных на доминантной основе, в систему флористической синтаксономии имеет важное практическое преимущество по сравнению с выделением «флористических» синтаксонов. Из-за разнообразия толкований смысла и объема синтаксонов разными авторами Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры [Терийа и др., 2022] требует указания авторства каждого синтаксона. Субъективизм при описании растительности послужил причиной жесткой критики флористического подхода [Гиляров, 2005]. Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова [2009], отвечая на эту критику, тем не менее косвенно признают ее справедливость, констатируя, что синтаксоны устанавливаются интуитивно, на основе консенсуса мнений, объемы синтаксонов сильно различаются в разных странах и т.п. Иными словами, применение подхода не гарантирует получение проверяемых и воспроизводимых результатов. Однако они указывают, что при малом числе доминантов сообщества классифицируются хорошо и вполне однозначно [Миркин, Наумова, 2009]. Это наблюдение вполне соответствует нашим результатам: при выделении синтаксонов на основании концепции АЗ объем каждого из них однозначно определяется его ГД, что устраняет неопределенности при классификации, связанные с возможным субъективизмом авторов. Таким образом, еще одним следствием применения концепции АЗ оказывается тот факт, что исчезает объективная необходимость как в указании авторов номенклатурных комбинаций, так и в формировании консенсуса мнений исследователей по вопросу выделения каждого синтаксона. Эти обстоятельства не только радикально упрощают классификацию, но и делают ее результаты проверяемыми и воспроизводимыми.

Следующее практическое преимущество заключается в выявлении элементарных петерсеновских сообществ. Такой подход соответствует принципу редукционизма [Миркин, Наумова, 2012], когда все множество описаний сводится к разумному минимуму классификационных единиц. В результате продромус получается максимально компактным и информативным, а избыточные и неоднозначные классификационные построения, получаемые при описании сложных полидоминантных сообществ, исключаются. Сведение количества классификационных единиц к минимуму используют и в рамках флористической методологии классификации донной морской растительности [Афанасьев и др., 2012].

Редукционистский подход на основе модели элементарного петерсеновского сообщества обеспечивает уверенное опознание сообществ как по результатам визуальных оценок ПП, так и по данным инструментального отбора проб. Выполненные нами наблюдения показывают, что независимые наблюдатели различной квалификации — от ученых-альгологов до водолазов — вполне однозначно относят произвольные участки растительности к своим ассоциациям, опознавая (по аналогии с наземными сообществами — дубняками, ельниками и т.п.) «алярники», «сахаринники», «зостерники» и т.д. Ранее было показано, что даже субъективные визуальные оценки обилия макрофитов, независимо выполненные разными наблюдателями по равномерным шкалам, имеют высокую степень согласованности и статистически неразличимы [Дуленин, 2020в]. Эти обстоятельства обеспечивают проверяемость и воспроизводимость гидробиотанических описаний.

Использование концепции АЗ представляется полезным и для выделения высших синтаксонов. Поскольку определение АЗ, предложенное И.В. Волвенко [2018], подразумевает формирование адаптивных зон не только для видов, но и для высших таксонов, оно дает собственно экологическое основание для синтаксономической классификации растительности. В этом случае АЗ высшего таксона будет показывать распространение сообществ соответствующего ему синтаксона. Например, синтаксоны кл. *Zosteretea* будут выделены в границах АЗ представителей сем. *Zosteraceae* Dumortier (т.е. преимущественно, за некоторыми исключениями, на рыхлых грунтах мелководий, в условиях умеренной или низкой гидродинамической нагрузки), синтаксоны кл. *Phaeophycetea* — в границах АЗ бурых водорослей (соответственно от мелководий до максимальных глубин формирования сублиторальной растительности, на твердых грунтах, в условиях сильной либо умеренной гидродинамической нагрузки) и т.д. Несмотря на то что естественная синтаксономическая классификация растительности — недостижимый на практике идеал, к которому можно лишь приближаться [Миркин и др., 1989], концепция АЗ представляется методологическим инструментом, который в наибольшей степени обеспечивает такое приближение.

Экосистемные характеристики растительности СЗОМ. Лишь 4 ассоциации крупных бурых водорослей и одна ассоциация морских трав, выделенные в районе, свидетельствуют о бедности ценофитической структуры растительности района. Такая бедность, судя по всему, довольно типична для высоких широт. Например, в соседнем Беринговом море Н.Е. Толстикова [1980] указала в составе доминантов Анадырского залива только 6 видов бурых водорослей, О.Н. Селиванова [2004] для Командорских островов перечислила 5 доминантов — бурых водорослей — и одну группу доминантов корковых красных водорослей. Для восточной Камчатки она также указала только 6 доминантов — бурых водорослей. Единственная ассоциация морских трав в Беринговом море не определяет облик его растительности.

Ценофитическое богатство СЗОМ в 3 раза ниже, чем в СЗЯМ [Дуленин, 2021], где описано 17 ассоциаций и одна группа сообществ. Аналогичная картина и в южном Приморье [Перестенко, 1980], где в зал. Петра Великого описано 9 доминантов, образующих ассоциации бурых водорослей, 9 — красных водорослей и 3 — морских трав. Ясно, что бедность растительности СЗОМ отчасти связана с недоизученностью нижних ярусов. Однако и растительность хорошо изученного I яруса в СЗОМ гораздо беднее, чем в СЗЯМ. В СЗОМ описано 3 ассоциации порядка *Laminaretalia*, 1 — порядка *Sargassetalia* и 1 — порядка *Zosteretalia* против соответственно 6, 3 и 3 ассоциаций этих порядков в СЗЯМ. В целом в районе исследований описано 5 ассоциаций с ГД I яруса против 12 таких ассоциаций в обследованной части Татарского пролива. Такое уменьшение ценофитического богатства растительности соответствует общей биогеографической закономерности снижения видового богатства от низких к высоким широтам [Клочкова, 1998; Кафанов, Кудряшов, 2000].

В районе исследования облик растительности определяется крупными бурыми водорослями, суммарная ЧВ которых составляет 73 %. ЧВ сообществ красных водорослей значительно меньше — 11 %, а морских трав — 3 %. Такая картина вполне соответствует сведениям (см. выше) о структуре сублиторальной морской растительности высоких широт. В СЗЯМ суммарная ЧВ ассоциаций крупных бурых водорослей гораздо ниже — 43 %, ЧВ ассоциаций красных водорослей сопоставима — 12 %, однако ЧВ ассоциаций морских трав значительно выше — 15 % [Дуленин, 2021].

Ценофлоры ассоциаций водорослей района также бедны. В СЗОМ они насчитывают лишь $5,6 \pm 0,2$ (5–6) вида, тогда как в СЗЯМ $18,7 \pm 1,8$ (7–31) вида. В среднем состав ценофлоры одной ассоциации из СЗОМ в 3 раза беднее, чем в СЗЯМ.

Максимальное богатство ценофлор в СЗОМ в 5 раз беднее, чем в СЗЯМ (соответственно 6 видов против 31). Даже растительность верхнего яруса в ассоциациях СЗОМ бедна и включает $3,4 \pm 0,6$ (1–4) вида против $7,9 \pm 0,7$ (4–11) в СЗЯМ. Бедность

ценофлор, вероятно, обусловлена и суровыми условиями СЗОМ, в частности низкими температурами и истиранием водорослей льдами на мелководьях.

В господствующей ныне флористической системе классификации растительности принято использование неравномерных шкал обилия (Браун-Бланке, Друде, и т.п.), сочетающих разные его показатели в одной шкале [Миркин и др., 1989]. Однако применение таких шкал, во-первых, не дает однозначных показателей обилия, необходимых для получения экосистемных и хозяйственных характеристик растительности, и, во-вторых, затрудняет статистическую обработку количественных данных. Использование равномерных шкал обилия, по отдельности отражающих сведения о покрытии и биомассе растительности, гораздо удобнее для решения практических задач. Так, среднее суммарное ПП в ассоциациях района исследований $0,61 \pm 0,02$ (0,56–0,66), что почти в 2 раза ниже, чем в СЗЯМ, где оно равнялось $1,08 \pm 0,07$ (0,67–1,55) (собственные неопубликованные данные). Средняя суммарная УБМ в ассоциациях СЗОМ составила $4,38 \pm 0,35$ (3,57–5,53) кг/м², что также несколько ниже, чем в СЗЯМ, где она равна $5,56 \pm 0,74$ (1,32–11,72) кг/м². Это может означать сниженную конкуренцию за субстрат в районе исследования за счет обедненного по сравнению с СЗЯМ состава ценофлор. Однако весьма вероятно и другое объяснение: в СЗОМ исследования выполнялись в июне, по весеннему аспекту растительности, а в СЗЯМ — в июле, по летнему аспекту, в период ее максимального развития. Полученные экосистемные характеристики могут быть использованы для прикладных целей: при разработке рыбохозяйственных характеристик, для оценок ущерба окружающей среде от хозяйственной деятельности и т.п.

Таким образом, даже в условиях икорных съемок, когда возможности сбора количественных и качественных данных весьма ограничены, предложенный подход позволяет выделять и описывать в СЗОМ ассоциации с ГД I яруса, а также группы ассоциаций II яруса без разделения по видам, чего вполне достаточно для оценки ресурсов и прочих хозяйственно-значимых исследований. Описание растительности нижних ярусов СЗОМ представляется перспективным направлением ценологических исследований района и может быть выполнено при проведении специализированной альгологической съемки в период, когда на водорослях нет икры, затрудняющей количественный учет мелких растений.

Ассоциации водорослей (кроме относительно мелководной *Pseudolessonietum laminarioidae*) формируются почти по всему обследованному диапазону глубин и в пределах района имеют статистически равномерный характер распределения (кроме *Alarietum esculentae*, которая увеличивает глубину своего распространения в направлении с юго-запада на северо-восток). Ассоциации водорослей формируются на твердых грунтах (от гальки до скал и глыб) по всему району исследования. В целом они повторяют пространственные закономерности распределения формирующих их доминантов, широтное и вертикальное распределение которых относительно равномерно [Дуленин, 2020б].

Рассмотрев отдельные экосистемные характеристики растительности, целесообразно перейти к более общему вопросу: насколько принятая для описания ассоциаций района исследований модель элементарного петерсеновского сообщества соответствует структуре его растительных ассоциаций?

Во-первых, суммарная ЧВ описанных ассоциаций составляет 87 %. Лишь оставшиеся 13 % описаний приходятся на разреженные поселения. Суммарная же ЧВ выделенных растительных ассоциаций в СЗЯМ — 68 % [Дуленин, 2021]. Это свидетельствует о том, что площадь пригодных для формирования растительного покрова участков грунта в СЗОМ используется более полно, чем в СЗЯМ. Такая особенность легко объяснима: подходящие для прикрепления водорослей твердые грунты в районе исследований распространены, как правило, до глубин 10–15 м, относительно благоприятных для развития растительности, и по большей части ею заняты. В СЗЯМ же обширные валунно-галечные грунты нередко простираются до глубин 20–25, местами

40 м, где растительность изрежена и обычно не формирует выраженного покрова. Однако, несмотря на региональные отличия, большая часть площади дна, где присутствует растительность, занята именно ассоциациями с единственным ГД, т.е. элементарными петерсеновскими сообществами.

Далее, описания ассоциаций макрофитов часто содержат в наименовании названия нескольких доминантов [Перестенко, 1980, 1996; Петров, Поздеев, 1992; Дуленин, 2008; и др.]. Это должно подразумевать, что в сборах регулярно повторяются сочетания видов (доминантов и субдоминантов), по которым названа ассоциация. Однако данные, представленные в табл. 2, 3, 5, 7, показывают, что в ассоциациях района исследования не выявляется ни одного из доминантов нижних ярусов или субдоминантов, которые были бы сколько-нибудь надежно (с частотой доминирования хотя бы не менее 50 %) связаны с ГД. Такую же картину автор наблюдал и при описании ассоциаций СЗЯМ [Дуленин, 2021]. По пятибалльной шкале верности видов [Миркин и др., 1989] видам описанных ассоциаций следует присвоить 2 балла («виды лишены явно выраженной связи с одним из синтаксонов»). Из сказанного следует, что избранная модель элементарного петерсеновского сообщества, где единственный ГД определяет структуру сообщества, наиболее адекватна для описания растительности района исследований.

Вероятно, это должно означать, что показатели обилия ассоциаций должны создаваться преимущественно за счет ГД. Проверим, так ли это. Действительно, в среднем $\frac{3}{4}$ площади дна в фитоценозах выделенных ассоциаций занято их ГД, что свидетельствует об их успехе в освоении субстрата. Аналогично ГД формируют и почти $\frac{3}{4}$ биомассы фитоценозов (табл. 12).

Таблица 12

Средняя доля ГД в общем обилии ассоциаций СЗОМ, %

Table 12

Mean fraction of the main dominant species in the total abundance of algae associations in the northwestern Okhotsk Sea, %

Ассоциация	ПП	УБМ
<i>Saccharinetum latissimae</i>	72	74
<i>Pseudolessonietum laminarioidae</i>	63	64
<i>Alarietum esculentaе</i>	74	77
<i>Sargassetum miyabae</i>	66	73
Сообщества Rhodophyta	74	56
<i>Zosteretum marinae</i>	100	100
Всего	75	74

Таким образом, следует констатировать, что фитоценозы ассоциаций растительности СЗОМ действительно представляют собой элементарные петерсеновские сообщества, каждое из которых формируется в пределах АЗ своего ГД.

Из этого следует, что обозначенную в предисловии проблему согласования описаний сообществ, выполненных разными исследователями, и состоящую в выделении произвольного количества доминантов и субдоминантов, легко решить на основании концепции АЗ и модели элементарного петерсеновского сообщества. В этом случае необходимо сравнивать не весь флористический и не весь доминантный состав сообществ, а только их ГД. Однако проверка пригодности такого подхода для других регионов требует отдельного исследования.

Использование концепции АЗ для оценки промысловых ресурсов. Развитие фитоценологических исследований всегда было связано с решением практических задач. Например, по А.П. Шенникову [1964] цель геоботаники — познание закономерностей группирования растений, путей к управлению ими и рациональному их использованию. По Б.А. Быкову [1978] геоботаника — это наука о растительных сообществах, их рациональном использовании и т.д. В обобщениях, посвященных морской растительности, характеристики отдельных сообществ содержат данные, ис-

пользуемые для оценки промысловых ресурсов макрофитов [Калугина-Гутник, 1975; Возжинская, 1986]. Это касается и работ по морской растительности Дальнего Востока России [Петров, Поздеев, 1992; Селиванова, 2004; Огородников, 2007; и т.д.]. Однако эти работы не содержат методик пересчета ценотических характеристик в ресурсные.

Между тем то обстоятельство, что на отдельных участках формируются АЗ отдельных видов, означает, что на таких участках показатели обилия этих видов будут максимальными. Ясно, что именно такие участки привлекательны для промысла. Описания сообществ в этом случае будут содержать промысловые характеристики видов. Нужно отметить, что И.В. Волвенко [Volvenko, 2022] полагает, что АЗ промысловых видов не могут быть напрямую использованы для оценки их запасов, однако это справедливо для подвижных пелагических видов, распределение которых он исследовал. В нашем же случае речь идет о неподвижных растениях. Предположим, что именно ГД ассоциаций будут формировать промысловые ресурсы растительности. Тогда площадь, занятая каждой ассоциацией, будет равна площади промысловых поселений вида, а биомасса ГД будет равна его запасу. Для проверки этого предположения сравним оценки запаса макрофитов СЗОМ, выполненные двумя способами — традиционно применяющимся в прогнозах рекомендуемого вылова в районе исследования расчетом по ЧВ и УБМ вида [Дуленин, 2016] и расчетом через площадь АЗ и биомассу ГД (табл. 13). Поскольку добыча макрофитов в СЗОМ в настоящее время отсутствует, все обсуждаемые виды растительности являются потенциально промысловыми, а выделение промысловой части запаса на данном этапе исследований не имеет смысла. *P. laminarioides* в настоящее время является краснокнижным видом [Красная книга..., 2008], однако включена в Красную книгу РФ без учета данных о ее промысловых ресурсах [Гусарова и др., 1993], поэтому автор не стал исключать этот вид из расчетов.

Таблица 13
Сравнение результатов расчета запаса макрофитов СЗОМ разными способами

Table 13
Comparative results of the macrophytes stock assessment in the northwestern Okhotsk Sea by different ways

Расчет по ценотическим характеристикам ассоциаций						Стандартный расчет	
Потенциально промысловые макрофиты — ГД ассоциаций	УБМ ассоциации, средн., кг/м ²	УБМ ГД средн., кг/м ²	Площадь фитоценозов ассоциации, км ²	Фитомасса ассоциации, тыс. т	Фитомасса ГД/запас, тыс. т	Площадь поселений, км ²	Запас, тыс. т
<i>Saccharina latissima</i>	4,15	3,07	13	54	40	30	68
<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	4,78	3,08	5	22	14	8	17
<i>Alaria esculenta</i>	3,88	2,98	22	86	66	24	58
<i>Sargassum miyabei</i>	5,53	4,02	16	88	64	15	48
Rhodophyta	3,57	2	8	30	17	28	36
Сумма			64	280	201	105	227

Результаты расчетов вполне ожидаемы. Оценки запасов водорослей в целом сходны и не имеют между собой статистически значимых различий ($p = 0,75$ по критерию Манна-Уитни и $0,99$ по критерию Колмогорова-Смирнова). Существенно — в 2 раза — различаются только оценки запаса красных водорослей. Суммарная величина запаса макрофитов, оцененная двумя способами, весьма сходна (201 и 227 тыс. т). В качестве промысловой части запаса при необходимости могут быть учтены монодоминантные поселения макрофитов.

Различия оценок площади поселений макрофитов более значительны (64 и 105 км²). Однако оценка площади потенциально промысловых поселений макрофитов, полученная ранее применяемым способом, завышена, поскольку общая площадь поселений макрофитов СЗОМ в пределах Хабаровского края оценена лишь в 76 км². Такое завы-

шение связано с тем, что 2 или местами 3 потенциально промысловых вида могут обитать на одной площади и даже образовывать в пределах таких поселений значительные биомассы. Однако промысел (как правило, селективный) на таких участках неудобен. В связи с этим оценка площади потенциально промысловых видов по площади их ассоциаций является более адекватной и избавляет от существенных ошибок учета.

Общую площадь фитоценозов описанных ассоциаций водорослей (64 км²) следует считать оценкой площади, занятой потенциально промысловыми поселениями макрофитов. Общая фитомасса ассоциаций водорослей оценена в 280 тыс. т (табл. 13).

Итак, практический смысл описания сообществ донной морской растительности на основании концепции АЗ состоит в том, что эти описания могут быть напрямую использованы для оценки площади поселений и объема ресурсов макрофитов. Площадь потенциально промысловых поселений макрофитов можно считать равной площади, занимаемой их ассоциациями, а запас — равным биомассе их ГД. Оценка запасов потенциально промысловых макрофитов на основе экосистемных характеристик их ассоциаций придает ресурсным исследованиям естественный экологический смысл.

Итак, концепция АЗ позволяет описывать и классифицировать донные морские сообщества, получать хозяйственно-значимые экосистемные характеристики и оценивать ресурсы растительности, а также рационально проводить природоохранные мероприятия.

Выводы

В качестве методологической основы для описания морских сублиторальных растительных сообществ умеренного пояса удобна концепция адаптивной зоны. Ассоциации сублиторали северо-западной части Охотского моря представляют собой элементарные петерсеновские сообщества, в которых в среднем $\frac{3}{4}$ покрытия дна и биомассы формируются главным доминантом. Проанализированный материал не позволяет выявить ни одного из доминантов подчиненных ярусов или субдоминантов, которые были бы связаны с главным доминантом.

В северо-западной части Охотского моря описано 5 ассоциаций сублиторальной растительности (*Saccharinetum latissimae*, *Pseudolessonietum laminarioidae*, *Alarietum esculentae*, *Sargassetum miyabaeae*, *Zosteretum marinae*) и одна группа ассоциаций красных водорослей, отнесенных к трем классам, трем порядкам и пяти союзам. Концепция адаптивной зоны отвечает принципам редукционизма и позволяет свести к минимуму количество выделенных ассоциаций, которые однозначно опознаются по своим главным доминантам.

Все ассоциации (кроме *Zosteretum marinae*) в районе формируются повсеместно, на большей части обследованного диапазона глубин, в пределах района имеют статистически равномерный характер распределения и формируют 87 % площади растительного покрова. Ценофлоры ассоциаций водорослей бедны: в 5 из 6 из них отмечено по 5–6 видов или многовидовых групп. Помимо недоисследованности нижних ярусов, бедность ценофлорического состава растительности и ценофлор ассоциаций обусловлена суровыми условиями СЗОМ.

Выделенные ассоциации и высшие синтаксоны могут быть встроены в наиболее распространенную флористическую систему синтаксономической классификации. Использование концепции АЗ позволяет решить проблему авторского субъективизма при выделении синтаксонов.

Концепция адаптивной зоны применима для оценки ресурсов потенциально промысловых видов района исследования. Объем запасов потенциально промысловых водорослей СЗОМ оценен в 201 тыс. т на площади 64 км².

Благодарности (ACNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарит С.Д. и А.С. Пономаревых (ХабаровскНИРО) за проведение водолазных съемок в районе исследования и А.В. Скрипцову (ИНЦБМ РАН) за идентификацию водорослей с использованием молекулярно-генетических методов.

The author is thankful to S.D. and A.S. Ponomarev (KhabarovskNIRO) who conducted the diving surveys in the northwestern Okhotsk Sea and to A.V. Skriptsova (Natl. Sci. Center of Marine Biology of Russian Ac. Sci.) for identifying the algae species using molecular genetic techniques.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not supported by sponsors.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все приемлемые национальные, институциональные и международные этические принципы соблюдены. Автор заявляет об отсутствии у него конфликта интересов.

All acceptable national, institutional and international ethical principles were followed.

The author declares that he has no conflict of interest.

Список литературы

Арзамасцев И.С., Преображенский Б.В. Атлас подводных ландшафтов Японского моря. — М. : Наука, 1990. — 224 с.

Афанасьев Д.Ф., Серода М.М., Абдуллин Ш.Р. Опыт выделения сообществ водорослей-макрофитов прибрежного шельфа российского сектора Черного моря методом эколого-флористической классификации // Изв. вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. — 2012. — № 2. — С. 61–64.

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

Блинова Е.И. Видовой состав и вертикальное распределение морских водорослей в Пенжинской губе (Охотское море) // Океанол. — 1968. — № 2. — С. 279–287.

Блинова Е.И. Водоросли-макрофиты и травы дальневосточных морей России (флора, распространение, биология, запасы, марикультура) : моногр. — М. : ВНИРО, 2014. — 240 с.

Блинова Е.И. Основные водоросли северо-восточной части Охотского моря (распределение, экология, фитомасса) // Раст. ресурсы. — 1971. — Т. 7, № 2. — С. 252–259.

Быков Б.А. Геоботаника : моногр. — Алма-Ата : Наука, КазССР, 1978. — 288 с.

Василевич В.И. Проблема классификации растительности // Ботан. журн. — 2010. — Т. 95, № 9. — С. 1201–1218.

Вейсберг Е.И. Синтаксономический состав сообществ водных макрофитов озер Ильменского заповедника (Челябинская область) // Мат-лы I (VII) Междунар. конф. по вод. макрофитам «Гидробиотаника 2010». — Борок, 2010. — С. 72–73.

Возжинская В.Б. Донные макрофиты Белого моря : моногр. — М. : Наука, 1986. — 189 с.

Возжинская В.Б. Макрофитобентос высокобореальных (холодноводно-умеренных) морей России (растительность, экология, динамика, продукция) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1996. — 46 с.

Возжинская В.Б., Селицкая (Вишневская) Н.М. Морская растительность побережья о-ва Большой Шантар (Охотское море) // Тр. ИОАН СССР. — 1970. — Т. 88. — С. 288–297.

Волвенко И.В. Адаптивная зона, петерсеновские сообщества, ареал и экологическая ниша. Сообщение 1. Определения и соотношения понятий // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 195. — С. 3–27. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-195-3-27.

Волвенко И.В. Адаптивная зона, петерсеновские сообщества, ареал и экологическая ниша. Сообщение 2. Прикладное значение новой концепции на примере фауны дальневосточных морей и северной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 196, вып. 1. — С. 219–266. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-219-266.

Галанин Д.А. Сообщества беспозвоночных и водорослей-макрофитов прибрежной зоны Берингова и Охотского морей. Проблемы рационального использования и охраны (на примере Анадырского залива и Тауйской губы) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1999. — 20 с.

Гиляров А.М. Перестройка в экологии: от описания видимого к пониманию скрытого // Вестн. РАН. — 2005. — Т. 75, № 3. — С. 214–223.

Голиков А.Н., Скарлато О.А., Табунков В.Д. Некоторые биоценозы верхних отделов шельфа южного Сахалина и их распределение // Биоценозы и фауна шельфа южного Сахалина. — Л. : Наука, 1985. — С. 4–68. (Исслед. фауны морей; Т. 30(38).)

Гусарова И.С. Макрофитобентос сублиторальной зоны островов Итуруп, Уруп и Симушир (Большая Курильская гряда) : автореф. ... дис. канд. биол. наук. — Л. : БИН АН СССР, 1975. — 23 с.

Гусарова И.С., Суховеева М.В., Жмакин А.Ф. Водоросли-макрофиты // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 9 : Охотское море; вып. 2 : Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. — СПб. : Гидрометеоздат, 1993. — С. 145–154.

Дуленин А.А. О выделении ассоциаций морских донных макрофитов северо-западной части Татарского пролива // Вопр. соврем. альгологии. — 2021. — № 3(27). — С. 1–17. DOI: 10.33624/2311-0147-2021-3(27)-1-17.

Дуленин А.А. Оптимальные способы выделения доминантов подводной растительности на примере северо-западной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 2020а. — Т. 200, вып. 3. — С. 767–788. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-767-788.

Дуленин А.А. Прибрежье Охотского моря // Ресурсы и рациональное использование морских водорослей и трав дальневосточных морей России / под общ. ред. В.Н. Акулина. — Владивосток: ТИНРО, 2020б. — С. 63–82.

Дуленин А.А. Результаты параллельных независимых визуальных оценок проективного покрытия дна при проведении учетной водорослевой съемки // Изв. ТИНРО. — 2020в. — Т. 200, вып. 3. — С. 747–766. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-747-766.

Дуленин А.А. Оценка промысловых ресурсов и возможностей эксплуатации водорослевого пояса у материкового побережья Охотского моря в пределах Хабаровского края // Вестн. КамчатГТУ. — 2016. — № 37. — С. 39–49.

Дуленин А.А. Распределение макрофитобентоса в условиях сублиторали северо-западной части Татарского пролива : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2008. — 20 с.

Дуленин А.А. Распределение сублиторальной растительности материкового побережья Охотского моря (в пределах Хабаровского края) // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 180. — С. 107–127.

Дуленин А.А., Диденко Д.С. Количественные закономерности распределения обыкновения на естественных нерестилищах охотской сельди // Тр. ВНИРО. — 2021. — Т. 186. — С. 5–20. DOI: 10.36038/2307-3497-2021-186-5-20.

Евсеева Н.В. Макрофитобентос прибрежной зоны южных Курильских островов // Тр. СахНИРО. — 2007. — Т. 9. — С. 125–145.

Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря : моногр. — Киев : Наук. думка, 1975. — 246 с.

Кафанов Л.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография : учеб. пособие. — М. : Наука, 2000. — 176 с.

Климова А.В. Род *Alaria* Greville (Phaeophyceae, Laminariales) в прикамчатских водах: видовой состав, экология и биология развития : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2018. — 24 с.

Клочкова Н.Г. Водоросли-макрофиты дальневосточных морей России : дис. ... д-ра биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 1998. — 277 с.

Клочкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1996. — 291 с.

Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. — Т. 1. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2009а. — 218 с.

Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. — Т. 2. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2009б. — 304 с.

Колпаков Н.В. Эстуарные экосистемы северо-западной части Японского моря: структурно-функциональная организация и биоресурсы : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — 428 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / коллектив авторов. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2008. — 854 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Метод классификации растительности по Браун-Бланке в России // Журн. общ. биол. — 2009. — Т. 70, № 1. — С. 66–77.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности : моногр. — Уфа : АН РБ, Гилем, 2012. — 488 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии : справочное издание. — М. : Наука, 1989. — 223 с.

Несис К.Н. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Биология океана. Т. 2 : Биологическая продуктивность океана. — М. : Наука, 1977. — С. 5–13.

- Огородников В.С.** Вертикальное распределение фитомассы доминирующих видов бурых водорослей в сублиторали о. Парамушир (северные Курильские острова) // Тр. СахНИРО. — 2002. — Т. 4. — С. 250–258.
- Огородников В.С.** Водоросли-макрофиты Северных Курильских островов : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2007. — 25 с.
- Огородников В.С.** Особенности распространения и продуктивность фитомассы основных видов бурых водорослей в сублиторали группы островов северной части Курильской гряды // Раст. ресурсы. — 2003. — Т. 39, вып. 1. — С. 12–18.
- Паймеева Л.Г.** Биология *Zostera marina* L. и *Zostera asiatica* Miki Приморья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1984. — 24 с.
- Перестенко Л.П.** Водоросли залива Петра Великого : моногр. — Л. : Наука, 1980. — 232 с.
- Перестенко Л.П.** Красные водоросли дальневосточных морей России : моногр. — СПб. : Ольга, 1994. — 331 с.
- Перестенко Л.П.** Растительность литорали и сублиторали восточной Камчатки // Бот. журн. — 1997. — Т. 82, № 2. — С. 46–55.
- Перестенко Л.П.** Растительность литорали и сублиторали юго-западного побережья Охотского моря и Шантарских островов // Бот. журн. — 1996. — Т. 81, № 8. — С. 13–22.
- Петров К.М., Поздеев В.Б.** Подводные ландшафты и фитобентос у берегов южного Сахалина : моногр. — Владивосток : Изд-во ДВГУ, 1992. — 128 с.
- Ресурсы и рациональное использование морских водорослей и трав дальневосточных морей России** : моногр. / под общ. ред. В.Н. Акулина. — Владивосток : ТИНРО, 2020. — 268 с.
- Селиванова О.Н.** Макрофиты российского шельфа Берингова моря, Командорских островов и юго-восточной Камчатки : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2004. — 44 с.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др.** Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посъет (Японское море) // Исслед. фауны морей. — 1967. — Вып. 5(13). — С. 5–61.
- Скрипцова А.В., Калита Т.Л., Сабитова Л.И.** Изменение структуры сублиторальных фитоценозов в градиенте концентраций биогенных элементов в бухте Сухопутная (Уссурийский залив, Японское море) // Биол. моря. — 2018. — Т. 44, № 5. — С. 317–325. DOI: 10.1134/S0134347518050030.
- Сухин И.Ю.** Сравнительная оценка пищевого спектра черного и серого морских ежей в разные сезоны на экспериментальных полигонах в бухте Прогулочной (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 131. — С. 423–429.
- Суховеева М.В.** Видовой состав и распределение макрофитов в районах размножения сельди у северо-западного побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1976. — Т. 100. — С. 144–149.
- Суховеева М.В., Подкорытова А.В.** Промысловые водоросли и травы морей Дальнего Востока: биология, распространение, запасы, технология переработки : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 243 с.
- Терийа Ж.П., Вилнер В., Фернандес-Гонсалес Ф. и др.** Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры. 4-е изд. // Растительность России. — 2022. — № 44. — С. 3–60. DOI: 10.31111/vegus/2022.44.3.
- Толстикова Н.Е.** Бентосные макрофиты Анадырского залива Берингова моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1980. — 23 с.
- Фадеев В.И.** Сообщества макробентоса верхней сублиторали острова Монерон // Бентос шельфа острова Монерон. — Владивостоки: ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 18–40.
- Шенников А.П.** Введение в геоботанику : учеб. — Л. : ЛГУ, 1964. — 445 с.
- Щапова Т.Ф.** Литоральная флора материкового побережья Японского моря // Тр. ИОАН СССР. — 1957. — Т. 23. — С. 21–66.
- Ferdouse F., Holdt S.L., Smith R. et al.** The global status of seaweed production, trade and utilization. — Rome : FAO, 2018. — 124 p.
- Mac Monagail M., Cornish L., Morrison L. et al.** Sustainable harvesting of wild seaweed resources // Eur. J. Ecol. — 2018. — Vol. 17, № 4. — P. 371–390.
- McRoy C.P.** The Distribution and Biogeography of *Zostera marina* (Eelgrass) in Alaska // Pacific Science. — 1968. — Vol. 22, № 4. — P. 507–513.
- Miller R.J., Lafferty K.D., Lamy T. et al.** Giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, increases faunal diversity through physical engineering // Proc. R. Soc. — 2018. — Vol. 285(1874): 20172571. DOI: 10.1098/rspb.2017.2571.

Shelamof V., Umanzor S., Layton C. et al. Ecosystem engineering kelp limits recruitment of mussels and microphytobenthic algae // *Mar. Biol.* — 2022. — Vol. 169, № 85. DOI: 10.1007/s00227-022-04072-5.

Short F.T., Coles R.G., Pergent-Martini C. Global seagrass distribution // *Global Seagrass Research Methods.* — Amsterdam : Elsevier Science B.V., 2001. — P. 5–30. DOI: 10.1016/B978-044450891-1/50002-5.

Teagle H., Hawkins S.J., Moore P.J., Smale D.A. The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* — 2017. — Vol. 492. — P. 81–98. DOI: 10.1016/j.jembe.2017.01.017.

Volvenko I.V. The Adaptive Zone: From Evolutionary Biology to Ecology and Biogeography. Review and a Case Study with Examples for Fisheries Science // *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture.* — 2022. — Vol. 30, Iss. 422. — P. 520–541. DOI: 10.1080/23308249.2022.2067741.

References

Arzamastsev, I.S. and Preobrazhensky, B.V., *Atlas podvodnykh landshaftov Yaponskogo morya* (Atlas of Underwater Landscapes in the Sea of Japan), Moscow: Nauka, 1990.

Afanas'yev, D.F., Sereda, M.M., and Abdullin, Sh.R., Attempt of bottom vegetation communities designation by the method of ecology-floristic classification for Russian shelf of the Black Sea, *Izv. vuzov. Severo-Kavkazskiy region. Yestestvennyye nauki*, 2012, no. 2, pp. 61–64.

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

Blinova, Ye.I., Species composition and vertical distribution of seaweeds in the Penzhina Bay (Sea of Okhotsk), *Okeanologiya*, 1968, vol. 2, pp. 279–287.

Blinova, E.I., *Vodorosli-makrofity i travy dal'nevostochnykh morey Rossii (flora, rasprostraneniye, biologiya, zapasy, marikul'tura)* (Algae-macrophytes and herbs of the Far Eastern seas of Russia (flora, distribution, biology, reserves, mariculture)), Moscow: VNIRO, 2014.

Blinova, Ye.I., Main algae of the northeastern part of the Sea of Okhotsk (distribution, ecology, phytomass), *Rastitelnye Resursy*, 1971, vol. 7, no. 2, pp. 252–259.

Bykov, B.A., *Geobotanika* (Geobotany), Alma-Ata: Nauka, KazSSR, 1978.

Vasilevich, V.I., The problem of vegetation classification, *Botan. Zh.*, 2010, vol. 95, no. 9, pp. 1201–1218.

Veysberg, Ye.I., Syntaxonomic composition of aquatic macrophyte communities in the lakes of the Ilmensky Reserve (Chelyabinsk Region), in *Proceedings of the I(VII) International conference on aquatic macrophytes "Hydrobotany 2010"*, Borok, 2010, pp. 72–73.

Vozzhinskaya, V.B., *Donnyye makrofity Belogo morya* (Bottom macrophytes of the White Sea), Moscow: Nauka, 1986.

Vozzhinskaya, V.B., Macrophytobenthos of the high-boreal (cold-water temperate) seas of Russia (vegetation, ecology, dynamics, production), *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Moscow, 1996.

Vozzhinskaya, V.B. and Selitskaya (Vishnevskaya), N.M., Marine vegetation of the coastal area of Bolshoi Shantar Island (Sea of Okhotsk), *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1970, vol. 88, pp. 288–297.

Volvenko, I.V., Adaptive zone, Petersen-type communities, geographical range and ecological niche. Report 1. Definitions and relations of the concepts, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 195, pp. 3–27. doi 10.26428/1606-9919-2018-195-3-27

Volvenko, I.V., Adaptive zone, Petersen-type communities, geographical range and ecological niche. Report 2. Applied value of a new concept on the example of fauna of the Far-Eastern Seas and North Pacific, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 196, no. 1, pp. 219–266. doi 10.26428/1606-9919-2019-196-219-266

Galanin, D.A., Communities of invertebrates and algae of macrophytes in the coastal zone of the Bering and Okhotsk Seas. Problems of rational use and protection (using the example of Anadyr Bay and Tauya Bay, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 1999.

Gilyarov, A.M., Restructuring ecology: from describing the visible to understanding the invisible, *Herald Russ. Acad. Sci.*, 2005, vol. 75, no. 3. pp. 214–223.

Golikov, A.N., Skarlato, O.A., and Tabunkov, V.D., Some biocenoses of the upper parts of the southern Sakhalin shelf and their distribution, in *Biotsenozy i fauna shel'fa yuzhnogo Sakhalina*, Leningrad: Nauka, 1985, pp. 4–68 (Research on the fauna of the seas; vol. 30(38).)

Gusarova, I.S., Macrophytobenthos of the sublittoral zone of the islands Iturup, Urup and Simushir (Great Kuril Ridge), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Leningrad: Botanicheskiy Institut Akad. Nauk SSSR, 1975.

Gusarova, I.S., Sukhoveeva, M.V., and Zhmakin, A.F., Algae-macrophytes, in *Gidrometeorologiya i gidrokimiya morei. T. 9: Okhotskoye more* (Hydrometeorology and Hydrochemistry of Seas, vol. 9: Sea of Okhotsk), St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1993, iss. 2, pp. 145–154.

Dulenin, A.A., On the identification of marine bottom macrophyte associations in the north-western Tatar Strait, *Voprosy sovremennoi algologii*, 2021, no. 3(27), pp. 1–17. doi 10.33624/2311-0147-2021-3(27)-1-17

Dulenin, A.A., Optimal methods for identification of dominants for submerged aquatic vegetation on a case of the northwestern Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 3, pp. 767–788. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-767-788

Dulenin, A.A., Coast of the Sea of Okhotsk, in *Resursy i ratsional'noye ispol'zovaniye morskikh vodorosley i trav dal'nevostochnykh morey Rossii* (Resources and rational use of seaweeds and grasses of the Far Eastern seas of Russia), Akulin, V.N., ed., Vladivostok: TINRO, 2020, pp. 63–82.

Dulenin, A.A., Results of parallel independent visual evaluation of projective cover of the bottom during macrophyte assesment survey, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 3, pp. 747–766. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-747-766

Dulenin, A.A., Evaluation of resources and use opportunities for algal belt of the Sea of Okhotsk continental coast within Khabarovsk Krai, *Vestn. Kamchatskogo Gos. Tekh. Univ.*, 2016, no. 37, pp. 39–49.

Dulenin, A.A., Distribution of macrophytobenthos in the sublittoral zone of the northwestern part of the Tatar Strait, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2008.

Dulenin, A.A., Distribution of sublittoral vegetation at the continental coast of the Okhotsk Sea (within the limits of Khabarovsk Region), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 180, pp. 107–127.

Dulenin, A.A. and Didenko, D.S., Quantitative regularities of roe distribution on natural spawning grounds of Okhotsk herring within the macrophyte belt, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 186, pp. 5–20. doi 10.36038/2307-3497-2021-186-5-20

Yevseyeva, N.V., Macrophytobenthos of the coastal zone of the southern Kuril Islands, *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 9, pp. 125–145.

Kalugina-Gutnik, A.A., *Fitobentos Chernogo morya* (Phytobenthos of the Black Sea), Kiev: Naukova Dumka, 1975.

Kafanov, L.I. and Kudryashov, V.A., *Morskaya biogeografiya* (Marine biogeography), Moscow: Nauka, 2000.

Klimova, A.V., Genus *Alaria* Greville (Phaeophyceae, Laminariales) in Kamchatka waters: species composition, ecology and developmental biology), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky, 2018.

Klochkova, N.G., Macrophyte algae of the Far Eastern Seas of Russia, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky, 1998

Klochkova, N.G., *Flora vodorosley-makrofitov Tatarskogo proliva i osobennosti yeye formirovaniya* (Flora of algae-macrophytes of the Tatar Strait and features of its formation), Vladivostok: Dal'nauka, 1996.

Klochkova, N.G., Koroleva, T.N., and Kushidi, A.E., *Atlas vodorosley-makrofitov prikamchatskikh vod* (Atlas of algae-macrophytes of Kamchatka waters), vol. 1, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2009.

Klochkova, N.G., Koroleva, T.N., and Kushidi, A.E., *Atlas vodorosley-makrofitov prikamchatskikh vod* (Atlas of algae-macrophytes of Kamchatka waters), vol. 2, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2009.

Kolpakov, N.V., *Estuarnye ekosistemy severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya: strukturno-funktsional'naya organizatsiya i bioresursy* (Estuarine Ecosystems of the Northwestern Sea of Japan: Structural and Functional Organization and Bioresources), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018.

Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby) (Red Book of the Russian Federation (plants and fungi)), team of authors, Moscow: KMK, 2008.

Mirkin, B.M. and Naumova, L.G., Braun-Blanquet method of vegetation classification in Russia, *Zh. Obshch. Biol.*, 2009, vol. 70, no. 1, pp. 66–77.

Mirkin, B.M. and Naumova, L.G., *Sovremennoye sostoyaniye osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitel'nosti* (The current state of the basic concepts of vegetation science), Ufa: AN RB, Gilem, 2012.

Mirkin, B.M., Rosenberg, G.S., and Naumova, L.G., *Slovar' ponyatiy i terminov sovremennoy fitotsenologii* (Glossary of concepts and terms of modern phytocenology), Moscow: Nauka, 1989.

Nesis, K.N., General environmental concepts applied to marine communities. Community as a continuum, in *Biologiya okeana. T. 2: Biologicheskaya produktivnost' okeana* (Biology of the Ocean, vol. 2: Biological Capacity of the Ocean), Moscow: Nauka, 1977, pp. 5–13.

Ogorodnikov, V.S., Vertical distribution of the phytomass of the dominant species of brown algae in the sublittoral of Paramushir (northern Kuril Islands), *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 4, pp. 250–258.

Ogorodnikov, V.S., Macrophytic algae of the northern Kuril Islands, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky, 2007.

Ogorodnikov, V.S., Peculiarities of distribution and phytomass productivity of the main species of brown algae in sublittoral zone of the Northern Kuril ridge islands, *Rast. Res.*, 2003, vol. 39, no. 1, pp. 12–18.

Paymeyeva, L.G., Biology of *Zostera marina* L. and *Zostera asiatica* Miki of Primorye, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 1984.

Perestenko, L.P., *Vodorosli zaliva Petra Velikogo* (Seaweeds of Peter the Great Bay), Leningrad: Nauka, 1980.

Perestenko, L.P., *Krasnyye vodorosli dal'nevostochnykh morey Rossii* (Red algae of the Russian Far Eastern seas), St. Petersburg: Ol'ga, 1994.

Perestenko, L.P., Vegetation of the littoral and sublittoral of eastern Kamchatka, *Bot. zhurn.*, 1997, vol. 82, no. 2, pp. 46–55.

Perestenko, L.P., Vegetation of the littoral and sublittoral zones of the southwestern coast of the Sea of Okhotsk and the Shantar Islands, *Bot. zhurn.*, 1996, vol. 81, no. 8, pp. 13–22.

Petrov, K.M. and Pozdeev, V.B., *Podvodnyye landshafty i fitobentos u beregov yuzhnoy Sakhalina* (Underwater landscapes and phytobenthos off the coast of southern Sakhalin), Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 1992.

Resursy i ratsional'noye ispol'zovaniye morskikh vodorosley i trav dal'nevostochnykh morey Rossii (Resources and rational use of seaweeds and grasses of the Far Eastern seas of Russia), Akulin, V.N., ed., Vladivostok: TINRO, 2020.

Selivanova, O.N., Macrophytes of the Russian shelf of the Bering Sea, the Commander Islands and south-eastern Kamchatka, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2004.

Skarlato, O.A., Golikov, A.N., Vasilenko, S.V., Tsvetkova, N.L., Gruzov, Ye.N., and Nesis, K.N., Composition, structure and distribution of bottom biocenoses in the coastal waters of Posyet Bay (Sea of Japan), *Issl. fauny morey*, 1967, vol. 5, no. 13, pp. 5–61.

Skriptsova, A.V., Kalita, T.L., and Sabitova, L.I., Changes in the structure of the subtidal phytocoenosis along the gradient of the concentrations of biogenic elements in the Sukhoputnaya Bay (Ussuriyskiy Bay, Sea of Japan), *Russ. J. Mar. Biol.*, 2018, vol. 44, no. 5, pp. 373–382. doi 10.1134/S1063074018050115

Sukhin, I.Yu., Comparative assessment of the food spectrum of black and gray sea urchins in different seasons at experimental sites in the Progulochnaya Bay (Sea of Japan), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 131, pp. 423–429.

Sukhoveeva, M.V., Species composition and distribution of large seaweeds in herring spawning grounds along North-West coast of Okhotsk, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1976, vol. 100, pp. 144–149.

Sukhoveyeva, M.V. and Podkorytova, A.V., *Promyslovyye vodorosli i travy morey Dal'nego Vostoka: biologiya, rasprostraneniye, zapasy, tekhnologiya pererabotki* (Commercial algae and grasses of the seas of the Far East: biology, distribution, stocks, processing technology), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006.

Theurillat, J.-P., Willner, W., Fernández-González, F., Bültmann, H., Čarni, A., Gigante, D., Mucina, L., and Weber, H.E., International Code of Phytosociological Nomenclature, 4th ed., *Applied Vegetation Science*, 2021, vol. 24, iss. 1, e12491. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/avsc.12491>

Tolstikova, N.Ye., Benthic macrophytes of the Anadyr Bay of the Bering Sea, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow, 1980.

Fadeyev, V.I., Communities of macrophytobenthos of the upper sublittoral of Moneron Island, in *Bentos shel'fa ostrova Moneron* (Benthos of the Moneron Island shelf), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1985, pp. 18–40.

Shennikov, A.P., *Vvedeniye v geobotaniku* (Introduction to geobotany), Leningrad: Leningrad. Gos. Univ., 1964.

Shchapova, T.F., Littoral flora of the continental coast of the Sea of Japan, *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1957, vol. 23, pp. 21–66.

Ferdouse, F., Holdt, S.L., Smith, R., Murúa, P., and Yang, Zh., *The global status of seaweed production, trade and utilization*, Rome: FAO, 2018.

Mac Monagail, M., Cornish, L., Morrison, L., Dos Santos Fernandes De Araujo, R., and Critchley, A., Sustainable harvesting of wild seaweed resources, *European Journal of Phycology*, 2018, vol. 17, no. 4, p. 371–390.

McRoy, C.P., The Distribution and Biogeography of *Zostera marina* (Eelgrass) in Alaska, *Pacific Science*, 1968, vol. 22, no. 4, pp. 507–513.

Miller, R.J., Lafferty, K.D., Lamy, T., Kui, L., Rassweiler, A., and Reed, D.C., Giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, increases faunal diversity through physical engineering, *Proc. R. Soc.*, 2018, vol. 285(1874), 20172571. doi 10.1098/rspb.2017.2571

Shelamof, V., Umanzor, S., Layton, C., Tatsumi, M., Cameron, M.J., Wright, J.T., and Johnson, C.R., Ecosystem engineering kelp limits recruitment of mussels and microphytobenthic algae, *Mar. Biol.*, 2022, vol.169, no. 85. doi 10.1007/s00227-022-04072-5

Short, F.T., Coles, R.G., and Pergent-Martini, C., Global seagrass distribution, *Global Seagrass Research Methods*, Amsterdam: Elsevier Science B.V., 2001, pp. 5–30. doi 10.1016/B978-044450891-1/50002-5

Teagle, H., Hawkins, S.J., Moore, P.J., and Smale, D.A., The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2017, vol. 492, pp. 81–98. doi 10.1016/j.jembe.2017.01.017

Volvenko, I.V., The Adaptive Zone: From Evolutionary Biology to Ecology and Biogeography, Review and a Case Study with Examples for Fisheries Science, *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 2022, vol. 30, no. 422, pp. 520–541. doi 10.1080/23308249.2022.2067741

<https://www.algaebase.org>. Cited June 26, 2023.

<https://e-veg.net/synsystem>. Cited June 26, 2023.

Поступила в редакцию 28.08.2023 г.

После доработки 10.10.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

The article was submitted 28.08.2023; approved after reviewing 10.10.2023; accepted for publication 30.11.2023

Обзорная статья

УДК 597.552.51–13

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-852-870

EDN: FYXYWM



ГАМЕТОГЕНЕЗ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ. 2. КЕТА *ONCORHYNCHUS KETA*

О.В. Зеленников*

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

Аннотация. Выполнено обобщение имеющихся в литературе сведений по гамето-генезу тихоокеанского лосося кеты *Oncorhynchus keta*. Рассмотрены периоды индиффе-рентного развития и дифференцировки пола, а также особенности развития семенников, яичников и формирования плодовитости.

Ключевые слова: кета, *Oncorhynchus keta*, дифференцировка пола, оогенез, спер-матогенез, абсолютная плодовитость

Для цитирования: Зеленников О.В. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 2. Кета *Oncorhynchus keta* // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 852–870. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-852-870. EDN: FYXYWM.

Review article

Gametogenesis of pacific salmon. 2. Chum salmon *Oncorhynchus keta*

Oleg V. Zelennikov

St. Petersburg State University,
7/9, Universitetskaya Emb., Sankt-Peterburg, 199034, Russia
D.Biol., assistant professor, oleg_zelennikov@rambler.ru, ORCID 0000-0001-8779-7419

Abstract. All available information on gametogenesis of chum salmon *Oncorhynchus keta* cited in scientific literature is summarized. The phases of indifferent development and sex differentiation are overviewed, specific features of the testes and ovaries development are noted, forming of fecundity is analyzed.

Keywords: chum salmon, *Oncorhynchus keta*, sex differentiation, oogenesis, spermatogenesis, fecundity

For citation: Zelennikov O.V. Gametogenesis of pacific salmon. 2. Chum salmon *Oncorhynchus keta*, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 852–870. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-852-870. EDN: FYXYWM.

Введение

Тихоокеанский лосось кета *Oncorhynchus keta* является одним из самых исследуемых видов лососевых рыб, что определяется сочетанием многих факторов. Во-первых,

* Зеленников Олег Владимирович, доктор биологических наук, доцент, oleg_zelennikov@rambler.ru, ORCID 0000-0001-8779-7419.

кета — это главный объект аквакультуры в Северной Пацифике, самом продуктивном промысловом районе Мирового океана, и один из двух наиболее массовых объектов промысла среди лососевых рыб. Во-вторых, кета является биологическим ресурсом стран с высокоразвитой прикладной и фундаментальной наукой и часто оказывается не только объектом, но и моделью при проведении биологических исследований.

Среди прочих данных к настоящему времени в литературе накоплено много сведений и о развитии половых желез. Цель нашей работы — обобщить и проанализировать имеющиеся в литературе сведения по гонадо- и гаметогенезу кеты и отметить те направления, в области которых, по нашему мнению, сведений еще недостаточно.

Индифферентный период и дифференцировка пола

Первичные половые клетки (ППК) у кеты были выявлены уже через 36 сут после оплодотворения (115 градусо-дней) и при длине зародыша всего 2,5 мм, а их концентрация в районе формирования половых желез завершалась к 49 сут (152 градусо-дня). При этом ППК с полиморфными ядрами — около 10 %, — наличие которых задерживает их митотическое размножение, у зародышей кеты было несколько больше, чем у горбуши, отличающейся наиболее быстрым темпом гаметогенеза среди тихоокеанских лососей, но значительно меньше, чем у всех остальных видов проходных лососей, исследованных в этом плане [Персов, 1966]. Есть сообщение, что ППК у кеты могут сохраняться до выклева зародышей [Магомедов и др., 1979], но по сведениям большинства исследователей весь этап митотического размножения ППК заканчивается в период эмбрионального развития [Robertson, 1953; Лукина и др., 1988]. Например, по нашим данным выклев зародышей кеты при различных температурных режимах растягивался от 59 до 107 сут (от 470,9 до 540,2 градусо-дня), но в момент выклева фонд половых клеток у всех особей был представлен только немногочисленными гониями (рис. 1, А) [Зеленников, 2019а].

Период дифференцировки пола, в ходе которого гонии у самок вступают в мейоз и в гонадах появляются ооциты периода ранней профазы мейоза (рис. 1, Б), начинался при различных температурных режимах в разном возрасте — от 6 до 128 сут после выклева, но при сходной сумме набранного тепла — 620,6–669,1 градусо-дня. В свою очередь период, когда генеративная фаза оогенеза сменяется на вегетативную и в яичниках появляются ооциты периода превителлогенеза (рис. 1, В), у мальков кеты оказывался весьма различным уже по всем показателям. При разных режимах содержания в лабораторных условиях или на рыбоводных заводах ооциты этого периода в яичниках появлялись в возрасте от 38 до 201 сут при сумме тепла от 761,7 до 955,5 градусо-дня [Зеленников, 2019а]. Вместе с тем есть весьма надежный показатель, позволяющий относительно точно определить начало роста ооцитов в партии молоди кеты без проведения гистологического исследования, — это масса желточного мешка. При любых условиях содержания рост ооцитов начинался незадолго до завершения личиночного периода при остаточной массе желточного мешка от 1,8 до 18,2 %. Таким образом, в практическом плане мы можем отметить, что если партия зародышей и личинок кеты в процессе их выращивания уже набрала 670 градусо-дней, то дифференцировка пола в ней завершилась. Рост же ооцитов начинается непосредственно перед началом кормления личинок, а в яичниках питающейся молоди при любых термических условиях уже развиваются ооциты периода превителлогенеза. Темп их развития, судя по состоянию и функциональной активности стероидсекреторных клеток [Мосягина, Зеленников, 2006], оказывается значительно ниже, чем у близкородственной горбуши, а визуально и относительно надежно различить самок и самцов по состоянию гонад можно у мальков длиной более 40 мм [Долбенская, 1984]. Надежность в определении пола у рыб меньшего размера, по нашему мнению, будет принципиально зависеть от квалификации специалиста.

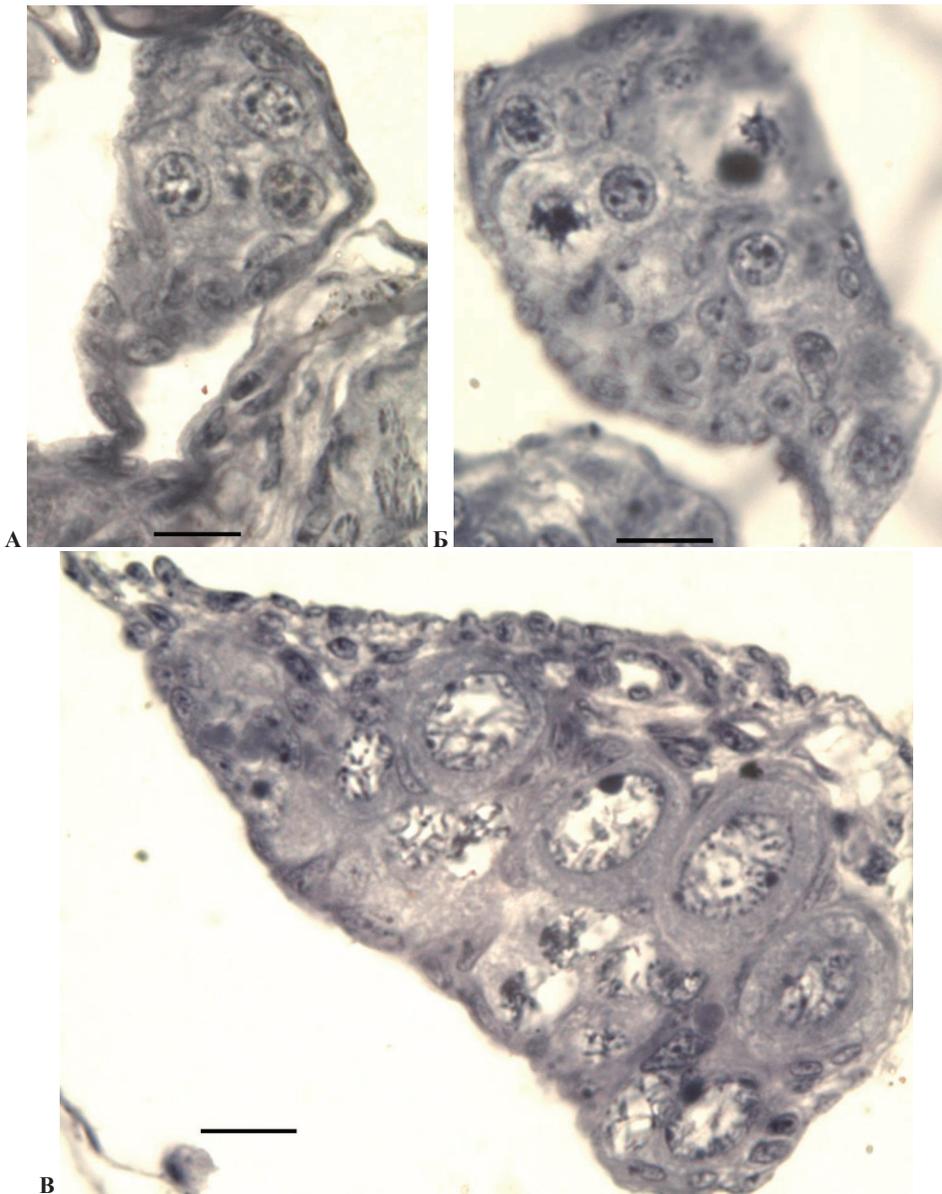


Рис. 1. Состояние яичников у зародышей и личинок кеты за 9 сут до вылупления (А) и в возрасте 10 (Б), 37 сут (В) при выращивании в лаборатории при температуре от 10–12 °С. Масштаб = 20 мкм [Зеленников, 2021]

Fig. 1. State of ovaries in embryos and larvae of chum salmon in 9 days before hatching (А), and at the age of 10 days (Б) and 37 days (В), when grown in laboratory conditions under temperature of 10–12 °С. Scale bar = 20 μm [Zelessnikov, 2021]

Развитие яичников

Период превителлогенеза (протоплазматического роста в определении Г.М. Персова [1975]) в развитии ооцитов является весьма протяженным. Сложность в его изучении связана со структурной неразделенностью этого периода, хотя попытки структуризации делали неоднократно. Наиболее известным является подразделение периода превителлогенеза на ступени по расположению и конфигурации в цитоплазме ооцитов темноокрашенных структур циркумнуклеарного комплекса. Эта периодизация

была разработана на примере ооцитов лососевых рыб [Персов, 1966]. К сожалению, в зарубежной литературе выделение ступеней применения не нашло; мы также не пользуемся этой схемой, руководствуясь тем, что расположение зон темноокрашенных органоидов в ооцитах может существенно различаться, их проявление прямо зависит от температуры при содержании рыб [Кондратьев, 1977], а у кеты при выращивании рыб в лаборатории или в условиях тепловодного рыбоводного завода элементы циркумнуклеарного комплекса не проявляются совсем. В результате даже для молоди кеты представителями одной и той же научной школы были предложены разные варианты периодизации ооцитов периода превителлогенеза [Персов, 1975; Кузнецов и др., 1997]. Мы, в свою очередь, говоря об ооцитах этого периода, ориентируемся на их размеры, а из качественных признаков указываем только на так называемое желточное ядро [Персов, 1975], появление которого свидетельствует о скором завершении периода превителлогенеза. Впрочем, подразделение ооцитов на ступени используется до настоящего времени, в том числе и для прогнозирования возраста полового созревания рыб. Применительно к кете использование ступеней в развитии ооцитов для характеристики состояния гонад является оправданным и оказывается продуктивным в случае исследования рыб в естественной, главным образом морской среде, при сравнительно низкой температуре [Городовская, Сушкевич, 2017].

Перед тем как рассмотреть состояние яичников в период выхода молоди в морскую среду, отметим, что в пределах обширного естественного ареала кеты может быть обнаружено большое разнообразие условий. В большинстве случаев молодь выходит в прибрежье с апреля по сентябрь первого года жизни [Ландышевская, 1967], преимущественно в мае-июле [Salo, 1991]. Однако есть пример, когда стадия «пигментации глазных бокалов» наблюдается в мае, вылупление — в июле, а молодь в течение целой зимы обитает в пресном водоеме [Волобуев, 1983]. В результате состояние гонад у рыб перед выходом в прибрежье может существенно различаться. Есть сообщение, что у самок с наименее развитыми гонадами при смене среды обитания наиболее развитые ооциты по-прежнему находятся в периоде ранней профазы мейоза [Персов, 1965]. Вероятно, такие гонады могут быть у самок, которые выходят или выносятся в прибрежье на завершающем этапе личиночного периода [Панасенко, 1978]. У абсолютного большинства самок старшая генерация половых клеток представлена ооцитами периода превителлогенеза [Мосягина, Кузнецов, 1997; Заварина, Городовская, 2011], размеры которых у разных рыб могут качественно различаться, по нашим данным от 16,5 до 108,1 мкм [Коломыцев и др., 2018]. Это разнообразие может быть обусловлено разными причинами, например температурой воды [Лукина и др., 1988] или состоянием личинок при начале кормления [Седова и др., 2008]. Необходимо отметить, что термические условия при воспроизводстве молоди кеты на рыбоводных заводах также значительно различаются, что зависит от масштаба и режима использования грунтовых вод. Например, в Сахалинской области перед выпуском молодь в начале-середине июня может набрать принципиально различную сумму тепла — от 966 до 1889 градусо-дней, но иметь при этом сходную массу тела [Коломыцев и др., 2018]. Этот эффект объясняется тем, что молодь начинает интенсивно расти в мае-июне. Именно в этот период температура воды на относительно холодноводных в течение всего года заводах оказывается более высокой, поскольку ее естественный сезонный прогрев не сдерживается наличием грунтовых вод. Однако ускоренный рост рыб не сопровождается ускоренным ростом ооцитов, поскольку развитие гонад является более консервативным процессом, теснее, чем рост массы тела, связанным с температурой воды. На микрофотографиях, выполненных при одном увеличении, можно видеть насколько различаются ооциты у молоди кеты перед выпуском 31 мая с Сокольниковского (1139,8 градусо-дня) и Охотского (1884,5 градусо-дня) заводов при практически одинаковой массе тела (рис. 2).

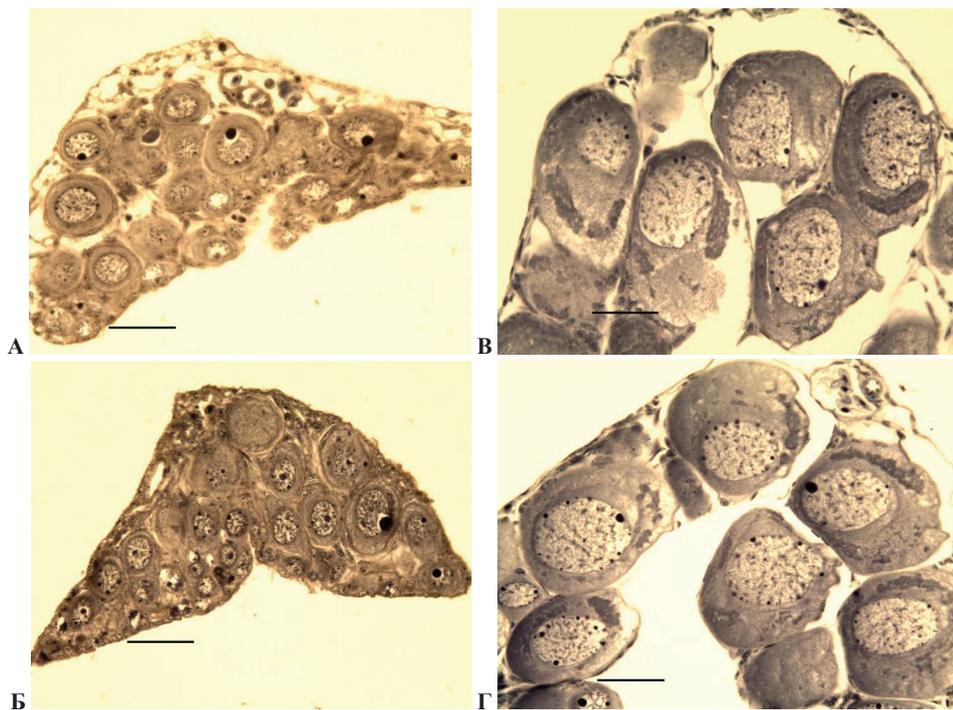


Рис. 2. Характерное состояние яичников у молоди кеты при выпуске с Сокольниковского ЛРЗ массой 614 (А) и 1304 мг (Б), с Охотского ЛРЗ массой 640 (В) и 1210 мг (Г), представленных при одном увеличении. Шкала = 50 мкм [Зеленников, 2021]

Fig. 2. Typical state of ovaries for the chum salmon juveniles released from the Sokolnikovsky hatchery with weight of 614 mg (А) and 1304 mg (Б) and from the Okhotsky hatchery with weight of 640 mg (В) and 1210 mg (Г). Same magnification; scale bar = 50 μ m [Zelennikov, 2021]

После выхода молоди кеты в прибрежье размножение гониев постепенно прекращается, и старшая генерация ооцитов становится единственной [Зеленников, 2003]. Впрочем, в литературе есть сведения, что гонии могут присутствовать в яичниках и в период миграции в море [Иевлева, 1964]. В течение лета ооциты в яичниках продолжают расти. Их диаметр у рыб массой около 7,7 г увеличивается в среднем до 100,5 мкм [Городовская, Сушкевич, 2021], а при массе 18,5 г — до 136,7 мкм [Зеленников, 2003].

Уже в октябре первого года жизни при массе в среднем 154,6 г наблюдается вакуолизация цитоплазмы, и ооциты вступают в период вителлогенеза [Городовская, Сушкевич, 2015], который продолжается вплоть до захода производителей, близких к половому созреванию, в пресную воду [Иванова, 1956]. Впрочем, этот период может завершиться и раньше, на этапе морской миграции, поскольку переход ооцитов в период созревания (IV стадия зрелости гонад) и даже овуляция ооцитов (V стадия зрелости гонад) у самок кеты в море хорошо известны. Таким образом, период вителлогенеза в развитии ооцитов оказывается наиболее длительным. Его протяженность у рыб каждого поколения может варьировать ориентировочно с возраста 11–13 до 33–35 мес. при половом созревании в 2+ и до 81–83 мес. при половом созревании в 6+ [Salo, 1991; Mogita et al., 2005]. Учтем, что известные, хотя и уникально редкие факты полового созревания кеты в возрасте 1+ относятся все же к самцам [Крыхтин, 1962; Горяинов и др., 2008]. Вместе с тем интенсивность вителлогенеза и, как следствие, абсолютное и относительное увеличение массы яичников оказывается неодинаковым на протяжении периода вителлогенеза. Практически все это время ооциты находятся на этапах вакуолизации цитоплазмы, а также формирования и накопления первичных гранул желтка. И даже в начале нерестовой миграции в мае-июне масса яичников составляет до 20–25 г [Иевлева, 1964]. Надо сказать, что такой показатель, как масса яичников, очень редко

представляется в научных публикациях. Поскольку масса гонад в течение последних месяцев жизненного цикла у лососевых рыб динамично и постоянно увеличивается, этот показатель оказывается малоинформативным в любой из дней, предшествующих половому созреванию. В свою очередь, после овуляции ооцитов точно определить массу яичников вообще оказывается невозможно. Для примерной ориентации рассмотрим следующие цифры. Согласно нашим данным в 2022 г. масса производителей кеты в промысловом стаде у о. Итуруп в среднем была меньше, чем в предыдущие 8 лет [Ельников, Зеленников, 2023]. Так, масса 691 самки, пойманной в морской воде при помощи ставных или кошельковых неводов, варьировала от 1,27 до 4,63 кг (в среднем 2,35 кг). Масса яичников у этих рыб изменялась в диапазоне от 64 до 710 г (в среднем 341 г), при этом масса гонад менее 116 г была только у 2 экз., а величина ГСИ менее 10 % была у 19 экз. (2,7 %). Следует учесть, что, с одной стороны, все эти рыбы были пойманы еще в морской воде и масса яичников у каждой особи еще бы увеличилась. Однако, с другой стороны, самая протяженная река на о. Итуруп — Куйбышевка — имеет длину 28 км, что превосходит длину всех остальных рек и ручьев. В результате при столь коротком остатке миграционного пути производители кеты в прибрежье о. Итуруп уже имеют выраженную преднерестовую окраску.

Руководствуясь приведенными данными, мы можем сделать вывод, что масса яичников за 3–4 мес., предшествующие половому созреванию, увеличивается по крайней мере на порядок. Именно поэтому кета, уже заходя через Курильские проливы в Охотское море, может иметь величину ГСИ чуть более 1,0 % [Каев, 2003] и в связи с этим сама миграция кеты на нерест определяется как нагульно-нерестовая [Каев, 2001]. Однако в потоках мигрирующей кеты, помимо особей, направляющихся на нерест, присутствуют и незрелые рыбы, совершающие кормовые миграции к районам шельфа и затем возвращающиеся на океанические пастбища [Городовская, Шершнева, 2007]. В связи с этим для заблаговременного прогнозирования улова возникла необходимость в выработке критериев для разделения рыб, созревающих и несозревающих в текущем году. Самым надежным показателем, указывающим на созревание рыб в текущем году, является увеличение в несколько раз концентрации гонадотропина в крови [Opina et al., 2009]. Однако массовые определения гормона в полевых условиях проводить пока невозможно. Для практического применения было отмечено, что особи, достигающие полового созревания в текущем году, должны в июле иметь массу яичников более 25 г [Takagi, 1961; Иевлева, 1964]. Впоследствии было высказано мнение о том, что масса яичников у несозревающих самок в июле может достигать 95 г, а самих таких рыб можно выявить и по биохимическим критериям, в частности по содержанию воды в гонадах [Городовская, Шершнева, 2007]. Можно предположить, что такая масса яичников у неполовозрелых самок действительно может быть у наиболее крупных и плодовитых особей, хотя она оказывается больше, чем у некоторых самок кеты, исследованных в прибрежье о. Итуруп в сентябре-октябре и уже имеющих преднерестовую окраску.

Несомненно, накопленные данные используются в плане управления промысловыми стадами именно кеты. Однако такая динамика развития яичников характерна и для других видов лососевых рыб. Например, при выращивании в условиях селекционно-генетического центра рыбоводства «Ропша» у самок каспийского лосося *Salmo caspius* вступление ооцитов в период вителлогенеза наблюдали в возрасте 21 мес., а половое созревание самок — в возрасте 45 мес. При этом до возраста 40 мес. коэффициент зрелости в среднем составлял 1,52 %, а уже к возрасту 43 мес. увеличился на порядок — до 11,27 % [Зеленников и др., 2019].

Развитие гонад на завершающем этапе нерестовой миграции требует больших энергетических затрат, и эти затраты оказываются несоизмеримо больше при развитии яичников по сравнению с развитием семенников [Шершнева, Городовская, 2010]. И хотя в ходе этой миграции в море кета продолжает питаться, развитие гонад осуществляется за счет резервов, накопленных ранее, и поступающая пища не компенсирует возросшие

траты. Об этом свидетельствует тот факт, что у самок с гонадами в III, IV и V стадиях зрелости содержание жира в мышцах составляет соответственно около 12,0, 5,2 и 1,8 % [Швыдкий, 2000]. Отметим, что расход запасов жира на генеративный обмен идет независимо от того, в морской или пресной воде продолжается нерестовая миграция.

В процессе полового созревания для самок кеты характерны все те гормональные изменения, которые были изучены и у других видов рыб как в раннем возрасте [Sufi et al., 1978], так и в период полового созревания. Во-первых, у кеты, как и у многих исследованных в этом плане видов рыб, обнаруживаются два типа гонадотропинов [Kitahashi et al., 1998] и многократное увеличение концентрации гонадотропного гормона в крови в процессе полового созревания [Onuma et al., 2009]. В ответ на усиление гонадотропной активности наблюдается последовательное увеличение в крови содержания эстрадиола в период вителлогенеза и многократное снижение его концентрации при переходе ооцитов к периоду созревания и овуляции. Параллельно уменьшению концентрации эстрадиола в крови происходит многократное увеличение содержания прогестерона и тестостерона [Баранникова и др., 1989]. При этом гормональными инъекциями с применением сурфагона можно стимулировать половое созревание самок кеты [Баранникова и др., 1990] с получением половых продуктов высокого качества [Дюбин, Баюнова, 1992].

У кеты [Микулин, Любаев, 2010], как и у всех лососевых рыб, яичник открытого типа, тогда как крупные размеры ооцитов дефинитивного состояния (за исключением нерки) являются родовым признаком именно тихоокеанских лососей. У кеты размер ооцитов увеличивается с возрастом рыб [Каев, Каева, 1986], а их диаметр достигает 7 мм [Смирнов, 1975]. При этом за пределами естественного ареала — в бассейне Белого моря, как и у родственной горбуши, при увеличении абсолютной плодовитости наблюдали уменьшение размеров ооцитов [Галкина, 1965].

В завершении отметим, что на нерестилищах, несмотря на относительную межвидовую изоляцию, может наблюдаться и естественная гибридизация кеты, например с неркой *Oncorhynchus nerka* [Андреева, 1953]. Одно время даже практиковалась биотехника массового создания и выпуска гибридных особей, в первую очередь гибридов кеты и горбуши [Камышная, 1963; Hikita, Yokohira, 1964], развитие которых исследовали с разных позиций [Kobayashi, 1964; Simon, Noble, 1968]. Эта практика является недопустимой при современных представлениях о взаимодействии человека с окружающей средой. В режиме фундаментальных знаний отметим, что гибридные особи кеты с кижучем [Иванков, 1973] или с горбушей, как самки, так и самцы [Zhiotovskiy et al., 2016], развиваются нормально и, обладая хомингом, возвращаются к месту своего выпуска.

Из патологических отклонений можно отметить уникально редкие случаи развития гермафродитных особей кеты [Nakatsukasa, 1965; Nonma, Chiba, 1985; Zhukova, Ponomarev, 2017] с изолированным развитием семенниковой и яичниковой частей гонад и одновременным созреванием половых клеток в обеих частях [Hitron, Bonham, 1977].

Формирование плодовитости

Величина абсолютной плодовитости и ее формирование — это самый изученный показатель в области репродуктивной биологии кеты. Впрочем, необходимо отметить, что абсолютное большинство данных по плодовитости представлены в качестве дополнения к основным темам научных исследований. Возможно, именно поэтому сведения зачастую оказываются противоречивыми. Не отрицая данные и выводы, сделанные всеми авторами, и не исключая региональных особенностей в проявлении той или иной закономерности, рекомендуем заинтересованным лицам опираться на те работы, где формирование плодовитости было единственным или главным предметом исследования [Beacham, 1982; Каев, Каева, 1986; Хоревин, 1990; и др.].

У молоди кеты, как и у других моноциклических тихоокеанских лососей, в раннем онтогенезе происходит формирование старшей генерации ооцитов. Согласно одному

мнению формирование этой генерации заканчивается еще в период речного развития [Зеленников, 2019б], согласно другому — уже в период обитания в море [Иванков, 1973]. Можно полагать, что обе точки зрения в равной мере соответствуют действительности, если учесть, что молодь кеты может мигрировать в прибрежье с весьма различным состоянием яичников. В любом случае именно в момент обособления единственной генерации ооцитов общее число половых клеток оказывается максимальным — до 21 тыс. — [Панасенко, 1978] и в дальнейшем вплоть до полового созревания будет только сокращаться [Грачев, 1971].

В целом формирование плодовитости кеты в полной мере соответствует общебиологическим закономерностям, но имеет и видовые черты. Согласно общей закономерности ооциты периода превителлогенеза, имеющиеся в яичниках на раннем этапе обитания в море, составляют потенциальную плодовитость. Их число, а также число клеток, которые в своем развитии из периода превителлогенеза переходят в период вителлогенеза, намного превышает число ооцитов у половозрелых самок. На первом году обитания в море число ооцитов составляет 4200–10000, в среднем 6542 [Грачев, 1968], по другим, сходным, данным при массе рыб в среднем 535 г — от 5804 до 7136, в среднем 5280 [Ковтун, 1984].

Сокращение числа ооцитов идет за счет их резорбции, интенсивность которой регулируется условиями обитания. Общая закономерность здесь такова — чем более комфортными оказываются условия обитания рыб, тем большее число ооцитов из числа потенциальной плодовитости достигнет дефинитивного состояния. В связи с этим мы не можем согласиться с утверждением, что массовая резорбция ооцитов у самок кеты является аномалией в развитии яичника [Евсеева, 2009]. На наш взгляд, резорбция ооцитов, в том числе и массовая, приближающаяся к тотальной, является нормой в развитии яичника. При этом масштаб резорбции может быть увеличен как климатическими условиями конкретного года, так и действиями человека. Нужно учитывать это обстоятельство при работе с производителями, особенно в период, предшествующий половому созреванию.

Особенностью формирования плодовитости у кеты является наиболее высокий темп резорбции ооцитов на первом году жизни в море. При этом интенсивность резорбции ооцитов оказывается обратно пропорциональной темпу роста самок и прямо пропорциональной темпу их полового созревания [Грачев, 1971; Каев, Каева, 1986]. Действительно, для сохранения значительного числа ооцитов в период вителлогенеза (или периода большого роста) требуется соответствующий объем полости тела. Именно поэтому у быстро растущих самок сохраняется большее число ооцитов. Вместе с тем у наиболее скороспелых особей рост массы тела не успевает за темпом роста ооцитов, поэтому масштаб резорбции оказывается наиболее высоким у рыб, созревающих в возрасте 2+. В последующие годы интенсивность резорбции снижается, хотя этот процесс продолжается вплоть до полового созревания. Вот почему у самок в возрасте 4+ величина плодовитости если и оказывается больше, чем у самок в возрасте 3+, то только за счет значительного превышения размеров самих рыб. При сходной массе тела плодовитость выше у рыб младшего возраста [Каев, Каева, 1986]. В свою очередь, у рыб в возрасте 5 и 6+ плодовитость оказывается меньше, даже несмотря на размеры самок. Например, нами в 2014–2022 гг. в промысловом стаде у о. Итуруп была определена плодовитость у 210, 2244, 1172 и 194 самок в возрасте соответственно 2+, 3+, 4+ и 5–6+. Масса тела у исследованных рыб с каждым возрастом достоверно ($p < 0,05$) увеличивалась, в среднем составляя $2,26 \pm 0,03$; $2,74 \pm 0,01$; $3,09 \pm 0,02$ и $3,47 \pm 0,05$ кг. Величина абсолютной плодовитости при этом составила $1874,0 \pm 31,5$ у рыб первой возрастной группы, достоверно увеличилась в возрасте 3+ — $2051,0 \pm 9,2$ и 4+ — $2132,0 \pm 13,6$ и фактически не изменилась у рыб самых старших возрастных групп (вместе) 5–6+ — $2073,0 \pm 36,8$ ооцита, несмотря на значительное увеличение массы этих самок.

Объективное сравнение плодовитости кеты из разных речных бассейнов или регионов затруднительно. В отличие от горбуши, у которой на всех нерестилищах при-

существуют только ровесники, у кеты разновозрастная структура нерестовых стад; есть представители разных рас и экологических форм. Большую сложность для сравнительной оценки представляет также тот факт, что авторы, даже исследуя непосредственно плодовитость кеты, зачастую приводят в публикациях только средние значения и не указывают диапазон их варьирования [Beacham, 1982; Каев, Каева, 1986]. Суммируя имеющиеся сведения, мы можем заключить, что величина абсолютной плодовитости кеты варьирует в диапазоне от 700 до 7200 ооцитов [Грачев, 1968; Волобуев, Никулин, 1970; Salo, 1991; Иванков, 2001; Каев, 2003; и др.]. Данные свидетельствуют о том, что величина абсолютной плодовитости оказывается ниже у кеты озерной формы по сравнению с производителями обычной речной формы [Каев, Ромасенко, 2010] и у кеты летней расы по сравнению с кетой осенней расы [Двинин, 1952; Рослый, 1967]. Предполагается, что это связано с более длительным пребыванием молоди озерной формы и осенней расы в пресной воде [Рослый, 1967]. Мы, например, в большом количестве регистрировали молодь озерной формы в оз. Сопочном 19 июля [Зеленников и др., 2016]. Впрочем, есть сведения, что плодовитость самок летней и осенней рас не различается [Иванков, Андреев, 1969], что может быть проявлением региональных особенностей, спецификой развития кеты в конкретные годы или сравнительно небольшим числом исследованных особей.

В целом закономерность такова. Чем больше объем выборок для исследования, тем больше оказывается диапазон крайних значений, но меньше диапазон варьирования средних величин как в разных регионах, так и в пределах одного региона, но в разные годы. Например, в разных реках (и в разные годы) Британской Колумбии величина абсолютной плодовитости кеты в среднем варьировала от 2018 до 3977. Если же принять во внимание только те выборки, где присутствует не менее 30 экз., то средние значения оказывались более сходными — от 2935 до 3537 [Beacham, 1982].

Суммируя собственные наблюдения и данные разных исследователей, мы приходим к выводу, что величина абсолютной плодовитости у кеты в разных, в том числе максимально отдаленных друг от друга, регионах оказывается сходной. Так, за 9 лет мы определили плодовитость у 3820 экз. самок кеты в стаде у о. Итуруп и установили, что величина абсолютной плодовитости изменялась в диапазоне от 769 до 4400 ооцитов. Практически в таком же диапазоне изменялась плодовитость у самок кеты из рек Японии и Приморья, Магаданской области и Сахалина, Камчатки и Британской Колумбии [Кузнецов, 1928; Куликова, Николаев, 1972; Клоков, 1975; Хоревин, 1990; Иванков, 2001; и др.].

Впрочем, не стоит отрицать, что в отдельных регионах, вероятно, в бассейнах сравнительно крупных рек плодовитость кеты как в среднем, так и в максимальных значениях может быть и больше. В литературе есть сообщения, что ее величина достигает 5382 ооцита [бассейн Амура; Белянина, 1963] и даже 7200 [бассейн Анадыря; Волобуев, Никулин, 1970].

Развитие семенников

Семенники у молоди кеты от вылупления до ее выхода в морскую среду представляют собой малодифференцированные половые железы, в которых половые клетки представлены единичными гониями [Панасенко, 1978; Заварина, Городовская, 2011]. Впрочем, и в дальнейшем, после выхода молоди в прибрежье и фактически на протяжении всего нагула в море, фонд половых клеток по-прежнему представляют исключительно гонии. И хотя эти клетки также могут подвергаться резорбции [Широков и др., 2004], их число за счет митотического размножения многократно возрастает.

У нас нет данных, в каком возрасте у самцов кеты начинается волна активного сперматогенеза и в семенниках начинаются мейотические циклы. По одним сведениям в мае заключительного года жизненного цикла у самцов в гонадах по-прежнему присутствуют только гонии [Иевлева, 1964], по другим сведениям уже в апреле в семенниках

можно видеть зрелые спермии [Hiroi, Yamamoto, 1968]. В любом случае можно полагать, что начало волны активного сперматогенеза или появление в гонадах сперматоцитов у самцов кеты происходит незадолго до или уже после начала нерестовой миграции. При этом гонии вступают в мейоз асинхронно. В результате на завершающем этапе миграции в море, равно как и во время миграции в пресной воде, в семенниках присутствуют половые клетки всех периодов развития — от гониев до зрелых спермиев [Иванова, 1964; Hiroi, Yamamoto, 1968]. Размножение гониев и инициирование новых мейотических циклов продолжается и после захода производителей в пресную воду и, возможно, как и у близкородственной горбуши, заканчивается уже непосредственно в момент нереста. Впрочем, в литературе еще не опровергнуто сообщение, что гонии могут присутствовать в семенниках и в момент полового созревания самцов кеты [Hiroi, Yamamoto, 1968]. Активный сперматогенез развивается на фоне обычного для самцов многократного увеличения в крови тестостерона [Баранникова и др., 1989].

Интересным оказывается половое созревание самцов кеты в форме «попытки сперматогенеза» [Иевлева, 1964]. Так мы называем активный сперматогенез, как правило, в неурочное время и не во всей гонаде, а в части цист, расположенных преимущественно в районе семявыводящего протока. И хотя созревание в форме попытки сперматогенеза хорошо известно для разных видов лососевых рыб [Мурза, 1985; Кузнецов, Мосягина, 2009], развитие по такому пути самцов моноциклического лосося представляется достойным особого упоминания.

Сперма у самцов кеты продуцируется порционно [до 11 порций; Смирнов, 1963], обеспечивая тем самым многократный нерест. По одним данным связи между массой рыб и суммарным объемом эякулята не выявлено [Смирнов, 1963]. По другим данным с возрастом общий объем эякулята увеличивается, но уменьшается концентрация спермиев [Хоревин, 1987]. Тем, кто работает с кетой в условиях рыбоводных хозяйств, следует учесть, что не только самки, но и самцы могут быть чувствительны к условиям содержания на завершающем этапе полового созревания. По крайней мере, «... Установлена корреляция между теплоустойчивостью спермы лососей и температурами воды во время преднерестовых миграций» [Бушуев, 1971, с. 483]. При этом кета высокой устойчивостью не отличается. Интересно, что в воде «родных» нерестилищ спермии двигаются более продолжительное время, чем в воде с другим минеральным составом [Ярославцева и др., 1986].

В завершении раздела отметим, что сравнительно недавно появились работы, авторы которых отмечают отклонения в анатомическом строении семенников, и часть таких отклонений определяют как аномалии. При этом доля особей с такими отклонениями может значительно различаться у рыб из разных популяций [Пукова, 2002]. Ряд исследователей связывают возникновение таких аномалий с ухудшением условий нагула рыб [Пукова и др., 2002]. Мы на сегодняшний день не можем судить о том, увеличивается ли из года в год доля рыб с анатомическими отклонениями или нет, поскольку раньше на них просто не обращали внимания. Не можем судить и о том, насколько влияет анатомическое отклонение в строении семенников на ухудшение репродуктивного потенциала популяций кеты.

Заключение

По совокупности имеющихся данных можно заключить, что при любом температурном режиме дифференцировка пола у молоди кеты заканчивается при сумме набранного тепла в 670 градусо-дней, а в яичниках питающейся молоди уже развиваются ооциты периода превителлогенеза. В зависимости от состояния яичников в момент выхода молоди в прибрежье формирование старшей генерации ооцитов, которую в ряде работ определяют как потенциальная плодовитость, заканчивается либо до, либо непосредственно после выхода самок в морскую среду. Уже осенью первого года жизни ооциты старшей генерации вступают в период вителлогенеза, который заканчивается

только после захода производителей в пресную воду. На протяжении периода вителлогенеза число ооцитов значительно сокращается. В связи с этим вновь хочется подчеркнуть, что абортивная резорбция ооцитов у самок кеты в период вителлогенеза, т.е. на III и IV стадиях зрелости гонад, является естественным, а не аномальным явлением. Масштаб абортивных процессов увеличивается к концу нерестового хода [Микодина и др., 2007] и может быть спровоцирован неблагоприятными условиями обитания рыб, достигая в особых случаях 100 % [Гриценко и др., 2001; Микулина, 2007].

У самцов первые мейотические циклы появляются с началом или уже непосредственно в ходе нерестовой миграции, и их инициирование продолжается и после захода производителей в пресную воду вплоть до полового созревания.

Вместе с тем, несмотря на интенсивное изучение кеты как объекта аквакультуры и промысла, именно с позиции репродуктивной биологии есть большой дефицит данных, по крайней мере по сравнению с другими видами тихоокеанских лососей, такими как горбуша, сима или кижуч. Во-первых, большинство приведенных нами сведений получено в 1960–1980-е гг. В литературе фактически отсутствуют работы, где действие каких-либо факторов на развитие гонад рассматривается в методике лабораторного или производственного эксперимента. С позиции состояния гонад в литературе нет сведений о товарном, например садковом, выращивании кеты. Впрочем, для такого выращивания, по всей видимости, лучше подходят другие виды, в частности кижуч и чавыча. Нет данных о выращивании кеты с применением геотермальных вод, сведений о токсическом или гормональном воздействии. Косвенно о возможном влиянии всех этих условий и факторов на гонадо- и гаметогенез кеты мы можем судить, опираясь на данные, полученные при работе с другими видами — горбушей, неркой, кижучем или симой. Мы, в свою очередь, рассмотрим имеющиеся данные в следующих статьях этой серии.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает благодарность своим соавторам, вместе с которыми были выполнены и опубликованы работы по исследованию гаметогенеза кеты.

The author is grateful to his colleagues, co-authors of the studies on pink salmon gametogenesis and scientific papers.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Для выполнения представленной работы живых животных не использовали.

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Live animals were not used in the presented work.

The author states that he has no conflict of interest.

Список литературы

Андреева М.А. Опыты гибридизации тихоокеанских лососей // Рыб. хоз-во. — 1953. — № 11. — С. 42–43.

Баранникова И.А., Дюбин В.П., Боев А.А. и др. Роль гормональных воздействий в регуляции созревания самок осенней кеты *Oncorhynchus keta* // Вопр. ихтиол. — 1990. — Т. 30, вып. 4. — С. 660–667.

Баранникова И.А., Дюбин В.П., Буковская О.С. и др. Гонадотропная функция гипофиза и динамика гонадотропина и половых стероидов в крови осенней кеты *Oncorhynchus keta* р. Амур при завершении полового цикла // Вопр. ихтиол. — 1989. — Т. 29, вып. 5. — С. 823–830.

Белянина Т.Н. О плодовитости летней амурской кеты // Биол. науки. — 1963. — № 4. — С. 24–30.

Бушуев В.П. Межвидовые различия теплоустойчивости спермы некоторых тихоокеанских лососей (род *Oncorhynchus*) // Вопр. ихтиол. — 1971. — Т. 11, вып. 3. — С. 479–483.

Волобуев В.В. О зимовке молоди кеты в родном нерестовом водоеме // Тез. докл. 10-го Всесоюз. симпози. «Биологические проблемы Севера». — Магадан, 1983. — Ч. 2. — С. 158.

Волобуев В.В., Никулин О.А. Материалы к биологии анадырской кеты // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 71. — С. 219–230.

Галкина Л.А. Географическая изменчивость размеров икринок горбуши и кеты (род *Oncorhynchus*) в связи с вопросами акклиматизации // Тр. ММБИ. — 1965. — Т. 9, вып. 13. — С. 33–40.

Городовская С.Б., Сушкевич А.С. Гаметогенез молоди кеты в периоды ранней морской и осенней миграции в Охотском море и некоторые гистоморфологические изменения в яичниках в 2014 году // Вестн. КамчатГТУ. — 2017. — № 39. — С. 46–54.

Городовская С.Б., Сушкевич А.С. Темп оогенеза молоди тихоокеанских лососей в Охотском море осенью в 2011–2013 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2015. — Вып. 36. — С. 34–41. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.36.34-41.

Городовская С.Б., Сушкевич А.С. Темп формирования гонад молоди тихоокеанских лососей в раннеморской период жизни в прибрежье Охотского моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2021. — Вып. 62. — С. 26–37. DOI: 10.15853/2072-8212.2021.62.26-37.

Городовская С.Б., Шершнева В.И. Уточнение критериев неполовозрелости кеты и нерки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2007. — Вып. 9. — С. 122–130.

Горяинов А.А., Лысенко А.В., Шатилина Т.А. Половозрелые двухлетки (0.1) кеты из зал. Петра Великого (Приморский край) // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 75–78.

Грачев Л.Е. Изменение количества овоцитов у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) во время морского периода жизни // Вопр. ихтиол. — 1971. — Т. 11, вып. 4. — С. 686–696.

Грачев Л.Е. Некоторые данные о плодовитости тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 64. — С. 43–51.

Гриценко О.Ф., Микулин А.Е., Любаев В.Я. и др. Аномальные икринки в яичниках кеты // Рыб. хоз-во. Сер. Воспроизводство и пастбищное выращивание гидробионтов : аналитическая и реферативная информация. — М. : ВНИЭРХ, 2001. — Вып. 1. — С. 37–51.

Двинин П.А. Лососи Южного Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1952. — Т. 37. — С. 69–108.

Долбенская Т.С. К методике определения пола у заводской молоди кеты // Итоги исслед. по вопр. рац. использ. и охраны биол. ресурсов Сах. и Курил. о-вов : тез. докл. 2-й науч.-практ. конф. — Южно-Сахалинск, 1984. — С. 126–127.

Дюбин В.П., Баюнова Н.Н. Исследование физиологического состояния молоди кеты *Oncorhynchus keta*, выращенной из икры самок, созревших после гормональной стимуляции // Вопр. ихтиол. — 1992. — Т. 32, вып. 5. — С. 193–197.

Евсеева И.А. Морфологические отклонения в строении внутренних органов у кеты и горбуши р. Армань (Тауйская губа Охотского моря) // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. — Магадан : МагаданНИРО, 2009. — Вып. 3. — С. 80–87.

Ельников А.Н., Зеленников О.В. О состоянии промыслового стада кеты *Oncorhynchus keta* и прогнозировании ее численности у острова Итуруп // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 1. — С. 58–74. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-58-74. EDN: QRTWBF.

Заварина Л.О., Городовская С.Б. Характеристика покатной молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) и некоторых гистологических показателей гонад из бассейна р. Хайлуля в 2002–2003 гг. (северо-восточное побережье Камчатки) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2011. — № 22. — С. 63–67.

Зеленников О.В. Влияние процессов раннего оогенеза на развитие воспроизводительной системы у рыб : дис. ... д-ра биол. наук. — М. : ВНИРО, 2021. — 377 с.

Зеленников О.В. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 1. Развитие гонад у молоди кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum при различных температурных режимах // Изв. ТИНРО. — 2019а. — Т. 198. — С. 209–220. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-209-220.

Зеленников О.В. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 3. Сравнительный анализ состояния гонад у молоди тихоокеанских лососей в связи с формированием плодовитости // Тр. ЗИН РАН. — 2019б. — Т. 323, № 4. — С. 429–441. DOI: 10.31610/trudyzin/2019.323.4.429.

Зеленников О.В. Сравнительный анализ состояния яичников у молоди тихоокеанских лососей в связи с проблемой становления моноциклии // Вопр. ихтиол. — 2003. — Т. 43, вып. 4. — С. 490–498.

Зеленников О.В., Кузнецов Ю.К., Мосягина М.В., Голод В.М. Гаметогенез каспийской кумжи в течение периода первого полового созревания при создании маточного стада // Тр. ВНИРО. — 2019. — Т. 177. — С. 28–39.

Зеленников 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.

Иванков В.Н. Гибриды осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) с кижучем *O. kisutch* (Walb.) // Вопр. ихтиол. — 1973. — Т. 13, вып. 1. — С. 175–176.

Иванков В.Н. Репродуктивная биология рыб : моногр. — Владивосток : ДВГУ, 2001. — 224 с.

Иванков В.Н., Андреев В.Л. Плодовитость тихоокеанских лососей (р. *Oncorhynchus*) // Вопр. ихтиол. — 1969. — Т. 9, вып. 1. — С. 80–89.

Иванова С.А. Гистологическое исследование гонад горбуши и летней кеты // Вопр. ихтиол. — 1956. — Вып. 6. — С. 96–99.

Иевлева М.Я. Гистологическое строение гонад лососей в период морских миграций // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. — М. : Наука, 1964. — С. 127–141.

Каев А.М. К оценке половой зрелости лососей рода *Oncorhynchus* в прикурильских водах Тихого океана // Вопр. ихтиол. — 2001. — Т. 41, вып. 3. — С. 368–373.

Каев А.М. О причине большого разнообразия кеты (*Oncorhynchus keta*) по степени половой зрелости при миграции в Охотское море // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 230–244.

Каев А.М., Каева В.Е. Изменчивость плодовитости и размера икринок у кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в связи с размерно-возрастной структурой нерестовой части популяции // Вопр. ихтиол. — 1986. — Т. 26, вып. 6. — С. 955–964.

Каев А.М., Ромасенко Л.В. Морфобиологические особенности речной и озерной форм кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) на южных Курильских островах // Вопр. ихтиол. — 2010. — Т. 50, вып. 3. — С. 318–327.

Камышная М.С. Гибриды кеты и горбуши в реках Севера // Рыб. хоз-во. — 1963. — № 4. — С. 24–26.

Клоков В.К. О плодовитости популяций кеты северного побережья Охотского моря // Тр. ВНИРО. — 1975. — Т. 106. — С. 85–96.

Ковтун А.А. О формировании плодовитости кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) юго-западного побережья Сахалина // Тез. докл. II науч.-практ. конф. «Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов». — 1984. — С. 117–119.

Коломыцев В.С., Лапшина А.Е., Зеленников О.В. Состояние яичников у молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) осенней и летней рас при выращивании на рыбоводных заводах Сахалинской области // Биол. моря. — 2018. — Т. 44, № 1. — С. 36–40.

Кондратьев А.К. Функциональная морфология овоцитов периода превителлогенеза у сибирской стерляди *Acipenser ruthenus marsilii* Brandt в разные периоды ее годового биологического цикла // Вопр. ихтиол. — 1977. — Т. 17, вып. 5. — С. 912–921.

Крыхтин М.Л. Поимка в лимане Амура двухлетка (1+) летней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Вопр. ихтиол. — 1962. — Т. 2, вып. 3. — С. 556–557.

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

Кузнецов Ю.К., Мосягина М.В. Особенности гаметогенеза самцов палии (*Salvelinus alpinus* complex) в условиях специализированного рыбоводного хозяйства // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Биология. — 2009. — Вып. 3. — С. 58–68.

Кузнецов Ю.К., Мосягина М.В., Насека А.М. О формировании фонда овоцитов у моно- и полициклических лососевых рыб // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Биология. — 1997. — Вып. 3. — С. 8–30.

Куликова Н.И., Николаева Е.Т. Морфологические особенности основных локальных стад камчатской кеты // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 82. — С. 117–123.

Ландышевская А.Е. Качественный состав покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) рек Сахалина // Вопр. ихтиол. — 1967. — Т. 7, вып. 4. — С. 640–646.

Лукина Н.А., Свимонишвили Т.Н., Городилов Ю.Н. Гаметогенез у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) в зародышево-личиночный период и при подращивании молоди в режимах разных постоянных температур // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1988. — Вып. 276. — С. 80–93.

Магомедов Г.М., Шихшабеков М.М., Тен Б.В. Развитие и рост половых клеток осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в условиях Каспийского бассейна // Вопр. ихтиол. — 1979. — Т. 19, вып. 5. — С. 949–952.

Микодина Е.В., Микулин А.Е., Микулина Ю.А. Аномальная икра лососей на рыболовных заводах о. Сахалин: биотехнические, технологические и нормативные проблемы // Рыб. хоз-во. — 2007. — № 1. — С. 61–63.

Микулин А.Е., Любаев В.Я. Особенности строения яичников дальневосточных лососей и вопросы их эволюции // Тр. ВНИРО. — 2010. — Т. 148. — С. 47–57.

Микулина Ю.А. Исследование аномальных ооцитов у кеты и горбуши в связи с их искусственным воспроизводством : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУТУ, 2007. — 24 с.

Мосягина М.В., Зеленников О.В. О роли стероидсекреторных клеток в регуляции развития гонад у молоди тихоокеанских лососей // Вопр. ихтиол. — 2006. — Т. 46, вып. 2. — С. 272–277.

Мосягина М.В., Кузнецов Ю.К. Гистологическое исследование яичников молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) из рек о. Итуруп // Проблемы надежности функционирования репродуктивной системы у рыб : Тр. БиНИИ — СПб.: СПбГУ, 1997. — С. 18–28.

Мурза И.Г. Темп полового созревания кумжи бассейна Балтийского моря // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1985. — Вып. 228. — С. 136–162.

Панасенко Н.М. Состояние воспроизводительной системы и потенциальная плодовитость молоди осенней кеты в период миграции в русло Амура // Вопросы раннего онтогенеза рыб : тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. — Киев, 1978. — С. 85–86.

Персов Г.М. Дифференцировка пола у рыб : моногр. — Л. : ЛГУ, 1975. — 148 с.

Персов Г.М. Ранний период гаметогенеза у проходных лососей // Тр. ММБИ. — 1966. — Т. 12, вып. 16. — С. 7–44.

Персов Г.М. Состояние половых желез у кеты и горбуши при переходе к морскому этапу жизни и темп их полового созревания // Тр. ММБИ. — 1965. — Т. 9, вып. 13. — С. 95–105.

Пукова Н.В. Особенности строения и развития репродуктивной системы кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в жизненном цикле : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : ВНИРО, 2002. — 23 с.

Пукова Н.В., Микодина Е.В., Королев А.Л., Новиков А.В. Полиморфизм семенников у дальневосточных лососей р. *Oncorhynchus* // Тр. ВНИРО. — 2002. — Т. 141. — С. 152–166.

Рослый Ю.С. О структуре биологических группировок у амурской кеты // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 162–172.

Седова М.А., Самарский В.Г., Павлов Е.Д. Состояние гонад заводской молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) в зависимости от сроков начала ее кормления // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2008. — Вып. 4. — С. 339–345.

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

Смирнов А.И. Продуцирование спермы тихоокеанскими лососьями рода *Oncorhynchus* // Вопр. ихтиол. — 1963. — Т. 3, вып. 1. — С. 84–98.

Хоревин Л.Д. Изменение плодовитости кеты юго-западного Сахалина в результате ее искусственного разведения // Биол. моря. — 1990. — Т. 16, № 1. — С. 60–66.

Хоревин Л.Д. Продуцирование и качественная характеристика спермы у осенней кеты *Oncorhynchus keta* реки Калининка (о. Сахалин) // Вопр. ихтиол. — 1987. — Т. 27, вып. 6. — С. 956–961.

Швыдкий Г.В. Динамика физиологических показателей кеты *Oncorhynchus keta* в процессе генеративного роста // Вопр. ихтиол. — 2000. — Т. 40, вып. 3. — С. 418–420.

Шершнева В.И., Городовская С.Б. Распределение энергетических веществ в теле лососей в период анадромных миграций // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2010. — № 17. — С. 66–72.

Широков Д.А., Пукова Н.В., Микодина Е.В., Сторожук Н.Г. Состояние гонад и микроэлементный состав тела молоди кеты с юго-восточного шельфа Сахалина // Проблемы репродукции и раннего онтогенеза морских гидробионтов. — Мурманск, 2004. — С. 137–140.

Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П., Чага И.Л., Хоревина Н.Б. Подвижность сперматозоидов кеты в воде разных рек Сахалина // Биол. моря. — 1986. — № 5. — С. 34–38.

Beacham T.D. Fecundity of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and chum salmon (*O. keta*) in the northeast Pacific Ocean // Can. J. Zool. — 1982. — Vol. 60. — P. 1463–1469.

Hikita T., Yokohira Y. Biological study on hybrids of the salmonid fishes: a note of hybrids between chum (*Oncorhynchus keta*) and pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Sci. Rep. Hok-

kaido Salmon Hatchery. — 1964. — Vol. 18. — P. 57–65. (Transl. from Japanese; Fish. Res. Board Can. Transl. Ser. 1064)

Hiroi O., Yamamoto K. Studies on the maturation of salmonid fishes. Changes in the testes of the chum salmon (*Oncorhynchus keta*) during anadromous migration // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. — 1968. — Vol. 19, № 3. — P. 173–184.

Hitron J.W., Bonham K. Hermaphroditism in a chum salmon, *Oncorhynchus keta* // Copeia. — 1977. — № 3. — P. 591–592.

Honma Y., Chiba A. Another case of synchronous (balanced) hermaphroditism found in a chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum), from the Sea of Japan // Rep. Sado Mar. Biol. Stn. Niigata Univ. — 1985. — № 15. — P. 27–30.

Kitahashi T., Ando H., Ban M. et al. Changes in the Levels of gonadotropin Subunit mRNAs in the pituitary of pre-spawning chum salmon // Zool. Sci. — 1998. — Vol. 15, № 5. — P. 753–760.

Kobayashi H. Biological study of hybrids of the salmonid fishes. Cytological observation of fertilization in the cross between chum salmon and pink salmon // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. — 1964. — Vol. 18. — P. 67–71. (Transl. from Japanese; Fish. Res. Board Can. Transl. Ser. 1050)

Morita K., Morita S.H., Fukuwaka M., Hiroyuki M. Rule of age and size at maturity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*): implications of recent trends among *Oncorhynchus* spp. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2005. — Vol. 62, № 12. — P. 2752–2759. DOI: 10.1139/f05-182.

Nakatsukasa Y. An example of the hermaphroditic gonad found in *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Japan J. Ichthyol. — 1965. — Vol. 13, № 1/3. — P. 59–63.

Onuma T.A., Sato S., Katsumata H. et al. Activity of the pituitary — gonadal axis is increased prior to the onset of spawning migration of chum salmon // J. Exp. Biol. — 2009. — Vol. 212, Iss. 1. — P. 56–70.

Robertson J.G. Sex differentiation in the Pacific salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Can. J. Zool. — 1953. — Vol. 31, № 3. — P. 73–79. DOI: 10.1139/z53-007.

Salo E.O. Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Pacific Salmon Life Histories / eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 231–310.

Simon R.C., Noble R.E. Hybridization in *Oncorhynchus* (Salmonidae). I. Viability and inheritance in artificial crosses of chum and pink salmon // Trans. Amer. Fish. Soc. — 1968. — Vol. 97. — P. 109–118.

Sufi G.B., Mori K., Sato R. Histochemical Study of Dehydrogenases Related to Steroidogenesis in the Tissues of the Fry and Juvenile of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* // Tohoku J. Agr. Res. — 1978. — Vol. 29, № 1. — P. 44–61.

Takagi K. The seasonal change of gonad weight of sockeye and chum salmon in the North Pacific Ocean, especially with reference to mature and immature fish // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. — 1961. — Vol. 23. — P. 17–34.

Zhivotovsky L.A., Tochilina T.G., Shaikhaev E.G. et al. Hybrids between chum *Oncorhynchus keta* and pink *Oncorhynchus gorbusha* salmon: age, growth and morphology and effects on salmon production // J. Fish Bio. — 2016. — Vol. 89, № 4. — P. 2098–2106. DOI: 10.1111/jfb.13118.

Zhukova K., Ponomarev S.S. Histological observation of hermaphroditism of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) // PICES—2017. Annual Meeting: Environmental Changes in the North Pacific and Impact on Biological. — Vladivostok, Russia, 2017. — P. 155.

References

Andreeva, M.A., Experiments on hybridization of Pacific salmon, *Rybn. Khoz.*, 1953, no. 11, pp. 42–43.

Barannikova, I.A., Dyubin, V.P., Boev, A.A., Bukovskaya, O.S., Vasil'eva, E.V., and Travkin, B.G., The role of hormonal actions in the regulation of maturation in female autumn chums, *Oncorhynchus keta*, *Vopr. Ikhtiol.*, 1990, vol. 30, no. 4, pp. 660–667.

Barannikova, I.A., Dyubin, V.P., Bukovskaya, O.S., Rebrova, L.V., and Travkin, B.G., The gonadotropic function of the hypophysis and the dynamics of gonadotropin and sexual steroids in the blood of the Amur River autumn chum, *Oncorhynchus keta*, on completion of the sexual cycle, *Vopr. Ikhtiol.*, 1989, vol. 29, no. 5, pp. 823–830.

Belyanina, T.N., On the fertility of summer Amur chum salmon, *Scientific report higher schools, Biol. Sciences*, 1963, no. 4, pp. 24–30.

Bushuev, V.P., Interspecific variations in the heat resistance of the sperm of some Pacific salmon (Genus *Oncorhynchus*), *Vopr. Ikhtiol.*, 1971, vol. 11, no. 3, pp. 479–483.

Volobuev, V.V., About wintering of juvenile chum salmon in their native spawning reservoir, *Tezisy dokl. 10 Vses. simp. "Biologicheskkiye problemy Severa"* (Proc. 10th All-Union Symp. "Biological problems of the North"), Magadan, 1983, part 2, p. 158.

Volobuyev, V.V. and Nikulin, O.A., Data of biology of Anadir Keta, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 71, pp. 219–230.

Galkina, L.A., Geographical variability in the size of eggs of pink salmon and chum salmon (genus *Oncorhynchus*) in connection with issues of acclimatization, *Tr. Murm. Morsk. Biol. Inst.*, 1965, vol. 9, no. 3, pp. 33–40.

Gorodovskaya, S.B. and Sushkevich, A.S., Gametogenesis of juvenile chum salmon during the periods of early sea and autumn migration in the Sea of Okhotsk and some ovary histomorphologic changes in 2014, *Vestn. Kamchatskogo Gos. Tekh. Univ.*, 2017, no. 39, pp. 46–54.

Gorodovskay, S.B. and Sushkevich, A.S., The rates of the oogenesis of juvenile pacific salmon in the Sea of Okhotsk in the fall period in 2011–2013, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2015, vol. 36, pp. 34–41. doi 10.15853/2072-8212.2015.36.34-41

Gorodovskay, S.B. and Sushkevich, A.S., The gonad formation rate in juvenile pacific salmon in the early marine period in the coastal waters of the Sea of Okhotsk, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2021, vol. 62, pp. 26–37. doi 10.15853/2072-8212.2021.62.26-37

Gorodovskaya, S.B. and Shershneva, V.I., More accurate improvement of immature state criteria for chum and sockeye salmon, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2007, vol. 9, pp. 122–130.

Goryainov, A.A., Lysenko, A.V., and Shatilina, T.A., Mature two-year-old (0.1) chum salmon from Peter the Great Bay (Primorsky Krai), in *Byull. N 3 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinnoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 3 Implementation of "The Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, pp. 75–78.

Grachev, L.E., Variations in the number of ovocytes in chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.), *Vopr. Ikhtiol.*, 1971, vol. 11, no. 4, pp. 686–696.

Grachev, L.E., Some data of the fecundity of Pacific salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1968, vol. 64, pp. 43–51.

Gritsenko, O.F., Mikulin, A.E., Lyubaev, V.Ya., Pukova, N.V., and Novikov, A.V., Abnormal eggs in the ovaries of chum salmon, *Ryb. khoz.-vo. Ser. Vosproizvodstvo i pastbishchnoye vyrashchivaniye gidrobiontov* (Fish. household. Ser. Reproduction and pasture cultivation of hydrobionts: analytical and abstract information), Moscow: VNIERKh, 2001, no. 1, pp. 37–51.

Dvinin, P.A., Salmon of South Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1952, vol. 37, pp. 69–108.

Dolbenskaya, T.S., On the method of sex determination in hatchery juvenile chum salmon, in *Tezisy dokl. 2-y naucho-prakt. konf. "Itogi issledovaniy po voprosam ratsional'nogo ispol'zovaniya i okhrany vodnykh, zemel'nykh i biologicheskikh resursov Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov"* (Proc. 2nd Sci.-Pract. Conf. "Results of research on the rational use and protection of water, land and biological resources of Sakhalin and the Kuril Islands"), Yuzhno-Sakhalinsk, 1984, pp. 126–127.

Dubin, V.P. and Bayunova, N.N., Study of the consequences of the condition of juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta*, grown from eggs of females matured after hormonal stimulation, *Vopr. Ikhtiol.*, 1992, vol. 32, no. 5, pp. 193–197.

Evseeva, I.A., Morphological deviations in the structure of internal organs in chum salmon and pink salmon of the river Arman (Tauyskaya Bay of the Sea of Okhotsk), in *Sostoyaniye rybokhozyaistvennykh issledovaniy v basseine severnoi chasti Okhotskogo morya* (The Status of Fisheries Research in the Northern Sea of Okhotsk), Magadan: MagadanNIRO, 2009, no. 3, pp. 80–87.

Elnikov, A.N. and Zelennikov, O.V., On state of commercial herd of chum salmon *Oncorhynchus keta* and forecasting its abundance at Iturup Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 1, pp. 58–74. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-58-74. EDN: QPTWBF.

Zavarina, L.O., and Gorodovskaya, S.B., Characterization of smoltifying chum salmon (*Oncorhynchus keta*) migrants and some of histological parameters of their gonads in the Khailulya river system in 2002–2003 (north-east coast of Kamchatka), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2011, vol. 22, pp. 63–67.

Zelennikov, O.V., Influence of early oogenesis processes on the development of inflammation of the system in fish, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Moscow: VNIRO, 2021.

Zelennikov, O.V., Gametogenesis of pacific salmon. 1. Development of gonad in young chum salmon *Oncorhynchus keta* Walbaum under various temperature regimes, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 198, pp. 209–220. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-209-220

Zelennikov, O.V., Gametogenesis of the pacific salmon. 3. Comparative analysis of the state of gonads in juvenile pacific salmon due to fertility formation, *Trudy ZIN RAN*, 2019, vol. 323, no. 4, pp. 429–441. doi 10.31610/trudyzin/2019.323.4.429

Zelennikov, O.V., Comparative analysis of the state of ovaries in juvenile pacific salmon as related to the problem of monocyclicity formation, *Vopr. Ikhtiolog.*, 2003, vol. 43, no. 4, pp. 490–498.

Zelennikov, O.V., Kuznetsov, Yu.K., Mosyagina, M.V., and Golod, V.M., Gametogenesis of Caspian trout during the period of first puberty during the creation of broodstock, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 177, pp. 28–39.

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

Ivankov, V.N., Hybrids of autumn chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.) with coho salmon *O. kisutch* (Walb.), *Vopr. Ikhtiolog.*, 1973, vol. 13, no. 1, pp. 175–176.

Ivankov, V.N., *Reproduktivnaya biologiya ryb* (Reproductive biology of fish), Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 2001.

Ivankov, V.N. and Andreev, V.L., The fecundity among *Oncorhynchus*, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1969, vol. 9, no. 1, pp. 80–89.

Ivanova, S.A., Histological study of the gonads of pink salmon and summer chum salmon, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1956, vol. 6, pp. 96–99.

Ievleva, M.Ya., Histological structure of salmon gonads during sea migrations, in *Lososevoye khozyaystvo Dal'nego Vostoka* (Salmon farming in the Far East), Moscow: Nauka, 1964, pp. 127–141.

Kaev, A.M., To assess the sexual maturity of salmon of the genus *Oncorhynchus* in the Kuril waters of the Pacific Ocean, *Vopr. Ikhtiolog.*, 2001, vol. 41, no. 3, pp. 368–373.

Kaev, A.M., On the cause of great diversity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) by the stage of sexual maturity during migration to the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 132, pp. 230–244.

Kaev, A.M. and Kaeva V.E., Variability of fecundity and egg sizes in the chum *Oncorhynchus keta* (Walbaum) and pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) in relation to size-age structure of the spawning population, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1986, vol. 26, no. 6, pp. 955–964.

Kaev, A.M. and Romasenko, L.V., Morpho-biological features of the river and lake forms of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) on the southern Kuril Islands, *J. Ichthyol.*, 2010, vol. 50, no. 4, pp. 285–294.

Kamyshnaya, M.S., Hybrids of chum salmon and pink salmon in the rivers of the North, *Rybn. Khoz.*, 1963, no. 4, pp. 24–26.

Klokov, V.K., About the bloom of chum salmon populations on the northern coast of the Sea of Okhotsk, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 106, pp. 85–96.

Kovtun, A.A., On the formation of fertility of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) on the southwestern coast of Sakhalin, in *Tezisy dokl. II naucho-prakt. konf. «Itogi issledovaniy po voprosam ratsional'nogo ispol'zovaniya i okhrany biologicheskikh resursov Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov»* (Proc. II Sci.-Pract. Conf. "Results of research on the rational use and protection of biological resources of Sakhalin and the Kuril Islands"), 1984, pp. 117–119.

Kolomytsev, V.S., Lapshina, A.E., and Zelennikov, O.V., The condition of ovaries in hatchery-reared juvenile summer- and fall-run chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792), in Sakhalin Oblast, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2018, vol. 44, no. 1, pp. 36–40.

Kondratyev, A.K., Functional morphology of pre-vitellogenous oocytes in the Siberian sterlet *Acipenser ruthenus marsilii* Brandt at different periods of the annual biological cycle, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1977, vol. 17, no. 5, pp. 912–921.

Krykhtin, M.L., Capture of two-year-old (1+) summer chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) in the Amur estuary, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1962, vol. 2, no. 3, pp. 556–557.

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

Kuznetsov, Ju.K. and Mosyagina, M.V., The peculiarities in gametogenesis of males of the paliya (*Sahelinus alpinus* complex) in conditions of specialized fish farming, *Vestn. S.-Peterb. Univ., Ser. 3: Biol.*, 2009, vol. 3, pp. 58–68.

Kuznetsov, Yu.K., Mosyagina, M.V., and Naseka, A.M., On the hatching of the oocyte pool in mono- and polycyclic salmonids, *Vestn. S.-Peterb. Univ., Ser. 3: Biol.*, 1997, vol. 3, pp. 8–30.

Kulikova, N.I. and Nikolaeva, E.T., Morphological Features of the Basic Stocks of Kamchatka Chum Salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 82, pp. 117–123.

Landyshvskaya, A.E., Qualitative composition of the descending young of *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) and *Oncorhynchus keta* (Walbaum) of the Sakhalin rivers, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1967, vol. 7, no. 4, pp. 640–646.

Lukina, N.A., Svimonishvili, T.N., and Gorodilov, Yu.N., Gametogenesis in chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.) during the embryonic-larval period and during the growing of juveniles in different constant temperatures, *Sb. Nauchn. Tr. — Gos. Nauchno-Issled. Inst. Ozern. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1988, vol. 276, pp. 80–93.

Magomedov, G.M., Shikhshabekov, M.M., and Ten, B.V., Development and growth of germ cells of autumn chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) in the Caspian Basin, *Vopr. Ikhtiol.*, 1979, vol. 19, no. 5, pp. 949–952.

Mikodina, E.V., Mikulin, A.E., and Mikulina, Yu.A., Abnormal eggs in pacific salmon females at Sakhalin hatcheries: biotechnical, technological and legislative (norms) problems, *Rybn. Khoz.*, 2007, no. 1, pp. 61–63.

Mikulin, A.E. and Lyubaev, V.Ya., Features of the structure of the ovaries of Far Eastern salmon and issues of their evolution, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 148, pp. 47–57.

Mikulina, Yu.A., Study of abnormal oocytes in chum and pink salmon in relationship with their artificial reproduction, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ. Tekhnol. Upr., 2007.

Mosyagina, M.V. and Zelennikov, O.V., On the role of steroid-secreting cells in the regulation of gonad development in juvenile Pacific salmon, *J. Ichthyol.*, 2006, vol. 46, no. 3, pp. 265–270. doi 10.1134/S0032945206030064

Mosyagina, M.V., and Kuznetsov, Yu.K., Histological study of the ovaries of juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) from the rivers of Iturup, in *Problemy nadezhnosti funkcionirovaniya reproduktivnoy sistemy u ryb* (Problems of reliable functioning of the reproductive system in fish), *Tr. Biolog. nauchn.-issled.kiy institut*, St. Petersburg: S.-Peterb. Gos. Univ., 1997, pp. 18–28.

Murza, I.G., Rate of sexual maturation of brown trout in the Baltic Sea basin, *Sb. Nauchn. Tr. — Gos. Nauchno-Issled. Inst. Ozern. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1985, vol. 228, pp. 136–162.

Panasenko, N.M., State of the reproductive system and potential fertility of juvenile autumn chum salmon during migration to the Amur riverbed, in *Tez. dokl. 2-y Vsesoz. konf. «Voprosy rannego ontogeneza ryb»* (Abstract report 2nd Vsesoz. conf. “Issues of early ontogenesis of fish”), Kiev, 1978, pp. 85–86.

Persov, G.M., *Differentsirovka pola u ryb* (Sex Differentiation in Fish), Leningrad: Leningrad. Gos. Univ., 1975.

Persov, G.M., Early period of gametogenesis in anadromous salmon, *Tr. Murm. Morsk. Biol. Inst.*, 1966, vol. 12, no. 16, pp. 7–44.

Persov, G.M., Early period of gametogenesis in anadromous salmon, *Tr. Murm. Morsk. Biol. Inst.*, 1965, vol. 9, no. 13, pp. 95–105.

Pukova, N.V., Features of the structure and development of the reproductive system in the chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) during the life cycle, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: VNIRO, 2002.

Pukova, N.V., Mikodina, E.V., Korolev, A.L., and Novikov, A.V., Polymorphism of testes in Far Eastern salmon p. *Oncorhynchus*, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 141, pp. 152–166.

Roslyy, Yu.S., On the structure of biological groups in Amur chum salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 61, pp. 162–172.

Sedova, M.A., Samarskii, V.G., and Pavlov, E.D., State of gonads in hatchery-reared juveniles of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) depending on the timing of its feeding, in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Vladimir Yakovlevich Levanidov's Biennial Memorial Meetings), Vladivostok: Dal'nauka, 2008, vol. 4, pp. 339–345.

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

Smirnov, A.I., Production of sperm by the Pacific Ocean *Oncorhynchus*, *Vopr. Ikhtiol.*, 1963, vol. 3, no. 1, pp. 84–98.

Khorevin, L.D., Changes in fecundity of chum salmon in southwest Sakhalin as a result of artificial culture, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1990, vol. 16, no. 1, pp. 51–57.

Khorevin, L.D., Production and qualitative characteristics of sperm in the autumn chum, *Onchorhynchus keta*, from the Kalininka River (Sakhalin), *Vopr. Ikhtiol.*, 1987, vol. 27, no. 6, pp. 956–961.

Shvydkiy, G.V., Dynamics of physiological parameters of chum salmon *Oncorhynchus keta* during the process of generative growth, *Vopr. Ikhtiol.*, 2000, vol. 40, no. 3, pp. 418–420.

Shershneva, V.I. and Gorodovskaya, S.B., Distribution of energetic substances in salmon bodies during anadromous migrations, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki i Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2010, vol. 17, pp. 66–72.

Shirokov, D.A., Pukova, N.V., Mikodina, E.V., and Storozhuk, N.G., State of gonads and microelement composition of the body of juvenile chum salmon from the eastern shelf of Sakhalin, in *Problemy reproduktivnoy i rannego ontogeneza morskikh gidrobiontov* (Problems of reproduction and early ontogenesis of marine aquatic organisms), Murmansk, 2004, pp. 137–140.

Yaroslavtseva, L.M., Sergeeva, E.P., Chaga, I.L., and Khorevina, N.B., Motility of spermatozoa of chum salmon in the water from different rivers of Sakhalin, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1986, no. 5, pp. 34–38.

Beacham, T.D., Fecundity of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and chum salmon (*O. keta*) in the northeast Pacific Ocean, *Can. J. Zool.*, 1982, vol. 60, pp. 1463–1469.

Hikita, T. and Yokohira, Y., Biological study on hybrids of the salmonid fishes: a note of hybrids between chum (*Oncorhynchus keta*) and pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*), *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery*, 1964, vol. 18, pp. 57–65. (In Japanese with English summary)

Hiroi, O. and Yamamoto, K., Studies on the maturation of salmonid fishes. Changes in the testes of the chum salmon (*Oncorhynchus keta*) during anadromous migration, *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1968, vol. 19, no. 3, pp. 173–184.

Hitron, J.W. and Bonham, K., Hermaphroditism in a chum salmon, *Oncorhynchus keta*, *Copeia*, 1977, no. 3, pp. 591–592.

Honma, Y. and Chiba, A., Another case of synchronous (balanced) hermaphroditism found in a chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum), from the Sea of Japan, *Rep. Sado Mar. Biol. Stn. Niigata Univ.*, 1985, no. 15, pp. 27–30.

Kitahashi, T., Ando H., Ban M., Ueda, H., and Urano, A., Changes in the Levels of Gonadotropin Subunit mRNAs in the Pituitary of Pre-Spawning Chum Salmon, *Zool. Sci.*, 1998, vol. 15, no. 5, pp. 753–760.

Kobayashi, H., Biological study of hybrids of the salmonid fishes. Cytological observation of fertilization in the cross between chum salmon and pink salmon, *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery*, 1964, vol. 18, pp. 67–71. (In Japanese with English summary)

Morita, K., Morita, S.H., Fukuwaka, M., and Hiroyuki, M., Rule of age and size at maturity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*): Implications of recent trends among *Oncorhynchus* spp., *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2005, vol. 62, no. 12, pp. 2752–2759. doi 10.1139/f05-182

Nakatsukasa, Y., An example of the hermaphroditic gonad found in *Oncorhynchus keta* (Walbaum), *Japan J. Ichthyol.*, 1965, vol. 13, no. 1/3, pp. 59–63.

Onuma, T.A., Sato, S., Katsumata, H., Makino, K., Hu, W., Jodo, A., Davis, N.D., Dickey, J., Ban, M., Ando, A., Fukuwaka, M., Azumaya, T., Swanson, P., and Urano, A., Activity of the pituitary — gonadal axis is increased prior to the onset of spawning migration of chum salmon, *J. Exp. Biol.*, 2009, vol. 212, no. 1, pp. 56–70.

Robertson, J.G., Sex differentiation in the Pacific salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum), *Can. J. Zool.*, 1953, vol. 31, no. 3, pp. 73–79. doi 10.1139/z53-007

Salo, E.O., Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 231–310.

Simon, R.C. and Noble, R.E., Hybridization in *Oncorhynchus* (Salmonidae). I. Viability and inheritance in artificial crosses of chum and pink salmon, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1968, vol. 97, pp. 109–118.

Sufi, G.B., Mori, K., and Sato, R., Histochemical study of dehydrogenases related to steroidogenesis in the tissues of the fry and juvenile of chum salmon *Oncorhynchus keta*, *Tohoku J. Agric. Res.*, 1978, vol. 29, no. 1, pp. 44–61.

Takagi, K., The seasonal change of gonad weight of sockeye and chum salmon in the North Pacific Ocean, especially with reference to mature and immature fish, *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.*, 1961, vol. 23, pp. 17–34.

Zhivotovsky, L.A., Tochilina, T.G., Shaikhaev, E.G., Pogodin, V.P., Malinina, T.V., and Gharrett, A.J., Hybrids between chum *Oncorhynchus keta* and pink *Oncorhynchus gorbusha* salmon: age, growth and morphology and effects on salmon production, *J. Fish Bio.*, 2016, vol. 89, no. 4, pp. 2098–2106. doi 10.1111/jfb.13118

Zhukova, K. and Ponomarev, S.S., Histological observation of hermaphroditism of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792), in *PICES-2017. Annual Meeting: Environmental Changes in the North Pacific and Impact on Biological*, Vladivostok, Russia, 2017, p. 155.

Поступила в редакцию 17.08.2023 г.

После доработки 25.10.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

The article was submitted 17.08.2023; approved after reviewing 25.10.2023;
accepted for publication 30.11.2023

Научная статья

УДК 597.552.51–116

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-871-880

EDN: FBCQGB



О ПЛОДОВИТОСТИ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* ПРОМЫСЛОВОГО СТАДА У ОСТРОВА ИТУРУП

А.Н. Ельников¹, О.В. Зеленников^{2*}

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
105187, г. Москва, Окружной проезд, 19;

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

Аннотация. Анализировали величину абсолютной плодовитости кеты *Oncorhynchus keta* промыслового стада, сформированного в акватории о. Итуруп. Установили, что кета преимущественно заводского происхождения сохранила те видовые и региональные особенности, которые были характерны для нее ранее, когда стадо формировалось в основном за счет естественного нереста. Величина абсолютной плодовитости, определенная у 3833 самок, варьировала в диапазоне от 769 до 4400 ооцитов. При этом среди рыб двух доминирующих возрастных групп 3+ и 4+ величина плодовитости была больше у старших особей только при значительном увеличении размеров самих производителей; при сходных размерах самок величина плодовитости всегда была больше у рыб младшего возраста. Факторы, которые способствуют увеличению численности кеты заводского стада у о. Итуруп, способствуют и снижению абортивных процессов в яичниках. В результате величина абсолютной плодовитости тесно и положительно коррелирует с массой улова кеты в прибрежье.

Ключевые слова: Итуруп, кета, *Oncorhynchus keta*, абсолютная плодовитость

Для цитирования: Ельников А.Н., Зеленников О.В. О плодовитости кеты *Oncorhynchus keta* промыслового стада у острова Итуруп // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 871–880. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-871-880. EDN: FBCQGB.

Original article

On fecundity of chum salmon *Oncorhynchus keta* in the commercial herd at Iturup Island

Andrey N. Elnikov*, Oleg V. Zelennikov**

* Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
19, Okružnoy 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

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

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

© Ельников А.Н., Зеленников О.В., 2023

Abstract. Absolute fecundity of chum salmon *Oncorhynchus keta* is investigated for the commercial herd dwelled at Iturup Island. Currently, the herd is formed mostly by fish of hatchery origin but has retained the same species and regional features that distinguished it when it was formed mainly due to natural spawning. The value of absolute fecundity is determined for 3833 females and ranges from 769 to 4400 oocytes. For the fish of two dominant age groups (3+ and 4+), this number usually decreases with age, with the exception of particularly large older fish with greater fecundity. Same factors that promote abundance of hatchery fish in the herd also contribute to decreasing of abortive processes in the ovaries, therefore the absolute fecundity correlates closely and positively with the catch of chum salmon in the coastal waters.

Keywords: Iturup Island, chum salmon *Oncorhynchus keta*, fecundity

For citation: Elnikov A.N., Zelennikov O.V. On fecundity of chum salmon *Oncorhynchus keta* in the commercial herd at Iturup Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 871–880. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-871-880. EDN: FBCQGB.

Введение

Величина абсолютной плодовитости является едва ли не самым изученным показателем в репродуктивной биологии рыб, чему способствуют два главных обстоятельства. С одной стороны, размеры ооцитов дефинитивного состояния у рыб редко бывают менее 1 мм, а значит, эти клетки являются легкодоступными для визуального подсчета даже в полевых условиях. С другой — именно совокупное число ооцитов у самок, достигших полового созревания, является отправной точкой для понимания численности формирующегося поколения. С учетом этих двух обстоятельств величина абсолютной плодовитости является одним из показателей стандартного биологического анализа и к настоящему времени изучена у всех видов промысловых рыб всех эксплуатируемых промыслом стад.

Абсолютная плодовитость у кеты также является хорошо изученным показателем, нередко становясь и предметом отдельных исследований [Beacham, 1982; Каев, Каева, 1986; Хоревин, 1990; и др.]. Кета, заходящая на нерест в реки и озера о. Итуруп, не стала исключением, являясь объектом всестороннего изучения, в том числе и в плане репродуктивной биологии [Каев, 2003; Каев, Ромасенко, 2010]. Вместе с тем за последние 20 лет ситуация с кетой на о. Итуруп качественно изменилась. За эти годы на острове были полностью перестроены два рыбоводных завода — Курильский и Рейдовый — и построены еще 15 рыбоводных предприятий, специализированных именно на воспроизводство кеты. В результате выпуск молоди этого вида, например в заливы Простор и Курильский, с 10,7 млн мальков в 1996 г. увеличился до 197,6 млн в 2020 г. [Ельников, Зеленников, 2023], следствием чего стало многократное увеличение промыслового стада [Кловач и др., 2018].

Настоящая работа выполнена в рамках комплексного исследования стада кеты, сформированного в заливах Простор и Курильский. Ее цель — проанализировать величину абсолютной плодовитости самок, сравнить ее с плодовитостью самок в прошлые годы, когда стадо формировалось преимущественно за счет естественного нереста, а также рассмотреть величину плодовитости в зависимости от численности производителей.

Материалы и методы

Данные по плодовитости кеты были получены в ходе плановых биологических анализов производителей, идущих на нерест в бассейны заливов Простор и Курильский (о. Итуруп, Сахалинская область) в августе–ноябре 2014–2022 гг. Рыб для анализов отбирали случайным образом из уловов ставных, кошельковых и закидных неводов, а также из партий производителей, подходивших к пунктам сбора икры (забойкам) лососевых рыбоводных заводов. Всего за 9 лет плодовитость определили у 3820 производителей кеты. При определении величины абсолютной плодовитости сначала взвешивали фрагмент (навеску) яичника. Затем подсчитывали число ооцитов в навеске

и относили полученное число к массе обеих гонад [Никольский, 1974]. В работе также использовали и другие показатели, полученные в ходе проведения анализов, — длину и массу самок, а также их возраст, определенный по чешуе.

При статистическом анализе учитывали тот факт, что в некоторых сравниваемых выборках число измерений исчислялось несколькими сотнями особей, а в других случаях составляло 3–6 особей. С учетом различного объема выборок достоверность различий средних значений показателей оценивали с использованием критерия Манна-Уиттни при $p < 0,05$. Связь между величиной плодовитости, массой улова кеты, длиной и массой рыб оценивали, используя ранговый коэффициент корреляции Спирмена и коэффициент парной корреляции Пирсона. В случае статистически значимой сильной корреляционной связи (коэффициент корреляции Пирсона больше 0,7) зависимость между переменными описывали с помощью уравнения парной линейной регрессии.

Результаты и их обсуждение

Длина и масса самок кеты, у которых в ходе биологических анализов определяли величину абсолютной плодовитости, существенно различались как у рыб разных возрастных групп, так и у рыб в разные годы. В целом линейно-весовая характеристика самок соответствовала тем закономерностям, которые были выявлены ранее при исследовании всего стада кеты [Ельников, Зеленников, 2023]. Во-первых, при единичном исключении длина и масса тела были достоверно больше у рыб более старшего возраста. Во-вторых, размеры производителей в разные годы различались и весьма существенно. Например, в 2014 г. средняя масса самок в возрасте 2+, 3+, 4+ и 5+ была равна соответственно 2,77, 3,05, 3,32 и 3,55 кг при достоверных различиях между всеми группами (табл. 1). В свою очередь, в 2018 г. средняя масса самок составила соответственно 2,07, 2,47, 2,87 и 3,30 кг и в каждой из возрастных групп была достоверно меньше, чем масса самок в 2014 г.

Величина абсолютной плодовитости у всех исследованных самок варьировала в диапазоне от 769 до 4400 ооцитов (табл. 1). При этом в сумме за все годы в каждой из возрастных групп максимальные значения плодовитости были больше минимальных в 4–5 раз. Связь между плодовитостью, с одной стороны, и длиной или массой тела — с другой, была сравнительно невысокой и достоверной только в случае наиболее крупных выборок. Например, в 2014 г. для рыб в возрасте 3+ коэффициент корреляции величины плодовитости с длиной самок составил 0,46, а с массой — 0,43; в возрасте 4+ — соответственно 0,45 и 0,49. Анализируя корреляцию между абсолютной плодовитостью и размерами рыб в наиболее крупных выборках, мы получили следующие результаты. В 2016 г. в возрасте 4+ — 390 экз., в 2018 г. в возрасте 3+ — 381 экз. и в 2020 г. в возрасте 3+ — 341 экз., коэффициент корреляции плодовитости с длиной составил соответственно 0,49, 0,53 и 0,61, а с массой — 0,57, 0,62 и 0,57. Таким образом, по нашим данным связь величины абсолютной плодовитости с массой тела в среднем была несколько выше, чем с длиной.

Сравнивая величину плодовитости у рыб разных возрастных групп, можно отметить, что ее изменение не соответствовало изменению массы самок. Так, в 2014 и 2015 гг. при достоверном увеличении массы рыб в возрасте 4+ по сравнению с массой в возрасте 3+ величина плодовитости значимо не различалась (табл. 1). Более того, также при достоверном увеличении массы рыб в возрасте 4+ в 2016 и 2017 гг. плодовитость была даже меньше, чем у самок в возрасте 3+. В последующие годы плодовитость рыб в возрасте 4+ была достоверно больше, чем у рыб в возрасте 3+. Однако и масса самок старшего возраста при этом была не просто достоверно, но и значительно (в среднем более 14 %) больше (табл. 1).

Оценить величину плодовитости у самок в возрасте 2+, 5 и 6+ оказалось затруднительно из-за небольшого числа особей этих возрастных групп. В возрасте 2+ в выборках от 10 экз. величина плодовитости у рыб всегда была достоверно меньше, чем в возрасте 3+.

Таблица 1
 Масса (кг) и величина абсолютной плодовитости (ооциты) у самок кеты разного возраста в бассейнах заливов Простор и Курильский
 Table 1
 Body weight (kg) and absolute fecundity (oocytes) for chum salmon females of certain age in the waters of Prostor and Kurilsky Bays

Год	Залив	2+			3+			4+			5-6+		
		Экз.	Масса рыб	Плодовитость	Экз.	Масса рыб	Плодовитость	Экз.	Масса рыб	Плодовитость	Экз.	Масса рыб	Плодовитость
2014	Простор	15	2,77	1980	143	3,06	2153	114	3,34	2220	18	3,54	2339
	Курильский	2	2,73	2260	22	2,99	2189	30	3,24	2225	3	3,62	2387
	Оба залива	17	2,77±0,11 2,15-3,43	2011,0±78,3 1367-2727	165	3,05±0,04* 1,78-4,55	2158,0±32,7* 1263-3469	144	3,32±0,05* 1,82-4,78	2221,0±35,4 1327-3366	21	3,55±0,10* 2,92-4,55	2346,0±91,9 1479-3137
2015	Простор	1	2,81	2063	180	3,03	2202	70	3,20	2210	35	3,08	2144
	Курильский	-	-	-	122	2,80	2252	24	3,30	2448	4	3,73	2125
	Оба залива	1	2,81	2063	302	2,94±0,03 1,92-5,17	2222,0±26,0 1055-4237	94	3,23±0,07* 2,02-5,58	2271,0±51,6 1239-4138	39	3,14±0,10 2,09-4,52	2142,0±84,7 1159-3544
2016	Простор	5	2,72	1898	69	2,77	2103	175	2,84	2030	7	3,28	2009
	Курильский	1	2,29	2049	55	2,33	1846	215	2,59	1847	-	-	-
	Оба залива	6	2,65±0,12 2,29-3,13	1923,0±180,0 1385-2569	124	2,58±0,05 1,60-4,32	1989,0±35,4 1052-3089	390	2,70±0,03* 1,57-4,96	1929,0±22,4 224-4210	7	3,28±0,15* 2,81-3,78	2009,0±59,3 1758-2186
2017	Простор	77	2,29	1859	134	3,15	2244	46	3,62	2196	25	3,75	2057
	Курильский	22	2,32	2080	45	3,22	2402	55	3,59	2271	75	3,66	2062
	Оба залива	99	2,29±0,05 1,43-4,34	1908,0±50,8 844-3605	179	3,17±0,04* 1,78-4,65	2294,0±32,8* 1221-3442	101	3,60±0,06* 2,09-5,21	2237,0±40,8 1417-3689	100	3,68±0,06 2,33-5,97	2077,0±52,6 810-3230
2018	Простор	8	2,15	1895	170	2,48	1911	4	2,74	1945	-	-	-
	Курильский	13	2,02	1702	211	2,46	1942	6	2,95	2440	3	3,30	1713
	Оба залива	21	2,07±0,04 1,63-2,55	1775,0±79,6 1234-2396	381	2,47±0,02* 1,59-3,89	1940,0±19,7* 825-3148	10	2,87±0,13* 1,97-3,33	2242,0±126,2* 1445-2728	3	3,30±0,39 2,72-4,06	1296,0±286,9 1296-2263
2019	Простор	-	-	-	89	2,94	2154	30	3,80	2752	-	-	-
	Курильский	6	2,68	2337	221	3,00	2199	87	3,35	2375	-	-	-
	Оба залива	6	2,68±0,15 2,40-3,28	2337,0±106,4 2172-2529	310	2,98±0,03* 1,56-4,67	2186,0±22,0 1127-3299	117	3,47±0,06* 2,00-5,15	2471,0±49,6* 1158-4400	-	-	-
2020	Простор	18	1,89	1700	191	2,51	1869	32	3,27	2293	1	3,55	1753
	Курильский	7	2,10	1632	150	2,66	2022	105	3,14	2108	5	3,23	1734
	Оба залива	25	1,98±0,11 1,09-3,08	1720,0±106,3 794-2665	341	2,57±0,03* 1,33-5,39	1903,0±23,9* 818-3718	137	3,17±0,05* 1,91-4,62	2167,0±33,0* 1130-3341	6	3,28±0,27 2,70-4,48	1737,0±118,4 1268-2095

2021	Простор	4	2,00	1741	136	2,69	2061	37	3,19	2052	1	4,69	2313
	Курильский	1	2,02	2081	59	2,76	2087	72	3,31	2209	2	4,02	2180
	Оба залива	5	2,00±0,09 1,77–2,21	1809,0±96,1 1580–2081	195	2,71±0,04* 1,52–4,13	2069,0±30,9* 1256–4046	109	3,27±0,05* 1,91–4,40	2155,0±36,2* 1253–3449	3	4,24±0,23* 3,89–4,69	2224,0±146,1 1938–2421
2022	Простор	13	2,10	1713	141	2,38	1792	39	2,76	1965	10	2,88	1592
	Курильский	18	2,12	1833	114	2,42	1856	34	2,82	2041	6	2,85	1923
	Оба залива	31	2,11±0,09 1,38–3,77	1782,0±60,7 1146–2570	255	2,40±0,03* 1,49–4,63	1821,0±19,5 982–2854	73	2,79±0,06* 1,66–4,17	2000,0±41,8* 1021–2852	16	2,87±0,17 1,95–4,43	1716,0±119,7 769–2601
Среднее**	Оба залива	211	2,26±0,03 1,09–4,34	1874,0±31,5 794–3605	2252	2,74±0,01* 1,33–5,39	2051,0±9,2* 818–4237	1175	3,09±0,02* 1,57–5,58	2132,0±13,6* 804–4400	195	3,47±0,05* 1,95–5,97	2073,0±36,8 769–3544

Примечание. Над чертой — среднее значение показателя и его ошибка, под чертой — предел варьирования показателя.

* Величина достоверно ($p < 0,05$) больше по сравнению с величиной в предыдущем возрасте.

** Представлены средние значения всех самок, исследованных в течение 9 лет.

Поскольку особи в возрасте 6+ встречались единично и не каждый год, то данные по массе и плодовитости для этих рыб объединили с данными для самок в возрасте 5+. Плодовитость у рыб объединенной группы — 5–6+ — значимо не отличалась от плодовитости у рыб в возрасте 4+ и в среднем преимущественно была меньше (табл. 1). Особенно показательной здесь является самая крупная (100 экз.) выборка рыб старших возрастных групп в 2017 г. При сходном числе особей и массе тела у самок в возрасте 4+ и 5–6+ — 3,60 и 3,68 кг — величина плодовитости у более старших особей была достоверно меньше — в среднем соответственно 2237 и 2077 ооцитов (табл. 1).

Зная, что кета отличается весьма выраженным хомингом, а воспроизводство молодежи на о. Итуруп осуществляется в бассейнах разных заливов, мы анализировали отдельно плодовитость рыб, вернувшихся на нерест в заливы Простор и Курильский. В ходе работы установили, что различия по массе и плодовитости кеты в разные годы значительно превышают различия между производителями в двух заливах в каждый конкретный год. Например, в 2017 г. масса рыб в возрасте 3+ в среднем составила 3,17 кг, при этом в заливах Простор и Курильский масса рыб была сходной — 3,15 и 3,22 кг (табл. 1). В следующем 2018 г. масса рыб этого возраста была значительно меньше — 2,47 кг при практически одинаковой массе рыб в двух заливах — 2,48 и 2,46 кг.

При суммировании данных за все годы исследования мы получаем сравнительно крупные выборки рыб в возрасте 2+, 3+, 4+ и 5–6+ — 211, 2252, 1175 и 195 экз. Можно увидеть, что во всех случаях с возрастом увеличилась масса самок, а одновременно с массой возрастала и величина абсолютной плодовитости (табл. 1). Исключение составили только самки самых старших возрастных групп — 5–6+, у которых при значительном увеличении массы тела плодовитость была практически такой же, как и у самок в возрасте 3+ и 4+. Исследуя зависимость между величиной плодовитости и массой самок в самой крупной из выборок в возрасте 3+, мы установили между ними положительную достоверную связь (рис. 1). Однако сравнительно невысокая теснота этой связи — 0,61 — указывает на то, что ее достоверность была явно получена за счет размера выборки. Корреляция между величиной плодовитости и массой для рыб других возрастных групп была еще ниже — в возрасте 2+, 4+, и 5–6+ соответственно 0,54, 0,55 и 0,31.

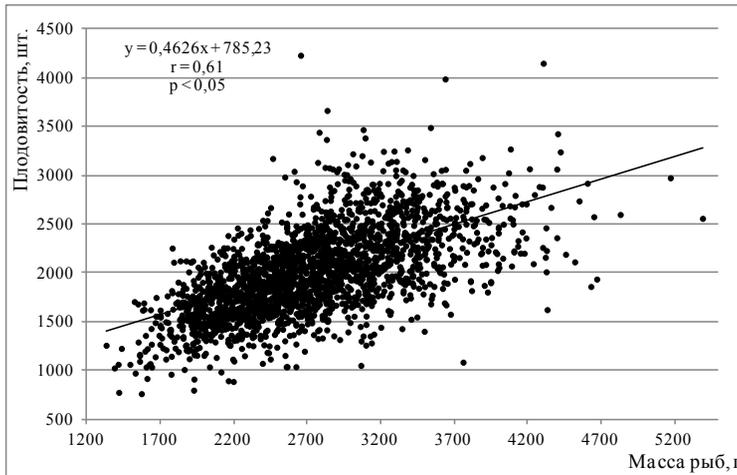


Рис. 1. Связь между величиной абсолютной плодовитости и массой самок кеты в возрасте 3+, пойманных в заливах Простор и Курильский в 2014–2022 гг. Пояснение в тексте

Fig. 1. Correlation between absolute fecundity and body weight for chum salmon females aged 3+ caught in the Prostor and Kurilsky Bays in 2014–2022. See detailed explanation in the text

Поскольку корреляция между величиной плодовитости и массой рыб, по крайней мере в массовых группах, оказалась достоверной (рис. 1), можно предположить, что она является неслучайной и отражает связь между этими значениями. Однако сама связь оказывается слабой, что побудило нас оценить величину плодовитости без учета массы рыб, тем более что сама масса самок в разные годы весьма существенно различалась.

Для этой цели мы определили среднее значение средних показателей массы тела рыб доминантных возрастных групп за все годы. Оно составило для самок в возрасте 3+ — 2,76 кг, а в возрасте 4+ — 3,16 кг (табл. 2). Затем из данных каждого года мы удалили либо самых мелких, либо самых крупных особей в таком количестве, чтобы среднее значение массы тела у рыб этих двух возрастных групп было близко найденным средним значениям за все годы.

Таблица 2

Величина абсолютной плодовитости (Пл) самок кеты при обычной и одинаковой массе

Table 2

Absolute fecundity (Пл) of female chum salmon with normal and equal body weight

Год	Плодовитость при естественной массе в возрасте:						Плодовитость при сходной массе в возрасте:						Средняя плодовитость
	3+			4+			3+			4+			
	Экз.	Масса рыб, кг	Пл	Экз.	Масса рыб, кг	Пл	Экз.	Масса рыб, кг	Пл	Экз.	Масса рыб, кг	Пл	
2014	165	3,05	2158	144	3,32	2221	106	2,765	2055	121	3,155	2171	2117
2015	302	2,94	2222	94	3,23	2271	239	2,764	2154	86	3,161	2234	2175
2016	124	2,58	1989	390	2,70	1929	94	2,760	2082	184	3,159	2164	2136
2017	179	3,17	2294	101	3,60	2237	95	2,764	1762	54	3,153	2126	1894
2018	381	2,47	1940	10	2,87	2242	214	2,763	2131	5	3,170	2347	2136
2019	310	2,98	2186	117	3,47	2471	236	2,766	2118	80	3,158	2384	2185
2020	341	2,57	1903	137	3,17	2167	267	2,764	1999	135	3,155	2165	2055
2021	195	2,71	2069	109	3,27	2155	184	2,763	2097	94	3,159	2123	2106
2022	255	2,40	1821	73	2,79	2000	137	2,767	1939	39	3,152	2102	1975
Сред.*	250	2,76	2065	131	3,16	2188	174	2,760	2037	88	3,160	2202	2087

* Средние значения средних показателей за каждый год.

Оказалось, что величина плодовитости у рыб, вернувшихся на нерест в заливы Простор и Курильский тесно и достоверно коррелирует с величиной улова рыб в

этих заливах (рис. 2). Отметим, что суммарная величина улова в акватории этих двух заливов была весьма различной и с 2014 по 2022 г. составила соответственно 6775, 13434, 4335, 3063, 12146, 18968, 7365, 5429 и 4630 т [Ельников, Зеленников, 2023]. Таким образом, те факторы, которые способствовали увеличению массы улова кеты в прибрежье о. Итуруп, способствовали и увеличению абсолютной плодовитости.

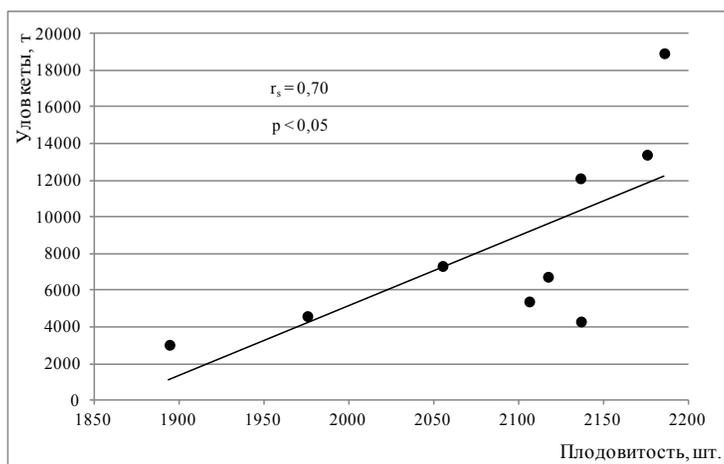


Рис. 2. Связь между величиной абсолютной плодовитости и массой улова кеты у о. Итуруп

Fig. 2. Relationship between variations of absolute fecundity and catch for the chum salmon at Iturup Island

Обсуждая полученные данные, в первую очередь отметим, что они в значительной степени согласуются с теми данными, которые были получены ранее для кеты как биологического вида и для кеты, воспроизводящейся в бассейне о. Итуруп. Во-первых, у кеты, воспроизводящейся в акватории о. Итуруп, была сравнительно низкая плодовитость в условиях преимущественно естественного нереста [Каев, Каева, 1986], которая фактически не изменилась в условиях масштабного заводского выращивания. Например, максимальное значение абсолютной плодовитости, выявленное нами, составило 4400 ооцитов при выборке в 3820 особей. При этом максимальное значение плодовитости у рыб из более протяженных рек оказывается заметно больше, например из таких, как Амур — 5382 ооцита [Белянина, 1963] или Анадырь — 7200 ооцитов [Волобуев, Никулин, 1970].

Во-вторых, при формировании индивидуальной плодовитости наиболее масштабное сокращение фонда ооцитов, сформированного в раннем возрасте, как и предполагалось, произошло у рыб в возрасте 2+. В третьих, при сравнении кеты самых массовых возрастных групп — 3+ и 4+ — плодовитость рыб старшего возраста была больше только при значительном превышении длины и массы тела. При сходных размерах плодовитость оказывается выше у рыб младшего возраста [Каев, Каева, 1986]. В свою очередь, в объединенной группе рыб в возрасте 5 и 6+ плодовитость оказывалась меньше, чем у рыб в возрасте 4+, независимо от размеров самих производителей.

Вместе с тем тот факт, что величина абсолютной плодовитости у кеты оказалась тесно и положительно связана с увеличением численности рыб, оказался скорее неожиданным, чем ожидаемым. Как известно, у рыб число ооцитов в начале периода вителлогенеза оказывается больше, чем число клеток, составляющих величину абсолютной плодовитости [Персов, 1975]. Например, у кеты в течение первого года жизни в море насчитывается от 5804 до 7136 [Ковтун, 1984] или от 4200 до 10000 ооцитов [Грачев, 1968], тогда как величина абсолютной плодовитости очень редко превышает 4000 ооцитов. Закономерность здесь такова: чем более комфортными оказываются условия развития, тем большее число ооцитов достигает дефинитивного состояния и формирует величину плодовитости.

В связи с этим увеличение численности поколения, весьма желательное для промысла, на первый взгляд не может быть положительным фактором, способствующим

увеличению плодовитости. Как известно, при увеличении численности рыб усиливается пищевая конкуренция, что приводит к уменьшению абсолютной плодовитости, в том числе и у тихоокеанских лососей [Никольский, 1974]. Таким образом, следует коснуться известных данных о конкурентных взаимоотношениях тихоокеанских лососей в Северной Пацифике. С одной стороны, и в предыдущие годы [Кловач, 2002], и в настоящее время высказывается мысль о том, что изменение в промысловых стадах кеты в последние годы может свидетельствовать об ухудшении трофических условий и ограниченности экологической емкости экосистемы северо-западной части Тихого океана [Горохов, 2022]. С другой стороны, результаты масштабных мониторинговых исследований показывают, что тихоокеанские лососи потребляют около 1,5–2,5 % доступной пищи [Шунтов и др., 2017], а само представление о лимите корма для тихоокеанских лососей рассматривается как один из мифов [Иванов, 2017]. На наш взгляд, между этими точками зрения нет противоречия. Тот факт, что тихоокеанские лососи в акватории Северной Пацифики потребляют лишь незначительную часть кормового зоопланктона, не противоречит наличию пищевой конкуренции, в том числе и весьма напряженной, при образовании относительно плотных скоплений разных видов в период миграций. По крайней мере, уже на заре мониторинговых исследований была показана способность кеты избегать пищевой конкуренции [Андриевская, 1975]. Впрочем, обеспеченность пищей — это всего лишь один из факторов, влияющих на численность поколения [Шунтов и др., 2019]. В любом случае факторы, оказывающие влияние на увеличение численности кеты, снижают интенсивность абортивных процессов в яичниках и тем самым способствуют увеличению абсолютной плодовитости. Очевидно, что их действие превышает возможный негативный эффект от усиления пищевой конкуренции при увеличении численности рыб.

Заключение

У кеты заводского стада, сформированного на о. Итуруп в течение последних 20 лет, сохранились все те видовые и региональные особенности, которые были характерны для нее и ранее, когда молодь воспроизводили только на одном заводе (Рейдовый ЛРЗ) и на формирование стада несоизмеримо большее влияние оказывал естественный нерест. Как и ранее, производители характеризуются сравнительно низкой величиной абсолютной плодовитости, а при сравнении рыб двух доминирующих возрастных групп (3+ и 4+) при сходной массе тела плодовитость оказывается выше у самок младшей возрастной группы.

Вместе с тем то, что масса улова кеты у о. Итуруп в последние годы увеличилась почти в 20 раз, позволило нам выявить положительную и тесную зависимость между величиной этого улова и величиной абсолютной плодовитости. Представляется очевидным, что увеличение численности рыб одного вида усиливает пищевую конкуренцию и является негативным фактором для формирования плодовитости. Однако при этом представляется вероятным и то, что суммарное воздействие факторов, определяющих увеличение численности поколения, компенсирует для процесса формирования плодовитости негативный эффект от возросшей пищевой конкуренции.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность мастерам рыбоперерабатывающих комплексов «Рейдово» и «Ясный» за помощь при проведении биологических анализов.

The authors are grateful to the foremen of the processing complexes Reidovo and Yasny for their assistance in biological analyses of chum salmon.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Fish from commercial catches only were subjected to biological analyses.

The authors state that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

А.Н. Ельников организовал проведение всех работ, лично провел биологический анализ рыб и определил их возраст. Оба автора совместно анализировали данные. О.В. Зеленников подготовил статью к печати.

A.N. Elnikov organized and managed the study and personally made biological analysis and determined age of fish. The materials were analyzed by both authors jointly. O.V. Zelennikov wrote and illustrated the text and prepared the manuscript for publication.

Список литературы

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

Белянина Т.Н. О плодовитости летней амурской кеты // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. — 1963. — № 4. — С. 24–30.

Волобуев В.В., Никулин О.А. Материалы к биологии анадырской кеты // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 71. — С. 219–230.

Горохов М.Н. Биология, состояние запасов и промысел тихоокеанских лососей в Магаданской области в XXI веке : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : ВНИРО, 2022. — 25 с.

Грачев Л.Е. Некоторые данные о плодовитости тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 64. — С. 43–51.

Ельников А.Н., Зеленников О.В. О состоянии промыслового стада кеты *Oncorhynchus keta* и прогнозировании ее численности у острова Итуруп // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 1. — С. 58–74. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-58-74. EDN: QPTWBF.

Иванов О.А. Морская экология тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.): мифы и явь // Лососевые рыбы: биология, охрана и воспроизводство : мат-лы Междунар. конф. — Петрозаводск, 2017. — С. 65–66.

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

Каев А.М., Каева В.Е. Изменчивость плодовитости и размера икринок у кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в связи с размерно-возрастной структурой нерестовой части популяции // Вопр. ихтиол. — 1986. — Т. 26, № 6. — С. 955–964.

Каев А.М., Ромасенко Л.В. Морфобиологические особенности речной и озерной форм кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) на южных Курильских островах // Вопр. ихтиол. — 2010. — Т. 50, № 3. — С. 318–327.

Кловач Н.В. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты *Oncorhynchus keta* : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М. : ВНИРО, 2002. — 49 с.

Кловач Н.В., Леман В.Н., Ельников А.Н., Варакин И.А. Воспроизводство и промысел кеты о. Итуруп (южные Курильские острова): прошлое, настоящее, будущее // Рыб. хоз-во. — 2018. — № 6. — С. 42–47.

Ковтун А.А. О формировании плодовитости кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) юго-западного побережья Сахалина // Тез. докл. II науч.-практ. конф. «Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов». — Южно-Сахалинск, 1984. — С. 117–119.

Никольский Г.В. Экология рыб : учеб. пособие. — М. : Высш. шк., 1974. — 367 с.

Персов Г.М. Дифференцировка пола у рыб : моногр. — Л. : ЛГУ, 1975. — 148 с.

Хоревин Л.Д. Изменение плодовитости кеты юго-западного Сахалина в результате ее искусственного разведения // Биол. моря. — 1990. — Т. 16, № 1. — С. 60–66.

Шунтов В.П., Темных О.С., Иванов О.А. Об устойчивости стереотипов в представлениях о морской экологии тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 188. — С. 3–36. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-188-3-36.

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

Beacham T.D. Fecundity of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and chum salmon (*O. keta*) in the northeast Pacific Ocean // *Can. J. Zool.* — 1982. — Vol. 60. — P. 1463–1469.

References

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

Belyanina, T.N., On the fertility of summer Amur chum salmon, *Scientific report higher schools. Biol. Sciences*, 1963, no. 4, pp. 24–30.

Volobuyev, V.V. and Nikulin, O.A., Data of biology of Anadir Keta, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 71, pp. 219–230.

Gorokhov, M.N., Biology, stock status and fishing of Pacific salmon in the Magadan region in the 21st century, *Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: VNIRO, 2022.

Grachev, L.E., Some data on the fertility of Pacific salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1968, vol. 64, pp. 43–51.

Elnikov, A.N. and Zelennikov, O.V., On state of commercial herd of chum salmon *Oncorhynchus keta* and forecasting its abundance at Iturup Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 1, pp. 58–74. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-58-74. EDN: QPTWBF.

Ivanov, O.A., Marine ecology of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.): myths and reality, in *Proc. Intern. Conf. Salmonids: Biology, Conservation, and Restoration*, Petрозаводск, 2017, pp. 65–66.

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

Kaev, A.M. and Kaeva V.E., Variability of fecundity and egg sizes in the chum *Oncorhynchus keta* (Walbaum) and pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) in relation to size-age structure of the spawning population, *Vopr. Ikhtiol.*, 1986, vol. 26, no. 6, pp. 955–964.

Kaev, A.M. and Romasenko, L.V., Morphobiological specific features of the river and lake forms of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) on the southern Kuril Islands, *Vopr. Ikhtiol.*, 2010, vol. 50, no. 3, pp. 318–327.

Klovach, N.V., Ecological consequences of large-scale farming of chum salmon *Oncorhynchus keta*, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Moscow: VNIRO, 2002.

Klovach, N.V., Leman, V.N., Elnikov, A.N., and Varaksin, I.A., Reproduction and trade of Iturup Island chum salmon (southern Kuril Islands). The past, the present and the future prospects, *Rybn. Khoz.*, 2018, no. 6, pp. 42–47.

Kovtun, A.A., On the formation of fertility of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) on the southwestern coast of Sakhalin, in *Tezisy dokl. II naucho-prakt. konf. «Itogi issledovaniy po voprosam ratsional'nogo ispol'zovaniya i okhrany biologicheskikh resursov Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov»* (Proc. II Sci.-Pract. Conf. "Results of research on the rational use and protection of biological resources of Sakhalin and the Kuril Islands"), Yuzhno-Sakhalinsk, 1984, pp. 117–119.

Nikol'skii, G.V., *Ekologiya ryb* (Fish Ecology), Moscow: Vysshaya Shkola, 1974.

Persov, G.M., *Differentsirovka pola u ryb* (Sex Differentiation in Fish), Leningrad: Leningrad. Gos. Univ., 1975.

Khorevin, L.D., Changes in fecundity of chum salmon in southwest Sakhalin as a result of artificial culture, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1990, vol. 16, no. 1, pp. 51–57.

Shuntov, V.P., Temnykh, O.S., and Ivanov, O.A., On steadyness of stereotypes in conceptions on marine ecology of pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 188, pp. 3–36. doi 10.26428/1606-9919-2017-188-3-36

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

Beacham, T.D., Fecundity of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and chum salmon (*O. keta*) in the northeast Pacific Ocean, *Can. J. Zool.*, 1982, vol. 60, pp. 1463–1469.

Поступила в редакцию 17.08.2023 г.

После доработки 12.09.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

The article was submitted 17.08.2023; approved after reviewing 12.09.2023;
accepted for publication 30.11.2023

Научная статья

УДК 639.2.053:597.555.5

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-881-891

EDN: QEPCHG



**ОЦЕНКА НЕРЕСТОВОГО ЗАПАСА МИНТАЯ
GADUS CHALCOGRAMMUS СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ
ИХТИОПЛАНКТОННЫМ МЕТОДОМ С УЧЕТОМ УБЫЛИ ИКРЫ**

А.В. Буслов, Е.Е. Овсянников, А.В. Смирнов*

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

Аннотация. Предложен новый подход к расчету нерестового запаса минтая северной части Охотского моря по результатам стандартных ихтиопланктонных съемок. Для оценки реальной численности выметанной икры рассчитан средний возраст икринок на разных стадиях развития. В зависимости от возраста определены коэффициенты ее убыли во время эмбриогенеза. Расчеты показали, что на момент проведения съемок в 2019–2023 гг. недоучитывалось в среднем 27 % икринок на I стадии развития, 57 — на II, 74 — на III и 86 % — на IV стадиях. Восстановленная с учетом коэффициентов убыли численность выметанной в 2019–2023 гг. икры оказалась в 1,7–2,1 раза выше, чем при расчетах по стандартной методике. Биомасса нерестового запаса, рассчитанная по численности икры с учетом убыли, в среднем за 2019–2023 гг. составила 12,9 млн т, тогда как без убыли — 6,9 млн т. Новый метод расчета показал сопоставимость оценок нерестового запаса по ихтиопланктонным и траловым съемкам. Сделан вывод о необходимости использования откорректированной через коэффициенты убыли численности учтенной икры при расчетах нерестового запаса охотоморского минтая по ихтиопланктонному методу.

Ключевые слова: минтай, ихтиопланктонные съемки, численность икры, стадии развития икры, коэффициенты убыли, нерестовый запас

Для цитирования: Буслов А.В., Овсянников Е.Е., Смирнов А.В. Оценка нерестового запаса минтая *Gadus chalcogrammus* северной части Охотского моря ихтиопланктонным методом с учетом убыли икры // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 881–891. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-881-891. EDN: QEPCHG.

* Буслов Александр Вячеславович, кандидат биологических наук, заместитель руководителя филиала, aleksandr.buslov@tinro.ru, ORCID 0000-0002-4800-5666; Овсянников Евгений Евгеньевич, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, evgeniy.ovsyannikov@tinro.ru, ORCID 0000-0002-8739-9442; Смирнов Анатолий Викторович, главный специалист, anatoliy.smirnov@tinro.ru, ORCID 0009-0006-7000-6725.

© Буслов А.В., Овсянников Е.Е., Смирнов А.В., 2023

Assessment of spawning stock for walleye pollock *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814 in the northern Okhotsk Sea by ichthyoplankton method taking into account the eggs mortality

Alexandr V. Buslov*, Evgeny E. Ovsiannikov, Anatoly V. Smirnov*****

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

4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

* Ph.D., deputy head, aleksandr.buslov@tinro.ru, ORCID 0000-0002-4800-5666

** Ph.D., head of laboratory, evgeniy.ovsiannikov@tinro.ru, ORCID 0000-0002-8739-9442

*** chief specialist, anatoliy.smirnov@tinro.ru, ORCID 0009-0006-7000-6725

Abstract. A new approach for assessment of the spawning stock of walleye pollock in the northern Okhotsk Sea on the data of ichthyoplankton surveys is proposed. To estimate the actual number of spawned eggs, average age of eggs at each stage of development was determined and the eggs mortality was estimated in dependence on age. For the spring ichthyoplankton surveys in 2019–2023, the eggs mortality was evaluated as 27 % for stage I, 57 % for the stage II, 74 % for the stage III, and 86 % for the stage IV — these portions of the spawned eggs were not caught and counted. So, the number of counted eggs was in 1.7–2.1 times lower than the actual number of spawned eggs. The spawning stock biomass was amounted as $12.9 \cdot 10^6$ t in 2019–2023, on average, on the base of the actual number of eggs determined taking into account the eggs mortality (while the biomass calculated from the counted number of eggs only would be $6.9 \cdot 10^6$ t). Results of the spawning stock estimation with this new method are comparable with the stock assessments by trawl surveys. The eggs number correction through mortality is recommended for calculation of the spawning stock for walleye pollock in the Okhotsk Sea using the ichthyoplankton method.

Keywords: walleye pollock, ichthyoplankton survey, number of fish eggs, stage of fish eggs development, fish eggs mortality coefficient, spawning stock

For citation: Buslov A.V., Ovsiannikov E.E., Smirnov A.V. Assessment of spawning stock for walleye pollock *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814 in the northern Okhotsk Sea by ichthyoplankton method taking into account the eggs mortality, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 881–891. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-881-891. EDN: QEPCHG.

Введение

История применения ихтиопланктонных съемок для оценки нерестового запаса охотоморского минтая насчитывает не одно десятилетие и характеризуется многообразием методик их проведения и подходов к интерпретации полученных результатов [Качина, Сергеева, 1978; Фадеев, 1986; Золотов и др., 1987; Лисовенко, 2000; Варкентин и др., 2001]. Тихоокеанским филиалом ВНИРО (ТИНРО) с 1997 г. и по настоящее время учет развивающейся икры минтая и расчет нерестового запаса выполняются по методике, предложенной Н.С. Фадеевым [1999]. Что немаловажно, параллельно с этими работами численность производителей оценивается другим инструментальным методом — траловым [Смирнов и др., 2006]. Величины нерестового запаса, рассчитанные по ихтиопланктонной и траловой съемкам, в дальнейшем используются в качестве отдельных настроечных индексов в моделировании динамики численности минтая северной части Охотского моря [Ильин и др., 2016; Варкентин и др., 2021].

Вместе с тем многие исследователи указывали, что оценки нерестового запаса минтая, полученные по ихтиопланктонным съемкам, занижены из-за отсутствия представлений о смертности икры, выметанной до начала и во время учетов [Фадеев, Смирнов, 1987; Лисовенко, 2000; Кузнецов и др., 2008]. Однако каких-либо реализуемых решений этой проблемы не предлагалось.

Учитывая актуальность данного вопроса и тот факт, что ихтиопланктонные съемки в Охотском море выполняются на регулярной основе, для оценки величины убыли икры минтая во время эмбриогенеза были организованы и проведены специальные исследования [Буслов, Смирнов, 2021]. Определенные по результатам этой работы коэффициенты смертности икры позволили внести изменения в традиционные алгоритмы расчета и получить более объективные оценки нерестового запаса минтая северной части Охотского моря. Это и являлось целью настоящей статьи.

Материалы и методы

В работе использованы материалы ихтиопланктонных и траловых съемок 2019–2023 гг., по которым численность и биомасса нерестового запаса рассчитаны согласно стандартной методике [Фадеев, 1999] (рис. 1, табл. 1). В расчеты не включены данные по восточному побережью о. Сахалин по причине нерегулярности проведения исследований в этом районе. Таким образом, с позиции рыбопромыслового районирования, речь идет о минтае, который добывают в Камчатско-Курильской, Западно-Камчатской и Северо-Охотоморской подзонах. В 2019 г. съемка была выполнена на НИС «ТИНРО», в остальные годы — на НИС «Профессор Кагановский».

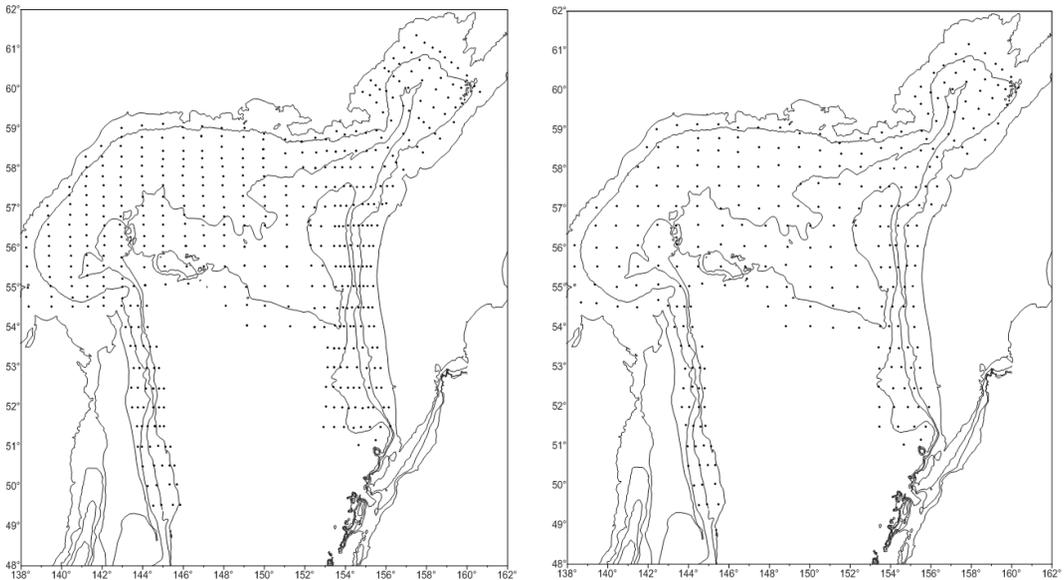


Рис. 1. Схема стандартной ихтиопланктонной (слева) и траловой (справа) съемок по оценке ресурсов минтая северной части Охотского моря

Fig. 1. Schemes of standard ichthyoplankton survey (left) and trawl survey (right) in the northern Okhotsk Sea for assessment the stock of walleye pollock

Необходимо отметить, что методикой проведения ихтиопланктонных съемок предусмотрено определение стадий развития пойманной икры по 4-балльной шкале Расса, адаптированной для минтая (табл. 2) [Горбунова, 1951]. Однако при дальнейших расчетах нерестового запаса степень развития икринок (т.е. их возраст в терминах продолжительности развития) не учитывается, и икра всех стадий просто суммируется. Тем самым допускается, что смертность икры минтая равна 0, вне зависимости от длительности ее пребывания в воде.

В то же время представления о возрасте икры необходимы для определения коэффициентов ее убыли и последующей их интеграции в процедуру расчетов нерестового запаса. Для этого по уравнениям (1–4) определяли продолжительность

Таблица 1

Данные для расчета нерестового запаса минтая северной части Охотского моря, полученные по результатам съемок 2019–2023 гг.

Table 1

Data for calculating the spawning stock of walleye pollock in the northern Okhotsk Sea obtained in the surveys conducted in 2019–2023

Показатель	2019	2020	2021	2022	2023
Средневзвешенная к уловам икры температура воды в слое 0–50 м, °С	–0,36	–0,19	–0,39	+0,10	–0,47
Общее количество учтенной икры, $\times 10^{13}$ экз.	42,94	48,89	55,20	57,39	50,82
Плодовитость отнерестившихся самок, тыс. икринок	149,08	140,83	146,72	142,64	163,10
Доля отнерестившихся самок, %	40,4	44,1	41,7	42,7	38,5
Доля самок в нерестовом запасе, %	52,7	52,0	59,9	57,6	57,5
Численность нерестового запаса по икорной съемке, млрд экз.	13,56	15,16	15,10	17,10	15,16
Средняя масса производителей, кг	0,422	0,442	0,457	0,437	0,493
Биомасса нерестового запаса по икорной съемке, млн т	5,74	6,72	6,90	7,48	7,51
Биомасса нерестового запаса по траловой съемке, млн т	8,73	10,46	12,35	10,21	9,56

Таблица 2

Соотношение стадий развития икры минтая в уловах ихтиопланктонных съемок в северной части Охотского моря в 2019–2023 гг., %

Table 2

Ratio of the egg development stages for walleye pollock in the catches of ichthyoplankton surveys in the northern Okhotsk Sea in 2019–2023, %

Год	Дата начала съемки	Стадия развития				Средняя стадия
		I стадия	II стадия	III стадия	IV стадия	
2019	06 апреля	61,0	38,4	0,6	0,0	1,39
2020	10 апреля	64,1	32,0	3,3	0,6	1,40
2021	12 апреля	49,4	46,4	3,9	0,3	1,55
2022	11 апреля	41,0	46,5	9,6	2,9	1,74
2023	01 апреля	73,7	25,1	1,2	0,0	1,28

каждой стадии развития икринок в зависимости от температуры воды [Буслов, Сергеева, 2013]:

$$T_{(I)} = 8,825 \exp^{(-0,199 \cdot t)}; \quad (1)$$

$$T_{(II)} = 8,399 \exp^{(-0,899 \cdot t)}; \quad (2)$$

$$T_{(III)} = 9,387 \exp^{(-0,297 \cdot t)} + 3,042; \quad (3)$$

$$T_{(IV)} = 11,938 \exp^{(-0,382 \cdot t)} + 0,495, \quad (4)$$

где $T_{(I-IV)}$ — продолжительность соответствующей стадии, сут; t — температура воды, в которой развивалась икра, °С.

Известно, что в Охотском море икра развивается преимущественно в верхнем 50-метровом слое, поэтому для характеристики температурных условий использовали этот диапазон [Зверькова, 2003].

При расчетах возраста икринок допускали, что в момент поимки они находились в середине соответствующей стадии развития. Соответственно, убыль икринок рассчитывали за период от вымета до середины каждой стадии, выраженный в сутках. Величину убыли икры приняли неизменной в межгодовом аспекте.

Коэффициенты смертности икры получали по уравнению

$$A = 0,279 \cdot \ln(t) - 0,156, \quad (5)$$

где A — коэффициент общей убыли; t — возраст икры, сут. Данное уравнение подобрано нами по опубликованным ранее данным (рис. 2) [Буслов, Смирнов, 2021]. Необходимо отметить, что вышеприведенное уравнение не несет биологического

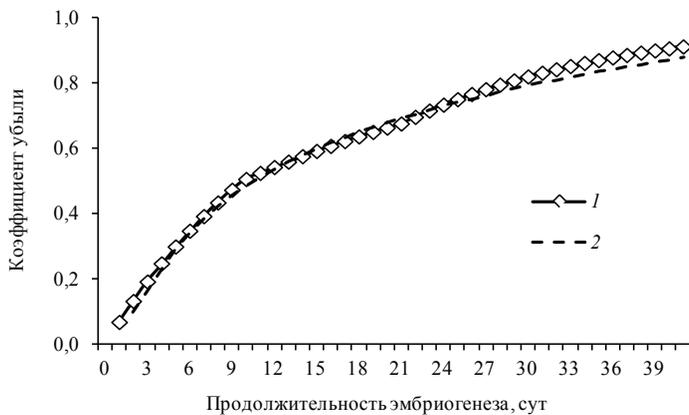


Рис. 2. Кривая общей смертности икринок минтая в процессе эмбриогенеза в Охотском море: 1 — по экспериментальным данным [Буслов, Смирнов, 2021]; 2 — по уравнению (5)

Fig. 2. Curves of the eggs total mortality during embryogenesis for walleye pollock in the Okhotsk Sea: 1 — by experimental data [Buslov, Smirnov, 2021]; 2 — by Equation (5)

смысла, однако удовлетворительно описывает изменения коэффициентов убыли на временном отрезке от 3 сут развития до конца эмбриогенеза ($R^2 = 0,98$). Это делает его удобным для использования с учетом того, что рассчитанные нами ранее коэффициенты убыли икры за первые и вторые сутки развития составляют соответственно 0,069 и 0,133.

Оценки биомасс нерестового запаса минтая по модели «Synthesis» за 2019–2023 гг. были любезно предоставлены сотрудниками Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО) А.И. Варкентиным и О.И. Ильиным.

Результаты и их обсуждение

За рассматриваемый 5-летний период термические условия, в которых развивалась икра охотоморского минтая, были достаточно схожи. Во все годы, за исключением 2022 г., температура воды в районе воспроизводства минтая была слабоотрицательной (см. табл. 1). Разница за весь рассматриваемый период не превышала 0,6 °С, поэтому продолжительность стадий, а соответственно возраст и коэффициенты убыли, в межгодовом аспекте изменялись незначительно (табл. 3). Исходя из рассчитанной длительности стадий, средний возраст икринок на I стадии развития составлял около 5 сут, на II стадии — 14, на III — 25 и на IV — 38 сут. При таких возрастных характеристиках и соответствующих им коэффициентах убыли на момент проведения съемок из учетов (по причине гибели) выпадало в среднем 27 % икринок на I стадии, 57 — на II, 74 — на III и 86 % — на IV стадиях.

Данные о количестве учтенной икры и соотношении стадий развития во время съемок (см. табл. 1, 2) позволяют через коэффициенты убыли рассчитать величину ее недооценки за каждый год исследований, другими словами, восстановить численность икры на момент вымета (табл. 4). Как видно, разница в оценках оказалась в 1,7–2,1 раза больше в пользу метода, учитывающего смертность. При этом наибольшие расхождения между учтенной и восстановленной численностью икры пришлось на 2021–2022 гг., что не удивительно, если обратить внимание на ее структуру. Вышеприведенные данные свидетельствуют о том, что в эти годы облавливалась наиболее «старая» икра, характеризовавшаяся практически равным соотношением I и II стадий развития. Соответственно, икринки на II стадии, находившиеся в воде около двух недель, на момент вымета имели численность в два раза большую, чем во время съемки, что и обусловило существенную разницу между учтенной и восстановленной численностью икры. Кроме того, следует отметить, что на эти годы

Таблица 3

Продолжительность стадий, средний возраст и коэффициенты убыли икринок минтая в течение развития в 2019–2023 гг., сут

Table 3

Duration of development stages, average age, and mortality for eggs of walleye pollock in the northern Okhotsk Sea in 2019–2023, days

Год	Стадия развития			
	I стадия	II стадия	III стадия	IV стадия
	<i>Продолжительность стадий</i>			
2019	9,5	9,0	13,5	14,2
2020	9,2	8,7	13,0	13,3
2021	9,5	9,0	13,6	14,4
2022	8,6	8,2	12,2	12,0
2023	9,7	9,2	13,8	14,8
Среднее	9,3	8,8	13,2	13,7
	<i>Возраст икринок к середине стадий</i>			
2019	4,7	14,0	25,2	39,1
2020	4,6	13,5	24,4	39,3
2021	4,8	14,1	25,4	39,3
2022	4,3	12,8	23,0	35,0
2023	4,9	14,3	25,8	40,1
Среднее	4,7	13,7	24,7	38,2
	<i>Коэффициенты убыли икры до середины стадий</i>			
2019	0,278	0,580	0,744	0,867
2020	0,269	0,570	0,735	0,855
2021	0,280	0,581	0,746	0,869
2022	0,253	0,555	0,718	0,836
2023	0,284	0,586	0,751	0,874
Среднее	0,273	0,574	0,739	0,860

Таблица 4

Численность икры минтая, учтенная во время ихтиопланктонных съемок без коэффициентов убыли (1) и с учетом коэффициентов убыли (2), $\times 10^{13}$ экз.

Table 4

Counted number of the pollock eggs collected in the ichthyoplankton surveys in 2019–2023 (1) and actual number of the eggs estimated taking into account their mortality (2), $\times 10^{13}$ eggs

Год	Стадия развития								Всего	
	I стадия		II стадия		III стадия		IV стадия			
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
2019	26,20	36,29	16,49	39,24	0,24	0,94	0,01	0,09	42,94	76,57
2020	31,35	42,86	15,64	36,41	5,99	1,59	0,31	2,14	48,89	87,41
2021	27,29	37,90	25,63	61,24	2,13	8,39	0,15	1,14	55,20	108,67
2022	23,54	31,49	26,66	59,86	5,54	19,67	1,65	10,07	57,39	121,10
2023	37,47	52,35	12,74	30,75	0,59	2,37	0,02	0,19	50,82	85,66

приходились максимумы учтенной икры. И тот факт, что такое ее количество более чем наполовину обеспечивала икра поздних стадий (II–IV), позволяет предполагать гораздо большую численность производителей, продуцировавших эту икру, чем та, которая рассчитана по стандартной ихтиопланктонной методике.

В связи с вышесказанным заметим, что согласно данным, приведенным в табл. 1, величины нерестового запаса минтая, полученные по траловому методу, существенно превышали таковые по ихтиопланктонному. За рассматриваемый период разница колебалась от 2,1 до 5,5 млн т, составив в среднем 3,4 млн т, или 33 %, относительно траловых оценок. С учетом того, что в конце 1990-х — начале 2000-х гг. нерестовый

запас минтая в северной части Охотского моря в целом не превышал 4 млн т [Авдеев и др., 2001; Балыкин и др., 2002; Овсянников и др., 2013], такая разница представляется весьма существенной. При этом количество икры, учтенное в 2020–2023 гг., было максимальным за всю историю проведения ихтиопланктонных съемок по методике ТИНРО. Данное обстоятельство косвенно указывает на то, что в начале третьего десятилетия XXI века в северной части Охотского моря сформировался беспрецедентно высокий уровень нерестового запаса минтая, который траловыми съемками подтверждался, а ихтиопланктонными нет.

Однако если в качестве исходной величины принять численность икры с учетом ее убыли, то при всех стандартных процедурах расчета оценки нерестового запаса по ихтиопланктонным съемкам оказались сопоставимы с траловыми и даже превышали их (рис. 3). В целом два метода подтверждают, что в период 2019–2023 гг. биомасса нерестового запаса колебалась у отметки 10 млн т и более. Согласно результатам траловых съемок пик биомассы, составлявший 12,4 млн т, приходился на 2021 г., в то время как по ихтиопланктонному методу, учитывающему убыль икры, максимум наблюдался в 2022 г. и составлял 15,8 млн т. В пользу последнего свидетельствует наибольшее количество учтенной икры в этом году, а также тот факт, что более половины ее (59 %) находилось уже на поздних стадиях развития, о чем упоминалось выше. Можно допустить, что часть производителей, отметавших икру в 2022 г., быстро мигрировала из районов нереста и не была учтена траловой съемкой.

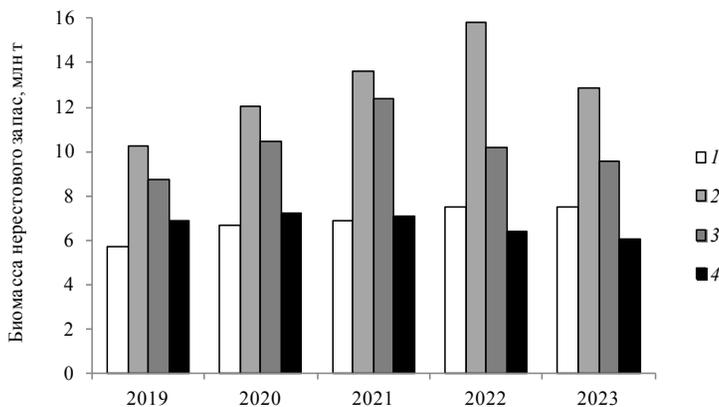


Рис. 3. Биомасса нерестового запаса минтая в северной части Охотского моря, рассчитанная по стандартному ихтиопланктонному методу (1), по ихтиопланктонному методу с учетом убыли икры (2), по траловому методу (3) и по модели «Synthesis» (4)

Fig. 3. Biomass of the pollock spawning stock in the northern Okhotsk Sea assessed by the standard ichthyoplankton method (1), by the new approach with accounting the eggs mortality (2), by the trawl method (3), and by the Synthesis model (4)

Тем не менее, не отдавая приоритет какому-либо из двух методов, для объективных представлений о нерестовом запасе можно оперировать средней для обоих подходов оценкой, которая за пятилетний период составила 11,6 млн т. Таким образом, два независимых инструментальных метода показывают экстремально высокий уровень нерестового запаса. При этом по результатам моделирования средняя биомасса производителей в 2019–2023 гг. составила всего 6,7 млн т, что в 1,7 раза меньше, чем показывают методы прямого учета (см. рис. 3). Логично предположить, что на результаты модельных расчетов в определенной степени оказывали влияние оценки, полученные ихтиопланктонным методом без учета смертности икры, по которым средняя биомасса нерестового запаса за рассматриваемый пятилетний период составила близкие к модельным 6,9 млн т.

Охотоморский минтай характеризуется самым медленным по ареалу темпом роста [Буслов, 2005; Буслов, Овсянников, 2019], что с учетом закономерностей его полового

созревания [Сергеева и др., 2011] позволяет в первом приближении ассоциировать нерестовый запас с промысловым. Исходя из вышесказанного, есть все основания полагать, что доступные для промысла ресурсы минтая в северной части Охотского моря в 2021–2022 гг. достигли пика при величине порядка 13 млн т и, несмотря на начавшееся снижение, продолжают оставаться на высоком уровне.

Таким образом, с учетом вышеприведенных фактов, представляется целесообразным закладывать в стандартную методику расчетов нерестового запаса охотоморского минтая по ихтиопланктонным съемкам численность учтенной икры, откорректированную через коэффициенты убыли.

Заключение

Одним из основных методов прямого учета нерестового запаса минтая в северной части Охотского моря продолжают оставаться ихтиопланктонные съемки. Действующая методика расчетов численности производителей от количества учтенной икры не учитывает ее смертность до начала и во время учетов. Предложенный в статье расчет реальной численности выметанной икры с применением коэффициентов убыли свидетельствует, что на момент проведения съемок из учетов (по причине гибели) выпадает в среднем 27 % икринок на I стадии, 57 — на II, 74 — на III и 86 % — на IV стадиях. Восстановленная с учетом коэффициентов убыли численность выметанной в 2019–2023 гг. икры оказалась в 1,7–2,1 раза выше, чем при расчетах по стандартной методике.

Оценки нерестового запаса, полученные по ихтиопланктонному методу без учета смертности икры в 2019–2023 гг., были на 2,1–5,5 млн т меньше, чем по траловому методу. Применение численности икры с учетом ее убыли в качестве исходной расчетной величины показало сопоставимость оценок нерестового запаса по ихтиопланктонным и траловым съемкам. Осредненная по двум методам биомасса нерестового запаса за период 2019–2023 гг. составила 11,6 млн т, что существенно больше, чем по результатам моделирования и ихтиопланктонному методу без учета смертности — соответственно 6,7 и 6,9 млн т. В связи с этим в стандартную методику расчетов нерестового запаса охотоморского минтая по ихтиопланктонным съемкам предлагается закладывать численность учтенной икры, откорректированную через коэффициенты убыли. Предложенный в настоящей работе подход позволяет получать более объективные оценки родительского стада, которые, в свою очередь, необходимо использовать в качестве одного из основных настроечных индексов в моделировании запасов охотоморского минтая.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы признательны сотрудникам камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО) А.И. Варкентину и О.И. Ильину за предоставленные данные по моделированию численности минтая.

The authors are grateful to A.I. Varkentin and O.I. Ilyin (KamchatNIRO) for providing the data on modeling the stock of walleye pollock.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

This study did not receive any special funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

All applicable international, national and/or institutional guidelines for 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)

А.В. Буслов — идея работы, расчеты, анализ данных и написание статьи; Е.Е. Овсянников — анализ данных, участие в написании статьи; А.В. Смирнов — сбор материалов, анализ данных, обсуждение полученных результатов.

A.V. Buslov — conception of the study, calculations, data analysis, and the text writing; E.E. Ovsyannikov — data analysis and partially the text writing; A.V. Smirnov — data collection, processing and analysis, discussing the results.

Список литературы

- Авдеев Г.В., Смирнов А.В., Фронек С.Л.** Основные черты динамики численности минтая северной части Охотского моря в 90-е гг. // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 207–221.
- Балькин П.А., Буслов А.В., Варкентин А.И. и др.** Межгодовая динамика запасов минтая в восточной части Охотского моря и их современное состояние // Вопр. рыб-ва. — 2002. — Т. 3, № 4(12). — С. 667–674.
- Буслов А.В.** Рост минтая и размерно-возрастная структура его популяций : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2005. — 226 с.
- Буслов А.В., Овсянников Е.Е.** Валидность оценок возраста минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814) восточной части Охотского моря по отолитам // Биол. моря. — 2019. — Т. 45, № 5. — С. 349–355. DOI: 10.1134/S0134347519050024.
- Буслов А.В., Сергеева Н.П.** Эмбриогенез и раннее постэмбриональное развитие тресковых рыб дальневосточных морей // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2013. — Вып. 29. — С. 5–69.
- Буслов А.В., Смирнов А.В.** Смертность икринок минтая *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814 в течение эмбриогенеза в водах западного побережья Камчатки // Биол. моря. — 2021. — Т. 47, № 4. — С. 228–234. DOI: 10.31857/S0134347521040045.
- Варкентин А.И., Буслов А.В., Тепнин О.Б.** Некоторые особенности нереста и распределения икры минтая в водах западной Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 177–187.
- Варкентин А.И., Сергеева Н.П., Ильин О.И., Овсянников Е.Е.** Промысел, размерно-возрастной состав, состояние запасов и перспективы вылова минтая (*Gadus chalcogrammus*, Pallas, 1814) на акватории, прилегающей к Камчатскому полуострову и Северным Курильским островам // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2021. — Вып. 60. — С. 5–42. DOI: 10.15853/2072-8212.2021.60.5-42.
- Горбунова Н.Н.** Икра минтая и ее развитие // Изв. ТИНРО. — 1951. — Т. 34. — С. 89–97.
- Зверькова Л.М.** Минтай. Биология, состояние запасов : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2003. — 248 с.
- Золотов О.Г., Качина Т.Ф., Сергеева Н.П.** Оценка запасов восточноохотоморского минтая // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. — Владивосток : ТИНРО, 1987. — С. 65–73.
- Ильин О.И., Варкентин А.И., Смирнов А.В.** Об одном модельном подходе к оценке запасов минтая *Theragra chalcogramma* в северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 186. — С. 107–117. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-186-107-117.
- Качина Т.Ф., Сергеева Н.П.** Методика расчета нерестового запаса восточноохотского минтая // Рыб. хоз-во. — 1978. — № 12. — С. 13–14.
- Кузнецов В.В., Котенев Б.Н., Кузнецова Е.Н.** Проблемы оценки численности и допустимого изъятия североохотоморского минтая *Theragra chalcogramma* // Вопр. рыб-ва. — 2008. — Т. 9, № 2(34). — С. 276–293.
- Лисовенко Л.А.** Размножение рыб с прерывистым оогенезом и порционным нерестом на примере минтая западной Камчатки : моногр. — М. : ВНИРО, 2000. — 111 с.
- Овсянников Е.Е., Овсянникова С.Л., Шейбак А.Ю.** Динамика и структура запасов минтая в северной части Охотского моря в 2000-е гг. // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 133–148.

Сергеева Н.П., Варкентин А.И., Буслов А.В. Закономерности полового созревания, половой цикл и шкала стадий зрелости гонад минтая (*Theragra chalcogramma*) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2011. — № 23. — С. 33–69

Смирнов А.В., Авдеев Г.В., Николаев А.В., Шевцов В.И. Об оценке запасов охотоморского минтая инструментальными методами // Тр. ВНИРО. — 2006. — Т. 146. — С. 132–152.

Фадеев Н.С. Методика оценки запасов минтая по численности икры и размерно-возрастному составу // Биол. моря. — 1999. — Т. 25, № 3. — С. 246–249.

Фадеев Н.С. Распределение икры и личинок минтая в северной части Охотского моря // Биол. моря. — 1986. — № 6. — С. 15–22.

Фадеев Н.С., Смирнов А.В. Оценка численности икры и производителей минтая в северной части Охотского моря // Биол. моря. — 1987. — № 4. — С. 19–25.

References

Avdeev, G.V., Smirnov, A.V., and Fronck, S.L., Interannual dynamics of pollock abundance in the northern Okhotsk Sea in 1990s, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2001, vol. 128, no. 1, pp. 207–221.

Balykin, P.A., Buslov, A.V., Varkentin, A.I., Zolotov, O.G., and Sergeeva, N.P., Walleye pollock stock interannual dynamics and its modern status in the eastern Sea of Okhotsk, *Vopr. Rybolov.*, 2002, vol. 3, no. 4(12), pp. 667–674.

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

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

Buslov, A.V. and Sergeeva, N.P., Embryogenesis and early postembryonic development of codfishes of the far eastern seas, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2013, vol. 29, pp. 5–69.

Buslov, A.V. and Smirnov, A.V., The egg mortality in walleye pollock (*Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814) during embryogenesis in waters off the western Kamchatka coast, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2021., vol. 47, № 4, pp. 249–255. doi 10.1134/S1063074021040040

Varkentin, A.I., Buslov, A.V., and Tepnin, O.B., Some peculiarities of pollock spawning and eggs distribution off western Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2001, vol. 128, pp. 177–187.

Varkentin, A.I., Sergeeva, N.P., Ilyin, O.I., and Ovsyannikov, E.E., Walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*, Pallas, 1814) fishery, size and age composition, state of stocks and catch prospects in the waters adjacent to Kamchatka peninsula and Northern Kuril Islands, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2021, vol. 60, pp. 5–42. doi 10.15853/2072-8212.2021.60.5-42

Gorbunova, N.N., Pollock roe and its development, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1951, vol. 34, pp. 89–97.

Zverkova, L.M., *Mintay. Biologiya, sostoyaniye zapasov* (Pollock Biology, stock status), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2003.

Zolotov, O.G., Kachina, T.F., and Sergeeva, N.P., Stock assessment of East Okhotsk pollock, in *Populyatsionnaya struktura, dinamika chislennosti i ekologiya mintaya* (Population structure, population dynamics and ecology of pollock), Vladivostok: TINRO, 1987, pp. 65–73.

Ilyin, O.I., Varkentin, A.I., and Smirnov, A.V., On one model approach to assessment of state for the stock of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the northern Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 186, pp. 107–117. doi 10.26428/1606-9919-2016-186-107-117

Kachina, T.F. and Sergeeva, N.P., A method of counting the spawning stocks of the Eastern Kamchatka Walleye Pollock, *Rybn. Khoz.*, 1978, vol. 12, pp. 13–14.

Kuznetsov, V.V., Kotenev, B.N., and Kuznetsova, E.N., The problems of assessment of abundance and tac of the Northern Okhotsk sea pollock (*Theragra chalcogramma*) stock, *Vopr. Rybolov.*, 2008, vol. 9, no. 2(34), pp. 276–293.

Lisovenko, L.A., *Razmnozheniye ryb s preryvistym oogenezom i portsiionnym nerestom na primere mintaya zapadnoy Kamchatki* (Reproduction of fish with intermittent oogenesis and batch spawning using the example of pollock from western Kamchatka), Moscow: VNIRO, 2000.

Ovsiannikov, E.E., Ovsiannikova, S.L., and Sheybak, A.Yu., Dynamics and structure of walleye pollock stock in the northern Okhotsk Sea in the 2000s, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 172, pp. 133–148.

Sergeeva, N.P., Varkentin, A.I., and Buslov A.V., Naturel maturation, cyclic stages and gonad maturation stage scaling for walleye pollock (*Theragra chalcogramma*), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana.*, 2011, vol. 23, pp. 33–69.

Smirnov, A.V., Avdeev, G.V., Nikolaev, A.V., and Shevtsov, V.I., On the assessment of the Okhotsk pollock stocks by instrumental methods, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 146, pp. 132–152.

Fadeev, N.S., Methodology for assessing pollock stocks based on the number of eggs and size-age composition, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1999, vol. 25, no. 3, pp. 246–249.

Fadeev, N.S., Distribution of eggs and larvae of the Alaska pollack in the northern Okhotsk Sea, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1986, no. 6, pp. 15–22.

Fadeev, N.S. and Smirnov, A.V., Estimation of the abundance of eggs and spawners of walleye pollock in the northern Okhotsk Sea, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1987, no. 4, pp. 19–25.

Поступила в редакцию 13.09.2023 г.

После доработки 27.09.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

*The article was submitted 13.09.2023; approved after reviewing 27.09.2023;
accepted for publication 30.11.2023*

Научная статья

УДК 639.2.053:595.384.2

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-892-905

EDN: UIJNLJ



НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О СОСТОЯНИИ ГРУППИРОВКИ
ЧЕТЫРЕХУГОЛЬНОГО ВОЛОСАТОГО КРАБА (*ERIMACRUS ISENBECKII*)
СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТАТАРСКОГО ПРОЛИВА

А.В. Харитонов, П.А. Дуленина*

Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

Аннотация. Проанализированы материалы ловушечных съемок и мониторинговых работ на промысловых судах в северо-западной части Татарского пролива (севернее мыса Золотого) с 2009 по 2022 г. Показано, что четырехугольный волосатый краб распространен вдоль материкового побережья от мыса Золотого на юге до мыса Накатова на севере. Промысловые скопления краба со среднемноголетней плотностью 232 экз./км² сосредоточены в южной части района исследований (южнее 49°00' с.ш.). На этом участке отмечены вертикальные сезонные миграции краба. Осенью промысловые самцы с глубины 10–40 м отходят на глубины 40–60 м, к местам зимовки, где образуют две плотные агрегации на участке от мыса Песчаного до мыса Мапаца и южнее 48°00' с.ш. Весной они возвращаются на мелководье, образуя разреженные скопления вдоль всего побережья. В широтном направлении плотности волосатого краба заметно снижаются вне зависимости от сезона года с юга на север. Анализ размерного состава показал, что самцы на юге крупнее, чем в северной части района исследования (в среднем соответственно 100,3 и 89,8 мм), ширина карапакса различается на весьма высоком уровне статистической значимости ($p < 0,0001$). За последние 20 лет в районе исследования произошел рост численности и биомассы волосатого краба (от 136 т в 2003 г. до 1580 т в 2022 г.). Его специализированный лов не ведется, вид добывается в основном как прилов к другим шельфовым видам крабов. В последние 10 лет освоение ОДУ в подзоне Приморье к северу от мыса Золотого находилось в среднем на уровне менее 50 %. При этом современный уровень запаса четырехугольного волосатого краба (1580 т) дает основание осуществлять промышленное изъятие 158 т без ущерба для его группировки в районе исследования.

Ключевые слова: четырехугольный волосатый краб, распределение, размерный состав, запас, промышленное освоение, северо-западная часть Татарского пролива

Для цитирования: Харитонов А.В., Дуленина П.А. Некоторые данные о состоянии группировки четырехугольного волосатого краба (*Erimacrus isenbeckii*) северо-западной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 892–905. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-892-905. EDN: UIJNLJ.

* Харитонов Александр Викторович, ведущий специалист, kharitonov69@bk.ru, ORCID 0000-0002-6969-1028; Дуленина Полина Александровна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, dulenina.polina@mail.ru, ORCID 0000-0002-2147-6230.

© Харитонов А.В., Дуленина П.А., 2023

**Some data on status of the herd of horsehair crab (*Erimacrus isenbeckii*)
in the northwestern Tatar Strait**

Alexander V. Kharitonov*, **Polina A. Dulenina****

*, ** Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO),
13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia

* leading researcher, kharitonov69@bk.ru, ORCID 0000-0002-6969-1028

** Ph.D., leading researcher, dulenina.polina@mail.ru, ORCID 0000-0002-2147-6230

Abstract. The data of trap surveys and observations aboard fishing vessels conducted in the northwestern Tatar Strait (northward from Cape Zolotoy) in 2009–2022 are analyzed. Horsehair crabs dwell along the entire continental coast from Cape Zolotoy in the south to Cape Nakatov in the north, but commercial aggregations with the density on average 232 ind./km² are concentrated in the southern part of this area (south of 49° N). Seasonal bathymetric migrations of the crab include the fall moving of commercial males from the depths of 10–40 m to the depths of 40–60 m for wintering and their return to shallows in spring. Two dense wintering aggregations are formed usually between Cape Peschany — Cape Mapatsa and southward from 48°00' N, whereas sparse summer aggregations are widely distributed along the coast. Regardless the season, the aggregations density decreases from south to north. The males are generally larger in the southern aggregations than in the northern ones (on average, 100.3 and 89.8 mm of carapace width, respectively), the difference is statistically significant ($p < 0.0001$). The stock of horsehair crab in the northwestern Tatar Strait has increased in the last 20 years from 136 tons in 2003 to 1580 tons in 2022. Over the past 10 years, the optimal allowable catch in the Primorye subzone north of Cape Zolotoy was utilized less than 50 %. There is no specialized fishery of horsehair crab; the species is caught mainly as bycatch for other shelf crab species. High current level of the stock gives a good background for commercial removal of at least 158 t of horsehair crab without damage to the local population of this species.

Keywords: horsehair crab, crab distribution, size composition, stock, commercial exploitation, northwestern Tatar Strait

For citation: Kharitonov A.V., Dulenina P.A. Some data on status of the herd of horsehair crab (*Erimacrus isenbeckii*) in the northwestern Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 892–905. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-892-905. EDN: UIJNLJ.

Введение

Четырехугольный волосатый краб *Erimacrus isenbeckii* Brandt, 1848 — широко распространенный в шельфовой зоне северо-западной части Тихого океана бореальный вид. Он встречается у побережья Корейского полуострова, Приморья, Японии, Курильских островов, вдоль обеих сторон побережья Сахалина и Камчатки [Промысловые рыбы..., 1993*; Слизкин и др., 2001; Sasaki, 2003; Клитин, Крутченко, 2004]. Вид отмечен также в северной части Охотского моря, его ареал доходит до восточной части Берингова моря [Armetta, Stewens, 1987; Абаев, Юсупов, 2011]. Краб обитает на открытых рыхлых грунтах, на границе скал и песка, а также в местах скопления растительного детрита в нишах скал, на глубинах в основном от 15 до 50–70 м [Переладов, 1999; Переладов и др., 1999; Слизкин, Сафронов 2000].

В литературе практически нет сведений о группировке четырехугольного волосатого краба, обитающего в северо-западной части Татарского пролива. Информация по пространственному распределению, динамике уловов и промыслу до 2006 г. приведена лишь в немногих работах [Новомодный, 2001; Харитонов, Млынар, 2007; Островский и др., 2014]. В настоящее время в ХабаровскНИРО накоплен обширный материал по распределению и биологии четырехугольного волосатого краба, обновлены базы данных более чем за 10-летний период исследований. Цель данной публикации — охарак-

* Промысловые рыбы, беспозвоночные и водоросли морских вод Сахалина и Курильских островов : моногр. Южно-Сахалинск: Дальневосточ. кн. изд-во, 1993. 192 с.

теризовать распределение, состояние запаса и освоение четырехугольного волосатого краба у материкового побережья Татарского пролива (севернее мыса Золотого).

Материалы и методы

В работе используются материалы, полученные во время ловушечных съемок на научно-исследовательских судах в северо-западной части Татарского пролива от мыса Золотого на юге ($47^{\circ}20'$ с.ш.) до мыса Южного на севере ($51^{\circ}40'$ с.ш.) в период с апреля по декабрь 2009–2022 гг. (рис. 1). Работы проводились на НИС «Гатчина», «Осмотрительный» и «Зодиак» БИФ ВНИРО. Дополнительно привлечены данные, собранные при выполнении мониторинговых работ на промысловых судах, и промысловая статистика за 2011–2022 гг. из базы ОСМ «Росрыболовства».

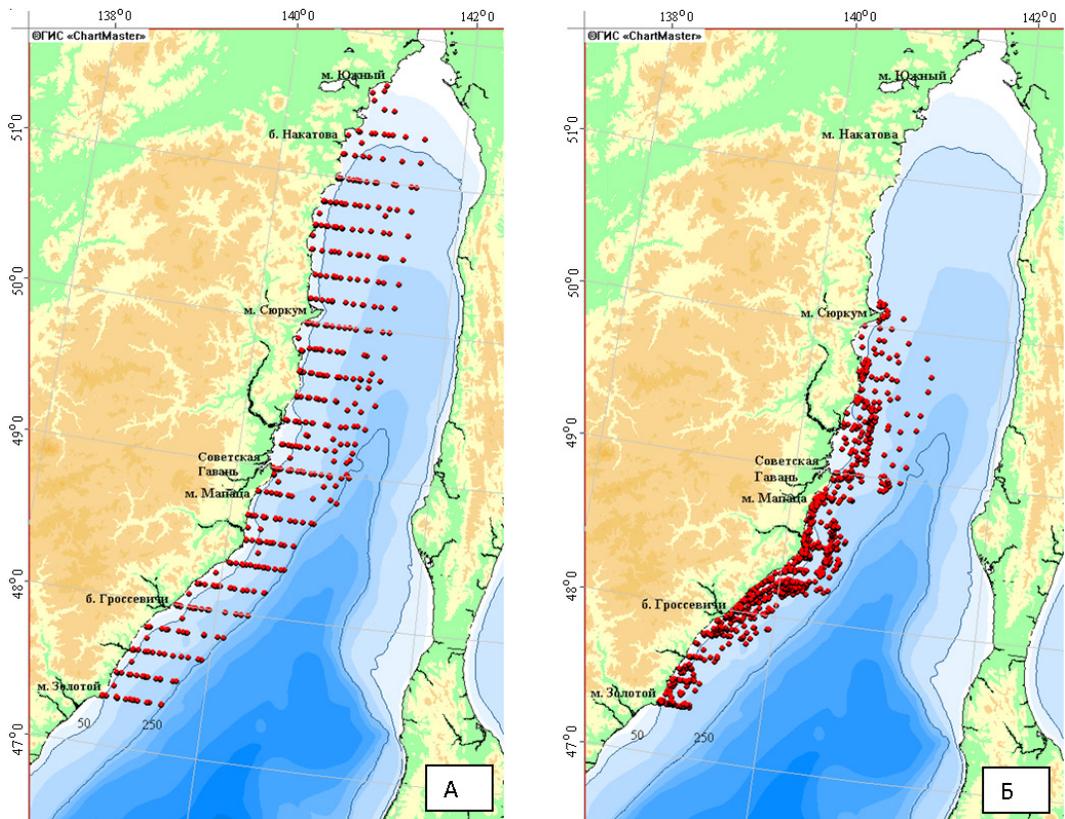


Рис. 1. Карта-схема района сбора материала в северо-западной части Татарского пролива (севернее мыса Золотого) в 2009–2022 гг.: А — НИР (1262 ловушечные станции); Б — мониторинг на промысловых судах (723 ловушечные станции)

Fig. 1. Scheme of the data collection in the northwestern Tatar Strait (northward from Cape Zolotoy) in 2009–2022: А — scientific surveys (1262 stations); Б — observations aboard fishing vessels (723 stations)

Контрольные станции выполнялись путем постановки порядков, состоящих из конических 20–50 ловушек японского образца. Площадь облова одной конусной ловушки принималась равной 3300 м^2 [Михайлов др., 2003]. В качестве приманки использовалась свежемороженая сельдь.

В настоящей работе не используются данные траловых учетных съемок в связи с тем, что результаты ловушечных съемок более ценны в прикладном аспекте, так как ловушками облавливают стандартный промысловый спектр видов [Иванов, 1994]. Они дают представление о распределении объектов на недоступных тралу задевистых грунтах, которые занимают большую часть шельфа западной части Татарского пролива.

Сбор и первичная обработка научной и биопромышленной информации осуществлялись по стандартной методике [Низяев и др., 2006]. Биологический анализ включал сортировку крабов по видам и полу, их подсчет в каждой ловушке, промеры всех особей. Промеры проводили по наибольшей ширине карапакса (ШК), без учета боковых шипов, с точностью до 0,1 мм, взвешивание — с точностью до 5 г. Объем собранного материала представлен в табл. 1.

Таблица 1
Объем материала, собранного в северо-западной части Татарского пролива в 2009–2022 гг.
Table 1

Data volume collected in the northwestern Tatar Strait in 2009–2022

Год	Координаты работ, с.ш.	Сроки работ	Диапазон глубин, м	Кол-во станций	Кол-во биоанализов, ♂/♀, экз.
2009	47°20'–51°31'	25.07–04.09	11–274	243	152/22
2010	47°20'–51°40'	22.08–12.10	13–258	188	226/23
2011	47°19'–50°20'	07.05–08.06	25–231	172	116/24
	47°20'–50°02'*	01–14.11	30–137	72*	324/0
2012	47°20'–51°37'	04–28.05,	14–123	84	151/33
	47°20'–49°51'*	20–27.09	29–102	57*	169/0
2013	47°20'–51°37'	02.05–25.05	15–122	84	416/22
	47°20'–50°00'*	03.10–28.11	19–122	94*	258/0
2014	47°20'–49°40'	01.05–16.06	21–121	88	222/49
	47°20'–50°05'*	03–15.10	24–131	92*	360/0
2015	47°20'–49°50'*	11.10–13.11	21–222	96*	370/0
2017	47°27'–49°14'	10.05–12.06	7–87	85	287/25
	47°20'–49°34'*	01–20.10	38–126	93*	126/0
2018	47°22'–50°10'	25.08–06.10	12–190	88	294/3
2020	47°20'–50°00'	30.04–23.05	14–232	116	444/24
2021	47°30'–50°10'*	30.03–07.05	6–94	219*	1547/0
2022	47°20'–51°20'	12.05–07.06	13–204	114	546/39

Примечание. В 2016 и 2019 гг. работы не проводились.

* Мониторинг на промысловых судах.

Расчет плотности и численности краба проводили с помощью программы «КартМастер v.4.2» [Поляков, 2008] методом сплайн-аппроксимации [Столяренко, Иванов, 1988; Бизиков, Поляков, 2004]. В настоящей работе при построении карт распределения численности четырехугольного волосатого краба в уловах выделяли три размерно-функциональные группы: промысловые (ШК ≥ 80 мм) самцы, непромысловые (ШК < 80 мм) самцы и самки.

Оценку статистической значимости различий средних размерных показателей производили с использованием критерия Манна-Уитни. Самки нами исключены из анализа, так как мелкие особи (ШК < 55 мм) не попадают в ловушки с ячейей 65–80 мм. Статистическая обработка сделана в свободно распространяемой программе PAST 4.03.

Результаты и их обсуждение

Распределение. В северо-западной части Татарского пролива четырехугольный волосатый краб распространен от мыса Золотого (47°20' с.ш.) до мыса Накатова (50°20' с.ш.). Основные концентрации он создает южнее зал. Советская Гавань (49°00' с.ш.), а севернее залива до мыса Накатова вид встречается эпизодически. В северной части пролива существует единственное стабильное во времени скопление у мыса Сюркум (50°00' с.ш.). При этом у западного побережья Сахалина А.К. Клитин и А.А. Крутченко [2004] отмечали распространение этого вида вдоль острова на север до 49°30' с.ш. Учитывая, что циркуляция вод в Татарском проливе складывается из сложной системы

циклонических и антициклонических круговоротов [Юрасов, Яричин, 1991; Дьяков, 2006], переносящих водные массы из восточной в западную часть пролива, можно предположить, что на севере пролива происходит обмен личинками между двумя его побережьями. Вероятно, именно этим объясняется нахождение небольшого, но относительно плотного (53 экз./км²) скопления в районе мыса Сюркум, отмеченного ранее [Харитонов, Млынар, 2007] и существующего по сей день.

Вдоль материкового побережья четырехугольный волосатый краб обитает преимущественно на глубинах от 10 до 60 м, промысловые самцы отмечены нами на глубинах вплоть до 131 м. По литературным данным в Татарском проливе волосатый краб встречается до 300 м [Переладов и др., 1999]. Непромысловые самцы и самки заселяют хорошо прогреваемые глубины от 5 до 40 м, самки единично попадаются до 80 м. Молодь концентрируется преимущественно на 10–30 м, а самки на 20–30 м со средней плотностью соответственно 3,7 и 2,5 экз./км² (рис. 2). Распределение промысловых самцов будет обсуждено отдельно.

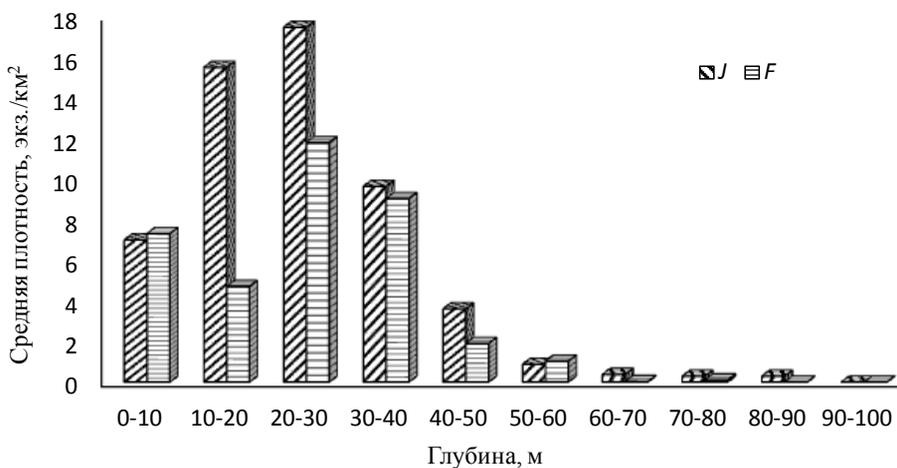


Рис. 2. Батиметрическое распределение непромысловых самцов и самок четырехугольного волосатого краба в северо-западной части Татарского пролива в 2009–2022 гг.: *J* — самцы непромысловые и *F* — самки

Fig. 2. Bathymetric distribution of non-commercial males and females of horseshair crab in the northwestern Tatar Strait in 2009–2022: *J* — non-commercial males, *F* — females

Промысловые скопления краб создает преимущественно в южной части района. Основным местом концентрации четырехугольного волосатого краба начиная с 1993 г. являлся район южнее зал. Советская Гавань до мыса Песчаного (48°27' с.ш.). В результате расширения исследований выяснилось, что вид образует скопления южнее, вплоть до 47° с.ш. Плотные агрегации промысловых самцов стабильно наблюдаются в районе мыса Мапаца (48°48' с.ш.), как ранее [Новомодный, 2001], так и в настоящее время.

За период наблюдений среднегодовая плотность промысловых самцов в южной части района изменялась от 14 до 830 экз./км², в среднем — 232 экз./км². На севере района эти показатели составляли 2 и 162 экз./км², в среднем — 24 экз./км².

Осенью отмечено четкое разделение на две плотные агрегации промысловых самцов с расположением первой на участке от мыса Песчаного до мыса Мапаца, второй — южнее 48°00' с.ш., где краб создавал концентрации со средней плотностью 217 экз./км². Весной он распределялся вдоль всего побережья, образуя разреженные скопления со средней плотностью 114 экз./км² (рис. 3).

В осенний период максимальный улов в ядрах скоплений на южном участке составляет от 5 до 15 экз./лов., весной — от 7 до 10 экз./лов. Многолетние данные показывают, что в зависимости от сезона средние уловы на юге района значительно изменяются — от 0,65 весной до 0,29 экз./лов. осенью. Ежегодно наблюдаемые отно-

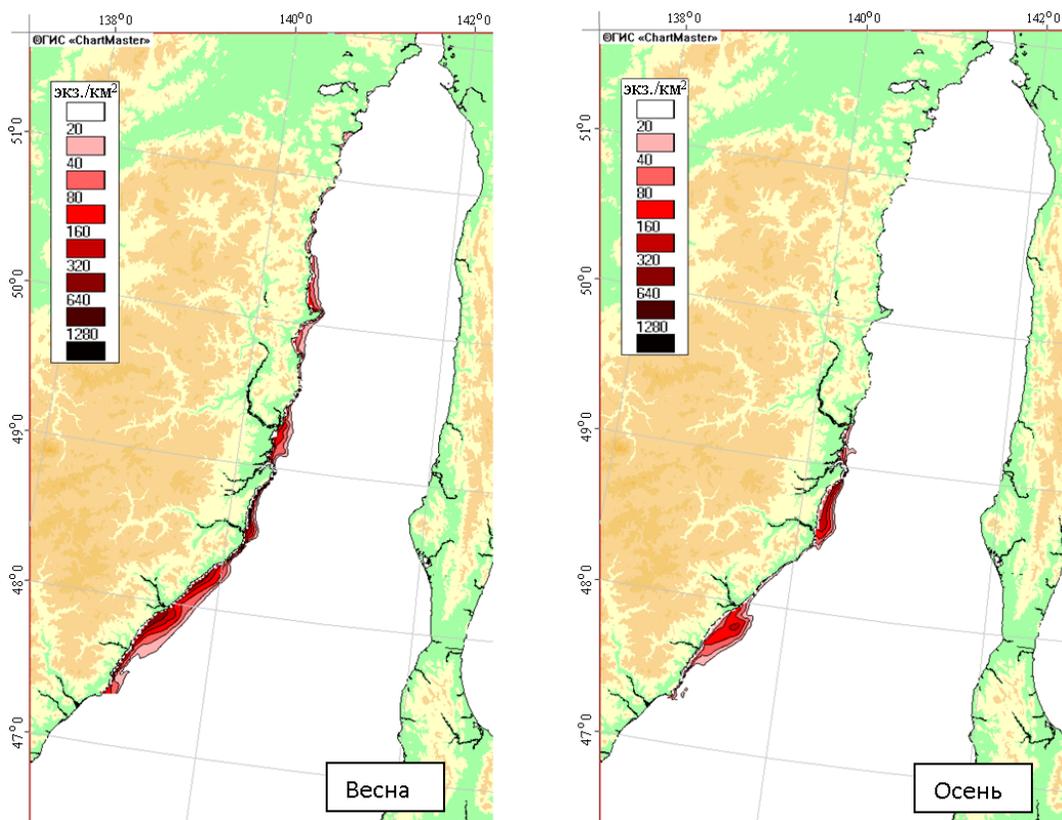


Рис. 3. Сезонное распределение плотности скопления четырехугольного волосатого краба в северо-западной части Татарского пролива по данным 2009–2022 гг., экз./км²

Fig. 3. Mean seasonal distribution density of horseshair crab in the northwestern Tatar Strait averaged for 2009–2022, ind./km²

сительно низкие средние уловы в осенний период объясняются сезонными миграциями волосатого краба. Осенью промысловые самцы отходят с мелководья на глубины 40–60 м, к местам зимовки, где образуют два вышеуказанных локальных скопления на относительно небольших площадях (не более 800 км²). Весной они возвращаются к берегам, распределяясь в диапазоне глубин 10–40 м (рис. 4).

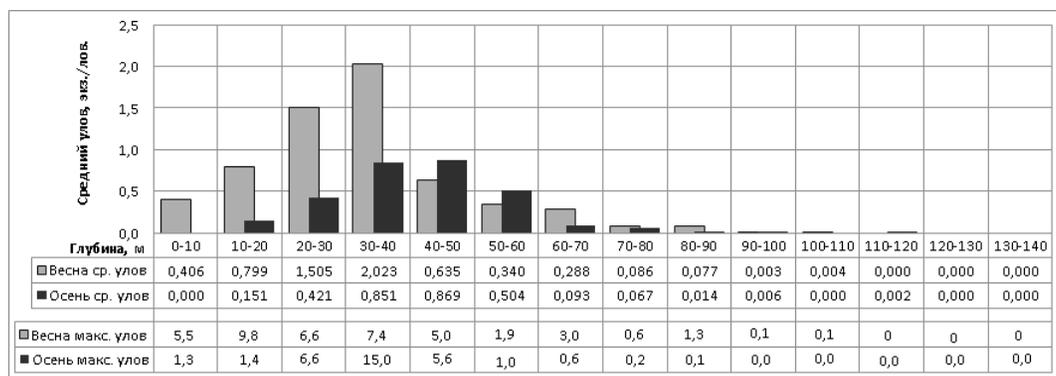


Рис. 4. Сезонное батиметрическое распределение уловов четырехугольного волосатого краба в северо-западной части Татарского пролива (к северу от мыса Золотого) в 2009–2022 гг.

Fig. 4. Mean seasonal bathymetric distribution of the horseshair crab catches in the northwestern Tatar Strait averaged for 2009–2022

Вертикальные локальные перемещения могут быть связаны не только с миграциями к местам зимовки и нагула, но и с процессами линьки и нереста [Переладов и др., 1999; Буяновский, 2004].

Анализ изменения уловов в широтном направлении показал, что уловы в районе исследования снижаются вне зависимости от сезона года с юга на север. Севернее 50° с.ш. поимки волосатого краба отмечались единично (табл. 2, 3).

Таблица 2

Изменение средних уловов четырехугольного волосатого краба по широте в северо-западной части Татарского пролива (севернее мыса Золотого) в весенний период 2010–2022 гг., экз./лов.

Table 2

Mean catches of horsehair crab in the northwestern Tatar Strait (north of Cape Zolotoy) in springs of 2010–2022, by latitude, ind./trap

Широта	2010	2011	2012	2013	2014	2017	2019	2020	2021	2022	СРМ
47	0,116	0,227	0,099	0,168	0,194	0,224	0,391	0,354	2,030	0,654	0,505
48	0,043	0,054	0,111	0,122	0,091	0,540	0,200	0,406	1,648	0,699	0,721
49	0,000	0,000	0,019	0,032	0,061	1,998	–	0,031	0,232	0,068	0,123
50	–	0,000	0,000	0,005	–	–	–	0,037	0,276	0,059	0,075
51	–	–	0,000	0,000	–	–	–	0,010	–	0,003	0,003
Среднее по району	0,070	0,078	0,056	0,082	0,113	0,538	0,383	0,192	1,324	0,296	0,459

Примечание. Здесь и далее СРМ — среднемноголетнее значение.

Таблица 3

Изменение средних уловов четырехугольного волосатого краба по широте в северо-западной части Татарского пролива (севернее мыса Золотого) в осенний период 2009–2018 гг., экз./лов.

Table 3

Mean catches of horsehair crab in the northwestern Tatar Strait (north of Cape Zolotoy) in falls of 2009–2018, by latitude, ind./trap

Широта	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2017	2018	СРМ
47	0,044	0,000	0,724	0,292	0,524	0,421	0,729	2,140	0,195	0,444
48	0,008	0,000	0,366	0,194	0,091	0,251	0,327	0,028	0,384	0,175
49	0,005	0,001	0,200	0,011	0,010	0,157	0,043	0,058	0,190	0,063
50	–	0,000	0,115	–	0,000	0,000	–	–	0,000	0,003
51	–	0,000	–	–	–	–	–	–	–	0,000
Среднее по району	0,017	0,000	0,476	0,183	0,271	0,294	0,297	0,223	0,234	0,199

Распределение в пространстве донных организмов определяется в основном рельефом дна, характером грунтов, динамикой вод и т.п. [Кузнецов, 1980; Дуленин и др., 2002]. Так, южнее зал. Советская Гавань волосатый краб обитает на благоприятных для него галечно-валунных равнинах, простирающихся до глубины 40 м. Характер грунтов южной части района обусловлен активной гидродинамикой [Кузнецов, 1980]. По мере продвижения на север гидродинамическая нагрузка на дно на глубинах обитания четырехугольного волосатого краба снижается. Вследствие этого накопление аккумуляционных фракций грунта на дне происходит уже на глубинах от 6–12 м, что формирует на севере обширные заиленные равнины, где снижается возможность укрытия от опасности.

Основу питания четырехугольного волосатого краба у западного побережья Сахалина составляют полихеты, амфиподы, двухстворчатые моллюски и офиуры [Тарвердиев, Крутченко, 2006], что в целом сходно со спектром питания этого вида в водах, прилегающих к побережью о. Хоккайдо [Abe, 1992]. Надо полагать, что обитающий в северо-западной части Татарского пролива четырехугольный волосатый

краб имеет тот же спектр питания. По данным гидробиологической съемки, выполненной ХабаровскНИРО в 2010 г., биомасса потребляемых крабами беспозвоночных (кормового бентоса) в пределах исследованной акватории в среднем составила на юге 253 г/м², на севере — 290 г/м².

Таким образом, совокупность абиотических и биотических факторов определяет оптимальные условия для создания плотных концентраций четырехугольного волосатого краба в южной части района исследований.

Размерный состав. По многолетним данным ШК самцов четырехугольного волосатого краба варьировала от 41 до 128 мм, в среднем 98,6 мм ($\pm 0,12$ мм), самок — от 55 до 107 мм, средняя — 83,8 мм ($\pm 0,6$ мм). Максимальный размер самцов близок к таковому из вод западного побережья о. Сахалин — 124 мм [Клитин, Крутченко, 2004]. При этом у берегов Японии он достигал 140 мм [Abe, 1982], в разных акваториях Охотского моря — от 104 до 118 мм [Артеменков и др., 2023], а в Беринговом море — 146 мм [Armetta, Stevens, 1987]. Таким образом, в Татарском проливе ШК самцов *E. isenbeckii* близка к максимально отмеченной в пределах ареала вида. Это обусловлено, как и у других пойкилотермных животных, главным образом температурными условиями обитания [Мина, Клевезаль, 1976], которые в последние полвека характеризуются положительными аномалиями в Татарском проливе [Ростов и др., 2016].

По данным единовременных учетных ловушечных съемок отмечено, что южнее зал. Советская Гавань (49°00' с.ш.) самцы крупнее (ШК_{ср} — 100,3 \pm 0,3 мм), чем в северной части района исследования (ШК_{ср} — 89,8 \pm 1,1 мм) (рис. 5; табл. 4). Средние значения ШК в плотных скоплениях волосатого краба на юге и севере района различаются на высоком уровне статистической значимости (критерий Манна-Уитни, $p < 0,0001$).

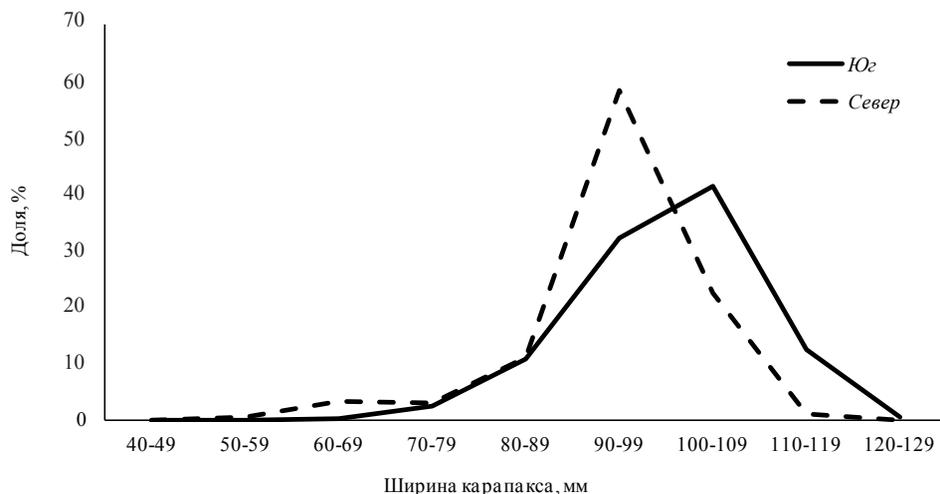


Рис. 5. Размерный состав самцов четырехугольного волосатого краба в северо-западной части Татарского пролива в 2009–2022 гг. (юг — южнее 49°00' с.ш.; север — севернее 49°00' с.ш.)

Fig. 5. Size composition of horseshair crab males in the northwestern Tatar Strait in 2009–2022, separately for the southern and northern areas divided by 49° N latitude

Наблюдаемые различия подтверждают выводы о более благоприятных условиях обитания четырехугольного волосатого краба на юге района исследования, где обильная кормовая база способствует более активному росту особей. При этом «южная» часть группировки находится в стабильном состоянии, несмотря на ведение промысла в этом районе.

Запас и промышленное освоение. Максимальная промысловая численность в районе исследования зафиксирована в 2022 г. и составила 1,588 млн экз., минимальную величину отмечали в 2009 г. — 0,096 млн экз. (рис. 6). Ранее, в конце 1990-х — начале 2000-х гг., запас находился на крайне низком уровне (100–200 т), и статус группировки

Многолетняя динамика среднесуточного вылова на одно промысловое судно четырехугольного волосатого краба в северо-западной части Татарского пролива за 2011–2022 гг., т

Table 4

Long-term dynamics of the average daily catch per fishing vessel for horsehair crab in the northwestern Tatar Strait in 2011–2022, t

Год	Кол-во судов	Янв.	Фев.	Март	Апр.	Май	Окт.	Нояб.	Дек.	Средняя за год
2011	1	–	–	–	–	–	–	0,620	–	0,620
2012	9	0,348	0,018	0,092	0,099	–	0,177	0,321	0,528	0,246
2013	4	–	–	0,070	0,080	–	–	0,630	1,068	0,217
2014	3	–	–	–	–	–	0,982	1,095	0,150	0,924
2015	2	–	–	–	–	–	0,005	0,319	0,207	0,238
2016	7	0,073	0,032	0,043	0,041	–	1,055	0,641	0,898	0,341
2017	5	0,042	0,076	0,049	0,235	0,118	2,404	2,680		0,436
2018	5	0,188	0,080	0,249	0,758	–	0,572	1,783		0,580
2019	4	0,058	0,179	0,072	0,222	0,401	0,562	0,157	0,029	0,227
2020	4	–	–	0,392	–	–	0,131	–	1,201	0,593
2021	3	–	–	0,245	0,455	–	–	–	1,872	0,696
2022	4	–	0,450	–	0,037	–	4,213	0,608	3,051	2,163
Среднегодовья за месяц		0,147	0,080	0,152	0,184	0,226	0,755	0,894	0,964	0,418

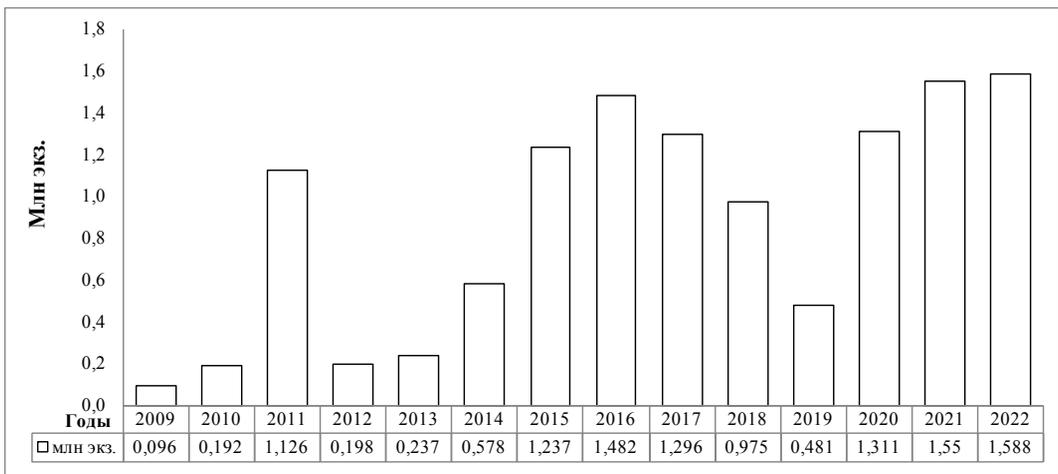


Рис. 6. Динамика промысловой численности четырехугольного краба северо-западной части Татарского пролива в 2009–2022 гг.

Fig. 6. Dynamics of the horsehair crab commercial abundance in the northwestern Tatar Strait, 2009–2022

в районе исследования определялся как малочисленный. Несмотря на то что за последние 20 лет отмечаются периодические колебания запаса, в долгосрочном масштабе он показывает рост ($0,070 \pm 0,001$ млн экз. в год) с высоким уровнем статистической значимости ($R^2 = 0,56$; $p = 0,0001$). Так, в 2003 г. биомасса промыслового запаса составляла 136 т, а в 2022 г. — 1580 т. Короткопериодные колебания запаса, наблюдаемые каждые 5–6 лет, являются естественными популяционными волнами.

Специализированный промысел волосатого краба к северу от мыса Золотого до недавнего времени не проводился. Его добывали в виде прилова при промысле других шельфовых видов крабов. До 2003 г. его изъятие происходило исключительно в виде прилова к камчатскому крабу. Резкое снижение запаса последнего в 2003–2005 гг.

привело к уменьшению привлекательности района для крабового промысла в целом. Количество добывающих судов, в том числе ведущих незаконный промысел, сократилось больше чем наполовину. В итоге пресс промысла на группировку волосатого четырехугольного краба уменьшился. С 2011 по 2019 г. его вылавливали на промысле камчатского и синего крабов. После введения запрета на вылов последних (2019 г.) волосатый краб добывается специализированно в небольших объемах. За 10-летний период промышленностью осваивалось в среднем 42,7% выделяемого ресурса (рис. 7).

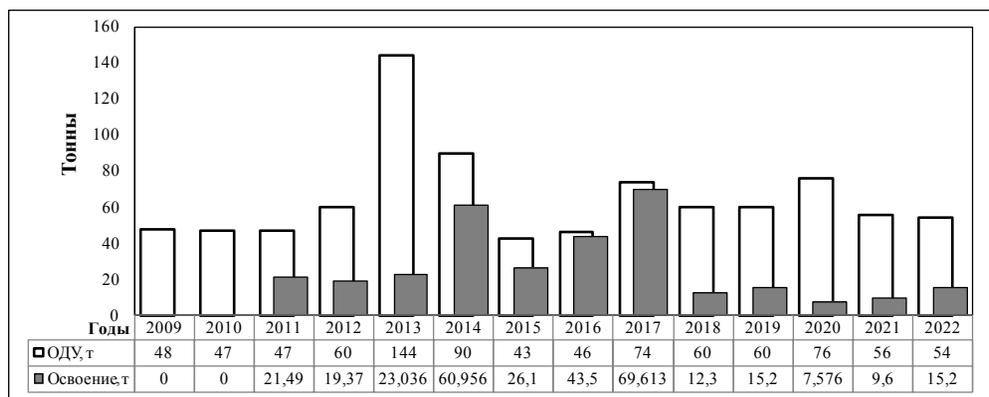


Рис. 7. Динамика ОДУ и статистика вылова волосатого четырехугольного краба в подзоне в северо-западной части Татарского пролива в 2009–2022 гг.

Fig. 7. Dynamics of total allowable catch and actual annual catch of horsehair crab in the northwestern Tatar Strait, 2009–2022

С 2011 г. на промысле участвовало от 1 до 9 судов различного типа. С 2019 г. рядом поправок (№ 166-ФЗ) разделение промысловой подзоны Приморье на акватории севернее (Хабаровский край) и южнее мыса Золотого (Приморский край) было устранено. В настоящее время есть единое промысловое пространство вдоль всего российского материкового побережья Японского моря и обосновывается единая величина ОДУ для подзоны Приморье. Это позволяет промысловым судам произвольно выбирать районы добычи в пределах подзоны. Средний суточный вылов на одно судно в течение года изменялся от 0,018 до 4,213 т/сут, достигая своего максимума в четвертом квартале (см. табл. 4). Увеличение эффективности добычи в осенний период и снижение вылова весной подтверждает выделенные сезонные закономерности распределения краба в районе.

Согласно действующим Правилам рыболовства (Приказ Минсельхоза № 286 от 6 мая 2022 г.) запретные сроки лова четырехугольного волосатого краба установлены на период линьки к северу от параллели 49°00' с.ш. с 15 мая по 30 сентября, к югу от параллели 49°00' с.ш. до параллели 47°20' с.ш. с 25 апреля по 30 сентября. В качестве еще одной меры обеспечения сохранения и рационального использования волосатого краба утверждены минимальные объемы добычи (вылова) в сутки на одно судно. Для указанного района эта величина составляет 0,23 т (Приказ Минсельхоза № 311 от 28 марта 2023 г.).

Необходимо отметить, что, несмотря на имеющиеся в настоящее время меры регулирования промысла, недоосвоение квот на вылов четырехугольного волосатого краба рыбопромышленными организациями Хабаровского края связано с особенностями их распределения между рыбодобывающими компаниями. Повысить освоение ресурса в северной части подзоны Приморье поможет закрепление квот за местными рыбодобывающими предприятиями.

Заключение

Проведенные исследования показали, что в северо-западной части Татарского пролива (севернее мыса Золотого) четырехугольный волосатый краб населяет обшир-

ные акватории прибрежной зоны от мыса Золотого на юге до мыса Накатова на севере. Можно предположить, что группировка этого вида в районе исследования имеет взаимосвязь с группировкой, обитающей у западного Сахалина.

В южной части материкового побережья Татарского пролива в пределах рассматриваемого района присутствуют выраженные вертикальные сезонные миграции, определяющие характер распределения краба по глубинам. В широтном направлении плотности волосатого краба заметно снижаются вне зависимости от сезона года с юга на север.

За последние 20 лет, несмотря на периодические колебания запаса, в целом в районе исследования произошел рост численности и биомассы волосатого краба, составившей в 2022 г. 1580 т. В настоящее время данная величина запаса позволяет изымать без ущерба для группировки волосатого краба около 160 т. Освоению ресурса в северной части подзоны Приморье поможет закрепление квот за местными рыбодобывающими предприятиями.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы глубоко признательны всем коллегам, принимавшим участие в сборе материала, использованного в статье. Также выражаем благодарность экипажам судов ТДС «Восток», СДС «Капитан Баринов», КЛС «Байкал», ТДС «Князь Владимир», СТР «Сибирцево».

The authors are deeply grateful to all colleagues who took part in collecting materials for this study. We also express our gratitude to the crews of the fishing vessels Vostok, Kapitan Barinov, Baikal, Kniaz Vladimir, and Sibirtsevo.

Финансирование работы (FUNDING)

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

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые этические принципы соблюдены. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All applicable ethical principles are followed. The authors declare that they have no conflicting interests.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Оба автора в равной мере проводили анализ данных, обсуждение результатов, написание и редактирование текста.

Both authors contributed equally to the data analysis, discussing the results, and writing, illustrating and editing the manuscript.

Список литературы

Абаев А.Д., Юсупов Р.Р. Первые сведения о поимках четырехугольного волосатого краба (*Erimacrus isenbeckii* Brandt) в зал. Забияка, северная часть Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 164. — С. 177–179.

Артеменков Д.В., Иванов П.Ю., Морозов Т.Б., Сологуб Д.О. Новые данные о биологии и поимках *Erimacrus isenbeckii* (Decapoda: Cheiragonidae) в заливе Шелихова (северная часть Охотского моря) // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 3. — С. 519–528. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-519-528. EDN: CLBLWI.

Бизиков В.А., Поляков А.В. Географическая информационная система «КАРТМАСТЕР»: новые возможности и перспективы для рыбохозяйственных исследований // Математическое моделирование и информационные технологии в исследованиях биоресурсов Мирового океана : тез. докл. мат-лов отрасл. семина. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. — С. 89–91.

Буяновский А.И. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двусторчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных : моногр. — М. : ВНИРО, 2004. — 306 с.

Дуленин А.А., Дуленина П.А., Черниенко И.С. Промыслово-биологические характеристики приморского гребешка в северо-западной части Татарского пролива и проблемы рационального использования его запасов // Мат-лы Первой Междунар. конф. «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки». — М. : ВНИРО, 2002. — С. 71–76.

Дьяков Б.С. О циркуляции вод в Татарском проливе в весеннее время // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 146. — С. 205–212.

Иванов Б.Г. Промысловая гидробиология России: наследие, проблемы, перспективы // Рыб. хоз-во. — 1994. — № 5. — С. 43–46.

Клитин А.К., Крутченко А.А. Сезонное распределение четырехугольного волосатого краба (*Erimacrus isenbeckii*) у западного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138. — С. 242–257.

Кузнецов А.П. Экология донных сообществ Мирового океана (трофическая структура морской донной фауны) : моногр. — М. : Наука, 1980. — 244 с.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных: анализ на уровне организма : моногр. — М. : Наука, 1976. — 291 с.

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.

Низяев С.А., Букин С.Д., Клитин А.К. и др. Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2006. — 114 с.

Новомодный Г.В. Пространственное распределение, динамика уловов и промысел крабов (*Lithodidae*, *Majidae*) в западной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 666–684.

Островский В.И., Ткачева О.Б., Харитонов А.В., Шаленко В.Н. Эффективная площадь облова крабов ловушками в северо-западной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 178. — С. 261–270.

Переладов М.В. Некоторые аспекты поведения волосатого краба в естественных условиях и в районе размещения орудий лова // Прибрежные гидробиологические исследования : сб. науч. тр. — М. : ВНИРО, 1999. — С. 155–162.

Переладов М.В., Буяновский А.И., Милютин Д.М. и др. Некоторые аспекты распределения и биологии камчатского и волосатого крабов в прибрежной зоне Юго-Западного Сахалина // Прибрежные гидробиологические исследования : сб. науч. тр. — М. : ВНИРО, 1999. — С. 75–108.

Поляков А.В. КартМастер 4.1. Построение и анализ карт распределения запаса. — М. : ВНИРО, 2008. — 183 с.

Ростов И.Д., Рудых Н.И., Ростов В.И., Воронцов А.А. Проявления глобальных климатических изменений в прибрежных водах северной части Японского моря // Вестн. ДВО РАН. — 2016. — № 5. — С. 100–112.

Слизкин А.Г., Букин С.Д., Слизкин А.А. Четырехугольный волосатый краб (*Erimacrus isenbeckii*) северокурильско-камчатского шельфа: биология, распределение, численность // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 554–570.

Слизкин А.Г., Сафронов С.Г. Промысловые крабы прикамчатских вод : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Северная Пацифика, 2000. — 180 с.

Столяренко Д.А., Иванов Б.Г. Метод сплайн-аппроксимации плотности запаса применительно к многовидовым съемкам // Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования промысловых беспозвоночных : тез. докл. Всесоюз. совещ. — Владивосток : ТИНРО, 1988. — С. 10–11.

Тарвердиева М.И., Крутченко А.А. Питание четырехугольного волосатого краба (*Erimacrus isenbeckii*) у западного побережья о. Сахалин // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 147. — С. 148–156.

Харитонов А.В., Млынар Е.В. Современное состояние ресурсов волосатого четырехугольного краба (*Erimacrus isenbeckii*) в северо-западной части Татарского пролива // Проблемы изучения, сохранения и восстановления водных биологических ресурсов в XXI веке : мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. — Астрахань : КаспНИРХ, 2007. — С. 117–119.

Юрасов Г.И., Яричин В.Г. Течения Японского моря : моногр. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1991. — 172 с.

Abe K. Important crab resources inhabiting Hokkaido waters // *Marine Behav. Physiol.* — 1992. — Vol. 21, Iss. 3. — P. 153–183. DOI: 10.1080/10236249209378825.

Abe K. The frequency of molting and growth of the horse crab // *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* — 1982. — Vol. 48. — P. 157–163.

Armetta T.M., Stevens B.G. Aspects of the biology of the hair crab, *Erimacrus isenbeckii*, in the Bering Sea // *Fish. Bull.* — 1987. — Vol. 85, № 3. — P. 523–544.

Sasaki J. Hair crabs, *Erimacrus isenbeckii*, around Hokkaido, Japan // *Diversity of shrimp and crab resources.* — Japan : Kouseisha Kouseikaku, 2003. — Charter 3. — P. 31–44.

References

Abaev, A.D. and Yusupov, R.R., First reports on catches of horsehair crab (*Erimacrus isenbeckii* Brandt) in the Zabaykalsk Bay, northern Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 164, pp. 177–179.

Artemenkov, D.V., Ivanov, P.Yu., Morozov, T.B., and Sologub, D.O., New data on biology and captures of *Erimacrus isenbeckii* (Decapoda: Cheiragonidae) in the Shelikhov Bay (northern Okhotsk Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, vol. 2023, no. 3, pp. 519–528. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-519-528. EDN: CLBLWI.

Bizikov, V.A. and Polyakov, A.V., Geographic information system “KARTMASTER”: new opportunities and prospects for fisheries research, in *Matematicheskoye modelirovaniye i informatzionnyye tekhnologii v issledovaniyakh bioresursov Mirovogo okeana: tez. dokl. mat-lov otrasl semin.* (Mathematical modeling and information technology in the study of biological resources of the oceans: Proc. report mat-fishing otrasl semin), Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2004, pp. 89–91.

Buyanovsky, A.I., *Prostranstvenno-vremennaya izmenchivost' razmernogo sostava v populyatsiyakh dvustvorchatykh mollyuskov, morskikh ezhei i desyatinogikh rakoobraznykh* (Spatio-temporal Variability of Size Structure in Populations of Bivalve Mollusks, Sea Urchins, and Decapod Crustaceans), Moscow: VNIRO, 2004.

Dulenin, A.A., Dulenina, P.A., and Chernienko, I.S., Commercial and biological characteristics of Japanese scallop in the northwestern part of the Tatar Strait and problems of rational use, in *Mater. I mezhdunar. konf. “Morskie pribrezhnye ekosistemy: Vodorosli, bespozvonochnye i produkty ikh pererabotki”* (Proc. 1st Int. Conf. “Marine Coastal Ecosystems: Algae, Invertebrates and Products of Their Processing”), Moscow: VNIRO, 2002, pp. 71–76.

Dyakov, B.S., On water circulation in the Tatar Strait in spring, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 146, pp. 205–212.

Ivanov, B.G., Commercial hydrobiology of Russia: heritage, problems, prospects, *Rybn. Khoz.*, 1994, no. 5, pp. 43–46.

Klitin, A.K. and Krutchenko, A.A., Seasonal distribution of horsehair crab (*Erimacrus isenbeckii*) offshore of western Sakhalin Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 138, pp. 242–257.

Kuznetsov, A.P., *Ekologiya donnykh soobshchestv Mirovogo okeana (troficheskaya struktura morskoy donnoy fauny)* (Ecology of benthic communities of the World Ocean (trophic structure of marine benthic fauna)), Moscow: Nauka, 1980.

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.

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.

Nizyaev, S.A., Bukin, S.D., Klitin, A.K., Perveeva, E.R., Abramova, E.V., and Krutchenko, A.A., *Posobiye po izucheniyu promyslovykh rakoobraznykh dal'nevostochnykh morei Rossii* (Handbook for the Study of Commercial Crustaceans in the Far Eastern Seas of Russia), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2006.

Novomodnyy, G.V., Spatial distribution, catch dynamic and harvest of crabs (Lithodidae, Majidae) in the western part of the Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2001, vol. 128, pp. 666–684.

Ostrovsky, V.I., Tkacheva, O.B., Kharitonov, A.V., and Shalenko, V.N., Area of effective catch of crab traps in the northwestern part of the Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 178, pp. 261–270.

Pereladov, M.V., Nekotoryye aspekty povedeniya volosatogo kraba v yestestvennykh usloviyakh i v rayone razmeshcheniya orudiy lova, in *Sb. nauch. tr. "Pribrezhnyye gidrobiologicheskiye issledovaniya"* (Proc. Sci. Conf. "Coastal hydrobiological studies), Moscow: VNIRO, 1999, pp. 155–162.

Pereladov, M.V., Buyanovsky, A.I., Milyutin, D.M., Ogurtsov, A.Yu., and Melnikov, A.A., Some aspects of the distribution and biology of king and hairy crabs in the coastal zone of Southwestern Sakhalin, in *Sb. nauch. tr. "Pribrezhnyye gidrobiologicheskiye issledovaniya"* (Proc. Sci. Conf. "Coastal hydrobiological studies), Moscow: VNIRO, 1999, pp. 75–108.

Polyakov, A.V., *KartMaster 4.1. Postroyeniye i analiz kart raspredeleniya zapasa* (CartMaster 4.1. Construction and analysis of stock distribution maps), Moscow: VNIRO, 2008.

Rostov, I.D., Rudykh, N.I., Rostov, V.I., and Vorontsov, A.A., Expressions of global climatic changes in coastal waters of the Northern part of the Sea of Japan, *Vestn. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2016, no. 5, pp. 100–112.

Slizkin, A.G., Bukin, S.D., and Slizkin, A.A., Korean horsehair crab (*Erimacrus isenbeckii*) from the northkurilkamchatka shelf: biology, distribution, abundance, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2001, vol. 128, pp. 554–570.

Slizkin, A.G. and Safronov, S.G., *Promyslovyye kraby prikamchatskikh vod* (Commercial Crabs of Kamchatkan Coastal Waters), Petropavlovsk-Kamchatsky: Severnaya Patsifika, 2000.

Stolyarenko, D.A. and Ivanov, B.G., Spline approximation method of stock density with reference to multiple species surveys, in *Syr'yevyye resursy i biologicheskiye osnovy ratsional'nogo ispol'zovaniya promyslovyykh bespozvonochnykh: tez. dokl. Vsesoyuz. Soveshch.* (Raw materials and biological bases of rational use of commercial invertebrates: mes. report All-Union. Meeting), Vladivostok: TINRO, 1988, pp. 10–11.

Tarverdieva, M.I. and Krutchenko, A.A., Feeding of horsehair crab (*Erimacrus isenbeckii*) at the western coast of Sakhalin Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 147, pp. 148–156.

Kharitonov, A.V. and Mlynar, Ye.V., Current state of resources of the hairy quadrangular crab (*Erimacrus isenbeckii*) in the northwestern part of the Tatar Strait, in *Mater. Mezhdunar. nauch.-prakti. konf. «Problemy izucheniya, sokhraneniya i vosstanovleniya vodnykh biologicheskikh resursov v XXI veke»* (Proc. of International scientific and practical studies. conference "Problems of studying, preserving and restoring aquatic biological resources in the 21st century"), Astrakhan: Kasp. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz., 2007, pp. 117–119.

Yurasov, G.I. and Yarichin, V.G., *Techeniya Yaponskogo morya* (Currents of the Sea of Japan), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1991.

Abe, K., Important crab resources inhabiting Hokkaido waters, *Marine Behav. Physiol.*, 1992, vol. 21, no. 3, pp. 153–183. doi 10.1080/10236249209378825

Abe, K., The frequency of molting and growth of the horse crab, *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 1982, vol. 48, pp. 157–163.

Armetta, T.M. and Stevens, B.G., Aspects of the biology of the hair crab *Erimacrus isenbeckii*, in the Bering sea, *Fish. Bull.*, 1987, vol. 85, no. 3, pp. 523–544.

Sasaki, J., Hair crabs, *Erimacrus isenbeckii*, around Hokkaido, Japan, *Diversity of shrimp and crab resources*, Japan: Kouseisha Kouseikaku, 2003, Charter 3, pp. 31–44.

Promyslovyye ryby, bespozvonochnyye i vodorosli morskikh vod Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov (Commercial fish, invertebrates and algae of the sea waters of Sakhalin and the Kuril Islands), Yuzhno-Sakhalinsk: Dal'nevostoch. kn. izd-vo, 1993.

Поступила в редакцию 27.10.2023 г.

После доработки 7.11.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

The article was submitted 27.10.2023; approved after reviewing 7.11.2023; accepted for publication 30.11.2023

**УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ
ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES**

Научная статья

УДК 551.464(265.54)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-906-924

EDN: MLAGTH

**ЗАЛИВ ВОСТОК: МЕЖСЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ
ГИДРОЛОГО-ГИДРОХИМИЧЕСКИХ И МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ
ПОКАЗАТЕЛЕЙ****Н.К. Христофорова^{1,2}, А.Ю. Лазарюк^{3,4}, Е.В. Журавель¹,
Т.В. Бойченко¹, А.А. Емельянов⁴**¹ Дальневосточный федеральный университет,
690922, г. Владивосток, о. Русский, пос. Аякс, 10;² Тихоокеанский институт географии ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Радио, 7;³ Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Балтийская, 43;⁴ Национальный научный центр морской биологии
им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17

Аннотация. На основе данных STD-профилирования, гидрохимического анализа поверхностных и придонных проб и микробной индикации поверхностных вод проанализировано современное состояние зал. Восток в осенний, весенний и летний сезоны года. Показано влияние муссонности климата. Осенью при ослабевшем речном стоке и северных ветрах наблюдаются сгонные процессы, вынос вод из кутовой части с одновременным компенсирующим подтоком вдоль восточной периферии, выявляющимся по повышенным значениям солёности, растворенного кислорода и низким величинам БПК₅ (< 1 мг/л). Весной и летом при доминировании юго-восточного ветра, увеличении количества осадков и речного стока наблюдается резкое различие термохалинных показателей в пределах зал. Восток, вызванное также поступлением вдоль его восточного берега свежих вод из открытой части зал. Петра Великого. Интенсивное развитие процессов жизнедеятельности выражается в максимальных значениях БПК₅ (до 2 мг/л и более) и концентрации органического фосфора (до 50 мкг/л и более). Из-за запираания речного стока ветровым нагоном в июле в северо-западном секторе залива зафиксированы максимальные количества гетеротрофов (до 10⁵ КОЕ/мл). Бактерии группы кишечной палочки в летних пробах выявлялись на всех прибрежных станциях с концентрациями

* Христофорова Надежда Константиновна, доктор биологических наук, профессор, more301040@gmail.com, ORCID 0000-0002-9559-8660; Лазарюк Александр Юрьевич, кандидат технических наук, старший научный сотрудник, lazaryuk@poi.dvo.ru, ORCID 0000-0003-4231-9653; Журавель Елена Владимировна, кандидат биологических наук, доцент, zhuravel.ev@dvfu.ru, ORCID 0009-0000-9395-330X; Бойченко Татьяна Валерьевна, кандидат биологических наук, доцент, boychenko.tv@dvfu.ru, ORCID 0000-0002-1338-9479; Емельянов Александр Андреевич, научный сотрудник, 990507@mail.ru, ORCID 0000-0002-1018-5761.

© Христофорова Н.К., Лазарюк А.Ю., Журавель Е.В., Бойченко Т.В., Емельянов А.А., 2023

от 10 до 10^2 КОЕ/мл и не обнаруживались в центре и на выходе из залива, подтверждая наличие антропогенного пресса на периферию зал. Восток. Поступление в его воды продуктов сжигания углеводородного топлива сопровождалось ростом численности никель-устойчивых бактерий (до 10^3 КОЕ/мл) и повсеместным распространением нефтеоокисляющих и устойчивых к дизельному топливу микроорганизмов. Их наибольшие количества (до $2,8 \cdot 10^4$ КОЕ/мл летом) выявлялись на северном мелководье. Высокие концентрации микроорганизмов разных эколого-трофических групп на севере зал. Восток обусловлены впадением рек, близостью автотрассы, а также расположенными рядом поселениями и удобными для отдыхающих песчаными побережьями.

Ключевые слова: СТД-данные, гидрохимический анализ, микробная индикация, сезонные изменения, залив Восток, Японское море

Для цитирования: Христофорова Н.К., Лазарюк А.Ю., Журавель Е.В., Бойченко Т.В., Емельянов А.А. Залив Восток: межсезонные изменения гидролого-гидрохимических и микробиологических показателей // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 906–924. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-906-924. EDN: MLAGTH.

Original article

Vostok Bay: interseasonal changes in hydrological, hydrochemical and microbiological properties

Nadezhda K. Khristoforova^{1,2*}, Alexander Yu. Lazaryuk^{3,4}, Elena V. Zhuravel^{1***}, Tatiana V. Boychenko^{1****}, Alexander A. Emelyanov^{4*****}**

¹ Far Eastern Federal University, 10, Ajax Bay, Vladivostok, 690922, Russia

² Pacific Institute of Geography, Far Eastern Branch, Russian Ac. Sci.,
7, Radio Str., Vladivostok, 690041, Russia

³ Pacific Oceanological Institute, Far Eastern Branch, Russian Ac. Sci.,
43, Baltiyskaya Str., Vladivostok, 690041, Russia

⁴ Institute of Marine Biology, National Scientific Centre of Marine Biology,
Far Eastern Branch, Russian Ac. Sci.,
17, Palchevsky Str., Vladivostok, 690041, Russia

* D.Biol, professor, more301040@gmail.com, ORCID 0000-0002-9559-8660

** Ph.D., senior researcher, lazaryuk@poi.dvo.ru, ORCID 0000-0003-4231-9653

*** Ph.D., assistant professor, zhuravel.ev@dvfu.ru, ORCID 0009-0000-9395-330X

**** Ph.D., assistant professor, boychenko.tv@dvfu.ru, ORCID 0000-0002-1338-9479

***** researcher, 990507@mail.ru, ORCID 0000-0002-1018-5761

Abstract. Current ecological state of the Vostok Bay (Peter the Great Bay, Japan Sea) in spring, summer, and autumn seasons is described on the data of CTD profiling, chemical analysis of the water sampled at the sea surface and bottom, and microbial indication of the surface water. Strong seasonal variations are revealed for all examined parameters, driven by monsoon cycle. The winter monsoon in autumn with northwestern wind predominance causes the river runoff weakening and off-shore surge with the water removal from the top of the bay and the compensating inflow along the eastern coast distinguished by heightened values of salinity and dissolved oxygen and low values of biochemical oxygen demand ($BOD_5 < 1$ mg/L). The summer monsoon in spring and summer with southeastern winds increases the river runoff and simultaneously the inflow of fresh water from the open sea, so causes a sharp difference in the water properties between parts of the Vostok Bay. Bioproductivity increases in these seasons that is reflected in increasing of BOD_5 (up to 2 mg/L and sometimes more) and organic phosphorus concentration (up to 50 μ g/L and more). In July, when the river runoff is blocked in the northwestern sector of the bay by on-shore surge, the maximum number of bacteria is recorded there (up to 10^5 CFU/mL), including *Escherichia coli* group at all coastal stations in concentrations of 10–100 CFU/mL, which are not observed in the central and open parts of the bay. Among the groups of metal-resistant microorganisms, relative abundance of nickel-resistant bacteria is noted (up to 10^3 CFU/mL) that is a sign of hydrocarbon fuels combustion. The hydrocarbon pollution is confirmed by ubiquitous distribution of oil-oxidizing and diesel-resistant microorganisms detected mostly (up to $2.8 \cdot 10^4$ CFU/mL in summer) in the northern part of the bay. Generally, the internal northern part of the bay is distinguished by high abundance of microorganisms belonged to different ecological and trophic groups, because of mutual impacts of the rivers, the coastal highway, nearby settlements, and sandy beaches occupied by vacationers in summer.

Keywords: CTD data, chemical water properties, microbial indication, seasonal variability, Vostok Bay, Japan Sea

For citation: Khristoforova N.K., Lazaryuk A.Yu., Zhuravel E.V., Boychenko T.V., Emelyanov A.A. Vostok Bay: interseasonal changes in hydrological, hydrochemical and microbiological properties, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 906–924. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-906-924. EDN: MLAGTH.

Введение

Залив Восток (рис. 1), входящий в состав зал. Петра Великого Японского моря, считается наиболее чистой акваторией, поскольку на его побережье отсутствуют крупные поселения, промышленные и сельскохозяйственные предприятия [Тюрин, 1996; Христофорова и др., 2004]. Однако доступность залива, чистота пляжей и прибрежных вод привлекают в летний период значительное количество отдыхающих, которые создают рекреационный пресс и влияют на его среду [Христофорова и др., 2002; Галышева, Христофорова, 2007; Галышева, 2010]. Особенно высока их концентрация в бухтах Средняя, Литовка, а также на юго-восточном побережье у оз. Лебединого. В настоящее время воздействие на залив усиливается за счет строительства базы марикультурного хозяйства на его юго-востоке. На западной стороне залива существовавший промышленный кластер в бухте Гайдамак (судоремонтный завод и база тралового флота) пополнился рыбоконсервным цехом, который вносит свою лепту в органическое загрязнение прибрежных морских вод. Кроме того, в связи с развитием портовой деятельности в г. Находка и превращением его в городской округ с присоединением поселков Ливадия и Козьмина ожидается усиление антропогенного пресса на прилегающее к заливу побережье. Вследствие этого необходимо проведение регулярных наблюдений за этой акваторией, наиболее изученной благодаря расположенной в ней биологической станции ННЦМБ ДВО РАН и используемой для сравнения при оценке экологического состояния других частей зал. Петра Великого [Современное экологическое состояние..., 2012].



Рис. 1. Карта-схема зал. Восток (Японское море) с границами морского заказника «Залив Восток»

Fig. 1. Scheme of the Vostok Bay (Japan Sea). Boundaries of the Vostok Bay marine reserve are shown

Однако в большинстве публикаций распределение гидрохимических параметров (получаемых, как правило, с помощью батометра) связывалось в основном с антропогенным и техногенным воздействием на экосистему залива. И хотя в некоторых работах отмечались особенности метеорологических и гидродинамических условий этого района Японского моря [Гайко, 2017], они практически не привлекались для получения полноты картины конкретных природных ситуаций. Упускалась оценка влияния муссонности климата на текущее экологическое состояние зал. Восток, прежде всего из-за недостаточной плотности гидрологических данных.

В настоящем исследовании применение автономного STD-зонда для профилирования водной толщи позволило получить с высоким разрешением распределение гидрофизических и гидрологических показателей в пределах всего залива. Для оценки его загрязнения дополнительно выполнен гидрохимический и микробиологический контроль.

Цель работы — оценить современное состояние зал. Восток в разные сезоны, используя гидрологическое профилирование, гидрохимический анализ и микробную индикацию.

Материалы и методы

Работа по оценке современного экологического состояния зал. Восток началась летом 2020 г., и съемка, выполненная с 17 по 19 июля, была первой в серии сезонных исследований (табл. 1). Наблюдения включали профилирование водной толщи автономным STD-зондом, а также отбор проб воды батометром Нискина в поверхностном слое и у дна на гидрохимических и микробиологических станциях. Схема съемки являлась переходной между выполнявшимся ранее исключительно гидрохимическим исследованием залива с применением батометра и определением всего спектра

Таблица 1
Основные гидрологические станции, выполненные в зал. Восток в 2020–2021 гг.

Table 1

Scheme of the main oceanographic stations in the Vostok Bay in 2020–2021

№ станции	Широта		Долгота		Глубина, м	Даты съемок		
	Град.	Мин	Град.	Мин		Июль 2020	Октябрь 2020	Май 2021
1	42	51,30	132	42,50	18,6	18	15	18
2	42	51,10	132	43,30	25,5	18	15	18
3	42	50,90	132	44,30	22,0	18	15	18
4	42	50,70	132	45,30	16,4	18	15	18
5	42	51,50	132	46,00	11,5	–	15	18
7	42	52,00	132	42,60	20,9	19	15	18
8	42	52,20	132	41,80	15,0	19	15	18
9	42	52,30	132	41,10	6,9	19	15	18
10	42	52,70	132	43,40	17,5	19	15	18
11	42	53,20	132	42,70	3,1	19	15	18
12	42	53,00	132	43,60	10,3	19	15	18
13	42	52,90	132	44,40	17,4	19	15	18
14	42	52,50	132	45,20	18,2	–	15	18
15	42	52,40	132	46,20	8,5	17	15	18
15a	42	52,76	132	45,56	17,0	–	15	18
16	42	53,10	132	45,60	15,4	17	15	18
17	42	53,50	132	46,30	7,4	17	15	18
18	42	54,00	132	45,50	5,3	17	15	18
19	42	53,80	132	45,30	11,6	–	15	18
20	42	53,80	132	44,10	8,5	17	15	18
21	42	54,10	132	43,90	6,9	17	15	18

характеристик воды в лабораторных условиях [Христофорова и др., 2020] и использованным нами в настоящем исследовании методом профилирования, позволявшим получать дополнительный перечень гидрологических и гидрохимических показателей с высоким разрешением (табл. 2). Таким образом, она являлась предварительной и была доработана в последующих съемках 15 октября 2020 г. (рис. 2) и 18 мая 2021 г. включением в серии наблюдений дополнительных станций, дававших возможность уточнить распределение гидрологических характеристик водной толщи залива. Эти станции на рис. 2 обозначены индексом «а».

Таблица 2

Метрологические характеристики автономного CTD-зонда ASTD102 (JFE Advantech Co. Ltd., Япония)

Table 2

Metrological characteristics of ASTD102 autonomous profiler (JFE Advantech Co. Ltd., Japan)

Характеристика	Диапазон	Точность	Разрешение	Инерционность, с
Температура, °С	-5 ÷ +40	0,01	0,001	0,2
Электропроводность, мСм/см	0 ÷ 65	0,01	0,001	0,2
Давление, дбар	0 ÷ 1000	0,3	0,02	0,2
Соленость, епс	2 ÷ 40	0,02		
Мутность, NTU*	0 ÷ 1000	2 %	0,03	0,2
Хлорофилл, мг/м ³	0 ÷ 400	1 %	0,01	0,2
Кислород, мг/л	0 ÷ 20	0,4	0,001	1,0

* Условная единица мутности, 1 NTU = 1 мг/л (каолин).

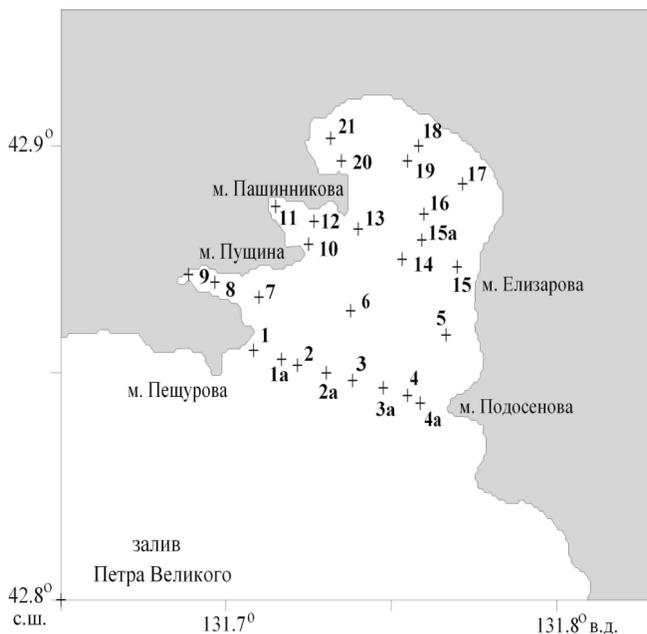


Рис. 2. Залив Восток. Схема гидрологических станций, выполненных 15 октября 2020 г.
Fig. 2. Scheme of oceanographic stations in the Vostok Bay on October 15, 2020

Гидрохимический анализ проб проводили в день отбора в трех повторностях. БПК₅ определяли с помощью метода Винклера. Количество растворенного минерального и органического фосфора устанавливали фотометрически по методу Морфи–Райли [Методы..., 1988; Руководство..., 2003]. Для измерения параметров водной толщи использовали автономный профилограф (зонд) ASTD102 (JFE Advantech Co. Ltd., Япония), который позволяет с разрешением 10 Гц определять температуру, давление, соленость, мутность, а также концентрации хлорофилла *a* и растворенного кислорода. Точность

определения этих параметров, а также другие метрологические характеристики зонда ASTD102, заявленные изготовителем, представлены в табл. 2. По результатам первичной обработки STD-данных, выполненной с применением оригинальных программных продуктов [Лазарюк, Кошелева, 2014]*, получены ряды параметров воды с шагом по глубине (z) 0,5 м, оптимальным для последующего анализа.

Отбор проб на микробиологический анализ производили дважды — в июле 2020 г. и в мае 2021 г. — из подповерхностного слоя (10–20 см) в стерильные пластиковые емкости и транспортировали для анализа в лабораторию согласно ГОСТ, 31861-12. Пробы анализировали в трех повторностях с соблюдением сроков хранения проб по ГОСТ 31942-12 и ГОСТ 31861-12. Для оценки качества поверхностных вод зал. Восток с помощью методов микробной индикации определяли следующие эколого-трофические группы микроорганизмов (МО): колониеобразующие гетеротрофные микроорганизмы (КГМ), углеводородокисляющие (Н — нефтеустойчивые, ДТ — устойчивые к дизельному топливу), фенолрезистентные (Ф), а также бактерии группы кишечной палочки (БГКП) и металл-резистентные бактерии (МР).

Анализ общей численности КГМ проводили на среде СММ (среда для морских микроорганизмов) с добавлением 1,5 % агара [Yochimizu, Kimura, 1976; Наливайко, 2006]. Количество олиготрофов в 1 мл воды находили тем же методом на твердой модифицированной для морских микроорганизмов среде Миллса [Ильинский и др., 2010]. Наиболее вероятное количество бактерий отдельных физиологических групп (углеводородокисляющих, фенолоксиляющих) оценивали на основе метода десятикратных разведений с использованием элективных сред. В качестве основы для приготовления элективных сред применяли дрожжевой экстракт (0,005 %) с минеральными солями, куда добавляли нефть, дизельное топливо или фенол в конечной концентрации 0,1 % как единственный источник углерода для развития бактерий [Руководство..., 1980]. Количество форм МР в сообществе гетеротрофных культивируемых МО определяли чашечным методом, используя мясопептонный агар (МПА) с добавками солей металлов в концентрациях, ингибирующих рост чувствительных форм бактерий. В качестве добавок использовали хлориды металлов — Zn, Cu, Cd, Ni, Pb [Димитриева, 1999; Безвербная, 2002; Димитриева, Безвербная, 2002]. Проверка на резистентность осуществлялась для каждой токсичной добавки (поэлементно) для всех отобранных проб (в трех повторностях). БГКП обнаруживали с использованием селективной среды Эндо. Определяли каталазоположительные, оксидазоотрицательные грамм-отрицательные бактерии [Руководство..., 1980]. Все полученные цифровые данные обрабатывали общепринятыми статистическими методами, представляя их как средние арифметические со стандартным отклонением.

Результаты и их обсуждение

Придавая большое значение муссонности климата как средообразующего фактора, рассмотрим результаты в следующей очередности: осень, весна и лето.

Гидрологический контроль. В октябре 2020 г. температура поверхностной воды изменялась от 14,1 до 15,4 °С с локальными максимумами в восточном секторе залива и в бухте Гайдамак (табл. 3, рис. 3). Ее соленость находилась в диапазоне от 32,5 до 33,1 епс, с наименьшими значениями в бухте Средней и в вершине залива, испытывающей влияние речного стока. Распределение хлорофилла *a* характеризовалось монотонностью (0,6–1,5 мкг/дм³) с незначительным повышением в районе бухты Гайдамак и вершине залива, а распределение растворенного кислорода носило концентрический характер с максимумом 8,4 мг/л в центре и понижением до 7,6 мг/л в прибрежных зонах.

* Лазарюк А.Ю., Кошелева А.В. Свидетельство № 2014619779 о государственной регистрации программы для ЭВМ «Коррекция данных глубоководных гидрологических наблюдений STD-зондов (STD-data_Processing)» // Бюл. Программы для ЭВМ. Базы данных. Топологии интегральных микросхем, 2014. Т. 96, № 10.

Таблица 3

Гидрологические характеристики, измеренные профилографом ASTD102 на горизонтах отбора проб, 15 октября 2020 г.

Table 3

Oceanographic parameters measured by ASTD102 profiler at the depths of sampling on October 15, 2020

№ станции	Z, м	T, °C	S, епс	Chl, мкг/дм ³	O ₂ , мг/л	Z, м	T, °C	S, епс	Chl, мкг/дм ³	O ₂ , мг/л
1	0,5	15,0	33,0	1,5	7,9	17,5	15,2	33,4	1,2	7,3
2	0,5	15,1	33,0	0,9	8,0	24,5	15,1	33,4	1,2	7,5
3	0,5	14,8	32,8	0,7	8,1	20,5	15,2	33,4	0,9	7,3
4	0,5	15,0	32,9	0,8	8,0	15,0	15,5	33,3	0,8	7,5
5	0,5	15,1	33,0	0,9	7,9	10,0	15,0	33,0	2,0	7,8
7	0,5	15,2	33,0	1,3	8,0	19,5	15,1	33,4	1,4	6,7
8	0,5	15,4	33,1	1,4	7,6	13,5	15,2	33,2	2,5	7,2
9	0,5	15,3	33,0	1,2	6,8	5,5	15,1	33,1	2,6	7,1
10	0,5	<i>14,1</i>	32,5	<i>0,6</i>	8,4	16,0	<i>14,7</i>	33,0	1,5	7,6
11	0,5	14,6	32,8	0,6	7,9					
12	0,5	14,3	32,6	0,6	8,2	9,0	15,2	33,0	2,4	7,8
13	0,5	14,5	32,6	0,7	8,2	16,0	15,4	33,3	1,7	7,1
14	0,5	15,1	32,9	0,6	8,2	17,0	15,5	33,4	1,7	7,3
15	0,5	15,1	32,9	0,9	8,0	7,0	15,6	33,2	2,3	7,5
15a	0,5	15,2	32,9	1,0	8,1	15,5	15,6	33,3	1,7	7,3
16	0,5	15,2	32,9	1,2	7,9	14,0	15,6	33,3	2,3	7,3
17	0,5	15,5	33,0	1,1	7,8	6,0	15,4	33,0	2,0	7,9
18	0,5	14,8	32,3	0,7	8,2	4,0	14,9	32,4	1,0	8,1
19	0,5	15,1	32,8	1,4	8,2	10,0	15,5	33,0	3,1	7,7
20	0,5	15,3	32,9	1,0	7,9	7,5	15,7	33,1	4,3	7,7
21	0,5	14,5	32,3	0,7	8,1	5,5	15,3	33,0	1,4	7,8

Примечание. В данной и последующих таблицах полужирным шрифтом выделены наибольшие значения показателей, курсивом — наименьшие.

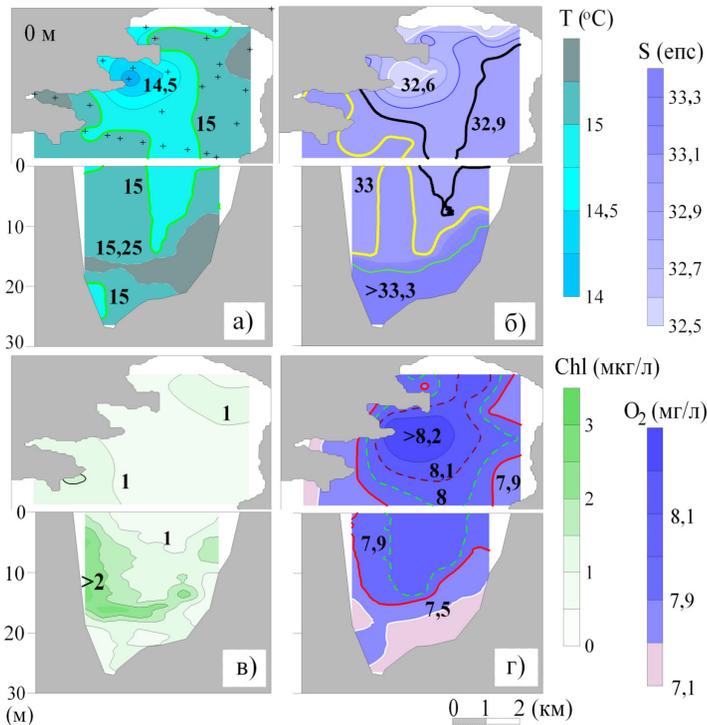


Рис. 3. Температура, T (а), соленость, S (б), концентрация хлорофилла a , Chl (в) и содержание растворенного в воде кислорода, O_2 (г) в поверхностном слое вод зал. Восток и в его толще на выходном разрезе 15 октября 2020 г.

Fig. 3. Temperature (T , а), salinity (S , б), chlorophyll a concentration (Chl , в), and dissolved oxygen content (O_2 , г) at the sea surface and thickness of the upper layer at the outlet section in Vostok Bay on October 15, 2020

В толще воды на выходе из залива температура варьировала в том же диапазоне с выраженным максимумом (15,5 °С) в придонном слое юго-восточного сектора акватории, обусловленном затоком относительно теплых соленых прилегающих вод зал. Петра Великого (рис. 3, а); значения солености в придонных слоях достигали 33,4 епс, при этом ее градиентный слой располагался на горизонтах от 7 до 10 м в восточном секторе, понижаясь до 15–18 м к центру и западу входного разреза. Соленость в поверхностном слое имела локальный минимум (32,8 епс) со смещением на восток относительно центра, которое, по-видимому, было сформировано выходным потоком, а западнее от центра наблюдалось компенсирующее движение вод со значениями солености до 33 епс (рис. 3, б). Вертикальное распределение хлорофилла *a* подчеркивает описанную динамику потоков на внешней границе зал. Восток: минимальные значения его концентраций от 0,5 до 1,5 мкг/дм³ наблюдались восточнее центра и соответствовали выходному потоку, максимальные (до 3 мкг/дм³) располагались западнее (рис. 3, в). Вертикальное распределение растворенного кислорода на входном разрезе также отражает особенности расслоения водной толщи, отмеченные при анализе других характеристик: если воды выходного потока отличались повышенными концентрациями O₂ (до 8,1 мг/л), то в затекающих с востока водах его содержание уменьшалось от 7,9 мг/л в поверхностном слое до 7,3 мг/л у дна (рис. 3, г).

В мае 2021 г. на поверхности наблюдался заметный прогрев воды (до 13,2 °С) на мелководье в вершине залива, где соленость была наименьшей (до 27 епс) из-за опреснения речным стоком (табл. 4, рис. 4). При этом такая контрастность в распределении солености быстро исчезала с глубиной и уже на горизонте 2 м повышалась до 30–31 епс, а температура снижалась до 10–11 °С (рис. 5). На выходе из залива в поверхностном слое отмечались наименьшие значения температуры (менее 11 °С)

Таблица 4

Гидрологические характеристики, измеренные профилографом ASTD102 на горизонтах отбора проб, 18 мая 2021 г.

Table 4

Oceanographic parameters measured by ASTD102 profiler at the depths of sampling on May 18, 2021

№ станции	Z, м	T, °C	S, епс	Chl, мкг/дм ³	O ₂ , мг/л	Z, м	T, °C	S, епс	Chl, мкг/дм ³	O ₂ , мг/л
1	0,5	11,4	27,0	0,6	9,2	16,0	4,4	33,5	0,8	9,9
2	0,5	11,1	30,5	0,4	9,4	24,5	4,2	33,6	0,7	10,2
3	0,5	11,1	30,7	0,5	9,5	20,5	4,9	33,5	1,1	10,4
4	0,5	10,9	31,7	0,4	9,5	15,0	5,5	33,4	1,0	10,3
5	0,5	10,7	31,7	0,5	9,8	4,5	8,4	32,7	0,6	10,4
6	0,5	12,1	29,2	0,7	9,3	20,0	5,0	33,5	1,0	10,1
7	0,5	12,3	28,1	0,5	9,2	8,0	6,8	33,1	1,3	10,4
8	0,5	11,7	28,2	0,5	9,3	13,5	6,3	33,3	1,7	9,0
9	0,5	12,6	28,1	0,5	9,3	5,5	6,8	33,2	1,1	9,6
10	0,5	11,5	29,9	0,5	9,6	17,0	5,6	33,6	1,4	8,2
11	0,5	12,5	29,0	0,5	9,4	2,0	11,4	30,3	0,8	10,0
12	0,5	11,9	29,3	0,6	9,4	10,0	6,5	33,4	2,2	9,7
13	0,5	12,3	28,9	0,5	9,5	16,0	5,3	33,5	1,2	9,3
14	0,5	12,5	29,7	0,4	9,5	17,0	5,4	33,4	1,1	10,3
15	0,5	12,2	31,2	0,5	9,5	4,0	9,9	32,1	0,5	10,5
16	0,5	12,2	29,9	0,4	9,6	14,0	5,6	33,4	1,3	10,3
17	0,5	13,0	30,1	0,5	9,3	1,5	13,0	30,1	0,6	9,3
18	0,5	13,2	28,9	0,5	9,3	7,5	6,9	33,1	1,0	9,4
19	0,5	12,0	30,2	0,4	9,5	10,0	6,4	33,3	0,9	9,3
20	0,5	10,4	31,9	0,4	10,2	9,0	6,6	33,2	1,1	9,0
21	0,5	13,9	27,8	0,6	9,9	4,0	8,0	33,0	0,8	9,5

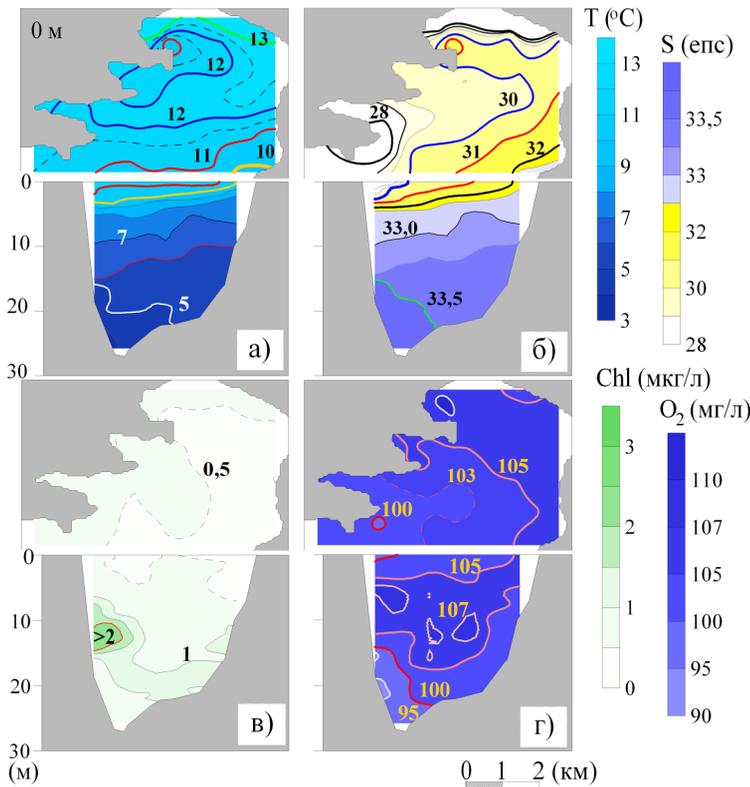


Рис. 4. Температура, T (а), соленость, S (б), концентрация хлорофилла a , Chl (в) и содержание растворенного в воде кислорода, O_2 (г) в поверхностном слое вод залива и в его толще на выходном разрезе 18 мая 2021 г.

Fig. 4. Temperature (T , а), salinity (S , б), chlorophyll a concentration (Chl , в), and dissolved oxygen content (O_2 , г) at the sea surface and thickness of the upper layer at the outlet section in Vostok Bay on May 18, 2021

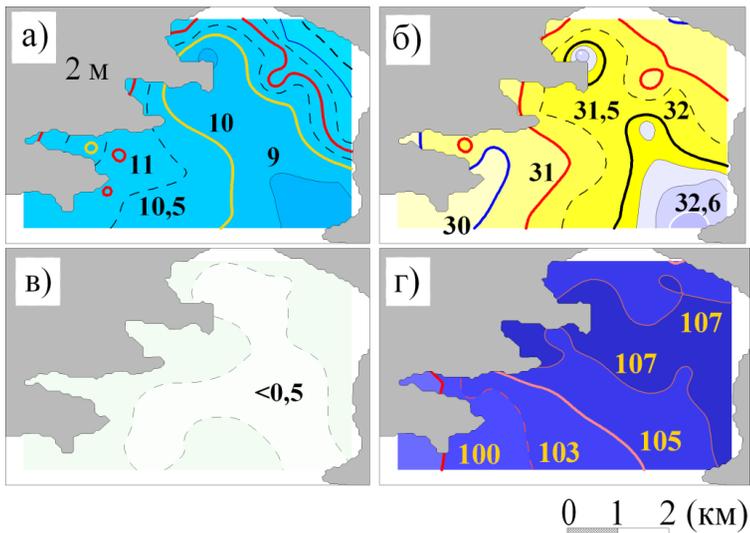


Рис. 5. Температура, T (а), соленость, S (б), концентрация хлорофилла a , Chl (в) и содержание растворенного в воде кислорода, O_2 (г) на горизонте 2 м в зал. Восток 18 мая 2021 г.

Fig. 5. Spatial distribution of temperature (T , а), salinity (S , б), chlorophyll a concentration (Chl , в), and dissolved oxygen content (O_2 , г) at the depth of 2 m in Vostok Bay on May 18, 2021

и максимальные величины солености (до 32 eps), соответствующие прилегающим водам зал. Петра Великого. Присутствие в юго-восточном секторе залива на изобате 2 м пятна относительно холодной (9 °C) и соленой (32,4 eps) воды, по-видимому, обусловлено эффектом прибрежного апвеллинга, вызванного воздействием юго-восточного ветра [https://rp5.ru/Архив_погоды_во_Владивостоке; Гайко, 2017]. Наличие опреснения в двухметровой толще западного сектора, включая бухту Гайдамак, позволяет предполагать эффект нагона, обусловленного ветром этого же направления. Распределение концентраций хлорофилла a в поверхностном слое характеризовалось слабыми контрастами и минимальными значениями (от 0,4 до 0,7 мг/дм³), хотя воды залива имели достаточно высокое насыщение кислородом (до 105 %), что, скорее

всего, обусловлено активным развитием макрофитов [Христофорова и др., 2005; Галышева, 2010].

Следует отметить относительную однородность термохалинных характеристик в толще воды вдоль выходного разреза на горизонтах ниже 10–12 м, достигающих у дна предельных значений в 4,4 °С и 33,6 епс. Для вертикального распределения хлорофилла *a*, как осенью, так и весной, его наибольшая концентрация (до 2,2 мкг/дм³) наблюдалась в западном секторе залива. В то же время насыщение кислородом водной толщи на выходном разрезе весной было выше, чем осенью 2020 г., — 95–107 % против 82–92 %.

В июле 2020 г. температура в поверхностном слое вод достигала 20,7 °С на мелководье в вершине залива, где соленость имела пониженные значения до 28,8 епс из-за опреснения стоком вод из Волчанецкой протоки и р. Литовка (табл. 5, рис. 6). Однако минимум солености (25,7 епс) наблюдался на станции 1 в районе входного западного мыса, причина этого явления пока не установлена. В то же время на этой станции в поверхностном слое зафиксировано как повышенное значение хлорофилла *a* (до 2,2 мкг/дм³), так и пониженная концентрация кислорода (до 8,1 мг/л), что, возможно, вызвано высоким показателем температуры (19,63 °С).

Таблица 5

Гидрологические характеристики, измеренные профилографом ASTD102 на горизонтах отбора проб, 17–19 июля 2020 г.

Table 5

Oceanographic parameters measured by ASTD102 profiler at the depths of sampling on July 17–19, 2020

№ станции	Z, м	T, °С	S, епс	Chl, мкг/дм ³	O ₂ , мг/л	Z, м	T, °С	S, епс	Chl, мкг/дм ³	O ₂ , мг/л
1	0,5	19,6	25,7	2,3	8,1	8,0	15,0	32,2	1,5	7,3
2	0,5	19,3	31,0	0,8	8,2	29,0	<i>10,1</i>	32,8	1,2	6,7
3	0,5	19,2	31,2	0,8	8,2	21,5	11,3	32,7	1,8	7,8
4	0,5	18,5	31,8	0,8	8,2	15,5	13,0	32,6	<i>1,0</i>	8,5
7	0,5	20,1	29,4	0,9	8,2	17,0	12,1	32,5	1,3	7,2
8	0,5	19,5	30,0	0,9	8,2	8,0	13,6	32,4	2,0	7,0
9	0,5	19,3	30,1	1,2	8,3	7,0	13,7	32,4	1,9	7,2
10	0,5	20,1	29,8	0,7	8,2	9,0	14,0	32,4	2,5	7,6
11	0,5	19,9	30,3	0,7	8,2	2,0	17,9	<i>31,7</i>	<i>1,0</i>	8,1
12	0,5	20,0	30,5	0,7	8,1	5,0	15,6	32,3	2,9	8,4
13	0,5	20,7	29,8	0,8	8,3	15,0	12,7	32,5	1,3	4,7
15	0,5	19,2	31,3	0,8	8,3	6,0	16,8	32,5	1,3	8,6
16	0,5	19,6	30,9	1,0	8,2	13,0	13,2	32,5	2,2	7,9
17	0,5	19,9	30,7	1,0	8,3	5,0	16,6	32,2	1,9	8,3
18	0,5	20,7	28,8	1,6	8,3	5,5	16,3	32,3	1,5	8,2
20	0,5	19,7	30,9	1,1	8,4	8,0	15,0	32,2	2,4	7,7
21	0,5	20,2	29,7	0,9	8,1	6,0	15,7	32,2	2,4	7,7

В придонном слое залива на фоне изменения глубин наблюдались значительные колебания как температуры, так и концентраций кислорода: от 10,1 °С и 6,7 мг/л на станции 2 (глубина 29 м) до 17,9 °С и 8,1 мг/л на станции 11 (глубина 2 м) (табл. 5). При этом наибольшие концентрации кислорода отмечены в восточном секторе залива, вплоть до предустья р. Литовка (от 7,9 до 8,6 мг/л), что, возможно, вызвано притоком холодных соленых вод из зал. Петра Великого, а также развитием макрофитов [Галышева, Христофорова, 2007]. Здесь необходимо отметить, что повышенные значения в распределении концентраций хлорофилла *a* выявлены нами как в придонных слоях мелководной северной кутовой части, где они возрастали до 2,4 мкг/дм³, так и в промежуточных слоях в глубоководной части залива и бухтах Средняя и Гайдамак (от 2 до 3 мкг/дм³).

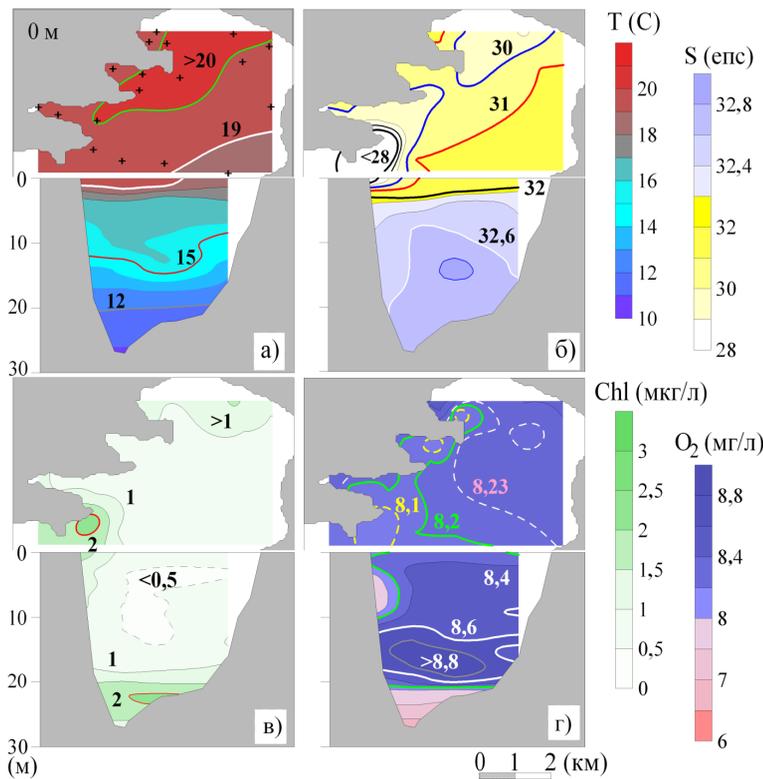


Рис. 6. Температура, T (а), соленость, S (б), концентрация хлорофилла a , Chl (в) и содержание растворенного в воде кислорода, O_2 (г) в поверхностном слое вод залива и в его толще на выходном разрезе 17–19 июля 2020 г.

Fig. 6. Temperature (T , а), salinity (S , б), chlorophyll a concentration (Chl , в), and dissolved oxygen content (O_2 , г) at the sea surface and thickness of the upper layer at the outlet section in Vostok Bay on July 17–19, 2020

Суммируя результаты весенней и летней съемок, отражающих влияние летнего муссона, отметим характерное распределение контролируемых параметров, соответствующее циклоническому круговороту (против часовой стрелки от восточного берега к центру и западу).

Гидрохимический контроль. В целом загрязнение вод залива в анализируемые сезоны легко окисляющимся органическим веществом по показателю БПК₅/BOD₅ было невелико.

Согласно результатам осенней съемки в октябре 2020 г. его значения в большинстве проб не превышали 1 мг/л, за исключением станций в бухте Гайдамак, где на поверхности и у дна они составляли соответственно 1,19 и 1,09 мг/л (рис. 7). Интересно, что к этому же уровню приблизилось значение из придонной пробы со станции 4 у мыса Подосенова.

В мае 2021 г. значения БПК₅ были выше, варьируя от 1 до 2 мг/л и более (рис. 8). В пробах из бухт Гайдамак и Средняя они превосходили ПДК для рыбохозяйственных водоемов (2,1 мг/л). Очевидно, это результат сезонного проявления повышенной активности биоты (выделение метаболитов), а также воздействия других факторов: природных (усиление терригенного и речного стока) и антропогенных (поступление сточных вод).

Летом, в июле, в поверхностном слое зал. Восток распределение органического вещества было относительно равномерным, значения варьировали на уровне 1,0–1,5 мг/л (рис. 9), кроме выходного разреза, где содержание растворенной органики оказалось существенно ниже — 0,5–0,6 мг/л, что, несомненно, свидетельствует о влиянии вод открытой части зал. Петра Великого. В придонном слое значения варьировали сильнее (рис. 9), с максимумами в бухте Средней (1,97 мг/л) и у устья р. Волчанка (1,68 мг/л). При этом ни одно из значений не превысило ПДК.

Выявленный при анализе термохалинных характеристик циклонический круговорот в весенне-летний период на распределении значений БПК₅ не проявился. По-видимому, преобладание биоты на мелководье залива собственно и формирует повышенные концентрации метаболитов по его периферии.

Рис. 7. Распределение показателей БПК₅ (а, б), концентраций органической формы фосфора P_{org} (в, г), отношения органической и минеральной форм фосфатов P_{org}/P_{min} (д, е) в поверхностном (а, в, д) и придонном (б, г, е) слоях зал. Восток 15 октября 2020 г.

Fig. 7. Spatial distribution of BOD₅ (а, б), concentrations of organic phosphorus (P_{org}, в, г), and organic/mineral phosphorus ratio (P_{org}/P_{min}, д, е) at the sea surface (а, в, д) and bottom (б, г, е) in Vostok Bay on October 15, 2020

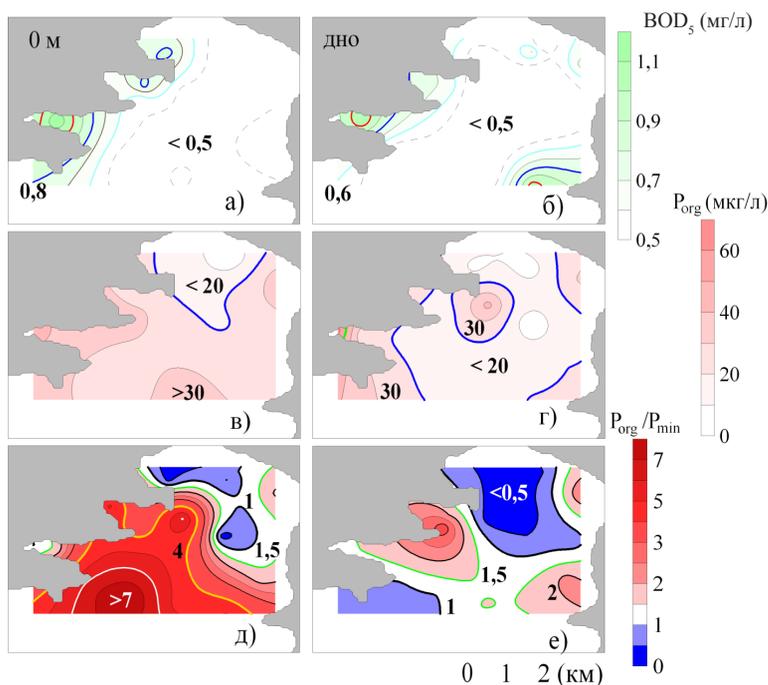
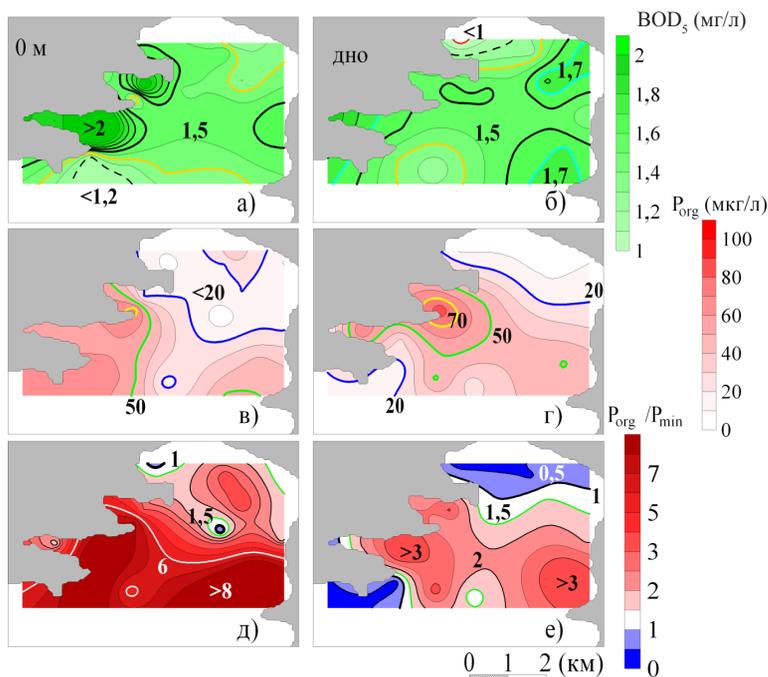


Рис. 8. Распределение показателей БПК₅ (а, б), концентраций органической формы фосфора P_{org} (в, г), отношения органической и минеральной форм фосфатов P_{org}/P_{min} (д, е) в поверхностном (а, в, д) и придонном (б, г, е) слоях зал. Восток 18 мая 2021 г.

Fig. 8. Spatial distribution of BOD₅ (а, б), concentrations of organic phosphorus (P_{org}, в, г), and organic/mineral phosphorus ratio (P_{org}/P_{min}, д, е) at the sea surface (а, в, д) and bottom (б, г, е) in Vostok Bay on May 18, 2021



Представление об активности гидробионтов позволяет получить не только распределения БПК₅, но и анализ содержания фосфора в воде, прежде всего его органической составляющей (P_{org}). Значения этого параметра в осенних пробах находились в диапазонах 5–40 мкг/л у дна и 5–60 мкг/л на поверхности (см. рис. 7, в, г). В начале северного муссона на фоне отмирания макрофитов и угасания активности беспозвоночных столь высокое количество P_{org}, по-видимому, вызвано сезонным цветением фитопланктона. При этом в местах его высокой численности отношение органического фосфора к минеральному (P_{org} : P_{min}) достигало 8 : 1 (рис. 7, д). У дна в то же время преобладала минеральная форма фосфора 1 : 3 (рис. 7, е).

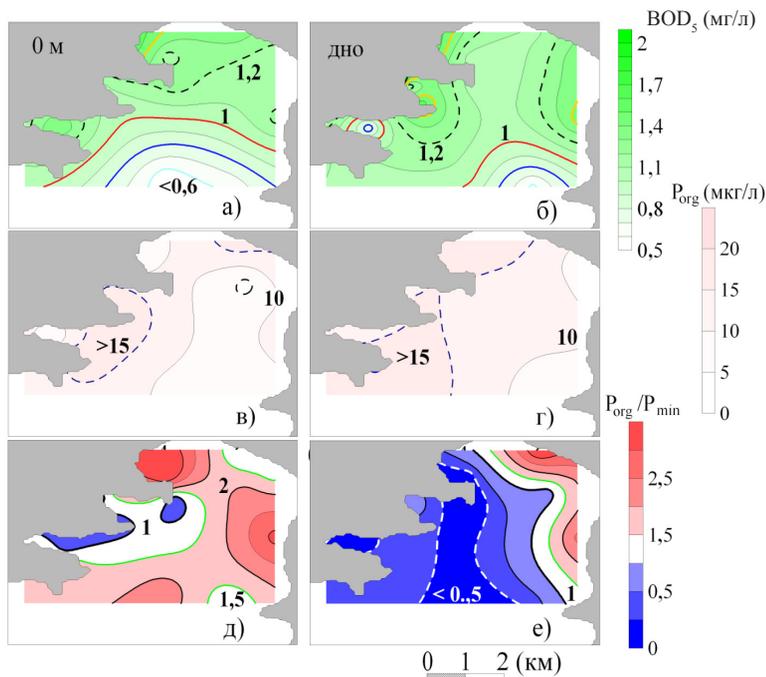


Рис. 9. Распределение показателей БПК₅ (а, б), концентраций органической формы фосфора P_{org} (в, г), отношения органической и минеральной форм фосфатов P_{org}/P_{min} (д, е) в поверхностном (а, в, д) и придонном (б, г, е) слоях зал. Восток 17–19 июля 2020 г.

Fig. 9. Spatial distribution of BOD_5 (а, б), concentrations of organic phosphorus (P_{org} , в, г), and organic/mineral phosphorus ratio (P_{org}/P_{min} , д, е) at the sea surface (а, в, д) and bottom (б, г, е) in Vostok Bay on July 17–19, 2020

Весенний период характеризуется высокой активностью всех гидробионтов, что проявляется в показателях их жизнедеятельности. Вслед за БПК₅ наблюдались повышенные уровни P_{org} не только в поверхностном слое, но и у дна — соответственно до 75 и 88 мкг/л (рис. 8, в, г). Усиление жизнедеятельности организмов отражалось и на соотношении форм фосфора, которое на поверхности достигало 12 : 1, а у дна было втрое меньше, — 4 : 1 (рис. 8, д, е).

Летом наблюдались примерно равные диапазоны изменчивости P_{org} (5–20 мкг/л) на горизонтах отбора проб (рис. 9, в, г). На поверхности эта форма фосфора доминировала над P_{min} в 1,5–2,0 раза (рис. 9, д). В то же время у дна их соотношение было обратным — 1:10 ($P_{org} : P_{min}$) и более (рис. 9, е), что свидетельствует о развитии деструктивных процессов. Так, максимум $P_{min} > 100$ мкг/л зафиксирован у мыса Пашинникова, на восточном же побережье залива его величина была минимальной (до 5 мкг/л). Такая картина, очевидно, обусловлена переносом органического вещества из мелководных районов продуцирования (вершина залива), развитием деструктивных процессов и затоком свежих вод с юго-востока, вызванных собственным динамическим режимом акватории.

Микробиологический контроль. Общее представление о чистоте вод дают данные о содержании гетеротрофов, потребляющих растворенное органическое вещество. Их численность в летних пробах 2020 г. была довольно высокой, находясь в основном на уровне 10^3 – 10^4 КОЕ/мл, с максимумом в предустье р. Волчанки — 10^5 КОЕ/мл (табл. 6, рис. 10, а). Столь высокое содержание гетеротрофов, несомненно, связано с распространением хозяйственно-бытовых стоков от многочисленных источников, расположенных на побережье зал. Восток. Весной 2021 г. количественные показатели КГМ были ниже на порядок величин, свидетельствуя об олигосапробности вод в момент опробования. Ожидаемым исключением являлся кут бухты Гайдамак, где численность гетеротрофов достигала $1,2 \cdot 10^4$ КОЕ/мл (табл. 6, рис. 10, в).

Среди пула гетеротрофов выделяются бактерии группы кишечной палочки, которые в летних пробах выявлялись на всех прибрежных станциях с концентрациями от 10 до 10^2 КОЕ/мл и не обнаруживались в центре и на выходе из залива (рис. 10, б). При этом среди БГКП бактерии *E. coli* выявлены в бухтах Гайдамак и Средняя в количестве до 10^2 КОЕ/мл, что свидетельствует о таком биологическом загрязнении,

Численность колониобразующих гетеротрофных микроорганизмов (КГМ) и бактерий группы кишечной палочки (БГКП) в поверхностных водах зал. Восток (2020–2021 гг.)

Table 6

Number of colony-forming heterotrophic microorganisms (CGM) and *Escherichia coli* group bacteria (ECB) in the surface waters of Vostok Bay (2020–2021)

№, название станции	Июль 2020		Май 2021	
	КГМ	БГКП/ <i>E. coli</i>	КГМ	БГКП/ <i>E. coli</i>
1 — мыс Пещурова	–	–	$(9,8 \pm 0,7) \cdot 10^2$	$(1,3 \pm 0,6) \cdot 10^3 / (2,0 \pm 1,0) \cdot 10^2$
2 — зал. Восток (центральная часть)	$(8,5 \pm 0,4) \cdot 10^3$	0	$(2,2 \pm 1,3) \cdot 10^2$	0
4 — мыс Подосенова	–	–	$(3,7 \pm 1,1) \cdot 10^2$	0
5 — бухта Антарес (оз. Лебединое)	–	–	$(6,2 \pm 0,6) \cdot 10^2$	0
7а — мыс Чайковского	$(3,0 \pm 0,3) \cdot 10^3$	$(4,0 \pm 1,0) \cdot 10$	–	–
7 — выход из бухты Гайдамак	–	–	$(5,2 \pm 0,7) \cdot 10^3$	$(5,6 \pm 0,8) \cdot 10^2 / (1,6 \pm 0,5) \cdot 10^2$
9 — бухта Гайдамак (кут)	$(2,0 \pm 0,4) \cdot 10^3$	$(3,5 \pm 0,5) \cdot 10^2 / (1,1 \pm 0,6) \cdot 10^2$	$(1,2 \pm 0,5) \cdot 10^4$	$(4,6 \pm 1,5) \cdot 10^2 / (2,1 \pm 0,3) \cdot 10^2$
11 — бухта Средняя (кут)	–	–	$(1,3 \pm 0,8) \cdot 10^3$	$1,5 \pm 0,7 \cdot 10^2$
12 — бухта Средняя (1-я Прибойная)	$(2,3 \pm 0,7) \cdot 10^4$	$(2,8 \pm 0,2) \cdot 10^2 / (4,1 \pm 0,8) \cdot 10$	$(1,1 \pm 0,8) \cdot 10^2$	$(2,0 \pm 1,0) \cdot 10^2 / (1,5 \pm 0,3) \cdot 10^2$
13 — мыс Пашишниковая	–	–	$(4,5 \pm 1,4) \cdot 10^2$	0
14 — центр зал. Восток	$(2,7 \pm 1,3) \cdot 10^4$	0	$(5,4 \pm 0,7) \cdot 10^2$	0
15 — мыс Елизарова	–	–	$(4,1 \pm 0,3) \cdot 10^2$	0
17 — бухта Литовка	$(1,0 \pm 0,7) \cdot 10^3$	$(2,6 \pm 0,6) \cdot 10$	–	–
17а — устье р. Литовка	$(6,5 \pm 1,1) \cdot 10^3$	$(7,0 \pm 0,8) \cdot 10$	$(2,5 \pm 1,2) \cdot 10^2$	0
18 — Волчанецкая протока	$(7,0 \pm 2,8) \cdot 10^3$	$(1,0 \pm 1,0) \cdot 10$	$(4,5 \pm 0,3) \cdot 10^2$	$(1,6 \pm 1,1) \cdot 10^2$
20 — МБС «Восток»	–	–	$(1,9 \pm 0,7) \cdot 10^2$	0
20а — бухта Тихая Заводь	$(5,4 \pm 0,9) \cdot 10^4$	$(8,9 \pm 0,2) \cdot 10$	–	–
21 — предустье р. Волчанка	$(1,3 \pm 0,8) \cdot 10^5$	$(2,1 \pm 0,2) \cdot 10$	$(4,5 \pm 0,9) \cdot 10^2$	0

Примечание. Здесь и далее прочерк означает отсутствие отбора проб.

как фекальные стоки. Весной 2021 г. наблюдалась аналогичная лету картина с распространением *E. coli*, к которой добавилась станция мыса Пещурова (не обследовалась летом 2020 г.), расположенная южнее бухты Гайдамак и находящегося на входе в нее рыбоконсервного цеха. В этот период на северных станциях залива бактерии группы кишечной палочки не фиксировались (рис. 10, г), что подтверждает отсутствие биологического загрязнения — фекальных стоков.

Анализ содержания металл-резистентных микроорганизмов позволил оценить уровень техногенного пресса на зал. Восток (табл. 7). Микробная индикация на 9 из 10 станций наблюдения в летний сезон 2020 г. выявила никелевое загрязнение поверхностных вод, сопутствующее сжиганию углеводородного топлива. При этом максимальная численность никель-резистентных МО (до 10^3 КОЕ/мл) фиксировалась в северной кутовой части залива. Техногенное и антропогенное загрязнение, индицируемое по Cu- и Zn-резистентным МО, выявлялось на всех северных станциях и в бухте Гайдамак. Индикаторы сугубо техногенного загрязнения Cd- и Pb-резистентные

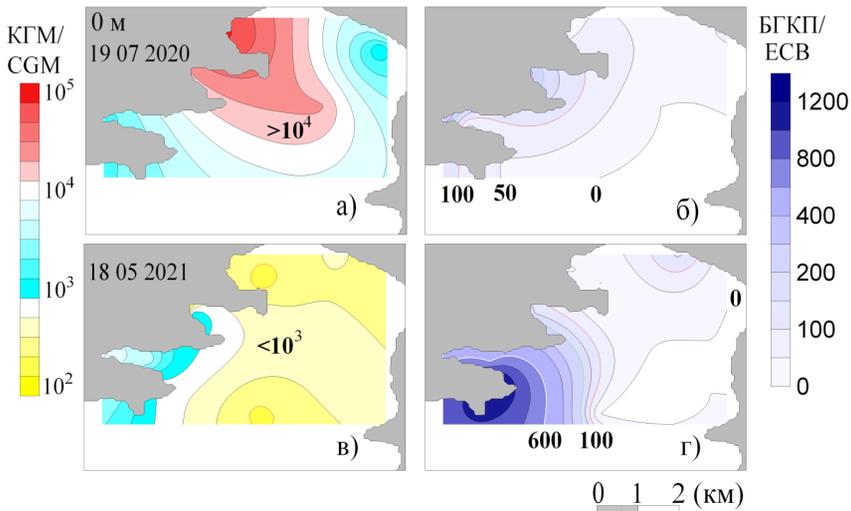


Рис. 10. Численность колониобразующих гетеротрофных микроорганизмов, КГМ (а) и бактерий группы кишечной палочки, БГКП (б) в поверхностных водах зал. Восток 19 июля 2020 г., а также их значения (в, г) в пробах 18 мая 2021 г.

Fig. 10. Number of colony-forming heterotrophic microorganisms (CGM) (а, в) and *Escherichia coli* group bacteria (ECB, б, г) in the surface waters of Vostok Bay on July 19, 2020 (а, б) and May 18, 2021 (в, г)

Таблица 7

Численность металл-резистентных микроорганизмов в поверхностных водах зал. Восток (2020–2021 гг.)

Table 7

Number of metal-resistant microorganisms in the surface waters of Vostok Bay (2020–2021)

№ стан-ции	Эколого-трофические группы микроорганизмов (КОЕ/мл)								
	Июль 2020					Май 2021			
	Cu	Ni	Zn	Pb	Cd	Cu	Ni	Zn	Pb
1	–	–	–	–	–	(2,0±0,1)·10	(7,0±0,4)·10	(3,0±0,3)·10	0
2	0	(3,0±1,1)·10 ²	0	0	0	0	0	0	0
4	–	–	–	–	–	0	(7,0±0,2)·10	0	0
5	–	–	–	–	–	(1,0±0,2)·10	0	0	0
7	–	–	–	–	–	(2,5±0,7)·10	(3,5±0,5)·10 ²	(9,5±0,7)·10	0
7a	(2,4±0,2)·10 ²	(1,5±0,4)·10 ²	(1,5±0,4)·10³	(1,3±0,4)·10²	0	–	–	–	–
9	(8,8±0,3)·10³	(2,3±0,5)·10	(2,0±0,6)·10 ²	(4,8±0,5)·10²	0	(1,5±0,7)·10 ²	(1,5±0,4)·10 ²	(1,5±0,5)·10 ²	0
11	–	–	–	–	–	0	(3,5±1,3)·10 ²	(2,0±0,6)·10	0
12	0	0	0	(7,5±0,7)·10	0	0	(3,3±0,7)·10	(1,2±0,4)·10 ²	(1,0±0,2)·10
13	–	–	–	–	–	0	(1,2±1,1)·10 ²	(2,5±1,1)·10 ²	0
14	0	(2,5±0,7)·10 ²	0	(4,5±0,1)·10	0	(2,5±0,5)·10	(1,8±1,1)·10 ²	0	(1,5±0,5)·10
15	–	–	–	–	–	0	(1,5±0,7)·10 ²	(2,0±0,7)·10	0
17	0	(2,2±0,2)·10	0	(4,0±0,5)·10	0	–	–	–	–
17a	(4,5±0,7)·10	(1,5±1,1)·10 ²	(3,3±0,5)·10 ²	0	0	0	0	0	0
18	(9,6±0,3)·10³	(1,7±0,6)·10³	(7,8±0,2)·10³	0	(1,6±0,5)·10	0	(4,6±1,2)·10	(1,0±0,2)·10	0
20	–	–	–	–	–	0	0	0	0
20a	(5,9±0,6)·10³	(8,8±0,4)·10 ²	(5,3±0,4)·10³	0	0	–	–	–	–
21	(2,6±0,5)·10³	(2,6±1,1)·10³	(1,4±0,7)·10³	0	(1,3±0,5)·10	0	(1,0±0,7)·10 ²	0	0

МО отмечались преимущественно соответственно на севере залива и его юго-западе. Весеннее опробование как залива в целом, так и его вершины показало меньшее содержание металл-резистентных МО.

Нефтеустойчивые МО (табл. 8) обнаруживались как летом, так и весной повсеместно, но их численность различалась. В июле 2020 г. она находилась в пределах 10²–10³ КОЕ/мл, в мае 2021 г. — на порядок величин ниже. МО, устойчивые к дизельному топливу, обнаруживались на большинстве станций летом и повсеместно весной.

Численность микроорганизмов, устойчивых к углеводородам и фенолу, в поверхностных водах зал. Восток (2020–2021 гг.)

Number of microorganisms resistant to hydrocarbons and phenol in the surface waters of Vostok Bay (2020–2021)

№ станции	Июль 2020			Май 2021		
	Н	ДТ	Ф	Н	ДТ	Ф
1	–	–	–	$(4,5 \pm 0,4) \cdot 10^2$	$(1,7 \pm 1,4) \cdot 10^3$	$(1,3 \pm 0,5) \cdot 10^3$
2	$(5,3 \pm 2,5) \cdot 10^2$	$(2,5 \pm 2,1) \cdot 10^2$	$(1,0 \pm 0,7) \cdot 10^3$	$(3,5 \pm 1,3) \cdot 10^2$	$(2,3 \pm 0,7) \cdot 10^2$	$(2,8 \pm 0,2) \cdot 10^2$
4	–	–	–	$(2,7 \pm 0,7) \cdot 10^2$	$(3,9 \pm 0,4) \cdot 10^2$	$(3,3 \pm 0,8) \cdot 10^2$
5	–	–	–	$(4,2 \pm 1,2) \cdot 10^2$	$(2,5 \pm 1,6) \cdot 10^2$	$(3,1 \pm 0,9) \cdot 10^2$
7	$(3,6 \pm 0,5) \cdot 10^2$	0	0	–	–	–
7a	–	–	–	$(2,8 \pm 2,4) \cdot 10^2$	$(5,7 \pm 1,1) \cdot 10^2$	$(9,0 \pm 1,4) \cdot 10^2$
9	$(5,3 \pm 1,5) \cdot 10^2$	$(5,6 \pm 1,5) \cdot 10^2$	$(4,3 \pm 1,2) \cdot 10^3$	$(6,7 \pm 1,1) \cdot 10^2$	$(7,7 \pm 4,2) \cdot 10^2$	$(3,1 \pm 1,2) \cdot 10^2$
11	–	–	–	$(2,4 \pm 1,1) \cdot 10^2$	$(8,6 \pm 0,6) \cdot 10^2$	$(5,7 \pm 0,6) \cdot 10^2$
12	$(6,6 \pm 0,5) \cdot 10^2$	0	$(6,5 \pm 0,5) \cdot 10^4$	$(4,4 \pm 1,4) \cdot 10^2$	$(4,5 \pm 0,8) \cdot 10^2$	$(4,6 \pm 1,2) \cdot 10^2$
13	–	–	–	$(3,4 \pm 0,4) \cdot 10^2$	$(5,5 \pm 1,5) \cdot 10^2$	$(5,5 \pm 1,1) \cdot 10^2$
14	$(1,1 \pm 0,1) \cdot 10^3$	$(2,8 \pm 0,4) \cdot 10^3$	$(4,0 \pm 1,2) \cdot 10^3$	$(3,6 \pm 0,7) \cdot 10^2$	$(6,7 \pm 1,7) \cdot 10^2$	$(4,0 \pm 0,7) \cdot 10^4$
15	–	–	–	$(3,4 \pm 0,2) \cdot 10^2$	$(6,0 \pm 0,1) \cdot 10$	$(2,3 \pm 1,2) \cdot 10^4$
17	$(4,0 \pm 0,5) \cdot 10^2$	$(1,3 \pm 0,5) \cdot 10^2$	$(1,7 \pm 0,3) \cdot 10^3$	–	–	–
17a	$(3,2 \pm 0,2) \cdot 10^2$	$(2,8 \pm 2,5) \cdot 10^3$	$(8,0 \pm 0,9) \cdot 10^3$	$(1,6 \pm 0,5) \cdot 10$	$(1,4 \pm 0,7) \cdot 10^2$	$(1,2 \pm 0,7) \cdot 10^2$
18	$(8,6 \pm 1,5) \cdot 10^2$	$(2,2 \pm 0,9) \cdot 10^4$	$(2,2 \pm 0,9) \cdot 10^4$	$(2,8 \pm 0,7) \cdot 10^2$	$(5,2 \pm 1,2) \cdot 10^2$	$(3,2 \pm 0,3) \cdot 10^2$
20	–	–	–	$(8,6 \pm 0,8) \cdot 10$	$(1,0 \pm 0,1) \cdot 10$	$(2,5 \pm 1,2) \cdot 10$
20a	$(2,3 \pm 0,4) \cdot 10^3$	$(1,6 \pm 0,7) \cdot 10^4$	$(3,4 \pm 2,1) \cdot 10^4$	–	–	–
21	$(3,6 \pm 0,5) \cdot 10^3$	$(2,8 \pm 0,9) \cdot 10^4$	$(2,1 \pm 1,8) \cdot 10^4$	$(1,5 \pm 0,6) \cdot 10^2$	$(3,6 \pm 1,2) \cdot 10^2$	$(1,1 \pm 0,5) \cdot 10^2$

Как и в предыдущей группе МО, устойчивые к ДТ бактерии в наибольших количествах (до $2,8 \cdot 10^4$ КОЕ/мл, летом) выявлялись на севере залива.

Аналогичная картина распределения и численности МО с максимальным их содержанием в кутовой части залива выявлена и для фенол-деструкторов. Количественный показатель бактерий данной эколого-трофической группы летом составлял 10^3 – 10^4 КОЕ/мл, весной он был на порядок ниже. Фенолы относятся к высокотоксичным веществам, и численность МО, достигающая 10^2 кл/мл, свидетельствует об осязательном загрязнении среды [Димитриева, 1999]. Высокие значения численности МО разных эколого-трофических групп в северной части зал. Восток обусловлены, очевидно, впадением двух рек (Волчанки и Литовки) и Волчанецкой протоки, соединяющей оз. Волчанец с заливом; близостью трассы Владивосток — Находка; расположенными рядом поселениями и удобными песчаными побережьями, освоенными отдыхающими.

Заключение

Серия гидролого-гидрохимических наблюдений, выполненных в зал. Восток с высоким разрешением в разные сезоны, выявила особенности влияния муссонного климата, проявляющиеся в мозаичности пространственного распределения контролируемых показателей. Так, в осенний период, когда начинает охлаждаться поверхностный слой вод, ослабевает речной сток и преобладает ветер северных румбов, наблюдается ситуация, вызванная сгонными процессами. В нашем случае она выражалась в эффекте апвеллинга на северо-западном побережье с выносом вод из кутовой части в прилегающий район зал. Петра Великого и наличии компенсирующего подтока вдоль восточной периферии, что отразилось наиболее ярко в распределении температуры, солености, содержании хлорофилла *a* и растворенного кислорода. Выявленные для осени низкие значения БПК₅ < 1 мг/л (как в поверхностном, так и в придонном слоях) свидетельствовали о снижении жизнедеятельности сообщества гидробионтов и минимуме

метаболической органики, что отразилось и на концентрациях органического фосфора. Исключением являлись «зоны тени» — бухты Гайдамак, Тихая заводь и Средняя, где этот показатель, достигавший 1 мг/л, по-видимому, был обусловлен береговым стоком.

Весенняя и летняя съемки в заливе проводились во время действия летнего муссона при доминировании юго-восточного ветра, нарастании количества осадков и усилении речного стока. Эти погодные условия по данным майской съемки выразились в значительных пространственных градиентах термohалинных показателей (температура в поверхностном слое варьировала от 9 до 13 °С, соленость — от 28 до 32 епс, а у дна — менее 4 °С и более 33,5 епс). При этом наибольшая соленость вод наблюдалась вдоль восточного берега, свидетельствуя о поступлении свежих вод из открытой части зал. Петра Великого. Во время июльской съемки картина распределения термohалинных параметров в толще вод зал. Восток сохранялась, с некоторым изменением их диапазонов, обусловленных потеплением и опреснением.

Интенсивное развитие процессов жизнедеятельности гидробионтов в весенний период выражалось в максимальных значениях БПК₅ (до 2 мг/л и более), органического фосфора (до 50 мкг/л и более) и количестве растворенного кислорода, практически повсеместно превышающего 100 % насыщения вод. К лету их активность постепенно угасала, что проявлялось в снижении соответствующих показателей.

Результаты по индикаторным группам микроорганизмов, полученные во время весенне-летних съемок, подтвердили картину активности жизни в данный период. Это выразилось в превышении на порядок величин численности гетеротрофов в июле по сравнению с маем. Их максимальные количества (до 10⁵ КОЕ/мл) фиксировались в северо-западном секторе залива (бухты Средняя и Тихая заводь), что было обусловлено эффектом запираания речного стока ветровым нагоном. Бактерии группы кишечной палочки в летних пробах выявлялись на всех прибрежных станциях с концентрациями от 10 до 10² КОЕ/мл и не обнаруживались в центре и на выходе из залива, подтверждая наличие антропогенного пресса на мелководные участки акватории. Распределение металл-резистентных микроорганизмов показало во всех летних пробах максимальную численность устойчивых к никелю МО (до 10³ КОЕ/мл), свидетельствуя о специализированном антропогенном прессе на залив, вызванном сжиганием углеводородного топлива.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы благодарны рецензентам за ценные замечания, которые были учтены при подготовке настоящей рукописи к печати, и Центру коллективного пользования Морской биобанк ННЦМБ ДВО РАН за предоставленное гидрологическое оборудование.

The authors are grateful to the reviewers and scientific editor of the manuscript for their valuable comments taken into account. Oceanographic equipment used in the surveys was provided by the Center for collective use Marine Biobank of Natl. Sci. Center of Marine Biology, Far-Eastern Branch, Russian Ac. Sci. (<http://marbank.dvo.ru/>).

Финансирование работы (FUNDING)

Гидрологическая часть работы выполнена по госбюджетной теме №121021700346–7. Микробиологическая оценка морской среды проводилась при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, проект № FZNS-2023-0011.

The oceanographic surveys were conducted within the state budget topic No. 121021700346–7; the microbiological assessments were supported by Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, project No. FZNS-2023-0011.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

The authors declare no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Выполненная работа была комплексной, и каждый автор имел отношение к сбору проб и информации, обработке результатов и завершающему этапу подготовки публикации.

All authors of this complex study were involved in the marine surveys with samples collection, the samples processing, the results analyzing, the manuscript writing and illustrating, and its final preparing for publication.

Список литературы

Безвербная И.П. Отклик микроорганизмов прибрежных акваторий Приморья на присутствие в среде тяжелых металлов : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ДВГУ, 2002. — 177 с.

Гайко Л.А. Гидрометеорологический режим залива Восток (Японское море) : моногр. — Владивосток : ТОИ ДВО РАН, 2017. — 229 с.

Галышева Ю.А. Особенности распределения макробентоса в прибрежных морских экосистемах Приморья // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 163. — С. 286–296.

Галышева Ю.А., Христофорова Н.К. Среда и макробентос залива Восток Японского моря в условиях рекреационного воздействия // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 149. — С. 270–309.

Димитриева Г.Ю. Планктонные и эпифитные микроорганизмы: индикация и стабилизация состояния прибрежных морских экосистем : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ДВГУ, 1999. — 407 с.

Димитриева Г.Ю., Безвербная И.П. Микробная индикация — эффективный инструмент для мониторинга загрязнения прибрежных морских вод тяжелыми металлами // Океанология. — 2002. — Т. 42, № 3. — С. 408–415.

Ильинский В.В., Шадрин Н.А., Комарова Т.И. Гетеротрофные бактерии городских родников: Московский заповедник «Крылатские холмы» // Водн. ресурсы. — 2010. — Т. 37, № 4. — С. 494–501.

Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов / сост. В.В. Сапожников, А.И. Агатова, Н.В. Аржанова и др. — М.: ВНИРО, 1988. — 119 с.

Наливайко Н.Г. Микробиология воды : учеб. пособие. — Томск : Изд-во Томского политехн. ун-та, 2006. — 139 с.

Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений / под ред. А.В. Цыбань. — Л. : Гидрометеиздат, 1980. — 193 с.

Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана / под ред. В.В. Сапожникова. — М. : ВНИРО, 2003. — 202 с.

Современное экологическое состояние залива Петра Великого Японского моря : моногр. / отв. ред. Н.К. Христофорова. — Владивосток : ДВФУ, 2012. — 440 с.

Тюрин А.Н. Морской заказник «Залив Восток» // Биол. моря. — 1996. — Т. 22, № 1. — С. 58–63.

Христофорова Н.К., Бойченко Т.В., Кобзарь А.Д. Гидрохимическая и микробиологическая оценка современного состояния прибрежных вод залива Восток // Вестн. ДВО РАН. — 2020. — № 2(210). — С. 64–72. DOI: 10.37102/08697698.2020.210.2.008.

Христофорова Н.К., Галышева Ю.А., Коженкова С.И. Оценка антропогенного воздействия на залив Восток (Японское море) по флористическим показателям макробентоса // Докл. АН. — 2005. — Т. 405, № 6. — С. 819–821.

Христофорова Н.К., Журавель Е.В., Миронова Ю.А. Рекреационное воздействие на залив Восток (Японское море) // Биол. моря. — 2002. — Т. 22, № 4. — С. 300–303.

Христофорова Н.К., Наумов Ю.А., Арзамасцев И.С. Тяжелые металлы в донных осадках залива Восток (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 136. — С. 278–289.

Yoshimizu M., Kimura T. Study on the Intestinal Microflora of Salmonids // Fish. Pathol. — 1976. — Vol. 10, Iss. 2. — P. 243–259. DOI: 10.3147/jsfp.10.243.

References

Bezverbnaya, I.P., The response of microorganisms in the coastal waters of Primorye to the presence in the environment of heavy metals, *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 2002.

Gayko, L.A., *Gidrometeorologicheskii rezhim zaliva Vostok (Yaponskoye more)* (Hydrometeorological regime of the Vostok Bay (Sea of Japan)), Vladivostok: Tikhookean. Okeanolog. Inst. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2017.

Galysheva, Yu.A., Features of macrobenthos distribution in coastal marine ecosystems at Primorye (Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 163, pp. 286–296.

Galysheva, Yu.A. and Khristoforova, N.K., Environments and macrobenthos in the Vostok Bay (Japan Sea) in conditions of anthropogenic impact, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 149, pp. 270–309.

Dimitrieva, G.Yu., Plankton and epiphytic microorganisms: indication and stabilization of the state of coastal marine ecosystems, *Dr. Biol. Sci. Dissertation*, Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 1999.

Dimitrieva, G.Yu. and Bezverbnaya, I.P., Microbial indication as an effective technique for monitoring the contamination of near-shore seawaters by heavy metals, *Oceanology*, 2002, vol. 42, no. 3, pp. 388–395.

Il'inskii, V.V., Shadrina, N.A., and Komarova, T.I., Heterotrophic bacteria in urban springs: krylatskie kholmy moscow reserve, *Water resources*, 2010, vol. 37, no. 4, pp. 575–582.

Sapozhnikov, V.V., Agatova, A.I., Arzhanova, N.V., Naletova, I.A., Mordasova, N.V., Vladimirovsky, S.S., Zubarevich, V.L., Torgunova, N.I., and Bondarenko, A.I., *Metody gidrokhimicheskikh issledovaniy osnovnykh biogennykh elementov* (Methods of hydrochemical studies of main nutrients), Moscow: VNIRO, 1988.

Nalyvayko, N.G., *Mikrobiologiya vody* (Microbiology of water), Tomsk: Izd-vo Tomskogo Politekhn. Univ., 2006.

Rukovodstvo po metodam biologicheskogo analiza morskoy vody i donnykh otlozheniy (Guide to methods of biological analysis of sea water and bottom sediments), Tsyban, A.V., ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1980.

Rukovodstvo po khimicheskomu analizu morskikh i presnykh vod pri ekologicheskoy monitoringe rybokhozyaystvennykh vodoyemov i perspektivnykh dlya promysla rayonov Mirovogo okeana (Guidelines for chemical analysis of marine and freshwater in the environmental monitoring of fishing reservoirs and promising areas for fishing of the oceans), Sapozhnikova, V.V., ed., Moscow: VNIRO, 2003.

Sovremennoye ekologicheskoye sostoyaniye zaliva Petra Velikogo Yaponskogo morya: monografiya (Current ecological state of Peter the Great Bay, Sea of Japan), Khristoforova, N.K., ex. ed., Vladivostok: Far Eastern Federal University Press, 2012.

Tyurin, A.N., Marine reserve “Vostok Bay”, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1996, vol. 22, no. 1, pp. 58–63.

Khristoforova, N.K., Boychenko, T.V., and Kobzar A.D., Hydrochemical and microbiological assessment of the current state of the Vostok Bay, *Vestn. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2020, no. 2(210), pp. 64–72. doi 10.37102/08697698.2020.210.2.008

Khristoforova, N.K., Galysheva, Yu.A., and Kozenkova, S.I., Assessment of human impact on Vostok Bay (Sea of Japan): Evidence from macrobenthic algae, *Dokl. Earth Sci.*, 2005, vol. 405A, no. 9, pp. 1423–1425.

Khristoforova, N.K., Zhuravel, E.V., and Mironova, Yu.A., Recreational effects in Vostok Bay, Sea of Japan, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2002, vol. 28, no. 4, pp. 274–277. doi 10.1023/A:1020233429568

Khristoforova, N.K., Naumov, Yu.A., and Arzamastsev, I.S., Heavy metals in bottom sediments of Vostok Bay (Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 136, pp. 278–289.

Yoshimizu, M. and Kimura, T., Study on the Intestinal Microflora of Salmonids, *Fish. Pathol.*, 1976, vol. 10, no. 2, pp. 243–259. doi 10.3147/jsfp.10.243

Lazaryuk, A.Yu. and Kosheleva, A.V., Svidetel'stvo № 2014619779 o gosudarstvennoy registratsii programmy dlya EVM «Korreksiya dannykh glubokovodnykh gidrologicheskikh nablyudeniy CTD-zondov (CTD-data_Processing)» (Certificate No. 2014619779 on state registration of the computer program “Correction of data from deep-sea hydrological observations of CTD-probes (CTD-data_Processing)”), *Bulletin. Computer programs. Database. Topologies of integrated circuits*, 2014, vol. 96, no. 10. <https://www1.fips.ru/Archive/EVM/2014/2014.10.20/DOC/RUNW/000/002/014/6>.

<https://rp5.ru/Weather archive in Vladivostok>. Cited September 29, 2023.

Поступила в редакцию 12.09.2023 г.

После доработки 3.11.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

The article was submitted 12.09.2023; approved after reviewing 3.11.2023; accepted for publication 30.11.2023

Научная статья

УДК 574.587(265.54)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-925-943

EDN: MNRKIR



ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОБЩИХ ХАРАКТЕРИСТИК ДОННОГО НАСЕЛЕНИЯ И ИХ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ДЛЯ МОНИТОРИНГА КАЧЕСТВА МОРСКОЙ СРЕДЫ

А.В. Мощенко*

Дальневосточный региональный научно-исследовательский
гидрометеорологический институт,
690091, г. Владивосток, ул. Фонтанная, 24

Аннотация. На основе применения двухфакторного ковариационного анализа показано, что с позиций статистики для мониторинга и оценки экологического состояния морской среды по-настоящему пригоден лишь индекс TPF_{bio} , индексы $AMBI$, $M-AMBI$ и $ВОРА$ следует рассматривать как ограниченно пригодные, остальные — как непригодные. Низкая эффективность большинства характеристик биоты обусловлена тремя основными причинами: недостаточное для корректных вычислений число видов в пробе, что нередко встречается в акваториях, подверженных заметному антропогенному стрессу; существенное влияние сезонной и межгодовой изменчивости, исключить которое часто не представляется возможным; трудности видовой идентификации молودي множества гидробионтов, что ведет к неоправданному увеличению или уменьшению значений большинства биотических параметров.

Ключевые слова: экологическое состояние, загрязнение, эвтрофикация, донные отложения, залив Петра Великого, экологические индексы, характеристики обилия, ковариационный анализ

Для цитирования: Мощенко А.В. Изменчивость общих характеристик донного населения и их эффективность для мониторинга качества морской среды // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 925–943. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-925-943. EDN: MNRKIR.

Original article

Variability of general characteristics of the bottom population and their effectiveness for monitoring the quality of the marine environment

Alexander V. Moshchenko

Far-Eastern Regional Hydrometeorological Research Institute,
24, Fontannaya St., Vladivostok, 690091, Russia

D.Biol., leading researcher, avmoshchenko@mail.ru, ORCID 0000-0001-6600-5654

Abstract. There is shown using the two-factor covariation analysis ANCOVA that, from the position of statistics, TPF_{bio} is the only truly suitable index for monitoring and assessment

* Мощенко Александр Владимирович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, avmoshchenko@mail.ru, ORCID 0000-0001-6600-5654.

the ecological state of the marine environment, whereas the indices *AMBI*, *M-AMBI* and *BOPA* should be considered as limited suitable and the others as unsuitable. Poor efficiency for the most of biota characteristics has the following three main reasons. Firstly, the number of species in samples from the areas subjected to anthropogenic stress is usually insufficient for correct calculations. Secondly, the influence of seasonal and interannual variability is usually significant and cannot be excluded. Thirdly, accurate taxonomic identification is difficult for juveniles of many species that can lead to unjustified under- or overestimation of many biotic parameters.

Keywords: ecological state, contamination, eutrophication, bottom sediments, Peter the Great Bay, ecological index, abundance characteristics, ANCOVA

For citation: Moshchenko A.V. Variability of general characteristics of the bottom population and their effectiveness for monitoring the quality of the marine environment, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 925–943. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-925-943. EDN: MNRKIR.

Введение

Одними из наиболее эффективных методов оценки качества водной среды являются наблюдения за уровнем загрязнения осадков и состоянием донных животных, в частности макрозообентоса. Важнейшим направлением при этом является использование неких общих характеристик, которые в той или иной степени характеризуют экологическое состояние донного населения [Washington, 1984; Borja et al., 2004; Muxika et al., 2007; Мощенко, Белан, 2008; Ponti et al., 2009; и мн. др.]. Это так называемые экологические индексы видового богатства Маргалефа, разнообразия Шеннона-Винера, выравнивания видовых распределений Пиелу, доминирования Симпсона, статистика Кларка. С некоторой долей скептицизма, основанного на собственном опыте, к таким показателям можно отнести и параметры обилия — плотность поселения и биомассу.

Более «продвинуты» в диагностике состояния морской и эстуарной среды интегральные биотические индексы — *AMBI*, *M-AMBI*, *BOPA*, *BENTIX*, *IBI*, *EBI*, *B-IBI*, *BEQI* и др. [Borja et al., 2000, 2004; Muxika et al., 2007; Dauvin et al., 2009; Ponti et al., 2009]. Использование большинства из них регламентировано общими правилами Евросоюза, которые касаются экологического качества различных водоемов и сформулированы в Рамочной Директиве по водным ресурсам и Рамочной Директиве ЕС о морской стратегии (соответственно Water Framework Directive — WFD, Marine Strategy Framework Directive — MSFD) [Van Hoes et al., 2010]. Указанные параметры являются одними из основных инструментов, при помощи которых в ЕС определяется состояние морской среды и донного населения. Для применения перечисленных показателей на акватории зал. Петра Великого необходима их адаптация, что связано с видовым своеобразием донной фауны этого района; ранее такая адаптация произведена для индексов *AMBI* и *M-AMBI* [Мощенко и др., 2021a].

Состав, структура и состояние макрозообентоса в прибрежной зоне Владивостока определяются прежде всего уровнем химического загрязнения и особенностями придонного гидрологического режима; последний во многом обусловлен интенсивностью терригенного стока [Мощенко и др., 2022a, б]. Для характеристики гидрологического режима с некоторой долей осторожности можно использовать глубину в точках отбора проб. Этот параметр статистически значимо включается в большинство моделей, полученных посредством канонического анализа соответствий при выявлении основных факторов среды, которые определяют дифференциацию сообществ макрозообентоса. Кроме того, важную роль играют различные характеристики гранулометрического состава осадков, которые, в конечном итоге, определяют тип грунта.

Цель работы — исследовать изменчивость количественных характеристик донного населения под воздействием основных факторов среды и на этой основе оценить их эффективность для экологического мониторинга на примере зал. Петра Великого Японского моря.

Материалы и методы

В работе использованы результаты комплексных экологических съемок ДВНИГ-МИ и ННЦМБ ДВО РАН (1992–2019 гг.) в зал. Петра Великого. Это акватория к северу

от устья р. Туманной, заливы Посъета, Стрелок, Амурский и Уссурийский, прол. Босфор Восточный, бухты Рифовая, Золотой Рог, Патрокл, Улисс и Диомид (всего 261 станция). Методы сбора и камеральной обработки опубликованы ранее [Мощенко и др., 2021а–в].

Для количественной характеристики макрозообентоса использовали биомассу и плотность поселения (B и A , далее — плотность). Кроме того, вычисляли индексы видового богатства Маргалефа (R в наиболее простом его виде — как число таксонов в пробе, и SR — как отношение R к сумме квадратов долей видов от общей плотности), разнообразия Шеннона-Винера, выравненности Пиелу и доминирования Симпсона (H' , e и S_i). Для описания размерного состава применяли W -статистику Кларка*. Общий уровень загрязнения характеризовали индексом TPF_{chem} [Belan, Moshchenko, 2005]. Степень антропогенного нарушения бентоса оценивали методом, основанным на зависимости H' бивалвий от TPF_{chem} [Мощенко, Белан, 2008].

Экологическое состояние макрозообентоса описывали индексами $AMBI$ и $M-AMBI$ [Bořja et al., 2004, 2012; Muxika et al., 2007]. Первый определяется по сумме удельных плотностей пяти групп видов, по-разному относящихся к содержанию C_{opt}^r , второй вычисляется на основе процедуры факторного анализа индексов $AMBI$, H' и R . По определению, индекс $AMBI$ скорее должен характеризовать уровень эвтрофикации, чем загрязнения. Кроме того, применяли параметры $BOPA$ (биотический полихето-амфиподный индекс) и TPF_{bio} [Dauvin et al., 2009; Мощенко и др., 2022а]. Первый рассчитывается как логарифм отношения численности видов-оппортунистов полихет, нормализованной по общей плотности, к таковой всех амфипод и характеризует, как и индексы $AMBI$ и $M-AMBI$, состояние бентоса. Второй «настроен» на биоиндикацию степени химического загрязнения осадков и вычисляется по координатам оптимумов таксонов донных животных; классификация таксонов по отношению к эвтрофикации и загрязнению выполнена по А.В. Мощенко с соавторами [2021а, 2022б].

Для проверки данных на соответствие нормальному распределению и равенству внутригрупповых дисперсий (гомоскедастичность) применяли тесты Шапиро-Уилка, Ливина и Брюша-Пэгэна (нулевые гипотезы H_0 — распределение соответствует нормальному, данные и остатки гомоскедастичны), а для трансформации результатов наблюдений — алгоритм Бокса-Кокса, реализованный в пакете AID среды R [<https://cran.r-project.org/web/packages/AID/AID.pdf>]. Поскольку преобразование оказалось успешным во всех случаях, ANCOVA был выполнен при помощи общих линейных моделей [Кабаков, 2014]. При определении наилучшей модели ANCOVA применяли процедуру ступенчатого выбора; в качестве ковариат использовали TPF_{chem} и содержание C_{opt}^r , в качестве факторов — глубину и тип грунта (прил. табл. 1**). Для статистического подтверждения правильности выбора независимых переменных, включаемых в первичную модель, использовали MANCOVA с вычислением критериев Пилаи, λ Уилка, Готеллинга-Лоули и Роя; для проверки предположения о многомерной нормальности и равенстве внутригрупповых дисперсий применяли тесты Шапиро-Уилка и Бокса [<https://cran.r-project.org/web/packages/jmv/jmv.pdf>].

Подгонку и тестирование моделей производили на основе протокола разведочного анализа данных и базовых диагностических графиков, предназначенных для проверки основных допущений МНК-моделей — линейности, нормальности распределения и гомоскедастичности, наличия выбросов, точек высокой напряженности и влиятельных наблюдений [Кабаков, 2014]. Вначале для каждого параметра выполняли вычисления на основе первичной модели, определяли точки «выбросов» и удаляли их из данных. Затем эту операцию повторяли до достижения приемлемого результата, но не более четырех раз, что обычно сокращает набор данных не более чем на 5–6 %; после каж-

* Statistical analysis and interpretation of marine community data. Reference methods for marine pollution studies. Nairobi: UNEP, 1995. № 64. 75 p.

** Приложение размещено на странице статьи на сайте журнала (<http://izvestiya.tinro-center.ru>) как дополнительный файл.

дого сокращения проверяли нормальность и гомоскедастичность остатков модели, не допуская падения величины общей объясненной дисперсии (TEV). Далее осуществляли итоговые вычисления для оценки модели и вклада независимых переменных в TEV .

Результаты и их обсуждение

Трансформация данных. Распределение всех биотических параметров до преобразования не соответствовало нормальному паттерну, а выборки у e , Si , $AMBI$, $M-AMBI$ и $BOPA$ не были гомоскедастичными. У индексов Пиелу и $AMBI$ равенство внутригрупповых дисперсий отсутствовало как для двух, так и для трех градаций глубины, у индекса Симпсона — только для двух, у $M-AMBI$ и $BOPA$ — для трех (табл. 1). Процедура трансформации оказалась успешной во всех случаях — выборки данных приобрели искомые соответствие и гомоскедастичность и, таким образом, стали пригодными для выполнения ANCOVA на основе общих линейных моделей (табл. 1, прил. рис. 1–12). В большинстве преобразований использован метод Шапиро-Уилка, выборки Si и $BOPA$ трансформировали при помощи метода χ^2 Пирсона, выборки $AMBI$ и TPF_{bio} — способом Лиллиефорса. Выбор метода преобразования у последних четырех показателей производили по максимальной величине вероятности справедливости H_0 (с меньшей p положительные результаты у всех этих параметров дали методы Жака-Бэра, а у $AMBI$ и TPF_{bio} — и χ^2 Пирсона).

Построение первичной модели. На первом этапе исследовали модели, учитывающие все возможные эффекты непрерывных и категориальных предикторов, включая их взаимодействие (всего семь переменных). При выборе степени полинома использовали наиболее простое решение, опираясь на следующие соображения. Во-первых, среди множества общих линейных моделей, сопоставимых по форме с логистической зависимостью, которая предоставляет наилучший результат с экологической точки зрения, самой простой является аппроксимация полиномом третьей степени. Во-вторых, наибольшее увеличение TEV наблюдается при переходе от линейной модели к многочлену второй степени (рис. 1). С ее повышением от двух до трех этот инкремент резко падает (в 3,2–3,7 раза, точка перегиба), а далее — стабилизируется. По аналогии с диаграммами каменной осыпи, которые применяются в различных методах многомерного анализа, где точка перегиба определяет число выделяемых факторов или кластеров, в нашем случае эта точка указывает на степень полинома, которую следует использовать в моделях ANCOVA.

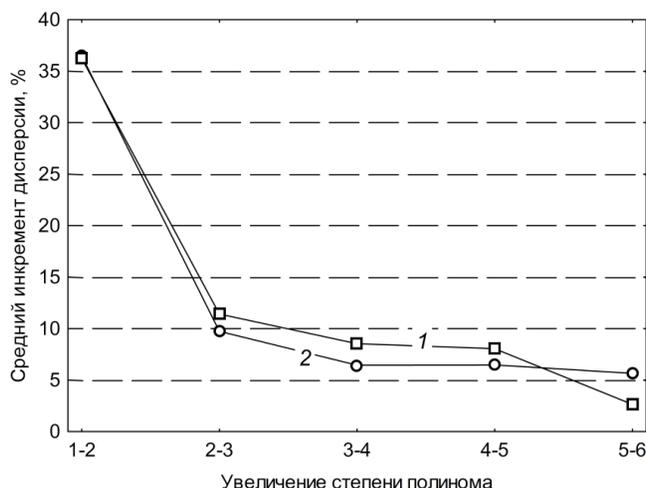


Рис. 1. Изменение общей объясненной дисперсии с увеличением степени полинома ковариаты: 1 — TPF_{chem} ; 2 — содержание $C_{орг}$

Fig. 1. Changes of the total explained variance with increasing the degree of polynomial model of covariate: 1 — TPF_{chem} ; 2 — TOC

Таблица 1
Table 1

Results of tests on the data compliance with normal distribution and homoscedasticity for untransformed and transformed data and indices (3 «types» of bottom sediments)

Параметр	Преобразование	Метод	Результаты теста		Тест Ливина						
			Статистика	p	Два диапазона глубины		Три диапазона глубины		F	$Pr(>F)$	
					F	$Pr(>F)$	F	$Pr(>F)$			
Индекс Маргалефа, R	До	SW	0,969	2,2e-5	1,812	0,111	1,222	0,286			
	После ($\lambda_1 = 0,57, \lambda_2 = 1,0$)	SW	0,994	0,348	0,832	0,528	0,703	0,689			
	До	SW	0,958	7,9e-8	2,175	0,057	1,277	0,256			
Индекс Маргалефа, SR	После ($\lambda_1 = 0,35, \lambda_2 = 1,0$)	SW	0,994	0,417	1,249	0,288	1,033	0,412			
	До	SW	0,629	2,2e-16	1,741	0,126	1,312	0,238			
	После ($\lambda_1 = 0,16, \lambda_2 = 1,0$)	SW	0,992	0,139	0,626	0,680	0,845	0,564			
Плотность поселения, A	До	SW	0,494	2,2e-16	0,958	0,444	0,852	0,558			
	После ($\lambda_1 = 0,06, \lambda_2 = 1,0$)	SW	0,997	0,882	1,427	0,215	1,268	0,236			
	До	SW	0,978	4,7e-4	0,657	0,657	1,290	0,249			
Индекс Шеннона-Винера, H	После ($\lambda_1 = 1,89, \lambda_2 = 1,0$)	PT	12,06	0,740	0,533	0,751	1,087	0,373			
	До	SW	0,950	7,6e-8	2,311	0,045	1,989	0,048			
	После ($\lambda_1 = 3,70, \lambda_2 = 1,0$)	SW	0,990	0,084	1,859	0,095	1,290	0,220			
Индекс Пиелу, e	До	SW	0,839	8,6e-16	2,399	0,038	1,511	0,154			
	После ($\lambda_1 = -0,34, \lambda_2 = 0,01$)	PT	14,83	0,537	1,245	0,289	0,801	0,602			
	До	SW	0,972	5,1e-6	1,881	0,098	1,619	0,120			
Статистика Кларка, W	После ($\lambda_1 = -0,51, \lambda_2 = 2,0$)	SW	0,997	0,882	1,667	0,143	1,495	0,159			
	До	SW	0,949	7,2e-8	3,245	0,007	2,378	0,017			
	После ($\lambda_1 = -0,04, \lambda_2 = 1,0$)	LT	0,051	0,105	0,930	0,462	0,683	0,707			
Индекс $AMBI$	До	SW	0,953	1,8e-7	1,768	0,120	2,554	0,011			
	После ($\lambda_1 = 3,84, \lambda_2 = 1,0$)	SW	0,995	0,540	1,298	0,265	1,820	0,074			
	До	SW	0,652	2,2e-16	3,799	0,003	5,710	0,000			
Индекс $BORA$	После ($\lambda_1 = -0,01, \lambda_2 = 0,0001$)	PT	16,75	0,211	1,406	0,224	1,389	0,204			
	До	SW	0,947	4,4e-8	1,455	0,205	1,266	0,262			
	После ($\lambda_1 = 1,70, \lambda_2 = 1,0$)	LT	0,054	0,055	0,841	0,522	0,898	0,519			

Примечание. λ_1 — вычисляемый параметр; λ_2 — задаваемый параметр; SW — метод Шапиро-Уилка; PT — тест Пирсона; LT — тест Лиллиефорса.

Процедура ступенчатого выбора существенно сокращает число предикторов (прил. табл. 2). При ковариате TPF_{chem} в моделях чаще всего присутствуют сразу все три независимые переменные (в девяти случаях из 24), а эффекты их взаимодействия исключаются. Конечные варианты с двумя и тремя градациями глубины идентичны, кроме модели индекса Si : при трех диапазонах сама глубина в уравнении отсутствует. Для ковариаты $C_{орг}$ структура моделей заметно отличается от варианта с TPF_{chem} : преобладают зависимости, состоящие из непрерывной переменной и глубины (в 11 случаях). В трех моделях (e — две и три градации глубины, TPF_{bio} — две) присутствуют эффекты взаимодействия факторов. Различаются и другие модели для двух и трех диапазонов глубины: в последнем варианте у биомассы в уравнение включается только ковариата, а у R и SR добавляется тип грунта; у W -статистики отсеивается глубина, а у TPF_{bio} — глубина и эффекты взаимодействия.

Ступенчатый выбор модели, как и другие способы исключения лишних параметров, весьма «сурово» отсеивают независимые переменные, и остается высокая вероятность отбросить предиктор, чей вклад в общую дисперсию, по меньшей мере, был бы заметен. Каких-либо жестких рекомендаций по этому поводу не существует, но некоторые авторы обосновывают границу порога включения в 0,1 (так называемая маргинальная значимость) и даже в 0,2*. На практике это означает, что следует использовать модели, получаемые за шаг-два до окончания процедуры ступенчатого выбора; в нашем случае эти модели почти всегда состояли из непрерывной переменной, глубины и типа грунта. Исключение — модели с эффектами взаимодействий у индексов e и TPF_{bio} для ковариаты $C_{орг}$ (прил. табл. 2).

Графически, при отсутствии влияния взаимодействия факторов, кривые изменения величин исследуемых параметров вдоль ковариаты располагаются параллельно друг другу. Эффекты взаимодействий выражаются в изменении угла относительного наклона этих линий, однако в нашем случае проявление таких эффектов обусловлено спецификой самих имеющихся данных (рис. 2). Это прежде всего сосредоточение результатов измерений биотических показателей в первой трети диапазона значений ковариаты, что наблюдается, например, для всех типов осадков на глубинах 28 м и

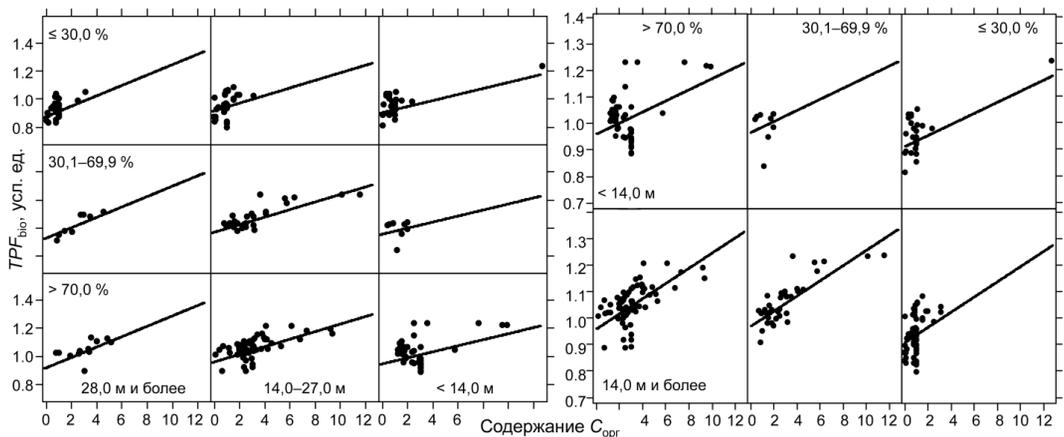


Рис. 2. Пример графических результатов, полученных при построении моделей ANCOVA: диаграммы эффектов для трех «типов» грунта, трех и двух градаций глубины (соответственно **слева** и **справа**); для наглядности использована линейная аппроксимация

Fig. 2. Example of graphic results for ANCOVA models: effect diagrams for 3 «types» of bottom sediments, 3 and 2 depth ranges (**left** and **right**, correspondingly); linear approximation is shown for clarity

* Oksanen J. Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial. 2015. 43 p. <https://ru.scribd.com/document/353618622/R-Vegan-Tutorial-Multivariate-Analysis-of-Ecological-Communities-by-Oksanen>.

более. В итоге результирующие линии поворачиваются против часовой стрелки по отношению к таковым для градаций, где данные вдоль непрерывной переменной распределены более равномерно.

Несколько исправляет ситуацию переход от трех к двум градациям глубины (рис. 2), но эта операция не отвергает полностью «искусственность» включения в модели взаимодействий ковариат и категориальных предикторов, которая возникает из-за неоднородности распределения данных вдоль градиента непрерывных переменных. В то же время она уменьшает TEV , причем часто существенно, а в 14 из 24 случаев — и значимо с позиций статистики (прил. табл. 3). Так или иначе, эффекты взаимодействий для имеющихся данных невозможно оценить достоверно, исходя из их реального проявления в природе. Таким образом, суммируя приведенные выше аргументы, правая часть первичной модели должна состоять из полинома третьей степени ковариаты, обеих категориальных переменных (по три градации) и не должна включать эффекты взаимодействия независимых параметров.

Статистическим подтверждением этого вывода служат результаты MANCOVA (прил. табл. 4): критерии Пиллаи, λ Уилка и Готеллинга-Льюли указывают на отсутствие необходимости включения в модели эффектов взаимодействий категориальных факторов. В то же время использованные данные оказались многомерно «ненормальными» (результаты теста Шапиро-Уилка: вероятность справедливости $H_0, p = 0,000$), а оценить многомерную гомоскедастичность вообще не представилось возможным из-за малого объема выборки. Многомерная ненормальность и ограниченность данных говорят о необходимости индивидуальной подгонки моделей для всех исследуемых биотических параметров.

Итоги ковариационного анализа. Испытания первичных моделей большинства параметров дают удовлетворительные результаты: распределение остатков соответствует нормальному, а внутригрупповые дисперсии равны между собой (прил. табл. 5). Исключения для обеих непрерывных переменных — W и $AMBI$, а у модели биомассы с ковариатой $C_{\text{орг}}$ остатки оказались неоднородны. Следует отметить, что положительные результаты при проверке гомогенности дисперсий остатков большинства моделей достигались при использовании теста Ливина, а более чувствительная и специально разработанная для такого анализа процедура Брюша-Пэгэна указывает на их внутригрупповую неоднородность, что подтверждается и базовыми диагностическими диаграммами; особенно это выражено у зависимостей с $C_{\text{орг}}$ (прил. рис. 13–36).

Наибольшая объясненная дисперсия получена у $TPF_{\text{био}}$, причем при обеих непрерывных переменных — соответственно 67,4 и 49,1 % для TPF_{chem} и $C_{\text{орг}}$, наименьшая — у индекса Пиелу, W -статистики и биомассы (4,2–10,5 %). Существенная часть изменчивости (28,5–37,7 %) описана для $AMBI$, $M-AMBI$, $BOPA$ и Si (у последнего — только для $C_{\text{орг}}$ для TPF_{chem} — 23,3 %), у остальных характеристик TEV варьировала в пределах 11,0–28,0 % (прил. табл. 6). Необходимо подчеркнуть, что индекс $AMBI$, который настроен на диагностику эвтрофикации и, по определению, в модели с $C_{\text{орг}}$ должен иметь наибольшую среди других предикатов TEV , пропустил вперед $TPF_{\text{био}}$ и $BOPA$ (частные вклады этой ковариаты составили 26,2, 40,1 и 32,0 %).

Итоговые модели во всех случаях оказались лучше, чем первичные, о чем говорят меньшие значения критерия Акаике и что подтверждается результатами тестов на нормальность и гомогенность остатков (табл. 2). Положительные результаты дал тест Брюша-Пэгэна, как и проверка на нормальность критерием Шапиро-Уилка: остатки оказались гомоскедастичны и нормально распределены (соответственно все и 18 из 24 моделей). У остальных моделей — индекса H' (обе ковариаты), SR , e (TPF_{chem}), R и $TPF_{\text{био}}$ ($C_{\text{орг}}$) — нормальное распределение остатков доказано менее чувствительными тестами Лиллиефорса и χ^2 Пирсона. Опыт использования ANCOVA показывает, что его применение, когда распределение выборок не совпадает с нормальным паттерном, ведет к некоторому завышению оценок величины TEV и частных вкладов независимых переменных, а в некоторых случаях — и к изменению их соотношений. Таким образом,

Таблица 2

Некоторые результаты сравнения первичных и итоговых моделей, а также статистического анализа остатков итоговых моделей ANCOVA

Table 2

Some results of comparison between primary and final models and statistical analysis for residuals of the final ANCOVA models

Параметр	Сравнение моделей			Тест Шапиро-Уилка		Тест Брюша-Пэгэна	
	Δ	AIC _p	AIC _f	W	p	BP	p
Ковариата TPF_{chem}							
Плотность поселения, A	0,022	1377	1329	0,992	0,146	0,740	0,390
Биомасса, B	0,022	1094	1002	0,994	0,380	0,022	0,882
Индекс Маргалефа, R	0,016	1245	1191	0,991	0,111	0,058	0,810
Индекс Маргалефа, SR	0,047	451,1	332,8	0,040*	0,445	1,523	0,217
Индекс Шеннона-Винера, H	0,076	1246	1113	0,044*	0,281	0,477	0,490
Индекс Пиелу, e	0,086	548,7	485,6	0,050*	0,139	0,365	0,546
Индекс Симпсона, Si	0,069	697,7	624,2	0,993	0,283	0,268	0,605
Статистика Кларка, W	0,063	-550,2	-676,7	0,993	0,237	1,494	0,222
Индекс $AMBI$	0,139	-321,2	-469,1	0,994	0,396	0,750	0,387
Индекс $M-AMBI$	0,068	401,6	330,3	0,994	0,461	0,142	0,706
Индекс $BOPA$	0,113	547,8	449,0	0,987	0,097	1,562	0,211
Индекс TPF_{bio}	0,105	-761,1	-860,7	0,994	0,397	0,230	0,632
Ковариата содержание $C_{орг}$							
Плотность поселения, A	0,030	1364	1280	0,991	0,144	0,709	0,400
Биомасса, B	0,033	1089	995,9	0,992	0,204	0,015	0,901
Индекс Маргалефа, R	0,058	1224	1144	0,052*	0,097	0,829	0,363
Индекс Маргалефа, SR	0,036	428,2	359,6	0,990	0,074	0,544	0,461
Индекс Шеннона-Винера, H	0,084	1253	1143	0,055*	0,070	2,354	0,125
Индекс Пиелу, e	0,146	545,8	453,7	0,990	0,075	0,371	0,543
Индекс Симпсона, Si	0,087	704,6	619,0	0,991	0,115	0,075	0,785
Статистика Кларка, W	0,065	-537,4	-664,5	0,989	0,052	1,090	0,297
Индекс $AMBI$	0,115	-309,9	-442,5	0,994	0,493	0,688	0,407
Индекс $M-AMBI$	0,078	402,2	313,4	0,993	0,343	0,731	0,393
Индекс $BOPA$	0,121	535,0	441,3	0,984	0,051	3,315	0,069
Индекс TPF_{bio}	0,077	-644,3	-706,9	15,21**	0,510	1,206	0,272

Примечание. Δ — инкремент коэффициента детерминации; AIC_p и AIC_f — значения информационного критерия Акаике для первичной и итоговой модели; W и BP — соответственно статистики тестов Шапиро-Уилка и Брюша-Пэгэна; p — вероятность справедливости H_0 .

* Результаты теста Лиллиефорса.

** Результаты теста χ^2 Пирсона.

к результатам моделирования H , SR , e , R и TPF_{bio} следует относиться осторожнее, чем к остальным.

Другим немаловажным результатом подгонки моделей оказался заметный прирост TEV , причем этот инкремент превысил 10 % у $AMBI$ и $BOPA$ для обеих непрерывных переменных, у TPF_{bio} — для ковариаты TPF_{chem} , а у индекса Пиелу — для $C_{орг}$ (наибольший прирост среди предикатов, 14,6 %). В среднем увеличение TEV при ковариате TPF_{chem} оказалось почти на процент меньше, чем для содержания $C_{орг}$ и составило соответственно $6,9 \pm 0,1$ и $7,8 \pm 0,1$ % (табл. 2). Как и при испытании первичных моделей, наибольшая объясненная дисперсия была получена у TPF_{bio} и также у обеих ковариат — 77,9 и 56,8 %, наименьшая — у A , B , W и e (10,7–18,9 %). Существенная часть изменчивости (40,0–49,8 %) была описана для $AMBI$, $M-AMBI$ и $BOPA$, у остальных характеристик TEV варьировала в пределах 23,5–33,8 % (табл. 3). Индекс $AMBI$, который должен иметь наибольшую среди других предикатов TEV в модели с $C_{орг}$, пропустил вперед TPF_{bio} , $M-AMBI$ и $BOPA$ (частные вклады этой ковариаты — 28,4, 45,7, 29,2 и 40,1 %).

Таблица 3

Итоговые результаты ANCOVA (с учетом краевых эффектов), модель:

$$Pa \sim \text{poly}(TPF_{\text{chem}} \text{ или содержание } C_{\text{орг}}, \text{ degree} = 3) + FSed + FDth$$

Table 3

Final results of ANCOVA analysis (including edge effects) for the model

$$Pa \sim \text{poly}(TPF_{\text{chem}} \text{ or } TOC, \text{ degree} = 3) + FSed + FDth$$

Параметр	Фактор	SS	df	η^2	F	p
Плотность поселения, A $r^2 = 0,132, F = 5,444,$ $p = 0,000$	Глубина	316,2	2	0,108	16,28	0,000
	Содержание AP	29,24	2	0,010	1,506	0,224
	TPF_{chem}	41,56	3	0,014	1,427	0,236
	Остатки	2428	250			
Биомасса, B $r^2 = 0,107, F = 4,155,$ $p = 0,000$	Глубина	33,70	2	0,046	5,619	0,004
	Содержание AP	2,33	2	0,003	0,389	0,678
	TPF_{chem}	42,49	3	0,058	4,722	0,003
	Остатки	731,8	244			
Индекс Маргалефа, R $r^2 = 0,235, F = 10,99,$ $p = 0,000$	Глубина	190,5	2	0,113	15,24	0,000
	Содержание AP	80,71	2	0,048	6,460	0,002
	TPF_{chem}	124,1	3	0,074	6,624	0,000
	Остатки	1562	250			
Индекс Маргалефа, SR $r^2 = 0,279, F = 13,18,$ $p = 0,000$	Глубина	5,345	2	0,081	11,45	0,000
	Содержание AP	4,522	2	0,068	9,685	0,000
	TPF_{chem}	8,654	3	0,131	12,36	0,000
	Остатки	55,56	244			
Индекс Шеннона-Винера, H $r^2 = 0,264, F = 12,21,$ $p = 0,000$	Глубина	74,15	2	0,049	7,155	0,000
	Содержание AP	144,6	2	0,095	13,96	0,000
	TPF_{chem}	184,3	3	0,121	11,85	0,000
	Остатки	1680	244			
Индекс Пиелу, e $r^2 = 0,157, F = 6,485,$ $p = 0,000$	Глубина	0,758	2	0,007	0,973	0,380
	Содержание AP	2,746	2	0,027	3,524	0,031
	TPF_{chem}	12,48	3	0,123	10,67	0,000
	Остатки	94,69	237			
Индекс Симпсона, Si $r^2 = 0,275, F = 13,234,$ $p = 0,000$	Глубина	7,336	2	0,036	5,472	0,005
	Тип грунта	18,01	2	0,088	13,43	0,000
	TPF_{chem}	31,05	3	0,151	31,05	0,000
	Остатки	163,6	244			
Статистика Кларка, W $r^2 = 0,153, F = 6,305,$ $p = 0,000$	Глубина	0,014	2	0,020	1,856	0,159
	Тип грунта	0,002	2	0,003	0,243	0,784
	TPF_{chem}	0,096	3	0,131	8,290	0,000
	Остатки	0,937	233			
Индекс AMBI $r^2 = 0,454, F = 28,61,$ $p = 0,000$	Глубина	0,036	2	0,016	2,103	0,124
	Тип грунта	0,198	2	0,089	11,58	0,000
	TPF_{chem}	0,780	3	0,349	0,780	0,000
	Остатки	2,061	241			
Индекс M-AMBI $r^2 = 0,439, F = 27,28,$ $p = 0,000$	Глубина	5,223	2	0,072	12,51	0,000
	Тип грунта	9,632	2	0,132	23,06	0,000
	TPF_{chem}	17,18	3	0,235	17,18	0,000
	Остатки	50,96	244			
Индекс BOPA $r^2 = 0,444, F = 18,25,$ $p = 0,000$	Глубина	9,87	2	0,072	6,174	0,003
	Тип грунта	7,23	2	0,053	4,523	0,012
	TPF_{chem}	43,61	3	0,319	18,18	0,000
	Остатки	198,2	248			

Продолжение табл. 3
Table 3 continued

Параметр	Фактор	SS	df	η^2	F	p
Индекс TPF_{bio} $r^2 = 0,779, F = 121,3,$ $p = 0,000$	Глубина	0,005	2	0,006	1,500	0,226
	Тип грунта	0,042	2	0,041	11,70	0,000
	TPF_{chem}	0,824	3	0,729	154,7	0,000
	Остатки	0,428	241			
Плотность поселения, A $r^2 = 0,183, F = 7,892,$ $p = 0,000$	Глубина	254,0	2	0,091	14,87	0,000
	Тип грунта	89,42	2	0,032	5,236	0,006
	Содержание $C_{\text{орг}}$	167,7	3	0,060	6,548	0,000
	Остатки	2109	244			
Биомасса, B $r^2 = 0,137, F = 5,538,$ $p = 0,000$	Глубина	34,48	2	0,047	5,883	0,003
	Тип грунта	3,25	2	0,004	0,555	0,575
	Содержание $C_{\text{орг}}$	63,93	3	0,086	7,273	0,000
	Остатки	715,0	244			
Индекс Маргалефа, R $r^2 = 0,338, F = 17,80,$ $p = 0,000$	Глубина	201,8	2	0,112	19,16	0,000
	Тип грунта	105,2	2	0,059	9,988	0,000
	Содержание $C_{\text{орг}}$	299,4	3	0,167	18,95	0,000
	Остатки	1285	244			
Индекс Маргалефа, SR $r^2 = 0,333, F = 17,37,$ $p = 0,000$	Глубина	7,071	2	0,080	15,07	0,000
	Тип грунта	4,724	2	0,054	10,07	0,000
	Содержание $C_{\text{орг}}$	17,52	3	0,199	24,89	0,000
	Остатки	57,24	244			
Индекс Шеннона-Винера, H $r^2 = 0,248, F = 11,38,$ $p = 0,000$	Глубина	95,73	2	0,071	8,617	0,000
	Тип грунта	101,1	2	0,075	9,102	0,000
	Содержание $C_{\text{орг}}$	139,2	3	0,103	8,356	0,000
	Остатки	1339	241			
Индекс Пиелу, e $r^2 = 0,189, F = 7,899,$ $p = 0,000$	Глубина	1,281	2	0,011	1,801	0,167
	Тип грунта	8,487	2	0,075	11,93	0,000
	Содержание $C_{\text{орг}}$	11,49	3	0,102	10,77	0,000
	Остатки	84,65	237			
Индекс Симпсона, Si $r^2 = 0,272, F = 12,90$ $p = 0,000$	Глубина	6,360	2	0,045	4,751	0,010
	Тип грунта	6,506	2	0,046	4,860	0,009
	Содержание $C_{\text{орг}}$	25,78	3	0,181	12,84	0,000
	Остатки	162,0	242			
Статистика Кларка, W $r^2 = 0,110, F = 4,305,$ $p = 0,000$	Глубина	0,043	2	0,045	5,435	0,005
	Тип грунта	0,047	2	0,049	5,908	0,003
	Содержание $C_{\text{орг}}$	0,016	3	0,017	1,338	0,263
	Остатки	0,969	233			
Индекс AMBI $r^2 = 0,400, F = 22,96,$ $p = 0,000$	Глубина	0,083	2	0,045	4,363	0,014
	Тип грунта	0,133	2	0,071	6,987	0,001
	Содержание $C_{\text{орг}}$	0,529	3	0,284	18,51	0,000
	Остатки	2,294	241			
Индекс M-AMBI $r^2 = 0,447, F = 27,87,$ $p = 0,000$	Глубина	5,069	2	0,090	12,79	0,000
	Тип грунта	3,626	2	0,065	9,152	0,000
	Содержание $C_{\text{орг}}$	16,41	3	0,292	27,60	0,000
	Остатки	47,75	241			

Параметр	Фактор	SS	df	η^2	F	p
Индекс $BOPA$ $r^2 = 0,498$, $F = 22,78$, $p = 0,000$	Глубина	13,67	2	0,097	9,082	0,000
	Тип грунта	0,127	2	0,001	0,084	0,919
	Содержание $C_{орг}$	56,70	3	0,401	25,10	0,000
	Остатки	187,3	249			
Индекс TPF_{bio} $r^2 = 0,568$, $F = 45,76$, $p = 0,000$	Глубина	0,037	2	0,036	5,449	0,005
	Тип грунта	0,075	2	0,074	11,04	0,000
	Содержание $C_{орг}$	0,462	3	0,457	45,60	0,000
	Остатки	0,824	244			

Примечание. SS — сумма квадратов; r — коэффициент множественной корреляции; F — критерий Фишера; p — вероятность справедливости H_0 ; df — число степеней свободы; η^2 — частные вклады предикторов в объясненную дисперсию; Pa — биотический параметр, $poly$ — полином, $degree$ — его степень, $FSed$ и $FDth$ — категориальные факторы «тип грунта» и «глубина» (по три градации).

Непрерывные предикторы на статистически значимом уровне входили почти во все итоговые модели, за исключением таковых у A и W (ковариаты TPF_{chem} и $C_{орг}$) (табл. 3). Общие тренды моделей у большинства предикторов были отрицательными (ковариата TPF_{chem}) и лишь у Si , $AMBI$, TPF_{bio} и $BOPA$ — положительными, причем изменения этих параметров вдоль градиента предиктора происходило довольно равномерно (прил. рис. 37–41). Подобные закономерности наблюдались и для ковариаты $C_{орг}$, а основными отличиями явилось исчезновение выраженных трендов в моделях у e и W . Кроме того, снижение $M-AMBI$ приобрело отчетливую монотонность, у биомассы — стало почти таковым, а у $BOPA$ — ее потеряло. В целом уменьшение большинства параметров вдоль обеих ковариат происходило неравномерно, с отчетливо выраженной точкой изменения знака функции, имеющей у разных показателей разные координаты TPF_{chem} и $C_{орг}$.

При ковариате TPF_{chem} статистически значимые эффекты градаций глубины отсутствовали в моделях для индексов Пиелу и TPF_{bio} ; у индекса $AMBI$ и статистики Кларка включение этого фактора происходило на уровне вероятности в 0,124 и 0,159 (табл. 3). У ковариаты содержание $C_{орг}$ значимое воздействие глубины не попадало лишь в модель биомассы. Тип грунта не был значимо представлен в модели биомассы при обеих непрерывных переменных и, кроме того, отсутствовал у плотности, статистики Кларка (ковариата TPF_{chem}) и $BOPA$ ($C_{орг}$).

В целом эффекты категориальных факторов показывают стандартные для морского донного населения закономерности (прил. рис. 37–41). Так, наибольшее богатство, разнообразие и выравненность ранговых распределений (R , SR , H' и e) наблюдаются на самых разнообразных смешанных грунтах, что связано с увеличением количества биотопов, пригодных для поселения донных животных. Наоборот, степень доминирования (Si) для таких осадков заметно снижается. Эти эффекты, в той или иной степени, выражены при обеих ковариатах, кроме как у индекса Пиелу. Макрозообентос больших глубин заметно разнообразнее, чем на мелководье и, кроме того, глубоководные местообитания заселяются гидробионтами плотнее, чем мелководные. Минимальные величины индекса TPF_{bio} , приуроченные к песчаным грунтам, обусловлены самим определением этого параметра, индицирующего уровень загрязнения.

Весьма интересны проявления эффектов категориальных переменных и у других параметров — рост $AMBI$ в среднем диапазоне глубин и последовательное снижение $M-AMBI$ с ее уменьшением, падение первого при снижении содержания частиц тонких фракций и максимумы второго на смешанных грунтах. Любопытно и существенное повышение TPF_{bio} на промежуточных глубинах при ковариате $C_{орг}$ и т.д. Однако полный «разбор полетов» требует существенного теоретического и, возможно, экспериментального анализа с привлечением иных статистических процедур, что не входит в задачи

настоящей работы. Реальные значения биотических параметров и их статистические характеристики для разных глубин и грунтов суммированы в приложении (табл. 7); для изученной акватории эти величины следует рассматривать как референтные.

Эффективность биотических показателей при оценке загрязнения и эвтрофикации и причины ее снижения. Полученные результаты позволяют оценить эффективность изученных параметров обилия и экологических индексов при мониторинге состояния морской среды, опираясь на общую объясненную дисперсию и вклады в нее непрерывных и категориальных переменных (рис. 3). Для индикации наилучшим показателем, очевидно, следует считать тот, который имеет наибольший и существенный (> 50 %) вклад индицируемого фактора в *TEV* на фоне минимального «шума», создаваемого остальными предикторами.

Единственным параметром, полностью удовлетворяющим этим требованиям, является TPF_{bio} , настроенный, как уже было отмечено, на определение уровня химического загрязнения грунтов (вклад ковариаты в общую дисперсию — почти 73 %, остальных факторов — в сумме < 5 %, или примерно 94 и 6 % от *TEV*). Как ни странно, этот показатель может рассматриваться и как индикатор уровня эвтрофикации (содержания $C_{орг}$), хотя и в меньшей степени. Заметный, но все же не исключительный, вклад ковариаты $C_{орг}$ в его дисперсию (45,7 %, или 80,5 % от *TEV*) ощутимо отягощен статистически значимыми воздействиями типа грунта и глубины (в сумме 11,0–19,3 % от *TEV*).

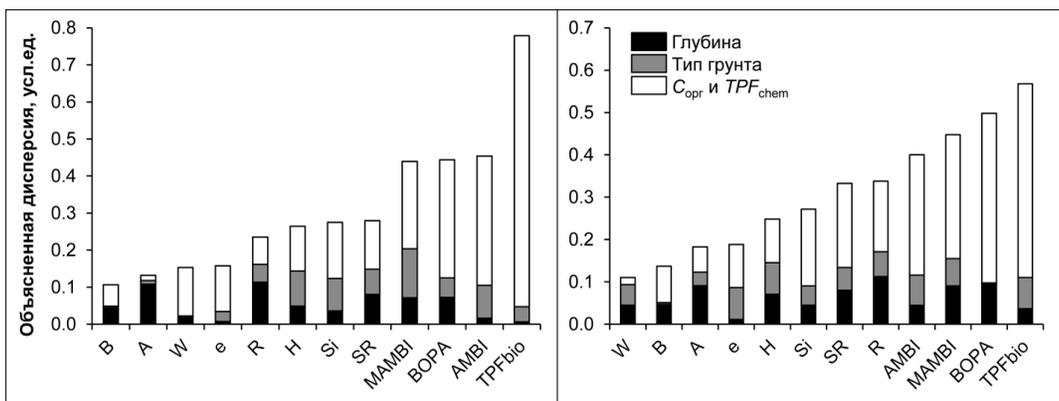


Рис. 3. Вклад различных факторов в общую объясненную дисперсию биотических параметров для ковариат TPF_{chem} и $C_{орг}$ (соответственно **слева** и **справа**)

Fig. 3. Certain factors contribution to the total explained variance of biotic parameters for covariates of TPF_{chem} (**left panel**) and TOC (**right panel**)

Довольно высокая индикативная способность TPF_{bio} по отношению к $C_{орг}$ связана как с его заметной корреляцией с содержанием органики, так и с включением в его вычисление концентрации фенолов. Содержание этих загрязняющих веществ, которые обильны в биологических объектах и продуктах их метаболизма, обусловлено ростом эвтрофикации в результате усиления терригенного стока, начавшегося в первой половине нулевого десятилетия текущего века [Мощенко и др., 2020, 2021в]. В результате соответствующее увеличение концентраций биогенов привело к росту продукции микроводорослей, которые, вероятно, и являются одним из важнейших источников этих соединений на исследованной акватории.

Биотические индексы *AMBI* и *M-AMBI* гораздо в меньшей степени соответствуют указанным требованиям, существенно уступая TPF_{bio} в общей объясненной дисперсии, тогда как вклады сторонних факторов в их изменчивость гораздо выше, что особенно заметно для ковариаты $C_{орг}$. Доля *TEV*, объясненной непрерывными переменными, у этих показателей составляет всего 34,9 и 23,5 % при ковариате TPF_{chem} (меньше, чем у TPF_{bio} , в 2,1 и 3,1 раза, в процентах от *TEV* — 76,9 и 53,6) и 28,4 и 29,2 % для $C_{орг}$ (в 1,6 раза, 71,0 и 65,4 %). При этом суммарные эффекты категориальных факторов

достигают у *AMBI* 23,1 и 29,0 % от *TEV* (ковариаты соответственно TPF_{chem}^{opr} и C_{opr}), а у *M-AMBI* еще больше — 46,4 и 34,6 % (рис. 3). В этом контексте индекс *ВОРА* в большей степени сопоставим с *AMBI* и *M-AMBI*, чем с TPF_{bio}^{opr} : на ковариату TPF_{chem}^{opr} у него приходится 31,9, а на C_{opr} — 40,1 % (разница в 2,3 и 1,1 раза, 76,6 и 80,4, 23,4 и 19,6 %). Следует подчеркнуть, что по способности индцировать содержание *ВОРА* явно превосходит индексы *AMBI* и *M-AMBI*, сближаясь в этом отношении с TPF_{bio}^{opr} (рис. 3).

Индекс *AMBI* позиционируется авторами как мера степени нарушения или повреждения донного населения и его местообитания, а *M-AMBI* — как таковая экологического статуса макрозообентоса (прил. табл. 8). Нами доказано статистически значимое воздействие сторонних факторов на эти параметры (табл. 3). *AMBI* достигает наибольших величин на промежуточных глубинах (14–27 м) и минимален в диапазоне 28 м и более, а «повреждения местообитаний» в наибольшей степени выражены на алевропелитах. Самый высокий экологический статус донного населения наблюдается на самых больших глубинах и снижается с ее уменьшением. В то же время этот статус максимален на смешанных грунтах и минимален на илисто-глинистых отложениях. Получается, что при одном и том же содержании органики или значении TPF_{chem}^{opr} , но на разных глубинах или грунтах сообщества макрозообентоса имеют разный экологический статус, а их местообитания повреждены в разной степени, что, по меньшей мере, затрудняет интерпретацию результатов наблюдений. Возможно, это обусловлено исключением взаимодействий независимых переменных, что позволило бы дать разумное объяснение этим закономерностям.

Для *M-AMBI* такая дисфункция связана с самим способом его вычисления и включением в эту процедуру *R* и *H*, изменения которых в зависимости от глубины и типа грунта, как было показано выше, соответствуют стандартным для морского бентоса закономерностям. Иная ситуация складывается с индексом *AMBI*: его определение базируется на классификации животных по отношению к содержанию C_{opr} , которая во многом основана на экспертных оценках, а не на строгой математической формализации, в отличие от классификации макрозообентоса по уровню загрязнения [Мощенко и др., 2021а, 2022а,б]. Существенные проблемы при адаптации этого показателя для зал. Петра Великого возникали именно при отнесении видов, обитающих на данной акватории, к той или иной экологической группе, выделяемой авторами индекса, причем часть видов пришлось переклассифицировать, и это изменение было обусловлено именно применением статистических методов анализа их кривых отклика.

Заметно хуже в отношении применимости для экологического мониторинга выглядят параметры, описывающие богатство, разнообразие и доминирование — индексы *R*, *SR*, *H* и *Si* (рис. 3). Суммарный вклад сторонних факторов в *TEV* варьирует у них в пределах 44,8–68,6 % при ковариате TPF_{chem}^{opr} и от 33,3 до 58,6 % для содержания C_{opr} ; наилучший результат — минимальный процент от *TEV* — в обоих случаях показывает *Si*, наихудший — *R* и *H* (соответственно для TPF_{chem}^{opr} и C_{opr}). Наконец, совсем бесполезным, с позиций статистики, выглядит применение характеристик обилия — плотности и биомассы, а также индекса Пиелу и, что удивительно, статистики Кларка, которая была создана для оценки состояния макрозообентоса. Естественно, прежде всего это обусловлено крайне низкой суммарной объясненной дисперсией (10,7–18,9 %), тогда как вклад ковариат, например у *W* и *e*, заметно превышает 50 % (TPF_{chem}^{opr} — соответственно 85,6 и 78,1 % от *TEV*). При ковариате C_{opr} непрерывная переменная сохраняет относительно высокий процент *TEV* у индекса Пиелу, тогда как у *W*-статистики он резко падает и становится статистически незначимым (соответственно 54,0 и 15,0 %).

Очевидно, что существуют две основные причины непригодности использования в экологическом мониторинге статистики Кларка, индекса Пиелу и в значительной степени других индексов. Во-первых, это число видов макрозообентоса, найденных на станции, и их размерные характеристики. Во-вторых, это сезонная и межгодовая динамика видового состава и его количественных показателей, а также зависимость от уровня антропогенного воздействия.

Для вычисления индекса Пиелу и статистики Кларка необходимо, чтобы на станции (в пробе) было найдено не менее двух видов. В реальности наличие двух, трех и даже четырех видов может дать даже абсолютную выравненность видовых распределений ($e \rightarrow 1,00$). Наиболее яркими примерами этого могут служить две станции, опробованные на внутренних акваториях зал. Посыета в 1993 г. (четыре вида, $e = 1,00$). Другие, не менее выразительные примеры, — станция той же съемки с тремя видами ($e = 0,95$), станции в бухтах Патрокл (2006 г., два вида, 0,99) и Золотой Рог (два вида, 0,95). В то же время идеально выравненные видовые распределения ($e = 0,9$ и более) отнюдь не редкость и были отмечены на 14 из 261 станции, тогда как невыравненные и абсолютно невыравненные распределения ($e = 0,25$ и менее) — на девяти.

«Несуразные» значения статистики Кларка обычно приурочены к станциям с экстремальным загрязнением и уровнем эвтрофикации. Так, на станции Z7 в бухте Золотой Рог в 2001 г. наблюдалось выраженное доминирование относительно крупных животных (пять видов, $W = 0,255$), хотя должно было быть наоборот, в 2016 г. (также пять видов) это преобладание не было столь отчетливым (0,099), а в 2019 г. (13 видов) преимущество получили мелкие представители бентоса (–0,106). Большие значения W в 2001 и 2016 гг. были обусловлены присутствием крупной полихеты *Nereis* sp. (более 10 см в длину и около сантиметра в диаметре), почти постоянного обитателя бухты Золотой Рог, а в 2019 г. она не была найдена. Необходимо подчеркнуть, что выраженное доминирование относительно крупных животных наблюдается в разы чаще, чем мелких ($W > 0,120$ и $< -0,064$), соответственно на 128 и 21 станции, что должно было бы отражать и соотношение количества точек опробования в относительно чистых и сильно загрязненных районах. Однако этому противоречат результаты ANCOVA.

Основные черты сезонной изменчивости наиболее представительных групп донных животных* — это увеличение обилия и видового разнообразия летом, а часто и осенью, и их снижение в весенний период, причем масштаб этих вариаций может достигать 200–300 % и более (прил. рис. 42, 43). Такие закономерности отчетливы в чистых районах; с ростом загрязнения эта динамика все более и более нарушается и при превышении порогового значения ERL_q ($TPF_{chem} = 2,8$) исчезает, причем у более чувствительных к антропогенному воздействию двустворчатых моллюсков этот коллапс наступает раньше, чем у полихет, которые более устойчивы к таким эффектам. Если уровень загрязнения возрастает, но не превосходит ERL_q , в изменениях количественных характеристик могут наблюдаться положительные тренды, что обусловлено, по-видимому, прохождением донным населением нескольких стадий на пути к разрушению.

На первой из них, на фоне снижения видового разнообразия (исчезают, в первую очередь, редкие и малочисленные виды), появляются виды-оппортунисты (индикаторы загрязнения), или, что точнее, более толерантные к загрязнению животные. Последние постепенно становятся доминантами и могут дать рост биомассы и/или численности в зависимости от своих биологических характеристик, например размеров, плодовитости и т.п. (промежуточная стадия). Затем вымирают более многочисленные и устойчивые виды, численность и биомасса снижаются и, наконец, исчезают и сами виды-индикаторы (конечная стадия). Вероятно, на самом начальном этапе число видов и, соответственно, индексы богатства и разнообразия могут даже несколько увеличиваться за счет притока более устойчивых видов, причем из-за их появления сезонная динамика может быть выражена даже более отчетливо (прил. рис. 42, 43). Следует отметить, что за рубежом выделяют восемь этапов деградации донного населения под воздействием загрязнения (прил. табл. 8).

* В распоряжении автора имеются лишь опубликованные результаты изучения сезонной и межгодовой динамики таксоценов многощетинковых червей и двустворчатых моллюсков [Oleynik, Moshchenko, 2001; Белан и др., 2003]. Первые обычно доминируют по плотности населения, вторые — по биомассе [например, Мощенко, 2023; Мощенко и др., 2023].

Если толерантный вид представлен относительно крупными индивидуумами, при его вселении биомасса бентоса может увеличиться, а плотность — снизиться из-за вымирания других видов. Наоборот, когда оппортунисты мелкие, но образуют скопления с большой плотностью, биомасса может уменьшиться (при очень большой плотности можно ожидать и ее увеличения), а численность — возрасти. Само собой, численность и биомасса животных могут и не измениться, когда размеры и плотность поселения оппортунистов сопоставимы с таковыми у доминантов и субдоминантов ненарушенного бентоса. Вероятно, все эти сочетания, в конечном итоге, и определяют многообразие сезонных и межгодовых откликов донного населения на загрязнение.

Естественно, изменения первичных количественных характеристик (A , B , R) ведут и к изменению параметров, вычисляемых на их основе. Так, при сезонном увеличении плотности, которое происходит из-за оседания личинок бентосных животных, произойдет неизбежное снижение W -статистики. Не останутся в стороне и биотические индексы $AMBI$ и $M-AMBI$, и даже TPF_{bio} , хотя и в минимальной степени за счет появления молодых видов, которые не свойственны данному конкретному участку акватории и исчезнут, не достигнув зрелого возраста. При этом на величину всех экологических индексов приток молодых животных повлияет и с другой, субъективной, стороны. Молодь очень многих видов почти невозможно определить до вида (а то и до рода) и в результате один вид может «раздвоиться», например *Nereis zonata* на *N. zonata* и *Nereis* sp., два вида дадут четыре и так далее.

Влияние сезонной изменчивости можно устранить либо за счет выполнения нескольких съемок — весной, летом, осенью (а в идеале — и зимой) и последующего усреднения полученных результатов, либо приурочить полевые работы к какому-либо одному периоду (у нас это разгар гидрологического лета — вторая-третья декада августа) [Мощенко, Белан, 2008]. Однако отбор проб в одни и те же календарные сроки, как, впрочем, и повторяемость съемок в разные сезоны, не исключит воздействия межгодовой динамики биотических параметров. Эта динамика обусловлена, например, волнами жизни, которые обычно связаны с изменениями условий среды, вариациями экологической ситуации вследствие флуктуаций интенсивности терригенного стока, наконец, отклонениями и трендами температурного режима, что сдвигает сроки нереста беспозвоночных. На все это накладывается временной ход уровня загрязнения со своим комплексом причинно-следственных связей. Таким образом, судить об изменении состояния донного населения и, соответственно, среды его обитания на основе биотических параметров возможно только при наличии длительного ряда непрерывных наблюдений (на наш взгляд, не менее чем десятилетнего).

Естественно, использование e и W , как и всех остальных показателей, возможно для оценки состояния макрозообентоса и среды его обитания при разовых одновременных съемках. Для этого необходимо соблюдение обычных приемов статистики, включая выборку данных, и тщательный анализ видового состава. Кроме того, для увеличения числа найденных видов следует объединять пробы, взятые на одной станции, а для заполнения пропусков, возникающих из-за невозможности вычисления показателей, использовать моделирование, для чего существуют два основных способа. Во-первых, это определение наилучшей зависимости искомого параметра от других характеристик и вычисление «пропуска» по уравнению регрессии, во-вторых, построение карты распределения с исключением неприемлемого значения и считывание величины искомого параметра в пропущенной точке. Существует и не статистический, но весьма наглядный способ, который заключается в удалении при вычислениях проблемного вида, такого как *Nereis* sp. на станции $Z7$ в бухте Золотой Рог. В результате W -статистика приобретает здесь вполне приемлемые и ожидаемые значения, снизившись до $-0,178$ и $-0,099$ в 2001 и 2016 гг.

Заключение

Итак, в результате применения ANCOVA наибольшая объясненная дисперсия была получена у TPF_{bio} (почти 78 %), наименьшая — у биомассы, плотности, статистики

Кларка и индекса Пиелу (< 19 %). Существенная часть изменчивости была описана для *AMBI*, *M-AMBI* и *BOPA* (до 49,8 %), у остальных параметров *TEV* в целом не превышала трети общей вариабельности. Тренды моделей большинства предикатов были отрицательными и лишь у индекса Симпсона, *AMBI*, *TPF_{bio}* и *BOPA* — положительными. Уменьшение большей части биотических параметров вдоль обеих ковариат происходило неравномерно, с отчетливо выраженной точкой изменения знака функции, имеющей у разных показателей различные координаты непрерывных предикторов. Эффекты категориальных факторов показывают стандартные для морского донного населения закономерности: рост богатства и разнообразия на самых разнообразных грунтах и снижение здесь степени доминирования. Макрозообентос больших глубин оказывается заметно разнообразнее, чем на мелководье, и, кроме того, глубоководные местообитания заселяются гидробионтами плотнее, чем мелководные.

С позиций статистики для мониторинга и оценки экологического состояния морской среды по-настоящему пригоден лишь *TPF_{bio}*, *AMBI*, *M-AMBI* и *BOPA* следует рассматривать как ограниченно пригодные, остальные — как непригодные. Низкая эффективность большинства характеристик биоты является следствием, во-первых, недостаточного для корректных вычислений числа видов, что нередко присутствует на акваториях, подверженных заметному антропогенному стрессу, во-вторых, существенного влияния сезонной и межгодовой изменчивости, исключить которое часто не представляется возможным; в третьих, трудностей видовой идентификации молодежи множества донных беспозвоночных, что ведет к неоправданному увеличению упрощенного индекса Маргалефа, используемого при вычислении индексов Пиелу, Симпсона, статистики Кларка (для нее немалую роль играет и диверсификация плотности по неоправданно выделенным видам), и самого индекса Маргалефа в стандартной форме. Наряду с этим все исследованные биотические параметры применимы для оценок состояния бентоса одновременных съемок, с соблюдением обычных приемов статистики, включая выбраковку данных, и тщательный анализ видового состава в пробах.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарен сотрудникам ДВНИГМИ Т.А. Белан и Б.М. Борисову за предоставление материала, а также всем рецензентам за ценные замечания, которые были учтены при подготовке настоящей рукописи к печати.

The author is grateful to T.A. Belan and B.M. Borisov (FERHRI) for providing materials for the study and to all anonymous reviewers for their valuable comments taken into account when preparing the article.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

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

The author states that he has no conflict of interest.

Список литературы

Белан Т.А., Мощенко А.В., Чернова А.С. Долговременные изменения видового разнообразия таксоценов многощетинковых червей в прибрежной зоне Японского моря // Докл. рабочего совещания по изучению глобальных изменений на Дальнем Востоке. — Владивосток : Дальнаука, 2003. — С. 196–224.

Кабакон Р.И. R в действии. Анализ и визуализация данных в программе R : пер. с англ. П.А. Волковой : моногр. — М. : ДМК Пресс, 2014. — 588 с.

Мощенко А.В. Сообщества макрозообентоса рыхлых грунтов прибрежных акваторий залива Петра Великого близ Владивостока (Японское море) и их экологическое состояние // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 3. — С. 618-638. DOI:10.26428/1606-9919-2023-203-618-638. EDN: EJWBOB.

Мощенко А.В., Белан Т.А. Количественная оценка степени антропогенного нарушения сообществ макрозообентоса рыхлых грунтов // Биол. моря. — 2008. — Т. 34, № 4. — С. 279–292.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М. Метод оценки химического загрязнения донных осадков с использованием биоиндикации // Изв. ТИНРО. — 2022а. — Т. 202, вып. 4. — С. 861–879. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-861-879. EDN: MDYYND.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М. Распределение и классификация макрозообентоса залива Петра Великого Японского моря по отношению к загрязнению донных отложений // Изв. ТИНРО. — 2022б. — Т. 202, вып. 3. — С. 623–639. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-623-639. EDN: FZIAEB.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М. Сообщества макрозообентоса рыхлых грунтов прибрежных акваторий открытой части залива Петра Великого Японского моря и их экологическое состояние // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203. — С. 581–600. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-581-600. EDN: ZEVAIV.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М. и др. Адаптация метода оценки качества морской среды по данным биологического анализа на основе индексов АМБИ и М-АМБИ для залива Петра Великого Японского моря // Тр. ДВНИГМИ. — 2021а. — Вып. 156. — С. 142–181.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М. и др. К методике выделения сообществ макрозообентоса: простой алгоритм для практики экологического мониторинга // Тр. ДВНИГМИ. — 2021б. — Вып. 156. — С. 111–141.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Лишавская Т.С. и др. Основные тенденции временного хода концентраций приоритетных поллютантов в осадках прибрежных акваторий Владивостока (залив Петра Великого Японского моря) // Изв. ТИНРО. — 2021в. — Т. 201, вып. 2. — С. 440–457. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-440-457.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Лишавская Т.С. и др. Многолетняя динамика концентраций приоритетных поллютантов и общего уровня химического загрязнения прибрежных акваторий Владивостока (залив Петра Великого Японского моря) // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 2. — С. 377–400. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-377-400.

Belan T.A., Moshchenko A.V. Polychaete taxocenosis variability associated with sediment pollution loading in the Peter the Great Bay (the East Sea/Japan Sea) // Ocean Science J. — 2005. — Vol. 40, № 1. — P. 1–10.

Borja Á., Franco J., Muxika I. The biotic indices and the Water Framework Directive: the required consensus in the new benthic monitoring tools // Mar. Pollut. Bull. — 2004. — Vol. 48, № 3–4. — P. 405–408.

Borja Á., Franco J., Perez V. A Marine Biotic Index to Establish the Ecological Quality of Soft-Bottom Benthos Within European Estuarine and Coastal Environments // Mar. Pollut. Bull. — 2000. — Vol. 40, № 12. — P. 1100–1114.

Borja Á., Mader J., Muxika I. Instructions for the use of the AMBI index software (Version 5.0) // Revista de Investigacion Marina. — 2012. — Vol. 19, № 3. — P. 71–82.

Dauvin J.C., Bachelet G., Barille A.L. et al. Benthic indicators and index approaches in the three main estuaries along the French Atlantic coast (Seine, Loire and Gironde) // Mar. Ecol. — 2009. — Vol. 30. — P. 228–240.

Muxika I., Borja Á., Bald J. Using historical data, expert judgment and multivariate analysis in assessing reference conditions and benthic ecological status, according to the European Water Framework Directive // Mar. Pollut. Bull. — 2007. — Vol. 55, Iss. 1–6. — P. 16–29. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2006.05.025.

Oleynik E.V., Moshchenko A.V. Ten-year variability of Bivalvia taxon in the coastal zone of Peter the Great Bay (Japan Sea) // Oceanography of the Japan Sea: proc. CREAMS-2000 Intern. Symp. — Vladivostok : Dalnauka, 2001. — P. 264–268.

Ponti M., Vadrucchi M.R., Orfanidis S., Pinna M. Biotic indices for ecological status of transitional water ecosystems // Transit. Waters Bull. — 2009. — Vol. 3, № 3. — P. 32–90. DOI: 10.1285/i1825229Xv3n3p32.

Van Hoey G., Borja A., Birchenough S. et al. The use of benthic indicators in Europe: From the Water Framework Directive to the Marine Strategy Framework Directive // *Mar. Pollut. Bull.* — 2010. — Vol. 60, Iss. 12. — P. 2187–2196.

Washington H.G. Diversity, biotic and similarity indices. A review with special relevance to aquatic ecosystems // *Water Res.* — 1984. — Vol. 18, Iss. 6. — P. 653–694. DOI: 10.1016/0043-1354(84)90164-7.

References

Belan, T.A., Moshchenko, A.V., and Chernova, A.S., Long-term changes in the species diversity of polychaetes taxa in the coastal zone of the Sea of Japan, in *Doklady` rabocheho soveshchaniya po izucheniyu global`ny`kh izmenenij na Dal`nem Vostoke* (Reports of the workshop on the study of global changes in the Far East), Vladivostok: Dal`nauka, 2003, pp. 196–224.

Kabakov, R.I., *R v deistvii. Analiz i vizualizatsiya dannykh v programme R* (R in Action: Data Analysis and Visualization in the R Software), Moscow: DMK, 2014. [transl. from English by P.A. Volkova]

Moshchenko, A.V., Communities of macrozoobenthos on soft sediments in the coastal areas of Peter the Great Bay near Vladivostok (Japan Sea) and their ecological status, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 3, pp. 618–638. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-618-638. EDN: EJWBOB.

Moshchenko, A.V. and Belan, T.A., Method for the appraisal of anthropogenic disturbance of macrozoobenthic communities of soft substrata, *Rus. J. Mar. Biol.*, 2008, vol. 34, no. 4, pp. 235–248.

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., and Borisov, B.M., A method for assessing chemical contamination of bottom sediments using bioassay approach, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 4, pp. 861–879. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-861-879. EDN: MDYYHD.

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., and Borisov, B.M., Distribution and classification of macrozoobenthos in Peter the Great Bay of Japan Sea in relation to contamination of bottom sediments, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 623–639. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-623-639. EDN: FZIAEB.

Moshchenko A.V., Belan T.A., and Borisov, B.M., Communities of macrozoobenthos on soft sediments in the coastal areas of open parts of Peter the Great Bay, Japan Sea and their ecological status, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 3, pp. 581–600. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-581-600. EDN: ZEVAIV.

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., Borisov, B.M., Lishavskaya, T.S., and Sevastyanov, A.V., Adaptation of the method of appraisal of marine environment quality using biological data analysis at the base of *AMBI* and *M-AMBI* indices for Peter the Great Bay (Sea of Japan), *Tr. Dal`nevost. Nauchno-Issled. Gidrometeorol. Inst.*, 2021, vol. 156, pp. 142–181.

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., Borisov, B.M., Lishavskaya, T.S., and Sevastyanov, A.V., To the methodology of the differentiation of macrozoobenthic soft-bottom communities: simple algorithm for ecological monitoring practice, *Tr. Dal`nevost. Nauchno-Issled. Gidrometeorol. Inst.*, 2021, vol. 156, pp. 111–141.

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., Lishavskaya, T.S., Sevastianov, A.V., and Borisov, B.M., Main tendencies of temporal changes for concentration of priority pollutants in sediments of the coastal areas at Vladivostok (Peter the Great Bay, Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 2, pp. 440–457. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-440-457

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., Lishavskaya, T.S., Sevastianov, A.V., and Borisov, B.M., Longterm dynamics of prior pollutants concentration and total level of chemical contamination in the coastal areas at Vladivostok (Peter the Great Bay, Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 2, pp. 377–400. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-377-400

Belan, T.A. and Moshchenko, A.V., Polychaete taxocenes variability associated with sediment pollution loading in the Peter the Great Bay (the East Sea/Japan Sea), *Ocean Sci. J.*, 2005, vol. 40, no. 1, pp. 1–10.

Borja, Á., Franco, J., and Muxika, I., The biotic indices and the Water Framework Directive: the required consensus in the new benthic monitoring tools, *Mar. Pollut. Bull.*, 2004, vol. 48, no. 3–4, pp. 405–408.

Borja, Á., Franco, J., and Perez, V., A Marine Biotic Index to Establish the Ecological Quality of Soft-Bottom Benthos Within European Estuarine and Coastal Environments, *Mar. Pollut. Bull.*, 2000, vol. 40, no. 12, pp. 1100–1114.

Borja, Á., Mader, J., and Muxika, I., Instructions for the use of the AMBI index software (Version 5.0), *Revista de Investigacion Marina*, 2012, vol. 19, no. 3, pp. 71–82.

Dauvin, J.C., Bachelet, G., Barille, A.L., Blanchet, H., Montaudouin, de X., Lavesque, N., and Ruellet, T., Benthic indicators and index approaches in the three main estuaries along the French Atlantic coast (Seine, Loire and Gironde), *Mar. Ecol.*, 2009, vol. 30, pp. 228–240.

Muxika, I., Borja, Á., and Bald, J., Using historical data, expert judgement and multivariate analysis in assessing reference conditions and benthic ecological status, according to the European Water Framework Directive, *Mar. Pollut. Bull.*, 2007, vol. 55, nos. 1–6, pp. 16–29. doi 10.1016/j.marpolbul.2006.05.025

Oleynik, E.V. and Moshchenko, A.V., Ten-year variability of Bivalvia taxon in the coastal zone of Peter the Great Bay (Japan Sea), in *Oceanography of the Japan Sea: proc. CREAMS-2000 Intern. Symp.*, Vladivostok: Dalnauka, 2001, pp. 264–268.

Ponti, M., Vadrucci, M.R., Orfanidis, S., and Pinna, M., Biotic indices for ecological status of transitional water ecosystems, *Transit. Waters Bull.*, 2009, vol. 3, no. 3, pp. 32–90. doi 10.1285/i1825229Xv3n3p32

Van Hoey, G., Borja, A., Birchenough, S., Buhl-Mortensen, L., Degraer, S., Fleischer, D., Kerckhof, F., Magni, P., Muxika, I., Reiss, H., Schröder, A., and Zettler, M.L., The use of benthic indicators in Europe: From the Water Framework Directive to the Marine Strategy Framework Directive, *Mar. Pollut. Bull.*, 2010, vol. 60, no. 12, pp. 2187–2196. doi 10.1016/j.marpolbul.2010.09.015

Washington, H.G., Diversity, biotic and similarity indices. A review with special relevance to aquatic ecosystems, *Water Res.*, 1984, vol. 18, no. 6, pp. 653–694. doi 10.1016/0043-1354(84)90164-7
Package 'AID'. <https://cran.r-project.org/web/packages/AID/AID.pdf>. Cited January, 16, 2023.
Package 'jmv'. <https://cran.r-project.org/web/packages/jmv/jmv.pdf>. Cited September, 11, 2023.

Oksanen, J., Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial. <https://ru.scribd.com/document/353618622/R-Vegan-Tutorial-Multivariate-Analysis-of-Ecological-Communities-by-Oksanen>. Cited January, 30, 2023.

Statistical analysis and interpretation of marine community data: reference methods for marine pollution studies, Nairobi: UNEP, 1995, no. 64.

Поступила в редакцию 18.09.2023 г.

После доработки 10.11.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

*The article was submitted 18.09.2023; approved after reviewing 10.11.2023;
accepted for publication 30.11.2023*

Научная статья

УДК 551.46.062.5(265.51)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-944-960

EDN: HNJWCS



ТИПОВЫЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ ВЕРХНЕГО КВАЗИОДНОРОДНОГО СЛОЯ БЕРИНГОВА МОРЯ В ЗИМНИЙ ПЕРИОД

В.А. Лучин*

Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Балтийская, 43

Аннотация. Многолетние типовые распределения температуры воды верхнего квазиоднородного слоя (ВКС) получены с использованием всей доступной океанологической информации по Берингову морю и проведенной ранее типизации. Как в холодные, так и в теплые по гидрологическим условиям годы наблюдаются неизменные особенности пространственного распределения температуры воды с максимальными значениями (от 3–4 до 5–6 °С) вблизи центральных и восточных проливов Алеутской гряды. Разница между типовыми значениями температуры в отдельных регионах моря, как правило, составляет 1,0–1,5 °С. Однако в олюторско-наваринском районе и в западной части восточноберингоморского склона различия в температуре ВКС при различных типовых условиях могут достигать 3–4 °С. Для исследования возможных причин формирования различий в типовых полях использован корреляционный анализ, что позволило рассмотреть большой набор потенциальных предикторов, которые характеризуют закономерности межгодовых изменений в термическом и динамическом состояниях атмосферы, деятельного слоя вод северной части Тихого океана и макромасштабных вариаций климата Земли.

Ключевые слова: Берингово море, океанологические наблюдения, температура морской воды, верхний квазиоднородный слой, типовые распределения, межгодовая изменчивость, «холодные» годы, «теплые» годы

Для цитирования: Лучин В.А. Типовые распределения температуры воды верхнего квазиоднородного слоя Берингова моря в зимний период // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 944–960. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-944-960. EDN: HNJWCS.

Original article

Typical patterns of the water temperature distribution in the upper mixed layer of the Bering Sea in winter season

Vladimir A. Luchin

V.I. Il'ichev Pacific Oceanological Institute, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences,
43, Baltiyskaya Street, Vladivostok, 690041, Russia

D.Geogr., leading researcher, vluchin@poi.dvo.ru, ORCID 0000-0003-4136-302X

Abstract. Typical patterns of the water temperature distribution in the upper mixed layer of the Bering Sea in winter are determined on all available oceanographic data obtained

* Лучин Владимир Александрович, доктор географических наук, ведущий научный сотрудник, vluchin@poi.dvo.ru, ORCID 0000-0003-4136-302X.

by research institutions of Russia, Japan, USA, and China. Previously [Luchin, 2023], the data were sorted to two sets presenting «cold» and «warm» winters. The proper set includes 2,492 oceanographic stations and the latter one — 2,130 stations. Spatial distribution of the temperature has some common patterns for both sets: the highest values (3–4 to 5–6 °C) are observed at the central and eastern passages between Aleutian Islands, primarily reflecting the Pacific waters invasion to the sea, then these waters are involved into the large-scale cyclonic gyre over the deep-water basin and transported along the continental slope that is indicated by 3 °C isotherm. However, different types of the temperature distribution are well distinguished by prominent difference of its values that is amounted in 1.0–1.5°, up to 3–4° at the northwestern coast including the western part of the eastern Bering Sea slope. A wide set of potential predictors for interannual variability of thermal and dynamic conditions in the Bering Sea are examined using correlation analysis, including the global and regional climatic indices. There is concluded that the winter temperature fields are formed by several key factors, as the warm Pacific waters advection, the basin-scale cyclonic circulation, the vertical and lateral water mixing in the Aleutian sounds and at the continental slope, and fall-winter cooling of the surface layer driven by air–sea heat exchange.

Keywords: Bering Sea, oceanographic observations, water temperature, upper mixed layer, distribution pattern, interannual variability, cold year, warm year

For citation: Luchin V.A. Typical patterns of the water temperature distribution in the upper mixed layer of the Bering Sea in winter season, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 944–960. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-944-960. EDN: HNJWCS.

Введение

Термический режим Берингова моря в значительной мере определяется географическим положением, рельефом дна, морфометрией проливов, водообменом с Тихим океаном, солнечной радиацией, особенностями циркуляции атмосферы, системой течений, балансом тепла на поверхности моря, режимом ледовых условий и параметрами воздушных масс, под влиянием которых находится море в различные сезоны года [Давыдов, 1975; Фигуркин, 1992, 1997; Глебова, 2001; Luchin et al., 2002; Лучин, Соколов, 2007; Mueter et al., 2007; Басюк, 2009; Волков, 2012, 2016; Heintz et al., 2013; Siddon et al., 2013; Matishov et al., 2014; Лучин, 2023].

В работе Матера [Mueter et al., 2007] отмечается, что и чрезвычайно высокие, и крайне низкие значения температуры в море могут оказаться неблагоприятными для биопродуктивности высокого уровня. Недавние исследования также показали [например, Heintz et al., 2013; Siddon et al., 2013], что более «теплые» в зимний период гидрологические условия на шельфе Берингова моря могут быть некомфортными для выживания минтая первого года жизни в летне-осенний период. Отмечаются и перемещения к северу отдельных видов биологических объектов в ответ на рост температуры воды на шельфе Берингова моря [Mueter et al., 2007; Mueter, Litzow, 2008; Spencer, 2008]. В работе А.Ф. Волкова [2012] по данным наблюдений за летне-осенний период 2003–2011 гг. было показано, что на шельфе восточной части Берингова моря мелкие копеподы доминировали в теплые годы, а относительно крупные — в холодные.

Типизации и схематизации происходящих в системе океан–атмосфера процессов наиболее активно и достаточно продолжительное время используются в метеорологии. Исследователи отмечают сложность проблемы, что определяет много самых разнообразных подходов для ее решения. Как правило, этот вопрос возникает при всякого рода синоптических исследованиях, когда оказывается необходимым обобщить процессы за длительный промежуток времени или подвергнуть систематизации и изучению достаточно большой синоптический материал [Вангенгейм, 1938]. А.И. Соркина [1961] отмечает, что такие обобщения производятся с целью, во-первых, выявить некоторые основные черты процесса и, во-вторых, избавить исследователя от операций с бесконечным рядом ситуаций, сменяющих одна другую и никогда в точности не повторяющихся.

В практике гидрометеорологических исследований широко используются построения средних полей (многолетних распределений за год, сезон или месяц). Поскольку

они являются результатом обобщения самых разных ситуаций, имеющиеся индивидуальные особенности конкретных полей элементов на таких картах либо сглаживаются, либо вовсе исчезают [Соркина, 1961]. В связи с этим при различных научных и прикладных исследованиях широко внедрился метод обобщения материалов — типизация процессов, когда осреднение выполняется раздельно, по группам. В каждую из групп (при проведении типизации) подбираются случаи, характерные наличием какого-либо одного и того же признака, выбранного в качестве ведущего. Такое осреднение уже не уничтожает и не сглаживает, а напротив, выявляет и подчеркивает наиболее характерные индивидуальные особенности реальных процессов. Типизация позволяет расчленить средние распределения на составные части и показать, какие фактические процессы доминируют в реальных распределениях [Вангенгейм, 1938; Соркина, 1961].

Типизации атмосферных процессов над дальневосточным регионом были реализованы в научных работах ранее [например, Ботьянов, 1987; Глебова, 1999, 2001, 2003; Полякова, 1999]. В первом обобщении при подготовке типовых распределений были использованы данные 10-летнего архива синоптических карт (с их статистическим обобщением) за период с 1966 по 1975 г.

Более длительный ряд наблюдений (декадные карты приземного давления за 1980–2002 гг.) для выделения типов атмосферных процессов над дальневосточными морями (Японском, Охотском, Беринговым) использовала С.Ю. Глебова [2003]. Анализ процессов и их разделение на типы проводился с учетом двух критериев — качественного и количественного. Качественным признаком типизации было положение и интенсивность барических систем в пределах каждого из морей, что и определяет характер перемещения воздушных масс. Интенсивность переносов оценивалась при помощи количественного признака типизации, в качестве которого использовались значения зонального и меридионального индексов циркуляции [Кац, 1960].

А.М. Полякова [1999] по данным ежедневных приземных синоптических карт для северной части Тихого океана за 50-летний ряд наблюдений (с 01.01.1949 по 31.12.1998 г.) выделила 6 типов атмосферной циркуляции. В этой работе она использовала три ведущих признака для типизации:

- географическое положение основных траекторий циклонов;
- географическое положение областей высокого давления;
- направление перемещения воздушных масс и их общие характеристики (влажные или сухие, теплые или холодные, континентальные или морские).

Существует также ряд работ, посвященных исследованию типовых термических и динамических ситуаций в Охотском и Беринговом морях. Например, в работе Г.А. Власовой с соавторами [2008] рассмотрены результаты численных экспериментов циркуляции вод Охотского моря с использованием гидродинамической модели. Цель проведенных экспериментов — охарактеризовать влияния различных синоптических ситуаций, классификации которых предложили А.М. Полякова [1999] и С.Ю. Глебова [1999], на течения в море. По результатам диагностических расчетов в работе В.Д. Будаевой и В.Г. Макарова [Budaeva, Makarov, 1996] представлены типовые схемы циркуляции вод в прол. Лаперуза и зал. Анива с учетом различных типов метеорологических полей. Аналогичный подход (с использованием 4 типовых барических ситуаций восточного района Арктики) для исследования изменчивости течений Чукотского моря использовал М.Ю. Кулаков [1993]. Он показал влияние каждого типа циркуляции на ледово-гидрологический режим моря и продемонстрировал возможность применения разработанной типизации в оперативных и прогностических задачах.

В опубликованных ранее работах [Винокурова, 1964, 1972; Давыдов, 1975; Павлычев и др., 1989; Чернявский, 1992; Фигуркин, 1997; Хен, 1997; Жигалов, Лучин, 2002, 2005; Luchin et al., 2002; Лучин, Жигалов, 2006; Лучин, Соколов, 2007; Басюк, 2009; Matishov et al., 2014; Лучин, Матвеев, 2016], помимо качественных и числовых оценок межгодовой изменчивости, также приводятся типизации многолетних изменений термических условий различных регионов Охотского и Берингова морей. Важная роль

крупномасштабной циркуляции атмосферы при формировании типа гидрологического режима вод моря отмечена в работе И.В. Давыдова [1975].

Целью настоящей работы является выявление особенностей в типовых распределениях температуры воды верхнего квазиоднородного слоя Берингова моря в зимний период.

Материалы и методы

Для представления типовых распределений температуры воды в верхнем квазиоднородном слое (ВКС) была использована вся доступная океанологическая информация Берингова моря (данные организаций России, Японии, США и КНР). В предыдущей работе [Лучин, 2023] представлены полное описание источников и видов наблюдений, процедура исключения дублей станций и отбраковка недостоверных значений с учетом региональных особенностей моря, а также проведение интерполяции измеренных значений на горизонты, кратные 5 м. В ней также изложен расчет параметров (глубина нижней границы и средние взвешенные значения температуры и солености ВКС) на каждой океанологической станции.

Ранее в работе В.А. Лучина [2023] по данным вклада только первой компоненты разложения полей температуры ВКС в Беринговом море по ЭОФ (эмпирическим ортогональным функциям) для зимнего периода и с использованием статистических критериев была выполнена типизация лет за 1958–2022 гг. В рамках предложенной классификации в термическом режиме ВКС всей акватории Берингова моря с 1958 по 2022 г. были выделены теплые по термическим условиям годы 1958, 1959, 1963, 1964, 1966, 1979, 1982, 1985, 1987, 1997, 2001, 2003, 2004, 2015–2018, 2020, 2022. Холодными были годы 1969, 1972, 1973, 1975–1977, 1984, 1988, 1995, 1999, 2000, 2002, 2008, 2010. Экстремально холодными были годы 2009 и 2012.

На основе проведенной типизации были сформированы два многолетних массива данных параметров ВКС Берингова моря — «холодных», с включением данных экстремально холодных лет (2 492 станции), а также «теплых» (2 130 станций) лет. Затем для каждого из типов были построены средние многолетние месячные поля пространственного распределения температуры воды ВКС Берингова моря для периода с декабря по март. Отметим одну важную деталь расчетов. Имеющиеся данные за декабрь (для построения полей) были смещены на один год раньше по отношению к выполненной типизации лет. Аналогичная процедура была применена при исследовании межгодовой изменчивости и дальнейшей типизации лет в работе [Лучин, 2023].

Для исследования возможных причин формирования различий в типовых средних многолетних месячных полях распределения температуры воды ВКС Берингова моря в зимний период использован ряд первой временной функции разложения по ЭОФ полей аномалий температуры воды в ВКС Берингова моря (Tw_VKS_BS), представленный на рис. 2 (а) в работе В.А. Лучина [2023]. Данные этого ряда (в рамках корреляционного анализа) рассмотрены во взаимосвязи с большим набором потенциальных предикторов, которые характеризуют закономерности межгодовых изменений в термическом и динамическом состояниях атмосферы, деятельного слоя вод северной части Тихого океана и макромасштабных вариаций климата Земли.

В качестве предикторов (факторов, возможно, определяющих термическое состояние вод Берингова моря) использованы различные индексы, представляющие собой временные ряды параметров, характеризующих крупномасштабные пространственно-временные особенности системы океан–атмосфера. Все использованные индексы можно разделить на две группы: общепринятые, широко применяемые в мировой практике, а также расчетные, полученные в данной работе.

Источником данных первой группы индексов является интернет-ресурс [<https://psl.noaa.gov/data/climateindices/list/>]. В настоящей работе использованы следующие 18 средних месячных индексов из этой группы: индекс Арктической осцилляции (АО); временные ряды, вычисленные при объединении стандартизированных индексов SOI и

Nino 3.4 (BEST); East Pacific/North Pacific Oscillation (EP/NP); Global Mean Land/Ocean Temperature Index (GMLOTI); Nino 1+2; Nino 3; Nino 3.4; Nino 4; Northern Oscillation Index (NOI); North Pacific Pattern (NP); Oceanic Nino Index (ONI); осредненная температура поверхности океана в регионе 60–170 E, 15 S–15 N (Pacific Warmpool Area Average (PWAA)); Pacific Decadal Oscillation (PDO); Pacific North American Index (PNA); Southern Oscillation Index (SOI); Indices of El Nino Evolution (TNI); Tripole Index for the Interdecadal Pacific Oscillation (TPI (IPO)); Western Pacific Index (WP). Подробное описание всех этих индексов и ссылки на методики их определения представлены на интернет-ресурсе [psl.noaa.gov/data/climateindices/list/].

Следует отметить, что влиянию Алеутского минимума в зимний период на атмосферу и океан региона северной части Тихого океана посвящено большое число работ [например, Nitta, Yamada, 1989; Trenberth, 1990; Sugimoto, Hanawa, 2009]. Оно сказывается на изменениях температуры поверхности моря [Latif and Barnett, 1996] и на морских экосистемах [Polovina et al., 1995; Mantua et al., 1997]. В качестве показателя деятельности Алеутского минимума использовался индекс NP [Trenberth, Hurrell, 1994], который определяется как среднее давление на уровне моря в районе 30–65 N и 160 E–140 W. В работе Сугимото и Ханавы [Sugimoto, Hanawa, 2009] центральное положение Алеутского минимума определялось в пределах области (30–60 N и 150 E–150 W) при осреднении полей за декабрь–февраль. Есть еще один общепризнанный индекс Алеутской депрессии [Beamish, Bouillon, 1993; Beamish et al., 1999; Бугаев и др., 2018; Хен и др., 2019а] — ALPI — область северной части Тихого океана, ограниченная изобарой 1005 (площадь или ее аномалия). Как следует из работы Г.В. Хена с соавторами [2019б], этот индекс на сайте www.beringclimate.noaa.gov/data.html обновляется с запаздыванием в 2 года, что является проблематичным для использования его в прогностических целях, более того, коэффициент корреляции между индексами ALPI и NP составляет 0,96 [Хен и др., 2019б].

Вторая группа, состоящая из 10 средних месячных индексов, также получена в рамках интернет-ресурса [<https://psl.noaa.gov/data/climateindices/list/>], но параметры их расчета были заданы автором настоящей работы исходя из региональных особенностей взаимодействия океана и атмосферы в регионе, охватывающем северную часть Тихого океана и восточный сектор Арктики. В их число входят:

- межгодовые изменения средних месячных значений приземного давления в районе Алеутского минимума (регион 50,0–57,5° с.ш. и 160–180° в.д.) — SLP_1;
- межгодовые изменения средних месячных значений приземного давления в районе Алеутского минимума (регион 50,0–57,5° с.ш. и 155–170° в.д.) — SLP_2;
- межгодовые изменения средних месячных значений меридиональных составляющих скорости ветра на уровне моря на западной периферии Алеутского минимума (район 50–60° с.ш. и 155–165° в.д. (MW_1));
- межгодовые изменения средних месячных значений меридиональных составляющих скорости ветра на уровне моря на восточной периферии Алеутского минимума (район 50–60° с.ш. и 190–200° в.д. (MW_2));
- межгодовые изменения средних месячных значений температуры поверхности океана к юго-востоку от восточных проливов Алеутской гряды (район 52,4–56,2° с.ш. и 200,6–204,4° в.д.) — SST_R1;
- межгодовые изменения средних месячных значений температуры поверхности океана в вершине зал. Аляска (район 58,1–60,0° с.ш. и 210,0–217,5° в.д.) — SST_R2;
- межгодовые изменения средних месячных значений температуры воздуха на уровне моря в районе 70,0–72,5° с.ш. и 190,0–200,0° в.д. (Ta_R1);
- межгодовые изменения средних месячных значений температуры воздуха на уровне моря в районе 67,5–70,0° с.ш. и 160,0–170,0° в.д. (Ta_R2);
- межгодовые изменения средних месячных значений температуры воздуха на уровне моря в районе 45,0–50,0° с.ш. и 180,0–190,0° в.д. (Ta_R3);
- межгодовые изменения средних месячных значений температуры воздуха на уровне моря в районе 50,0–55,0° с.ш. и 200,0–210,0° в.д. (Ta_R4).

Результаты и их обсуждение

Представленные средние многолетние типовые поля температуры ВКС (рис. 1–4) свидетельствуют о том, что термический режим Берингова моря в значительной степени зависит от водообмена с Тихим океаном и от особенностей перераспределения трансформирующихся тихоокеанских вод по исследуемой акватории. Линии генерального градиента температуры ВКС в море в течение рассматриваемого периода сохраняют свое направление (с юго-востока на северо-запад).

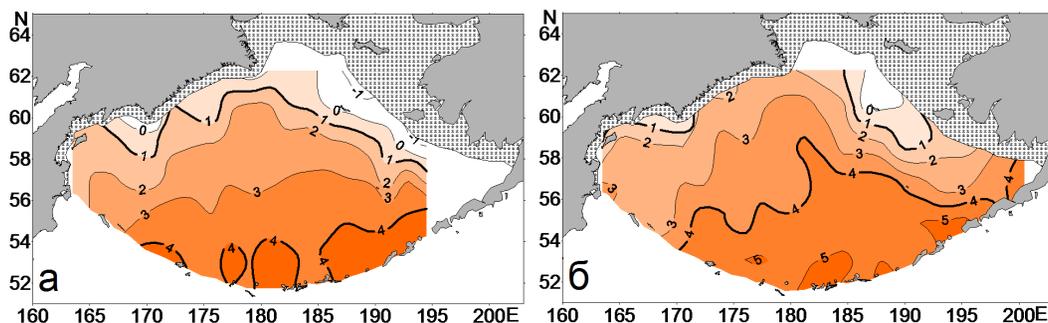


Рис. 1. Средние многолетние типовые (в «холодные» (а) и «теплые» (б) годы) распределения температуры воды ВКС Берингова моря в декабре, заштрихованная акватория — среднее многолетнее распределение ледяного покрова в декабре

Fig. 1. Long-term averaged distribution of the water temperature in the upper mixed layer of the Bering Sea in December of the cold (a) and warm (б) years (the ice-covered area is shaded)

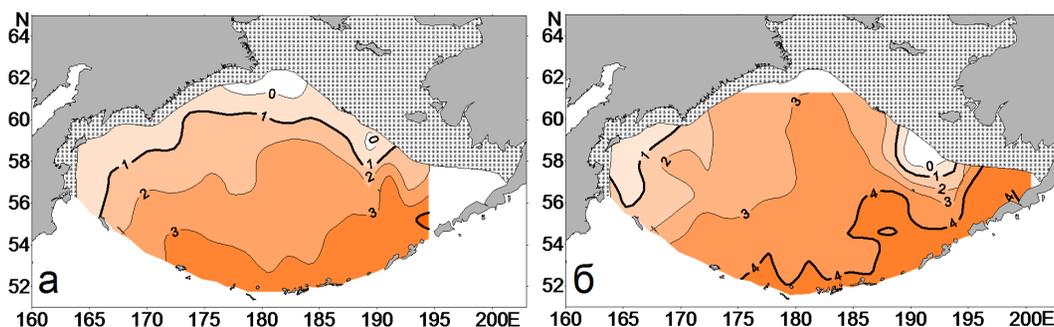


Рис. 2. Средние многолетние типовые (в «холодные» (а) и «теплые» (б) годы) распределения температуры воды ВКС Берингова моря в январе, заштрихованная акватория — среднее многолетнее распределение ледяного покрова в январе

Fig. 2. Long-term averaged distribution of the water temperature in the upper mixed layer of the Bering Sea in January of the cold (a) and warm (б) years (the ice-covered area is shaded)

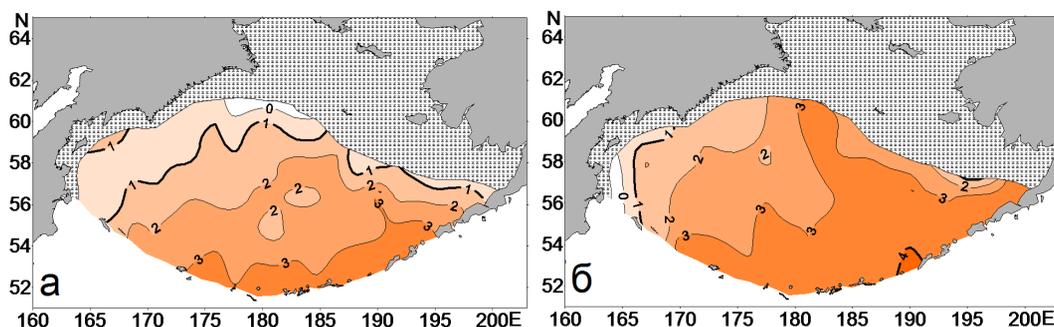


Рис. 3. Средние многолетние типовые (в «холодные» — (а) и «теплые» — (б) годы) распределения температуры воды ВКС Берингова моря в феврале, заштрихованная акватория — среднее многолетнее распределение ледяного покрова в феврале

Fig. 3. Long-term averaged distribution of the water temperature in the upper mixed layer of the Bering Sea in February of the cold (a) and warm (б) years (the ice-covered area is shaded)

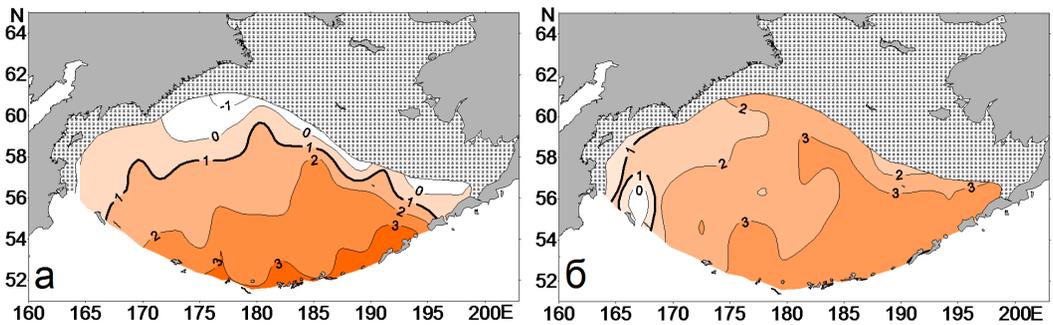


Рис. 4. Средние многолетние типовые (в «холодные» — (а) и «теплые» — (б) годы) распределения температуры воды ВКС Берингова моря в марте, *заштрихованная акватория* — среднее многолетнее распределение ледяного покрова в марте

Fig. 4. Long-term averaged distribution of the water temperature in the upper mixed layer of the Bering Sea in March of the cold (а) and warm (б) years (the ice-covered area is *shaded*)

Как в холодные, так и в теплые по гидрологическим условиям годы наблюдаются неизменные особенности пространственного распределения температуры воды. В течение всего исследуемого периода (с декабря по март) наиболее высокие значения температуры воды (от 3–4 до 5–6 °С) выделяются вблизи центральных и восточных проливов Алеутской гряды. Конфигурация изолиний 3 °С (особенно в «теплые» годы) на рис. 1–4 свидетельствует о крупномасштабной циклонической циркуляции вод над глубоководной котловиной, а также о продвижении теплых тихоокеанских вод вдоль свала глубин от юго-западной оконечности п-ова Аляска по направлению к мысу Наварин. В то же время наиболее низкие значения температуры воды в ВКС моря (менее 1 °С) отмечаются у склона глубоководной котловины моря и у кромки льда (рис. 1–4). Таким образом, типовые распределения температуры ВКС Берингова моря являются достаточно ярким индикатором поступления в море трансформированных тихоокеанских вод и адвективных процессов, происходящих в море.

Следует отметить также еще одну важную закономерность термического режима в течение холодного периода, выявленную на основе типовых распределений (рис. 1–4). Как видно на представленных рисунках, характерной особенностью пространственного распределения на всей рассматриваемой акватории являются однонаправленные (как в «холодные», так и в «теплые» годы) изменения температуры в ВКС Берингова моря (с максимумом в декабре и минимумом в феврале-марте).

В южной и восточной частях глубоководной котловины Берингова моря температура воды в «холодные» зимы, как правило, не превышает 3,5–4,5 °С. В то же время в «теплые» зимы она в начале зимы достигает 4,5–5,0 °С и только в феврале-марте понижается до 3,5 °С. Более того, если рассматривать глубоководную котловину моря в целом, то в типовые «теплые» годы область, заполненная переохлажденными водами (с температурой воды ниже 1 °С), существенно уменьшается (рис. 1–4).

Особенности пространственного распределения температуры в ВКС Берингова моря (при различных типах термического состояния вод моря) свидетельствуют о том, что формирование полей температуры (как в «холодные», так и в «теплые» зимы) происходит под влиянием нескольких основных факторов.

Во-первых, значительную роль на особенности полей температуры воды оказывает циклоническая система течений моря, а также интенсивное вертикальное и боковое перемешивание вод в проливах Алеутской гряды и у материкового склона. Во-вторых, существенная роль (особенно для присклоновых районов Камчатки) отводится следующим двум процессам (с различным доминированием их вклада в «теплые» и «холодные» годы) — адвекции теплых тихоокеанских вод и осенне-зимнего охлаждения деятельного слоя вод моря под влиянием метеорологических процессов и льдообразования.

Еще одна режимная особенность достаточно ярко выделяется в сравнении типовых «холодных» и «теплых» распределений температуры ВКС Берингова моря (рис. 1–4). В течение всего рассматриваемого периода существенно различаются размеры областей, которые заполнены водными массами с температурой выше 1 и 4 °С (эти изотермы на всех рисунках выделены более жирными линиями). Вследствие этого разница между типовыми значениями температуры в отдельных регионах моря, как правило, составляет 1,0–1,5 °С. Однако в олюторско-наваринском районе и в западной части восточнберингоморского склона различия в температуре ВКС при различных типовых условиях могут достигать 3–4 °С.

В настоящей работе также был выполнен поиск возможных факторов, влияющих на изменчивость термического состояния вод ВКС Берингова моря. Для этого рассмотрены корреляционные зависимости между временным коэффициентом первой моды разложения по ЭОФ полей аномалий температуры ВКС Берингова моря (Tw_VKS_BS , представленным в работе [Лучин, 2023]) с межгодовыми вариациями 28 средних месячных индексов (см. раздел «Материалы и методы»), отражающих межгодовую изменчивость в системе атмосфера–океан, а также локальные изменения в прилегающих регионах суши, Тихого океана и восточного сектора Арктики. Этот набор возможных средних месячных предикторов рассматривается для периода с сентября по апрель.

Вначале отметим следующие известные режимные особенности исследуемого региона, которые являются обоснованием использования месячной дискретности возможных предикторов. Термическое состояние вод ВКС Берингова моря формируется в течение всего холодного периода года. Межгодовые изменения гидрометеорологических условий на различных этапах холодного времени года не всегда однонаправлены. Это подтверждается, например, многолетним режимом ледовых процессов, которые являются результатом многофакторного взаимодействия в системе океан–атмосфера. Как следует из публикаций В.В. Плотникова [2002, 2003], начало льдообразования, период максимального развития ледовых условий моря и разрушение льда могут проходить в разных комбинациях по типам «теплых», «нормальных» или «холодных» лет.

Также имеются свои особенности и в гидрометеорологических данных (например, температура воздуха и температуры воды на поверхности Тихого океана). Эти данные, помимо межгодового сигнала, несут в себе существенную составляющую короткопериодной изменчивости (например, связанную с кратковременными изменениями погодных условий, а также внутренними волнами и вихревыми образованиями в толще вод). Все это также не позволяет использовать ряды предикторов с временными масштабами меньше месяца (как и обобщение данных за весь холодный период), поэтому все массивы потенциальных предикторов изначально взяты с месячной дискретностью, чтобы, во-первых, исключить погрешности, связанные с короткопериодной изменчивостью, во-вторых, оставить имеющиеся реальные внутрисезонные закономерности в рядах используемых предикторов, поскольку при обобщении данных за весь сезон вполне могут произойти сглаживание или исчезновение всевозможных ситуаций, имеющих реальные и индивидуальные особенности конкретного года.

Дополнительно (для каждого из 28 потенциальных предикторов) было сформировано по два ряда, которые отражают процессы более крупных временных масштабов. Для этого были рассчитаны интегральные индексы, которые получены как среднее из средних месячных значений за периоды сентябрь–октябрь и сентябрь–ноябрь. В первом приближении эти месяцы отражают переход термических процессов в системе океан–атмосфера от теплого периода к зимнему состоянию.

Отметим также, что весь перечисленный набор месячных индексов рассматривается с возможностью их дальнейшего использования в качестве потенциальных предикторов (при последующей разработке прогностических уравнений), так как известно, что практическая и научная значимость прогностических уравнений заключается в их заблаговременности.

К настоящему времени выполнено достаточно большое число работ, в которых использовались корреляционные зависимости с различными вариантами наборов известных индексов, отражающих межгодовые изменения параметров в системе океан–атмосфера. Все эти работы можно условно разделить на два класса. К первому из них относятся исследования по взаимосвязям между различными климатическими факторами (индексами) и состоянием запасов массовых промысловых рыб Тихого океана [Beamish, Bouillon, 1993; Beamish et al., 1999; Горяинов, Шатилина, 2003; Бугаев, Тепнин, 2011; Бугаев и др., 2018]. Второй класс работ посвящен выяснению происходящих изменений температуры поверхности океана (ТПО) в северной части Тихого океана (включая регион Берингова моря) и их взаимосвязи с различными климатическими индексами. Следует отметить, что во всех этих работах была различная продолжительность используемых рядов, а также разные временные масштабы обобщения данных как ТПО, так и используемых индексов. Например, в некоторых работах [Бугаев, Тепнин, 2011; Бугаев и др., 2018; Хен и др., 2022] использовано сезонное осреднение в исходных рядах, И.Д. Ростов с соавторами [2018] рассмотрели межгодовые изменения аномалий поверхностной температуры с климатическими индексами для холодного (ноябрь–апрель) и теплого (июнь–октябрь) сезонов, а также средние годовые обобщения данных с 1982 по 2016 г. В работе Г.В. Хена и Ю.Д. Сорокина [2008] использованы периоды осреднения данных от среднегодовых до 11-летних.

Результаты проведенных в настоящей работе корреляционных расчетов представлены в табл. 1. Ее анализ показал, что весь набор потенциальных предикторов делится на несколько существенно различающихся групп. К первой из них относятся предикторы, которые не имеют статистически значимых линейных корреляций с временным коэффициентом первой моды разложения по ЭОФ полей аномалий температуры ВКС Берингова моря (Tw_VKS_BS). В их число вошли общепринятые в мировой практике индексы (AO, BEST, Nino 1+2, Nino 3, Nino 3.4, NP, ONI, PNA, SOI, TPI (IPO), WP), а также один региональный индекс, характеризующий меридиональную составляющую скорости ветра (MW_2).

Во вторую группу включен ряд возможных предикторов, значения коэффициентов корреляции с которыми не превышают 0,31–0,34 и только в отдельные месяцы. К ним относятся EP/NP (со значимыми коэффициентами корреляции в сентябре и ноябре), NOI (со значимым коэффициентом корреляции только в декабре), MW_1 (со значимыми коэффициентами корреляции в марте и апреле), SLP_1 и SLP_2 (со значимыми коэффициентами корреляции в декабре и апреле). Вполне возможно, что полученные связи с этой группой предикторов также являются случайными.

Отдельно выделена группа возможных предикторов со сравнительно высокими коэффициентами корреляции за все представленные месяцы (с сентября по апрель). В их число входят следующие индексы: Global Mean Land/Ocean Temperature Index (GMLOTI), NINO 4, Pacific Warmpool Area Average (PWAA), Ta_R1 , Ta_R2 .

Особенностью перечисленных индексов является то, что значимые и сравнительно высокие значения коэффициентов корреляции обеспечиваются наличием трендовой составляющей в сравниваемых рядах. Если из ряда данных, характеризующего межгодовую изменчивость термического состояния вод ВКС Берингова моря (Tw_VKS_BS), убрать трендовую компоненту, то корреляционные связи со всеми этими индексами и для всех месяцев, как правило, становятся незначимыми. Исключением являются невысокие значимые корреляционные связи в отдельные месяцы с индексами Ta_R1 (в ноябре и январе) и Ta_R2 (в ноябре). Более того, коэффициенты корреляции, рассчитанные по двум вариантам (с трендовыми составляющими и без них), за более продолжительные периоды (сентябрь–октябрь и сентябрь–ноябрь) также не привели к росту значений коэффициентов корреляции для этой группы индексов (табл. 2).

В последнюю группу месячных индексов, на наш взгляд, имеющих хорошую перспективу для формирования возможного прогностического уравнения, включен

Таблица 1

Коэффициенты корреляции между термическим состоянием ВКС Берингова моря (Tw_VKS_BS) и возможными предикторами.

Значимые коэффициенты корреляции выделены жирным шрифтом

Table 1

Correlation coefficients between the mean winter water temperature in the upper mixed layer of the Bering Sea (Tw_VKS_BS) and potential predictors.

Significant correlations are shown in bold

Предиктор	Месяц									
	м09	м10	м11	м12	м01	м02	м03	м04	Среднее м09-10	Среднее м09-11
AO ¹	0,03	-0,21	0,04	-0,06	-0,05	0,15	0,18	-0,04	-0,16	-0,07
BEST ¹	0,11	0,10	0,12	0,07	0,05	0,08	0,0	0,14	0,11	0,11
EP/NP ¹	-0,30	-0,07	0,28	0,0	0,24	0,10	0,24	0,24	-0,23	-0,04
GMLOTI ¹	0,60	0,62	0,62	0,61	0,61	0,58	0,57	0,55	0,61	0,61
Nino 1+2 ¹	0,03	0,09	0,10	0,08	0,06	0,04	0,08	-0,02	0,06	0,08
Nino 3 ¹	0,09	0,14	0,13	0,12	0,08	0,10	0,16	0,17	0,12	0,12
Nino 3.4 ¹	0,16	0,16	0,13	0,13	0,09	0,11	0,18	0,26	0,16	0,15
Nino 4 ¹	0,40	0,30	0,28	0,27	0,26	0,26	0,32	0,38	0,35	0,32
NOI ⁴	0,0	-0,05	0,04	-0,31	-0,03	0,06	-0,13	-0,19	-0,03	0,01
NP ²	-0,03	-0,18	0,12	-0,15	-0,19	0,20	0,16	-0,40	-0,14	0,0
ONI ¹	0,06	0,06	0,06	0,06	0,07	0,08	0,09	0,11	0,06	0,06
PWAA ¹	0,53	0,55	0,60	0,58	0,58	0,54	0,58	0,54	0,54	0,57
PDO ¹	0,18	0,14	0,27	0,37	0,40	0,33	0,25	0,29	0,17	0,22
PNA ¹	0,16	0,02	-0,10	0,12	0,22	-0,04	-0,17	-0,07	0,12	0,03
SOI ¹	-0,10	-0,15	-0,12	-0,07	-0,01	-0,10	-0,01	-0,07	-0,13	-0,14
TNI ¹	-0,44	-0,41	-0,38	-0,35	-0,33	-0,35	0,37	-0,41	-0,43	-0,42
TPI (IPO) ³	0,10	0,15	0,19	0,17	0,16	0,13	0,24	0,29	0,13	0,15
WP ¹	-0,20	-0,19	-0,09	0,21	0,24	0,18	0,11	-0,19	-0,27	-0,29
MW_1 ¹	0,02	-0,04	0,12	-0,17	-0,09	0,08	0,33	-0,27	-0,01	0,09
MW_2 ¹	0,07	0,11	0,03	0,18	-0,05	0,25	-0,07	0,07	0,12	0,11
SLP_1 ¹	-0,02	-0,16	0,05	-0,31	-0,13	0,03	0,10	-0,33	-0,14	-0,05
SLP_2 ¹	-0,04	-0,18	-0,04	-0,34	-0,10	0,0	-0,01	-0,31	-0,18	-0,14
SST_R1 ¹	0,60	0,63	0,62	0,57	0,50	0,46	0,35	0,31	0,64	0,67
SST_R2 ¹	0,30	0,32	0,26	0,28	0,23	0,19	0,09	0,01	0,33	0,33
Ta_R1 ¹	0,43	0,52	0,66	0,39	0,33	0,39	0,42	0,42	0,52	0,64
Ta_R2 ¹	0,28	0,45	0,60	0,16	0,15	0,38	0,39	0,34	0,42	0,58
Ta_R3 ¹	0,48	0,56	0,38	0,30	0,13	0,35	0,08	0,38	0,59	0,63
Ta_R4 ¹	0,54	0,57	0,39	0,43	0,37	0,33	0,21	0,52	0,63	0,58

Примечание. n — количество членов ряда; R_{крит} — критическое значение коэффициента корреляции.

¹ Данные за 1958–2022 гг. (n = 65, R_{крит} = 0,25).

² Данные за 1958–2020 гг. (n = 63, R_{крит} = 0,25).

³ Данные за 1958–2010 гг. (n = 53, R_{крит} = 0,28).

⁴ Данные за 1958–2007 гг. (n = 50, R_{крит} = 0,29).

набор следующих предикторов: PDO, TNI, SST_R1, SST_R2, Ta_R3, Ta_R4. Они имеют значимые коэффициенты корреляции с рядом, характеризующим межгодовую изменчивость термического состояния вод ВКС Берингова моря в зимний период. Более того, полученные корреляционные связи с этими возможными предикторами не являются результатом наличия трендовых составляющих в сравниваемых рядах. Если из ряда данных, характеризующего межгодовую изменчивость термического состояния вод ВКС Берингова моря, убрать трендовую компоненту, то корреляционные связи со всеми этими индексами остаются значимыми. Отметим также, что при обоб-

Коэффициенты корреляции между термическим состоянием ВКС Берингова моря (Tw_VKS_BS с исключенной трендовой составляющей из временного ряда) и возможными предикторами.

Значимые коэффициенты корреляции выделены жирным шрифтом ($R_{\text{крит}} = 0,25$, для рядов данных за 1958–2022 гг.).

Table 2

Correlation coefficients between the mean winter water temperature in the upper mixed layer of the Bering Sea with excluded linear trend and potential predictors. Significant correlations are shown in bold, relative to the critical value $R_{\text{крит}} = 0.25$ for 1958–2022 data series

Предиктор	Месяц									
	м09	м10	м11	м12	м01	м02	м03	м04	Среднее м09-10	Среднее м09-11
GMLOTI	0,12	0,11	0,07	0,03	0,10	0,12	0,13	0,12	0,11	0,12
Nino 4	0,25	0,21	0,20	0,21	0,23	0,23	0,25	0,25	0,23	0,22
PWAA	0,06	0,06	0,09	0,09	0,12	0,11	0,15	0,09	0,06	0,07
PDO	0,23	0,23	0,30	0,33	0,36	0,30	0,18	0,25	0,24	0,28
TNI	-0,32	-0,29	-0,28	-0,29	-0,30	-0,33	0,36	-0,37	-0,31	-0,30
SST_R1	0,44	0,46	0,49	0,50	0,52	0,49	0,36	0,41	0,47	0,50
SST_R2	0,36	0,42	0,46	0,49	0,42	0,37	0,30	0,28	0,42	0,47
Ta_R1	0,08	0,14	0,31	0,15	0,27	0,23	0,16	0,04	0,13	0,23
Ta_R2	0,04	0,12	0,30	-0,40	0,05	0,25	0,15	0,00	0,09	0,21
Ta_R3	0,37	0,34	0,23	0,24	0,13	0,21	0,18	0,31	0,41	0,43
Ta_R4	0,43	0,40	0,38	0,32	0,34	0,23	0,20	0,32	0,46	0,47

щении этих рядов предикторов за более длительные промежутки времени (например за сентябрь-октябрь или за сентябрь-ноябрь) происходит незначительное увеличение коэффициентов корреляции (табл. 2).

Следует отметить, что полученные в настоящей работе результаты (табл. 1 и 2) не противоречат ранее полученным и представленным в исследованиях ряда авторов [Хен, Сорокин, 2008; Бугаев, Тепнин, 2011; Бугаев и др., 2018; Ростов и др., 2018; Хен и др., 2022]. Однако полного совпадения результатов ожидать не стоило по следующим объективным причинам. Во первых, масштабы осреднения данных ТПО, температуры воды ВКС Берингова моря, а также используемых индексов (не только пространственные, но и в большей степени временные) во всех работах были разные. Второй и главный фактор, несмотря на близость параметров ТПО и ВКС, это разные ряды данных (по методологии получения исходных данных и расчета конечных параметров). Более того, в настоящей работе в качестве параметра, характеризующего межгодовую изменчивость термического состояния вод ВКС Берингова моря в зимний период, использован вклад только первой временной функции разложения по ЭОФ полей аномалий температуры воды, отражающий синхронные межгодовые изменения в пределах всего Берингова моря.

Заклучение

Основываясь на результатах выполненной ранее типизации термических условий ВКС Берингова моря, представленной в работе В.А. Лучина [2023], для 1958–2022 гг. получены существенно различающиеся средние многолетние типовые («теплые» и «холодные») состояния ВКС Берингова моря для периода с декабря по март.

Представленные средние многолетние типовые поля температуры ВКС свидетельствуют о том, что термический режим Берингова моря в значительной степени зависит от водообмена с Тихим океаном и от особенностей перераспределения трансформирующихся тихоокеанских вод по исследуемой акватории.

Выявлены статистически значимые корреляционные связи, которые могут быть использованы для составления прогностического уравнения с заблаговременностью

не менее 1 мес. В число возможных предикторов могут быть включены температура поверхности моря в районе к юго-востоку от восточных проливов Алеутской гряды, температура поверхности моря в вершине зал. Аляска, температура воздуха в локальных областях восточного сектора Арктики, а также известные индексы (Global Mean Land/Ocean Temperature, NINO 4, Pacific Warmpool Area Average, PDO, TNI).

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает искреннюю благодарность рецензентам за их конструктивные замечания и предложения по корректировке текста статьи.

The author is sincerely grateful to reviewers of the manuscript for their constructive comments and useful suggestions for the text correction.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы НИР ТОИ ДВО РАН «Исследование основных процессов, определяющих состояние и изменчивость океанологических характеристик окраинных морей Азии и прилегающих районов Тихого и Индийского океанов», рег. № 121021700346-7.

The study is conducted within the framework of the state budget topic of Pacific Oceanological Institute “Study of the main processes that determine the state and variability of oceanological characteristics in the marginal seas of Asia and adjacent areas of the Pacific and Indian Oceans”, No. 121021700346-7.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Отсутствует потенциальный конфликт интересов в принадлежности данных.

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

No potential conflict of interest is reported by the author.

Список литературы

Басюк Е.О. Динамика вод и особенности сезонной и межгодовой трансформации низкотемпературных вод северо-западной части Берингова моря // *Вопр. промысл. океанол.* — 2009. — Вып. 6, № 1. — С. 222–238.

Ботьянов В.Е. Атлас типовых полей ветра и ветрового волнения шельфовой зоны Камчатки. — Петропавловск-Камчатский, 1987. — 197 с.

Бугаев А.В., Тепнин О.Б. Оценка влияния некоторых климатических факторов на численность азиатских стад горбуши и кеты // *Изв. ТИНРО.* — 2011. — Т. 166. — С. 67–87.

Бугаев А.В., Тепнин О.Б., Радченко В.И. Климатическая изменчивость и продуктивность тихоокеанских лососей Дальнего Востока России // *Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана.* — 2018. — Вып. 49. — С. 5–50. DOI: 10.15853/2072-8212.2018.49.5-50.

Вангенгейм Г.Я. К вопросу о типизации и схематизации атмосферных процессов // *Метеорол. и гидрол.* — 1938. — № 3. — С. 38–58.

Винокурова Т.Т. Межгодовая изменчивость придонной температуры у западного побережья Камчатки // *Исслед. по биол. рыб и промысл. океанографии.* — Владивосток : ТИНРО, 1972. — Вып. 7. — С. 3–11.

Винокурова Т.Т. О распределении придонной температуры воды у западного побережья Камчатки // *Изв. ТИНРО.* — 1964. — Т. 55. — С. 165–174.

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. Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе NPAFC (экспедиция «BASIS»). Часть 1. Восточные районы // *Изв. ТИНРО.* — 2012. — Т. 169. — С. 45–66.

Волков А.Ф. Элементарная трофология тихоокеанских лососей в Беринговом море. Видовые и региональные отличия. Обеспеченность пищей при различных условиях среды // *Изв. ТИНРО.* — 2016. — Т. 187. — С. 162–186. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-187-162-186.

Глебова С.Ю. Типы атмосферных процессов и связанных с ними условий погоды на Беринговом море // Метеорол. и гидрол. — 2001. — № 1. — С. 63–71.

Глебова С.Ю. Типы атмосферных процессов над дальневосточными морями, межгодовая изменчивость их повторяемости и сопряженность // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 134. — С. 209–257.

Глебова С.Ю. Типы синоптических ситуаций и связанных с ними погодных явлений над Охотским морем // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 572–586.

Горяинов А.А., Шатилина Т.А. Динамика азиатской горбуши и климатические изменения над Азиатско-Тихоокеанским регионом в XX веке // Биол. моря. — 2003. — Т. 29, № 6. — С. 429–435.

Давыдов И.В. Некоторые черты атмосферной циркуляции над северо-западной частью Тихого океана их связь с режимом вод на камчатском шельфе // Изв. ТИНРО. — 1975. — Т. 97. — С. 158–171.

Жигалов И.А., Лучин В.А. Долгопериодные изменения температуры придонных вод на шельфе западной Камчатки и возможность их прогнозирования // Тез. докл. междунар. рабочего совещ. по изучению глобальных изменений на Дальнем Востоке. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — С. 132–135.

Жигалов И.А., Лучин В.А. Межгодовая изменчивость температуры придонных вод на шельфе западной Камчатки // Метеорол. и гидрол. — 2005. — № 10. — С. 72–80.

Кац А.Л. Сезонные изменения общей циркуляции атмосферы и долгосрочные прогнозы : моногр. — Л. : Гидрометеиздат, 1960. — 270 с.

Кулаков М.Ю. Моделирование типовых циркуляций вод Чукотского моря // Тр. АА-НИИ. — 1993. — Т. 429. — С. 76–85.

Лучин В.А. Межгодовая изменчивость термического состояния верхнего квазиоднородного слоя Берингова моря в зимний период // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 3. — С. 601–617. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-601-617. EDN: CLBUPR.

Лучин В.А., Жигалов И.А. Межгодовые изменения типовых распределений температуры воды в деятельном слое Охотского моря и возможность их прогноза // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 147. — С. 183–204.

Лучин В.А., Матвеев В.И. Межгодовая изменчивость термического состояния холодного подповерхностного слоя Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 187. — С. 205–216. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-187-205-216.

Лучин В.А., Соколов О.В. Межгодовая изменчивость и возможность прогноза термического состояния деятельного слоя вод Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 312–337.

Павлычев В.П., Будаева В.Д., Хен Г.В. и др. Межгодовые изменения гидрометеорологических условий в основных районах промысла северо-западной части Тихого океана и возможности их прогнозирования // Долгопериодная изменчивость условий природной среды и некоторые вопросы рыбопромыслового прогнозирования : сб. науч. тр. ВНИРО. — М. : ВНИРО, 1989. — С. 124–141.

Плотников В.В. Изменчивость ледовых условий дальневосточных морей России и их прогноз : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 167 с.

Плотников В.В. Эволюция ледовых условий дальневосточных (Японское, Охотское, Берингово) морей России во второй половине XX века // Вестн. ДВО РАН. — 2003. — № 2. — С. 126–133.

Полякова А.М. Календарь типов атмосферной циркуляции с учетом нестационарности над северной частью Тихого океана и их краткая характеристика. — Владивосток : Изд-во Дальневост. ун-та, 1999. — 115 с.

Ростов И.Д., Дмитриева Е.В., Воронцов А.А. Тенденции климатических изменений термических условий в прибрежных акваториях западной части Берингова моря и прилегающих районах за последние десятилетия // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 193. — С. 167–182. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-193-167-182.

Соркина А.И. Обзор исследований по типизации атмосферных процессов над океанами // Тр. ГОИН. — 1961. — Вып. 61. — С. 159–168.

Фигуркин А.Л. Межгодовая изменчивость теплового состояния вод охотоморского шельфа (1983–1995 гг.) // Комплексные исследования экосистем Охотского моря. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 50–52.

Фигуркин А.Л. Некоторые особенности формирования и распространения вод ХПС в западной части Берингова моря // Океанологические основы биологической продуктивности северо-западной части Тихого океана. — Владивосток : ТИНРО, 1992. — С. 20–29.

Хен Г.В. Основные закономерности многолетних изменений ледового покрова Охотского и Берингова морей // Комплексное исследование экосистем Охотского моря. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 64–67.

Хен Г.В., Сорокин Ю.Д. Сезонные особенности многолетних изменений ТПО в северной части Тихого океана и в отдельных его областях // *Вопр. промысл. океанол.* — 2008. — Вып. 5, № 1. — С. 164–183.

Хен Г.В., Устинова Е.И., Сорокин Ю.Д. Многолетние изменения термических условий на поверхности дальневосточных морей и СЗТО и их связь с крупномасштабными климатическими процессами // *Изв. ТИНРО.* — 2022. — Т. 202, вып. 1. — С. 187–207. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-187-207.

Хен Г.В., Устинова Е.И., Сорокин Ю.Д. Основные климатические индексы для северной части Тихого океана: природа и история (литературный обзор) // *Изв. ТИНРО.* — 2019а. — Т. 197. — С. 166–181. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-166-181.

Хен Г.В., Устинова Е.И., Сорокин Ю.Д. Изменчивость и взаимосвязь основных климатических индексов для северной части Тихого океана: тренды, климатические сдвиги, спектры, корреляции // *Изв. ТИНРО.* — 2019б. — Т. 199. — С. 163–178. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-199-163-178.

Чернявский В.И. Изменчивость ядра холода и прогноз типа термического режима на севере Охотского моря // *Океанологические основы биологической продуктивности северо-западной части Тихого океана.* — Владивосток, 1992. — С. 104–113.

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

Beamish R.J., Noakes D.J., McFarlane G.A. et al. The regime concept and natural trends in the production of Pacific salmon // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1999. — Vol. 56, № 3. — P. 516–526.

Budaeva V.D., Makarov V.G. Modeling of the Typical Water circulation in the La Perouse Strait and Aniva Gulf Region // *PICES Sci. Rep.* — 1996. — № 6. — P. 17–20.

Heintz R.A., Siddon E.C., Farley E.V.Jr., Napp J.M. Correlation between recruitment and fall condition of age-0 walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) from the eastern Bering Sea under varying climate conditions // *Deep-Sea Res. II.* — 2013. — Vol. 94. — P. 150–156. DOI: 10.1016/j.dsr2.2013.04.006.

Latif M. and Barnett T.P. Decadal climate variability over the North Pacific and North America: Dynamics and predictability // *J. Climate.* — 1996. — Vol. 9, Iss. 10. — P. 2407–2423. DOI: 10.1175/1520-0442(1996)009<2407:DCVOTN>2.0.CO;2.

Luchin V.A., Semiletov I.P., Weller G.E. Changes in the Bering Sea region: atmosphere-ice-water system in the second half of the twentieth century // *Progress in Oceanography.* — 2002. — Vol. 55, Iss. 1/2. — P. 23–44. DOI: 10.1016/S0079-6611(02)00068-X.

Mantua N.J., Hare S.R., Zhang Y. et al. A Pacific Interdecadal Climate Oscillation with Impacts on Salmon Production // *Bull. Amer. Meteor. Soc.* — 1997. — Vol. 78, № 6. — P. 1069–1079. DOI: 10.1175/1520-0477(1997)078<1069:APICOW>2.0.CO;2.

Matishov G.G., Berdnikov S.V., Zhichkin A.P. et al. Atlas of climatic changes in nine large marine ecosystems of the Northern Hemisphere (1827–2013) / eds G.G. Matishov, K. Sherman, S. Levitus : NOAA Atlas NESDIS 78. — U.S. Gov. Printing Office, Wash., DC., 2014. — 131 p.

Mueter F.J., Hunt G.L.Jr., Litzow M.A. The Eastern Bering Sea shelf: a highly productive seasonally ice-covered sea : ICES CM2007/D:04. — 2007. — 10 p.

Mueter F.J., Litzow M.A. Sea ice retreat alters the biogeography of the Bering Sea continental shelf // *Ecol. Appl.* — 2008. — Vol. 18, Iss. 2. — P. 309–320. DOI: 10.1890/07-0564.1.

Nitta T., Yamada Sh. Recent warming of tropical sea surface temperature and its relationship to the Northern Hemisphere circulation // *J. Meteor. Soc. Japan.* — 1989. — Vol. 67, Iss. 3. — P. 375–382. DOI: 10.2151/jmsj1965.67.3_375.

Polovina J.J., Mitchum G.T., Evans G.T. Decadal and basin-scale variation in mixed layer depth and the impact on biological production in the Central and North Pacific, 1960–88 // *Deep-Sea Res. I.* — 1995. — Vol. 42, Iss. 10. — P. 1701–1716. DOI: 10.1016/0967-0637(95)00075-H.

Siddon E.C., Kristiansen T., Mueter F.J. et al. Spatial match-mismatch between juvenile fish and prey provides a mechanism for recruitment variability across contrasting climate conditions in the eastern Bering Sea // *PLoS ONE.* — 2013. — Vol. 8(12). e84526. DOI: 10.1371/journal.pone.0084526.

Spencer P.D. Density-independent and density-dependent factors affecting temporal changes in spatial distributions of eastern Bering Sea flatfish // *Fish. Oceanogr.* — 2008. — Vol. 17, Iss. 5. — P. 396–410. DOI: 10.1111/j.1365-2419.2008.00486.x.

Sugimoto S., Hanawa K. Decadal and Interdecadal Variations of the Aleutian Low Activity and Their Relation to Upper Oceanic Variations over the North Pacific // *J. Meteor. Soc. Japan.* — 2009. — Vol. 87, Iss. 4. — P. 601–614. DOI: 10.2151/jmsj.87.601.

Trenberth K.E. Recent observed interdecadal climate changes in the Northern Hemisphere // Bull. Amer. Meteor. Soc. — 1990. — Vol. 71, Iss. 7. — P. 988–993. DOI: 10.1175/1520-0477(1990)071<0988:RO-ICCI>2.0.CO;2.

Trenberth K.E., Hurrell J.W. Decadal atmosphere-ocean variations in the Pacific // Climate Dynamics. — 1994. — Vol. 9, Iss. 6. — P. 303–319. DOI: 10.1007/BF00204745.

References

Basyuk, E.O., Water dynamics and features of seasonal and inter-annual transformation of low-temperature waters of the north-western part of the Bering Sea, *Vopr. Promysl. Okeanol.*, 2009, vol. 6, no. 1, pp. 222–238.

Botyanov, V.E., *Atlas tipovykh poley vetra i vetrovogo volneniya shel'fovoy zony Kamchatki* (Atlas of typical wind fields and wind waves of the Kamchatka shelf zone), Petropavlovsk-Kamchatsky, 1987.

Bugaev, A.V. and Tepnin, O.B., Estimation of some climatic factors influence on abundance of asian pink and chum salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 166, pp. 67–87.

Bugaev, A.V., Tepnin, O.B., and Radchenko, V.I. Climate variability and pacific salmon productivity in Russian Far East, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2018, vol. 49, pp. 5–50. doi 10.15853/2072-8212.2018.49.5-50

Vangengeim, G.Ya., On the issue of typification and schematization of atmospheric processes, *Meteorol. Hydrol.*, 1938, no. 3, pp. 38–58.

Vinokurova, T.T., Interannual variability of bottom temperature off the western coast of Kamchatka, *Issled. Biol. Ryb. Promysl. Okeanogr.*, 1972, no. 7, pp. 3–11.

Vinokurova, T.T., On the distribution of bottom water temperature off the western coast of Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1964, vol. 55, pp. 165–174.

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., Results of zooplankton research in the Bering Sea under NPAFC program (expedition BASIS). Part 1. Eastern areas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 169, pp. 45–66.

Volkov, A.F., Elementary trophic ecology of pacific salmon in the Bering Sea. Species and regional differences. Provision with food in different environments, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 187, pp. 162–186. doi 10.26428/1606-9919-2016-187-162-186

Glebova, S.Yu., Types of atmospheric processes and associated weather conditions in the Bering Sea, *Meteorol. Hydrol.*, 2001, no. 1, pp. 63–71.

Glebova, S.Yu., Types of the atmospheric processes over Far-Eastern Seas, interannual variability of their repeatability and mutual coordination, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 134, pp. 209–257.

Glebova, S.Yu., Types of synoptic situations and corresponding weather condition above the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1999, vol. 126, pp. 572–586.

Goryainov, A.A. and Shatilina, T.A., Dynamics of the asian pink salmon and climatic changes over the Asian-Pacific region in the twentieth century, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2003, vol. 29, no. 6, pp. 383–389.

Davydov, I.V., Some features of the atmospheric circulation over the northwestern part of the Pacific Ocean in connection with the hydrological conditions on the shelf of Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 97, pp. 158–171.

Zhigalov, I.A. and Luchin, V.A., Long-term changes in the temperature of bottom waters on the shelf of western Kamchatka and the possibility of their forecasting, *Tez. dokl. mezhdunar. rabochego soveshch. po izucheniyu global'nykh izmeneniy na Dal'nem Vostoke* (Abstract report international working meeting on studying global changes in the Far East), Vladivostok: Dal'nauka, 2002, pp. 132–135.

Zhigalov, I.A. and Luchin, V.A., Interannual variability of bottom water temperature on the west Kamchatka shelf, *Russian Meteorology and Hydrology*, 2005, no. 10, pp. 55–61.

Kats, A.L., *Sezonnyye izmeneniya obshchey tsirkulyatsii atmosfery i dolgosrochnyye prognozy* (Seasonal changes in general atmospheric circulation and long-term forecasts), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1960.

Kulakov, M.Yu., Modeling of typical water circulations of the Chukchi Sea, *Tr. Arkt. Antarkt. Nauchno-Issled. Inst.*, 1993, vol. 429, pp. 76–85.

Luchin, V.A., Interannual variability in thermal state of the upper mixed layer in the Bering Sea in winter, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 3, pp. 601–617. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-601-617. EDN: CLBUPR.

Luchin, V.A. and Zhigalov, I.A., Types of water temperature distribution in active layer of the Okhotsk Sea and possibility of its prediction, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 147, pp. 183–204.

Luchin, V.A. and Matveev, V.I., Interannual variability of thermal state of the cold subsurface layer in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 187, no. 4, pp. 205–216. doi 10.26428/1606-9919-2016-187-205-216

Luchin, V.A. and Sokolov, O.V., Interannual variability and predictability of the active water layer thermal conditions in the Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 151, pp. 312–337.

Pavlychev, V.P., Budaeva, V.D., Hen, G.V., Chernyavsky, V.I., and Shatilina, T.A., Interannual changes in hydrometeorological conditions in the main fishing regions of the northwestern Pacific Ocean and the possibility of their forecasting, in *Sb. nauch. tr. VNIRO "Dolgoperiodnaya izmenchivost' usloviy prirodnoy sredy i nekotoryye voprosy rybopromyslovogo prognozirovaniya"* (Sat. scientific tr. VNIRO "Long-term variability of environmental conditions and some issues of fisheries forecasting"), Moscow: VNIRO, 1989, pp. 124–141.

Plotnikov, V.V., *Izmenchivost' ledovyykh uslovii dal'nevostochnykh morei Rossii i ikh prognoz* (Variability of Ice Conditions in the Far Eastern Seas of Russia and Prediction of Them), Vladivostok: Dal'nauka, 2002.

Plotnikov, V.V., Evolution of the ice conditions in the Russian Far Eastern Seas in the second half of the XX century, *Vestn. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2003, no. 2, pp. 126–133.

Polyakova, A.M., *Kalendar' tipov atmosferynoy tsirkulyatsii s uchetom nestatsionarnosti nad severnoy chast'yu Tikhogo okeana i ikh kratkaya kharakteristika* (Calendar of atmospheric circulation types taking into account nonstationarity over the North Pacific Ocean and their brief characteristics), Vladivostok: Izd-vo Dal'nevost. gos. un-ta, 1999.

Rostov, I.D., Dmitrieva, E.V., and Vorontsov, A.A., Tendencies of climate changes for thermal conditions in the coastal waters of the western Bering Sea and adjacent areas in the last decades, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 193, pp. 167–182. doi 10.26428/1606-9919-2018-193-167-182

Sorkina, A.I., Review of studies on typification of atmospheric processes over the oceans, *Tr. Gos. Okeanogr. Inst.*, 1961, vol. 61, pp. 159–168.

Figurkin, A.L., Interannual variability of the thermal state of the waters of the Sea of Okhotsk shelf (1983–1995), in *Kompleksnyye issledovaniya ekosistemy Okhotskogo morya* (Complex Studies of Ecosystem of the Sea of Okhotsk), Moscow: VNIRO, 1997, pp. 50–52.

Figurkin, A.L., Some features of the formation and distribution of CIL waters in the western part of the Bering Sea, in *Okeanologicheskiye osnovy biologicheskoy produktivnosti severo-zapadnoy chasti Tikhogo okeana* (Oceanological Bases of Biological Productivity of the Northwestern Pacific Ocean), Vladivostok: TINRO, 1992, pp. 20–29.

Khen, G.V., Basic patterns of long-term changes in the ice cover of the Seas of Okhotsk and Bering Seas, in *Kompleksnyye issledovaniya ekosistemy Okhotskogo morya* (Complex Studies of Ecosystem of the Sea of Okhotsk), Moscow: VNIRO, 1997, pp. 64–67.

Khen, G.V. and Sorokin, Yu.D., *Sezonnyye osobennosti mnogoletnikh izmeneniy TPO v severnoy chasti Tikhogo okeana i v otdel'nykh yego oblastyakh* (Seasonal features of perennial changes in SST in the northern part of the Pacific Ocean and in its individual areas), *Vopr. Promysl. Oceanol.*, 2008, vol. 5, no. 1, pp. 164–183.

Khen, G.V., Ustinova, E.I., and Sorokin, Yu.D., Long-term changes in thermal conditions on the surface of the Far-Eastern Seas and North-West Pacific and their relationship with large-scale climate processes, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 1, pp. 187–207. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-187-207

Khen, G.V., Ustinova, E.I., and Sorokin, Yu.D., Principal climate indices for the North Pacific: nature and history (a review), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 197, pp. 166–181. doi 10.26428/1606-9919-2019-197-166-181

Khen, G.V., Ustinova, E.I., and Sorokin, Yu.D., Variability and interrelation of the basic climate indices for the North Pacific: trends, climate shifts, spectra, correlations, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 199, pp. 163–178. doi 10.26428/1606-9919-2019-199-163-178

Chernyavskii, V.I., Variability of the cold core and prediction of the type of thermal regime in the north of the Sea of Okhotsk, in *Okeanologicheskiye osnovy biologicheskoy produktivnosti severo-*

zapadnoi chasti Tikhogo okeana (Oceanological Bases of Biological Productivity of the Northwestern Pacific Ocean), Vladivostok: TINRO, 1992, pp. 104–113.

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

Beamish, R.J., Noakes, D.J., McFarlane, G.A., Klyashtorin, L., Ivanov, V.V., and Kurashov, V., The regime concept and natural trends in the production of Pacific salmon, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1999, vol. 56, no. 3, pp. 516–526.

Budaeva, V.D. and Makarov, V.G., Modeling of the Typical Water circulation in the La Perouse Strait and Aniva Gulf Region, *PICES Sci. Rep.*, 1996, no. 6, pp. 17–20.

Heintz, R.A., Siddon, E.C., Farley, E.V.Jr., and Napp, J.M., Correlation between recruitment and fall condition of age-0 walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) from the eastern Bering Sea under varying climate conditions, *Deep Sea Res., Part II*, 2013, vol. 94, pp. 150–156. doi 10.1016/j.dsr2.2013.04.006

Latif, M. and Barnett, T.P., Decadal climate variability over the North Pacific and North America: Dynamics and predictability, *J. Climate*, 1996, vol. 9, no. 10, pp. 2407–2423. doi 10.1175/1520-0442(1996)009<2407:DCVOTN>2.0.CO;2

Luchin, V.A., Semiletov, I.P., and Weller, G.E., Changes in the Bering Sea region: atmosphere-ice-water system in the second half of the twentieth century, *Progress in Oceanography*, 2002, vol. 55, no. 1/2, pp. 23–44. doi 10.1016/S0079-6611(02)00068-X

Mantua, N.J., Hare, S.R., Zhang, Y., Wallace, J.M., and Francis, R.C., A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production, *Bull. Amer. Meteor. Soc.*, 1997, vol. 78, no. 6, pp. 1069–1079. doi 10.1175/1520-0477(1997)078<1069:APICOW>2.0.CO;2

Matishov, G.G., Berdnikov, S.V., Zhichkin, A.P., Dzhenyuk, S.L., Smolyar, I.V., Kulygin, V.V., Yaitskaya, N.A., Povazhniy, V.V., Sheverdyayev, I.V., Kumpan, S.V., Tretyakova, I.A., Tsygankova, A.E., D'yakov, N.N., Fomin, V.V., Klochkov, D.N., Shatohin, B.M., Plotnikov, V.V., Vakulskaya, N.M., Luchin, V.A., and Kruts, A.A., Atlas of climatic changes in nine large marine ecosystems of the Northern Hemisphere (1827–2013), *NOAA Atlas NESDIS 78*, Matishov, G.G., Sherman, K., Levitus, S., eds, U.S. Gov. Printing Office, Wash., DC., 2014.

Mueter, F.J., Hunt, G.L.Jr., and Litzow, M.A., The Eastern Bering Sea shelf: a highly productive seasonally ice-covered sea, *ICES CM2007/D:04*, 2007.

Mueter, F.J. and Litzow, M.A., Sea ice retreat alters the biogeography of the Bering Sea continental shelf, *Ecol. Appl.*, 2008, vol. 18, no. 2, pp. 309–320. doi 10.1890/07-0564.1

Nitta, T. and Yamada, Sh., Recent warming of tropical sea surface temperature and its relationship to the Northern Hemisphere circulation, *J. Meteor. Soc. Jap.*, 1989, vol. 67, no. 3, pp. 375–382. doi 10.2151/jmsj1965.67.3_375

Polovina, J.J., Mitchum, G.T., and Evans, G.T., Decadal and basin-scale variation in mixed layer depth and the impact on biological production in the Central and North Pacific, 1960–88, *Deep Sea Res., Part I*, 1995, vol. 42, no. 10, pp. 1701–1716. doi 10.1016/0967-0637(95)00075-H

Siddon, E.C., Kristiansen, T., Mueter, F.J., Holsman, K.K., Heintz, R.A., and Farley, E.V., Spatial match-mismatch between juvenile fish and prey provides a mechanism for recruitment variability across contrasting climate conditions in the eastern Bering Sea, *PLoS ONE*, 2013, vol. 8(12), e84526. doi 10.1371/journal.pone.0084526

Spencer, P.D., Density-independent and density-dependent factors affecting temporal changes in spatial distributions of eastern Bering Sea flatfish, *Fish. Oceanogr.*, 2008, vol. 17, no. 5, pp. 396–410. doi 10.1111/j.1365-2419.2008.00486.x

Sugimoto, S. and Hanawa, K., Decadal and Interdecadal Variations of the Aleutian Low Activity and Their Relation to Upper Oceanic Variations over the North Pacific, *J. Meteor. Soc. Jap.*, 2009, vol. 87, no. 4, pp. 601–614. doi 10.2151/jmsj.87.601

Trenberth, K.E., Recent observed interdecadal climate changes in the Northern Hemisphere, *Bull. Amer. Meteor. Soc.*, 1990, vol. 71, no. 7, pp. 988–993. doi 10.1175/1520-0477(1990)071<0988:ROICCI>2.0.CO;2

Trenberth, K.E. and Hurrell, J.W., Decadal atmosphere-ocean variations in the Pacific, *Clim. Dyn.*, 1994, vol. 9, no. 6, pp. 303–319. doi 10.1007/BF00204745
<https://psl.noaa.gov/data/climateindices/list/>. Cited September, 2023.

www.beringclimate.noaa.gov/data.html. Cited September, 2023.

Поступила в редакцию 2.10.2023 г.

После доработки 3.11.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

The article was submitted 2.10.2023; approved after reviewing 3.11.2023;
accepted for publication 30.11.2023

Научная статья

УДК 556.545

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-961-975

EDN: UOJNTA



ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ И ФИТОПЛАНКТОН В ЭСТУАРИИ Р. КИЕВКА (ЯПОНСКОЕ МОРЕ) С РАСЧЕТОМ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО УТИЛИЗАЦИИ ФОСФОРА

А.С. Курносова¹, М.А. Шульгина^{2*}¹ Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;² Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17

Аннотация. На основе комплексных исследований, проведенных в эстуарии р. Киевка в мае 2020 г., рассмотрены особенности распределения гидрохимических параметров (фосфаты, силикаты, нитритный азот, нитратный азот, аммонийный азот, железо общее, растворенный кислород, БПК₅), видового состава, численности и биомассы фитопланктона. Рассмотрены особенности изменений концентраций фосфатов и биомассы фитопланктона в зоне смешения речных и морских вод по градиенту солености. Высокие концентрации фитопланктона отмечены на границе внешнего эстуария. На протяжении нижнего течения реки величины биомассы фитопланктона варьируют от 0,05 до 0,48 г/м³, с максимумом в речной зоне. Величины первичной продукции, рассчитанные по балансу фосфора, изменяются от 0,02 до 0,23 гС/м³км, с максимумом на границе внешнего эстуария, где отмечено увеличение биомассы фитопланктона. Показано, что в эстуарии р. Киевка, воды которой весной сравнительно бедны биогенными веществами, первичная продукция обеспечивается за счет фосфатов, регенерированных при минерализации органического вещества во внутреннем эстуарии. Ранее исследования фитопланктона в нижнем течении р. Киевка не проводились.

Ключевые слова: эстуарий, река Киевка, первичная продукция, фитопланктон, фосфаты, растворенный кислород, гидрохимия

Для цитирования: Курносова А.С., Шульгина М.А. Гидрохимические условия и фитопланктон в эстуарии р. Киевка (Японское море) с расчетом первичной продукции по утилизации фосфора // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 961–975. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-961-975. EDN: UOJNTA.

* Курносова Анна Сергеевна, ведущий специалист, anna.vazhova@gmail.com, ORCID 0000-0002-4026-9456; Шульгина Мария Александровна, младший научный сотрудник, annekee@mail.ru, ORCID 0000-0002-4744-9230.

© Курносова А.С., Шульгина М.А., 2023

Hydrochemical conditions and phytoplankton in the Kievka estuary (Japan Sea) with calculation of primary production by phosphorus utilization

Anna S. Kurnosova*, Maria A. Shulgina**

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

** Institute of Marine Biology, National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Ac. Sci., 17, Palchevsky Str., Vladivostok, 690041, Russia

* leading specialist, anna.vazhova@gmail.com, ORCID 0000-0002-4026-9456

** junior researcher, annekee@mail.ru, ORCID 0000-0002-4744-9230

Abstract. Spatial distribution of chemical parameters, as concentration of dissolved inorganic phosphorus (DIP), inorganic silica, nitrite nitrogen, nitrate nitrogen, ammonium nitrogen, total iron, dissolved oxygen, and biochemical oxygen demand (BOD_5) is considered together with species composition, abundance and biomass of phytoplankton on the data of complex survey conducted in the estuary of the Kievka River in May 2020, with special attention to DIP and phytoplankton variations along the salinity gradient in the zone of mixing fresh and saline waters. In the lower Kievka, phytoplankton was studied for the first time. The phytoplankton biomass varied from 0.05 to 0.21 g/m³, proportional to changes in primary production calculated from the DIP balance in the river water moving downstream through the estuary (from 0.02 to 0.23 g/m³km). The highest production and the highest biomass were found in the upper part of the external estuary. The water of Kievka River was initially poor in nutrients, so primary production in its estuary was supported by DIP regenerated in the process of organic matter mineralization in the internal estuary.

Keywords: estuary, Kievka River, primary production, phytoplankton, phosphate, dissolved oxygen

For citation: Kurnosova A.S., Shulgina M.A. Hydrochemical conditions and phytoplankton in the Kievka estuary (Japan Sea) with calculation of primary production by phosphorus utilization, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 961–975. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-961-975. EDN: UOJNTA.

Введение

Реки являются основными поставщиками терригенного материала в прибрежную зону морей и океанов через эстуарии [Лисицын, 1994], которые при этом характеризуются как высокопродуктивные области [Одум, 1986]. Несмотря на активные комплексные изучения эстуариев Японского моря [Звалинский, Тищенко, 2005; Колпаков и др., 2010; Вацова, Зуенко, 2015; Семкин и др., 2015, 2018; Тищенко и др., 2017, 2018], гидрохимические и гидробиологические исследования эстуария р. Киевка ранее не проводились. Известно, что гидрохимический состав речных вод может существенно влиять на экологическое состояние эстуарной биоты, а в зоне эстуария при переходе из речной зоны к морю концентрации биогенных элементов могут резко и разнонаправленно меняться либо под действием процессов продуцирования, либо при деструкции органического вещества [McLusky, Elliott, 2004]. Ранее [Вацова, Зуенко, 2015] знак и интенсивность продукционно-деструкционных процессов в эстуариях некоторых рек южного Приморья были оценены по балансу фосфора, при этом показано, что продукционные процессы локализуются во внешней части эстуарной зоны, а деструкция происходит в основном во внутренней эстуарии; кроме этого, были оценены величины первичной продукции эстуариев. Фосфор входит в состав продуцируемого растениями органического вещества и потому является непременным участником продукционно-деструкционных процессов, более того, в зоне смешения речных и морских вод продукция органического вещества обычно лимитируется наличием растворенных в воде минеральных соединений фосфора [Doering et al., 1995].

В данной статье основной целью исследования стало определение расположения зон преобладания продукции и деструкции органического вещества и величин первичной продукции в эстуарии р. Киевка, причем в сравнении с особенностями пространственного распределения фактической биомассы фитопланктона. Кроме того, в работе впервые освещены гидрохимический режим нижнего течения р. Киевка в весенний сезон и видовой состав, численность и биомасса фитопланктона этого района.

Материалы и методы

Река Киевка (до 1972 г. Судзухэ, длина — 105 км, площадь бассейна — 3 120 км²) впадает в бухту Киевка Японского моря, расположенную на юго-востоке Приморского края. Река берет начало на юго-западных склонах хребта Сихотэ-Алинь и в верхнем течении направляется на запад, но после впадения относительно крупного притока р. Лазовка резко поворачивает на юг, к морю. В питании реки преобладают дождевые воды, на долю подземного питания приходится около 15 %, снегового — около 5 %. Бассейн реки имеет горный характер. В нижнем течении (75 км до устья) долина реки прямая, пойменная. Ширина ее колеблется от 0,5 до 6,6 км, глубина от 0,4 до 5,0 м, скорость течения воды 0,4–1,2 м/с. Водность реки внутри года распределена неравномерно: в теплую часть (с апреля по ноябрь) проходит до 90–96 %, зимой 4–10 % годового объема. Наиболее многоводной река бывает с апреля по июнь и в сентябре-октябре, а наиболее низкий сток наблюдается в январе-феврале [Ресурсы..., 1972]. Годовой сток р. Киевка составляет в среднем около 1 км³, но в наиболее водные годы может возрастать вдвое [Зуенко, Рачков, 2003].

Относительно небольшая величина приливов в устье р. Киевка позволяет отнести ее эстуарий к микроприливному, для которых характерна резкая стратификация вод и выраженные фронты [Михайлов, 1997]. По своим физико-географическим характеристикам р. Киевка типична для рек, стекающих с Сихотэ-Алиня в Японское море, поэтому можно предположить, что гидрохимические условия в ее эстуарии характерны для горных рек Приморья с минимальным антропогенным влиянием [Важова, 2017], а продукционно-деструкционные процессы характеризуют фоновый режим функционирования их эстуарных экосистем.

В эстуарной зоне реки развита сеть протоков и слепых рукавов. На расстоянии 1,3–1,7 км вверх по течению от восточного приустьевых мыса правый рукав р. Киевка разделен несколькими островами на три протоки — западную, среднюю и главную. Исследована главная протока левого рукава реки. Ширина русла протоки — до 250 м, глубина — до 5 м.

Сбор проб на гидрохимический анализ воды и проб фитопланктона в эстуарии р. Киевка проведен в мае 2020 г. на 11 станциях в нижнем течении реки и в эстуарии (рис. 1). Пробы отбирали у поверхности воды и у дна (при глубине более 1 м) при помощи батометра Нискина. Кроме того, на каждой станции определяли температуру и соленость воды океанологическим зондом ASTD-102 Rinko (Япония) от поверхности до дна с шагом по глубине 0,5 м, прозрачность измеряли диском Секки.

Гидрохимический анализ проб воды выполнен по стандартным методикам: фосфатный фосфор (µМ) определяли методом Морфи-Райли, неорганический кремний — по методу Динерта-Ванденбульке, нитратный азот восстанавливали до нитритного на кадмиевых редукторах, нитритный азот измеряли методом Бендшнайдера-Робинсона [Руководство..., 2003]. Спектрофотометрические определения проводили на спектрофотометре Shimadzu UV-1800 (Япония). Содержание растворенного кислорода (мл/л) и биохимического потребления кислорода (БПК₅, мл/л) определяли титрованием с визуальным окончанием по методу Винклера. По данным о содержании кислорода, температуре и солености воды рассчитано

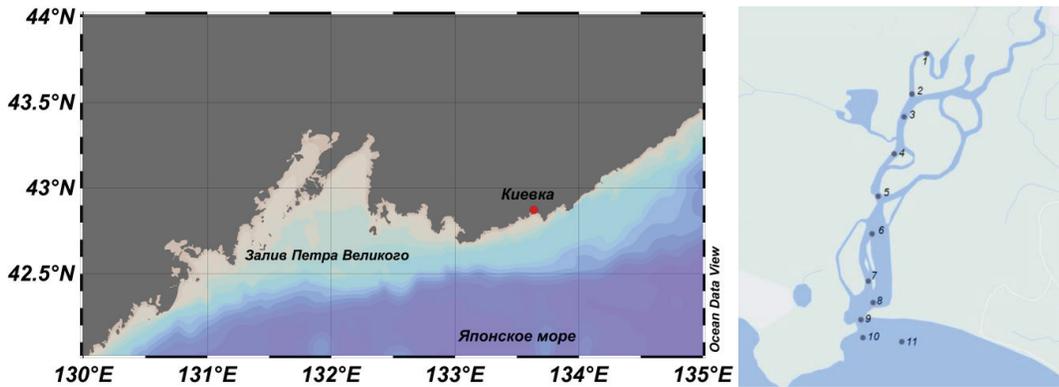


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб и измерений в нижнем течении и эстуарии р. Киевка. Указаны номера станций

Fig. 1. Scheme of samplings and measurements in the lower Kievka River and estuary. Station numbers are shown

кажущееся потребление кислорода (АОУ, мл/л) как разница между расчетной концентрацией кислорода в состоянии равновесия с атмосферой при температуре и солености *in situ* и фактическим содержанием [Weiss, 1970].

Фитопланктонные пробы объемом 1 л отбирали в пластиковые емкости, фиксировали раствором Утермеля до бледно-желтого цвета и концентрировали методом осаждения [Utermöhl, 1958]. Численность клеток микроводорослей подсчитывали по видам визуально под световым микроскопом Carl Zeiss Axio Vert. A1 (Германия) в камере Нажотта объемом 0,05 мл [Федоров, 1979]. Биомассу микроводорослей оценивали объемным методом, используя литературные данные измерений объема клеток каждого вида [Нестерова, Василенко, 1986; Sun, Liu, 2003].

Для качественной оценки знака продукционно-деструкционного баланса рассмотрены изменения кажущегося потребления растворенного кислорода (АОУ) и концентрации фосфатов в поверхностном слое вдоль оси эстуария. Показатель АОУ предполагает, что в поверхностных водных массах кислород находится в равновесии с кислородом атмосферы, что дает 100 % насыщения кислородом. Если же АОУ больше нуля, то принято считать, что в водах преобладают деструкционные процессы, если меньше — то продукционные [Libes, 2009].

Для количественной оценки продукции и деструкции органического вещества использована методика, основанная на анализе неконсервативных изменений концентрации неорганического фосфора в зоне смешения речных и морских вод [Liss, 1976; Михайлов, 1997; Звалинский и др., 2005; Гордеев, 2012], усовершенствованная с учетом возможного влияния на концентрацию фосфора в эстуариях водообмена с богатыми биогенными веществами подповерхностными морскими водами [Важова, Зуенко, 2015]. Для оценки первичной продукции по расходу минерального фосфора в эстуарной зоне были рассчитаны потенциальные концентрации фосфатов (обусловленные только смешением речных и морских вод) и определены отклонения от них реальных концентраций (рис. 2). Все расчеты выполнены только для поверхностного слоя. Эстуарные воды представляют смесь речной воды с поверхностными и подповерхностными морскими водами, каждая из этих водных масс характеризуется определенным сочетанием температуры и солености (TS-индексами). Вклад фосфатов, которые поступили на разные участки эстуария с речной водой и подповерхностными морскими водами, оценен в зависимости от температуры и солености образовавшейся смеси с помощью TS-анализа [Мамаев, 1987].

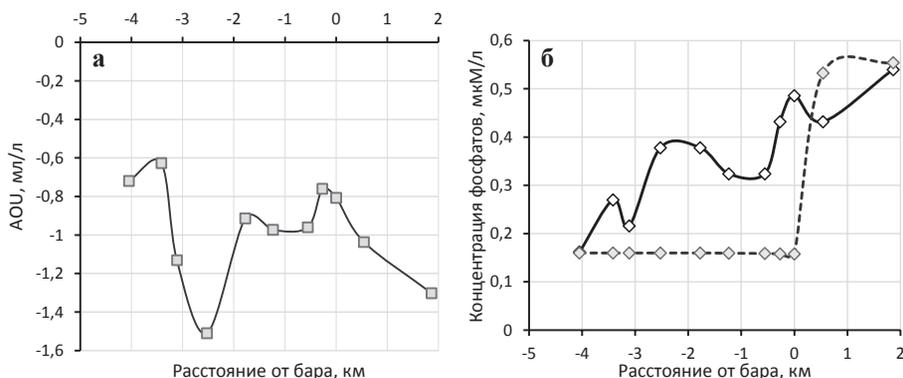


Рис. 2. Изменения кажущегося потребления растворенного кислорода (а) и концентрации фосфатов относительно их потенциальной концентрации, показанной пунктиром (б) вдоль эстуария р. Киевка по данным съемки 13 мая 2020 г.

Fig. 2. Variations of apparent oxygen utilization (a) and phosphorus concentration relative to its potential values shown by dotted line (b) along the Kievka estuary on May 13, 2020

Результаты и их обсуждение

Гидрологические и гидрохимические условия в нижнем течении р. Киевка

Съемка на р. Киевка выполнена 13 мая после весеннего паводка. В мае на водосборном бассейне реки выпало 66 мм осадков (12 мая выпало 11 мм) согласно архивным данным с сайта pogodaiklimat.ru. На большинстве станций в нижнем течении реки (от ст. 1 до ст. 6, см. рис. 1) речная вода занимала все русло. Примерно от 1,5 км до бара (до 0, рис. 3) в придонном слое наблюдался клин солоноватых вод, соленость которых при приближении к бару возрастала от 0 до 20 ‰, при этом поверхностный слой занимали речные воды. От ст. 7 вниз по течению реки соленость на поверхности резко увеличивалась от 0 до 30 ‰, а придонный слой во внешней зоне эстуария заняли морские воды с соленостью свыше 33 ‰. Температура в поверхностном слое на станциях с речной водой варьировала от 9,5 до 10,8 °С, резко снижаясь во внешнем эстуарии до 5,5–5,9 °С. В придонном слое температура речной воды варьировала от 8,2 до 9,5 °С, в зависимости от глубины, в клине солоноватых вод она резко снижалась до 2,4–4,2 °С и имела наименьшие значения у дна внешнего эстуария.

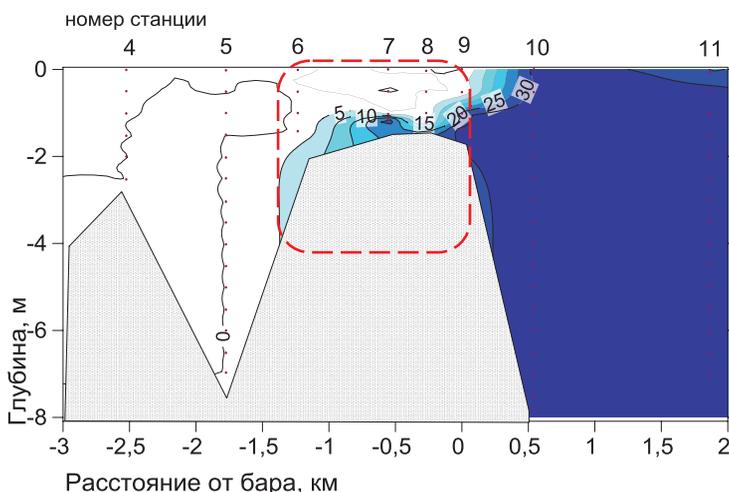


Рис. 3. Распределение солёности (‰) вдоль русла р. Киевка (выделена зона внутреннего эстуария)

Fig. 3. Variations of salinity (‰) along the lower Kievka and estuary (the zone of internal estuary is highlighted)

Для удобства описания наблюдаемых особенностей эстуарий районирован по вертикальной структуре вод [Зуенко, 2008]. Область внутреннего эстуария (с пресными водами в поверхностном слое и клином солоноватых вод в придонном) отделяется соленостным фронтом от внешнего эстуария, располагающегося в районе бара и далее в море, где поверхностный слой занимают солоноватые воды, а подповерхностный — соленая морская вода (рис. 3).

В период съемки воды р. Киевки отличались низкими концентрациями фосфатов и относительно высокими концентрациям кремния и минерального азота, в частности нитратов (табл. 1).

Таблица 1

Термохалинные и гидрохимические показатели вод в нижнем течении и эстуарии р. Киевка

Table 1

Thermohaline and chemical parameters of waters in the lower Kievka River and estuary

Параметр	Слой, м	Станция										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
T, °C	0	9,54	9,35	9,24	9,05	9,05	9,32	9,61	9,72	10,84	5,89	5,46
	Дно	9,54	9,35	9,24	9,05	8,86	8,25	8,29	9,53	4,19	2,40	2,46
S, ‰	0	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04	0,15	0,22	0,36	0,22	20,54	27,37
	Дно	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04	0,22	21,40	3,20	32,90	33,30	33,30
PO ₄ , μM	0	0,16	0,27	0,22	0,38	0,38	0,32	0,32	0,43	0,49	0,43	0,54
	Дно	0,27		0,32		0,32	0,32	0,49	0,54	0,51	0,54	0,92
Si, μM	0	188,0	185,8	186,9	186,9	187,7	186,6	184,8	182,4	182,9	8,5	86,8
	Дно	188,2		187,7		186,6	182,2	98,5	107,3	86,6	10,2	16,0
NO ₃ , μM	0	19,82	17,88	23,99	21,41	20,21	23,60	5,59	27,47	26,24	0,97	14,01
	Дно	17,68		24,85		23,94	16,02	7,20	12,04	14,05	0,72	1,20
NO ₂ , μM	0	0,25	0,23	0,25	0,23	0,25	0,31	0,31	0,31	0,31	0,27	0,29
	Дно	0,25		0,25		0,31	0,31	0,45	0,31	0,31	0,29	0,31
NH ₄ , μM	0	0,28	0,14	0,25	0,19	0,18	0,16	0,15	0,25	0,38	0,37	0,39
	Дно	0,11		0,17		0,16	0,18	0,49	0,31	0,42	0,42	0,43
Fe, мкг/л	0	36,81	43,30	36,81	32,48	41,14	54,13	49,80	56,29	62,79	15,16	19,08
	Дно	36,81		47,63		45,47	42,31	80,11	38,97	10,23	8,66	15,16
O ₂ , мл/л	0	8,61	9,15	9,55	8,99	9,05	8,98	8,72	8,74	8,77	8,75	8,68
БПК ₅ , мл/л	0	0,70	0,80	0,45	0,49	0,66	0,54	0,49	0,49	1,22	1,11	0,85

Концентрация растворенного кислорода на всем исследованном участке на поверхности была высокой: 8,61–9,55 мл/л при насыщении от 107 до 119 %, БПК₅ был относительно низким в речной зоне, 0,45–0,80 мл/л, с увеличением значений до 1,22 мл/л в области внутреннего эстуария. Концентрация фосфатов была минимальна в речной воде (0,16–0,32 μM), возрастала в эстуарии и достигала максимума в подповерхностных морских водах, занимающих придонный слой внешнего эстуария (0,92 μM). Подобным образом, но в меньшей степени менялась вдоль градиента солености концентрация нитритов, возрастая от 0,23–0,25 μM в речной воде до 0,31 μM на поверхности и в придонном слое внутреннего эстуария. Напротив, концентрация силикатов в речной воде была высокой (184–188 μM), но снижалась (до 8–10 μM) в эстуарии при смешении с морскими водами. Содержание общего железа на поверхности и у дна речной зоны составляло около 40 мкг/л, в области внутреннего эстуария увеличивалось до 54–63 мкг/л на поверхности и до 80 мкг/л у дна, затем резко уменьшалось до 15–19 мкг/л во внешнем эстуарии и в море.

Продукционно-деструкционные процессы в эстуарии р. Киевка

Кажущееся потребление кислорода на поверхности эстуария р. Киевка в период съемки мало различалось между внутренней и внешней зонами. На всем протяжении эстуария значения AOU были отрицательными и варьировали от –0,6 до –1,5 мл/л, что указывает

на преобладание продукционных процессов (см. рис. 2, а). Можно отметить два участка с наиболее низкими значениями АОУ — в нижнем течении реки и во внешнем эстуарии.

Для оценки первичной продукции по расходу минерального фосфора в эстуарной зоне были рассчитаны потенциальные концентрации фосфатов (обусловленные только смешением речных и морских вод) и определены отклонения от них реальных концентраций (рис. 2, б). Все расчеты выполнены только для поверхностного слоя.

Потенциальные концентрации фосфора практически до самого бара соответствуют концентрациям этого элемента в речной воде, так как поверхностный слой эстуария был занят практически пресной водой. Однако фактические концентрации фосфора увеличивались вниз по течению, на самом нижнем участке русла резко возрастают от 0,32 до 0,49 μM , а затем во внешней части эстуария концентрации фосфора немного снизились до 0,43 μM , приблизившись к потенциальным значениям. Положительная разность между потенциальными и реально наблюдаемыми концентрациями отображает деструкцию переносимого речной водой органического вещества и в результате этого процесса к моменту достижения речной водой бара концентрация неорганического фосфора выросла более чем на 0,3 μM , что соответствует высвобождению 0,3 гС. Отрицательная разность характеризует продукцию органического вещества за счет утилизации фосфора из речной воды. Продукция преобладала во внешнем эстуарии, где утилизировался и терригенный фосфор, принесенный рекой, и регенерированный в ходе деструкции во внутреннем эстуарии. В итоге к моменту достижения речной водой самой нижней станции съемки концентрация фосфора понизилась ниже потенциального значения, что соответствовало урожаю органического вещества до 0,1 гС. На основе полученных оценок урожайности и деструкции в эстуарной зоне (на ст. 6–11) рассчитаны дифференциальные величины первичной продукции речных вод и деструкции переносимого ими органического вещества на единицу протяженности эстуария. Поскольку данные о расходе р. Киевка отсутствуют, перевод полученных значений первичной продукции в общепринятые единицы ($\text{гС}/\text{м}^3\text{сутки}$) оказывается затруднительным, но так как основной целью исследования было выявление участков повышенной продуктивности в зоне эстуария предложенным расчетным методом, то используемые единицы ($\text{гС}/\text{м}^3\text{км}$) в достаточной степени позволяют это сделать. Доказано, что эстуарий р. Киевка в весенний сезон отличается довольно низкой продуктивностью — величины первичной продукции не превышали 0,23 $\text{гС}/\text{м}^3\text{км}$, максимум наблюдался в верхней части внешнего эстуария, сразу за баром, при этом во внутреннем эстуарии наблюдалась довольно сильная деструкция — до 0,70 $\text{гС}/\text{м}^3\text{км}$, с максимумом перед баром (рис. 4).

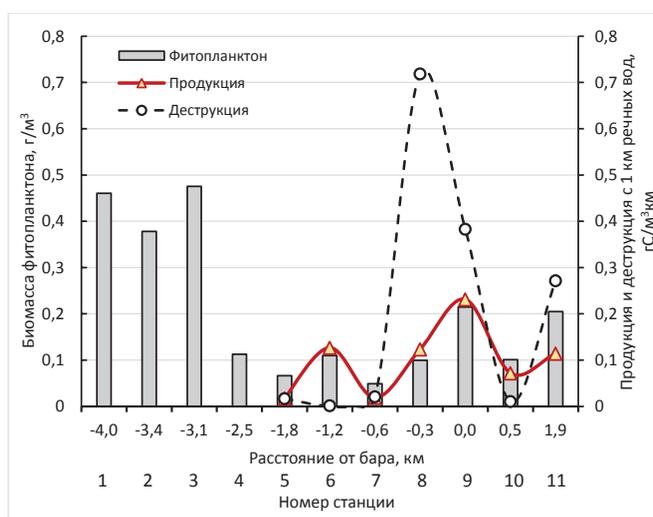


Рис. 4. Биомасса фитопланктона ($\text{г}/\text{м}^3$) и рассчитанные значения продукции и деструкции в эстуарии ($\text{гС}/\text{м}^3\text{км}$) р. Киевка в весенний сезон

Fig. 4. Phytoplankton biomass ($\text{г}/\text{м}^3$) and calculated values of primary production and organic matter degradation ($\text{гС}/\text{м}^3\text{км}$) in the Kievka estuary in spring

Фитопланктон

Всего по результатам съемки идентифицировано 45 таксонов микроводорослей, относящихся к классам Bacillariophyceae (41), Cyanophyceae (2), Dinophyceae (1) и Chrysophyceae (1) (табл. 2). Из них в речной зоне выявлено 27 таксонов диатомовых водорослей, во внутреннем эстуарии — 21 вид диатомовых, 2 — сине-зеленых и 1 — динофитовых микроводорослей, во внешнем эстуарии — 24 вида диатомовых, 1 — золотистых и 1 — динофитовых (табл. 2). Экологическая характеристика определена для 33 таксонов: основу (52 % списка) составили бентические виды, доля неритических ниже — 27, панатласных — 15, океанических — 6 %. Географическая характеристика установлена для 23 видов: в районе исследования преобладали виды-космополиты — 39 %, доля тропическо-аркто-бореальных составила 30, аркто-бореальных 17, тропическо-бореальных 13 %.

Таблица 2

Список микроводорослей, обнаруженных в планктоне р. Киевка

Table 2

List of microalgae found in plankton of the Kievka River and estuary

Таксон	Эк/Х	Гео/Х
BACILLARIOPHYCEAE		
<i>Amphora coffeiformis</i>	Б	
<i>Amphora proteus</i>	Б	
<i>Auliscus sculptus</i>	Б	
<i>Cerataulina pelagica</i>	Н	ТБ
<i>Chaetoceros debilis</i>	Н	ТАБ
<i>Chaetoceros</i> sp.	–	–
<i>Cocconeis scutellum</i>	Б	К
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i>	П	АБ
<i>Cyclotella</i> sp.	–	–
<i>Cylindrotheca closterium</i>	Н	К
<i>Cymbella</i> sp.	–	–
<i>Diploneis smithii</i>	Б	–
<i>Eucampia cornuta</i>	Н	ТАБ
<i>Fragilaria striatula</i>	Н	–
<i>Grammatophora marina</i>	Б	–
<i>Halamphora costata</i>	Б	–
<i>Halamphora granulata</i>	Б	–
<i>Hannaea arcus</i>	Б	АБ
<i>Leptocylindrus danicus</i>	Н	К
<i>Leptocylindrus mediterraneus</i>	Н	К
<i>Leptocylindrus minimus</i>	Н	ТАБ
<i>Licmophora abbreviata</i>	Б	К
<i>Melosira lineata</i>	Б	ТАБ
<i>Navicula directa</i>	Б	–
<i>Navicula salinarum</i>	–	ТАБ
<i>Navicula septentrionalis</i>	Б	–
<i>Navicula</i> sp.	–	–
<i>Navicula transitans</i> var. <i>derasa</i>	Б	
<i>Nitschia</i> sp.	–	–
<i>Odontella aurita</i>	Н	ТАБ
<i>Pleurosigma formosum</i>	Б	К
<i>Tabellaria flocculosa</i>	Б	–
<i>Tabularia parva</i>	–	АБ
<i>Tabularia tabulata</i>	Б	–

Таксон	Эк/Х	Гео/Х
<i>Thalassionema frauenfeldii</i>	П	ТБ
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	П	ТАБ
<i>Thalassiosira</i> sp. d = 17	–	–
<i>Thalassiosira</i> sp. d = 26	–	–
<i>Thalassiosira</i> sp. d = 40	–	–
<i>Thalassiothrix longissima</i>	П	АБ
<i>Tryblionella coarctata</i>	–	ТБ
CYANOPHYCEAE		
<i>Phormidium</i> sp.	–	–
<i>Mycrocystis aeruginosa</i>	П	К
CHRYSOPHYCEAE		
<i>Octactis speculum</i>	О	К
DINOPHYCEAE		
<i>Protoperidinium ovatum</i>	О	К

Примечание. Эк/Х — экологическая характеристика: Н — неритический, О — океанический, П — панталассный, Б — бентический; Гео/Х — географическая характеристика: АБ — аркто-бореальный, ТБ — тропическо-бореальный, ТАБ — тропическо-аркто-бореальный, К — космополит.

Наибольшее обилие фитопланктона отмечено в речной зоне, на первых трех станциях, при этом численность была максимальной на ст. 1, а биомасса — на ст. 3 (рис. 4). Здесь преобладали типовые диатомовые виды, характерные для чистых вод, — *Hannaea arcus* и *Navicula directa*. В эстуарии высокие биомассы фитопланктона отмечены на границе между его внутренней и внешней зонами, где присутствовали крупноклеточные диатомовые водоросли (*Grammatophora marina*, *Symbella* sp., *Thalassiothrix longissima* и др.), что указывает на повышенную продуктивность этого участка. Но в целом обилие фитопланктона на акватории эстуария р. Киевка было невысоким, характерным для олиготрофных вод. На всех станциях в зоне эстуария (ст. 6–11) биомасса фитопланктона находилась в постоянном соотношении с расчетными величинами первичной продукции (коэффициент корреляции $R = 0,8$), причем численные значения этих разноразмерных параметров оказались похожими (биомасса от 0,05 до 0,21 г/м³, первичная продукция от 0,02 до 0,23 гС/м³км).

В составе фитопланктона доминировали 13 видов микроводорослей: преобладающими по численности на разных станциях были 5 видов, по биомассе — 10 (табл. 3, 4). Все они представляют диатомовые водоросли, что характерно для эстуариев рек Приморья [Колпаков, Бегун, 2014]. Наибольшая численность отмечена у пеннатной диатомеи *Hannaea arcus* (до 46 % от общей численности микроводорослей в пробе), наибольшая биомасса — у центрического вида *Coscinodiscus oculus-iridis* (до 84 % от общей биомассы микроводорослей в пробе).

Таблица 3
Доля численности доминирующих видов микроводорослей по станциям, %

Table 3
Percentage of the dominant species in the total abundance of microalgae, by station

Вид	Станция										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Fragilaria striatula</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	25	–	–
<i>Hannaea arcus</i>	33	38	28	24	40	46	41	–	–	–	–
<i>Leptocylindrus danicus</i>	–	–	–	–	–	–	–	33	–	–	–
<i>Navicula directa</i>	32	30	28	23	–	–	–	–	–	–	–
<i>Navicula transitans</i> var. <i>derasa</i>	–	–	–	35	–	–	–	–	–	–	–

Доля биомассы доминирующих видов микроводорослей по станциям, %

Percentage of the dominant species in the total biomass of microalgae, by station

Вид	Станции										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i>	–	–	–	37	–	–	–	84	–	–	–
<i>Cymbella</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	23
<i>Halamphora granulata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	20	–
<i>Hannaea arcus</i>	44	–	–	–	–	–	23	–	–	–	–
<i>Navicula directa</i>	20	22	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Odontella aurita</i>	–	–	–	–	–	34	–	–	23	–	–
<i>Pleurosigma formosum</i>	–	–	–	–	20	–	–	–	–	–	–
<i>Tabularia tabulata</i>	–	–	–	–	25	–	23	–	25	31	–
<i>Thalassionema frauenfeldii</i>	–	28	45	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Thalassiothrix longissima</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	24	–

Перенасыщение кислородом в поверхностном слое на всем протяжении нижнего течения реки и эстуария указывает на активные продукционные процессы, происходящие на всех исследованных участках, особенно в речных водах и в районе бара. На всем исследованном участке можно отметить два участка с наиболее низкими значениями АОУ — в нижнем течении реки и во внешнем эстуарии, где, вероятно, фотосинтез происходит наиболее активно.

Повышенные биомассы фитопланктона присутствуют на этих же участках, что является косвенным подтверждением их высокой продуктивности. Максимальные величины биомассы и численности фитопланктона наблюдались на речных станциях, возможно, что в период исследований «цветение» происходило и выше по течению реки (выше ст. 1) и достаточно большая масса фитопланктона могла быть принесена на исследуемые станции (ст. 1–3) потоком. Подобные случаи были зафиксированы и рассмотрены, например для крупного эстуария р. Обь, где в речной зоне биомасса и численность фитопланктона были существенно выше в сравнении с внутренним и внешним эстуарием [Суханова и др., 2010]. При исследованиях распределения фитопланктона в эстуариях разных климатических зон также были отмечены максимальные величины биомассы и численности в речной зоне [Лепская, 2014; Лужняк, 2017; Радченко и др., 2019]. По гидрохимическим и термохалинным параметрам в нижнем течении р. Киевка (ст. 1–6) можно отметить однородность показателей от поверхности и до дна, что характерно для речных систем. Изменения концентраций биогенных элементов на разрезе в направлении от речной к мористой части эстуария в основном носили неконсервативный характер, т.е. определялись не смешением морских и речных вод, а биогеохимическими процессами [Kaul, Froelich, 1984; Звалинский и др., 2005].

При этом в области внутреннего эстуария происходит не снижение по мере потребления, а рост концентраций биогенных элементов, что рассматривается как последствие деструкции, а не продукции органического вещества. Однако показатели биохимического потребления кислорода в пробах воды, отобранных в поверхностном слое речных вод, относительно низкие, т.е. речная вода сама по себе не несет растворенные и взвешенные органические вещества, которые могли бы разлагаться во внутреннем эстуарии и обеспечивать наблюдаемый рост концентраций минерального фосфора и азота. Судя по балансу фосфора, во внутреннем эстуарии в целом все же преобладает деструкция, а формирование префицита кислорода у его поверхности обусловлено затрудненным газообменом между поверхностным и придонным слоями, так как образующийся в процессе фотосинтеза избыточный кислород легче уходит в атмосферу, чем в придонный слой. Вероятно, существует внешний источник поступления биогенных элементов в систему поверхностного слоя эстуария. Помимо

поступления непосредственно с береговых источников после дождя (архив осадков на сайте rogadaiklimat.ru), таким источником может быть придонный слой внешнего эстуария, где накапливаются органические отложения, как при оседании органической взвеси в условиях замедления течения реки, так и в процессе флокуляции растворенного органического вещества. Это можно проследить по изменениям концентрации железа на исследованных станциях, поскольку железо образует прочные комплексы с растворенным органическим веществом и резкое снижение концентраций на границе между внутренним и внешним эстуарием типично для устьевых областей рек мира [Гордеев, 2012]. Наблюдаемый рост концентраций биогенных элементов у поверхности внутреннего эстуария отражает процесс активной деструкции органического вещества у дна, на которую не расходуется кислород из поверхностного слоя, более того, в поверхностном слое происходит продуцирование органического вещества на основе как терригенных, так и регенерированных биогенных элементов.

Во внешнем эстуарии концентрация фосфатов меньше потенциальных значений, префицит кислорода достигает наибольших значений, биомасса фитопланктона возрастает — все это является признаками преобладания продукционных процессов. Для этого здесь формируются необходимые условия: хорошая освещенность, обеспечиваемая высокой прозрачностью воды (от 0,2 м в речной зоне до 1,0–1,5 м во внешнем эстуарии), прошедшей через эстуарные фильтры, и резкой плотностной стратификацией, и высокие концентрации биогенных элементов, которые в процессе прохождения внутреннего эстуария возрастали благодаря добавлению к терригенному ионному стоку (сравнительно небольшому у р. Киевка) регенерированных в ходе деструкции их минеральных форм.

Рассчитанные величины первичной продукции в эстуарии р. Киевка относительно невелики для весеннего сезона (максимум 0,23 гС/м³км), ниже величин деструкции (до 0,70 гС/м³км). Подобные показатели первичной продукции были рассчитаны для весенних съемок в эстуарии р. Раздольной [Важова, Зуенко, 2015]. Из-за активной деструкции количество регенерированного в эстуарии р. Киевка минерального фосфора превышает количество принесенного рекой терригенного фосфора, поэтому органическое вещество в этом эстуарии синтезируется в основном на основе рециклинга фосфатов. Ранее было показано [Важова, Зуенко, 2015], что в эстуарии горной и сравнительно бедной терригенными фосфатами р. Суходол рециклинг обеспечивает более половины продукции. Результаты, полученные для эстуария р. Киевка, подтверждают важный вклад рециклинга в продуктивность эстуарных экосистем, поскольку в эстуариях, где применяли данную методику расчетов [Важова, Зуенко, 2015; Курносова и др., 2022], выявлены участки активной деструкции, которая обеспечивала до половины биогенных веществ, используемых в пределах эстуариев для продукции органического вещества.

Заключение

Проведенные исследования показали, что воды р. Киевка весной сравнительно бедны биогенами, поэтому первичная продукция в ее эстуарии обеспечивается преимущественно фосфатами, минерализованными во внутренней части эстуарии. Фитопланктон наиболее обилен в нижнем течении реки и вблизи границы между внутренней и внешней частями эстуария, при этом в целом трофность эстуария р. Киевка невысокая. Рециклинг фосфатов происходит в нижнем течении реки и во внутреннем эстуарии, предположительно в придонном слое. Реминерализованный фосфор используется фитопланктоном как сразу же, обеспечивая фотосинтез в поверхностном слое внутреннего эстуария, так и ниже по течению, прежде всего в верхней части внешнего эстуария. Полагаем, что гидрохимические условия в эстуарии р. Киевка характерны для горных рек Приморья с минимальным антропогенным влиянием, а продукционно-деструкционные процессы характеризуют фоновый режим функционирования их эстуарных экосистем.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность заведующему лабораторией промышленной океанографии ТИНРО, д.г.н. Ю.И. Зуенко за помощь в интерпретации расчетов первичной продукции. Работа частично выполнена в Центре коллективного пользования «Приморский океанариум» ННЦМБ ДВО РАН (г. Владивосток).

The authors are grateful to Dr. Yury Zuenko (TINRO) for help in interpreting primary production calculations. The study was partially conducted at the Center for Collective Use "Primorsky Oceanarium" of the National Scientific Center for Marine Biology, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (Vladivostok).

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The article does not concern to animal studies.

The authors declare that they have no conflict of interest

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Концепция исследования — А.С. Курносова; проведение лабораторных анализов — А.С. Курносова (гидрохимический анализ), М.А. Шульгина (определение фитопланктона); расчеты, написание статьи — А.С. Курносова, М.А. Шульгина.

Research concept — A.S. Kurnosova; laboratory analysis — A.S. Kurnosova (water chemistry) and M.A. Shulgina (phytoplankton); data processing and text writing and illustrating — A.S. Kurnosova and M.A. Shulgina.

Список литературы

Важова А.С. Сезонные изменения концентраций биогенных веществ и содержания растворенного кислорода в реках южного Приморья // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 191. — С. 210–222. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-191-210-222.

Важова А.С., Зуенко Ю.И. Оценка первичной продукции в эстуариях рек Раздольная и Суходол (залив Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 182. — С. 132–143. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-182-132-143.

Гордеев В.В. Геохимия системы река–море : моногр. — М. : ИП Магушкина И.И., 2012. — 452 с.

Звалинский В.И., Недашковский А.П., Сагалаев С.Г. и др. Биогенные элементы и первичная продукция в эстуарии реки Раздольной (Амурский залив Японского моря) // Биол. моря. — 2005. — Т. 31, № 2. — С. 107–116.

Звалинский В.И., Тищенко П.Я. Биогенные элементы в эстуариях. Поведение и биогеохимия // Состояние морских экосистем, находящихся под влиянием речного стока. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — С. 89–124.

Зуенко Ю.И. Промысловая океанология Японского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — 227 с.

Зуенко Ю.И., Рачков В.И. Основные черты гидрологического и гидрохимического режима вод бухты Киевка (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 133. — С. 303–312.

Колпаков Н.В., Бегун А.А. Состав и распределение микроводорослей в эстуарии реки Суходол (Уссурийский залив, залив Петра Великого) в осенний период. 1. Фитопланктон // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 115–126. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-176-115-126.

Колпаков Н.В., Долганова Н.Т., Надточий В.А. и др. Экосистемные исследования биоресурсов прибрежных и эстуарных вод южного Приморья // ТИНРО—85. Итоги десятилетней деятельности. 2000–2010 гг. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 103–128.

Курносова А.С., Зуенко Ю.И., Швецова М.Г. Локализация продукционно-деструкционных процессов по распределению фосфатов в эстуариях рек Уда и Усалгин (Охотское море) // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 4. — С. 917–932. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-917-932. EDN: IZYFHO.

Лепская Е.В. Фитопланктон эстуария реки Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2014. — № 32. — С. 5–20.

Лисицын А.П. Маргинальный фильтр океанов // Океанол. — 1994. — Т. 34, № 5. — С. 735–747.

Лужняк О.Л. Современное состояние фитопланктона нижнего течения реки Дон в условиях антропогенного преобразования стока // Вода: химия и экология. — 2017. — № 9(111). — С. 11–19.

Мамаев О.И. Термохалинный анализ вод Мирового океана : моногр. — Л. : Гидрометеодиздат, 1987. — 296 с.

Михайлов В.Н. Гидрологические процессы в устьях рек : моногр. — М. : ГЕОС, 1997. — 176 с.

Нестерова Д.А., Висиленко Л.С. Размерная характеристика массовых видов фитопланктона западной части Черного моря // Гидробиол. журн. — 1986. — Т. 22, вып. 3. — С. 16–21.

Одум Ю. Экология : моногр. — М. : Мир, 1986. — Т. 1. — 328 с.

Радченко И.Г., Ильях Л.В., Шевченко В.П. и др. Пространственное распределение фитопланктона в субарктическом эстуарии (река Кемь, Белое море) // Океанол. — 2019. — Т. 59, № 3. — С. 335–346. DOI: 10.31857/S0030-1574593335-346.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 18 : Дальний Восток, вып. 3 : Приморье / под ред. М.Г. Васильковского. — Л. : Гидрометиздат, 1972. — 628 с.

Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана / под ред. В.В. Сапожникова. — М. : ВНИРО, 2003. — 202 с.

Семкин П.Ю., Тищенко П.Я., Михайлик Т.А. и др. Гидрохимические исследования эстуария реки Партизанской (залив Находка, Японское море) в период летней межени // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 193. — С. 143–152. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-193-143-152.

Семкин П.Ю., Тищенко П.Я., Ходоренко Н.Д. и др. Продукционно-деструкционные процессы в эстуариях рек Артемовка и Шкотовка (Уссурийский залив) в летний сезон // Вод. ресурсы. — 2015. — Т. 42, № 3. — С. 311–321. DOI: 10.7868/S0321059615030177.

Суханова И.Н., Флинт М.В., Мошаров С.А., Сергеева В.М. Структура сообществ фитопланктона и первичная продукция в Обском эстуарии и на прилежащем Карском шельфе // Океанол. — 2010. — Т. 50, № 5. — С. 785–800.

Тищенко П.Я., Семкин П.Ю., Павлова Г.Ю. и др. Гидрохимия эстуария реки Туманной (Японское море) // Океанол. — 2018. — Т. 58, № 2. — С. 192–204. DOI: 10.7868/S003015741802003X.

Тищенко П.Я., Семкин П.Ю., Тищенко П.П. и др. Гипоксия придонных вод эстуария реки Раздольная // ДАН. — 2017. — Т. 476, № 5. — С. 576–580. DOI: 10.7868/S0869565217290217.

Федоров В.Д. О методах изучения фитопланктона и его активности : моногр. — М. : МГУ, 1979. — 168 с.

Doering P.H., Oviatt C.A., Nowicki B.L. et al. Phosphorus and nitrogen limitation of primary production in a simulated estuarine gradient // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1995. — Vol. 124. — P. 271–287.

Kaul L.W., Froelich P.N., Jr. Modeling estuarine nutrient geochemistry in a simple system // Geochim. Cosmochim. Acta. — 1984. — Vol. 48, Iss. 7. — P. 1417–1433. DOI: 10.1016/0016-7037(84)90399-5.

Libes S. Introduction to Marine Biogeochemistry. 2nd ed. — San Diego : Academic Press, 2009. — 909 p.

Liss P.S. Conservative and non-conservative behavior of dissolved constituents during estuarine mixing // Estuarine Chemistry. — L. : Acad. Press, 1976. — P. 93–130.

McLusky D.S., Elliott M. The Estuarine Ecosystem: ecology, threats and management, 3rd edn. — Oxford : OUP, 2004. — 216 p.

Sun J., Liu D. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton // J. Plankt. Res. — 2003. — Vol. 25, Iss. 11. — P. 1331–1346. DOI: 10.1093/plankt/fbg096.

Utermöhl H. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik // Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. — 1958. — Vol. 9. — P. 1–38.

Weiss R.F. The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and seawater // Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts. — 1970. — Vol. 17, Iss. 4. — P. 721–735. DOI: 10.1016/0011-7471(70)90037-9.

References

- Vazhova, A.S.**, Seasonal dynamics of nutrients concentration and dissolved oxygen content in the rivers of southern Primorye, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 191, pp. 210–222. doi 10.26428/1606-9919-2017-191-210-222
- Vazhova, A.S. and Zuenko, Yu.I.**, Evaluation of primary production in the estuaries of the Razdol'naya/Suifen and Sukhodol Rivers (Peter the Great Bay, Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 182, pp. 132–143. doi 10.26428/1606-9919-2015-182-132-143
- Gordeev, V.V.**, *Geokhimiya sistemy reka–more* (Geochemistry of the river–sea system), Moscow: IP Matushkina I.I., 2012.
- Zvalinsky, V.I., Nedashkovsky, A.P., Sagalayev, S.G., Tishchenko, P.J., and Shvetsova, M.G.**, Nutrients and primary production in the Estuary of the Razdol'naya River (Amur Bay, Sea of Japan), *Russ. J. Mar. Biol.*, 2005, vol. 31, no. 2, pp. 91–101. doi 10.1007/s11179-005-0049-y
- Zvalinsky, V.I. and Tishchenko, P.Ya.**, Biogenic elements in estuaries, behaviour and biogeochemistry, in *Sostoyaniye morskikh ekosistem, nakhodyashchikhsya pod vliyaniyem rechnogo stoka* (State of marine ecosystems influenced by river flow), Vladivostok: Dalnauka, 2005, pp. 89–124.
- Zuenko, Yu.I.**, *Promyslovaya okeanologiya Yaponskogo morya* (Fisheries Oceanography of the Japan Sea), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008.
- Zuenko, Yu.I. and Rachkov, V.I.**, General features of oceanographic and hydro-chemical regime of the Kiyevka Bay (Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 133, pp. 303–312.
- Kolpakov, N.V. and Begun, A.A.**, Species composition and distribution of microalgae in the Sukhodol River estuary (Ussury Bay, Peter the Great Bay) in autumn. 1. Phytoplankton, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 176, pp. 115–126. doi 10.26428/1606-9919-2014-176-115-126
- Kolpakov, N.V., Dolganova, N.T., Nadtochii, V.A., Nadtochii, V.V., Gusarova, I.S., Galyshcheva, Yu.A., Lukyanova, O.N., Milovankin, P.G., Bezrukov, R.G., and Bogacheva, S.V.**, Ecosystem studies of bioresources of coastal and estuarine waters in southern Primorsky Krai, in *TINRO—85. Itogi desyatiletnei deyatel'nosti. 2000–2010 gg.* (TINRO—85. Results of the One-Decade Activity. 2000–2010), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2010, pp. 103–128.
- Kurnosova, A.S., Zuenko, Yu.I., and Shvetsova, M.G.**, Localization of production-destruction processes by distribution of phosphate in the estuaries of Uda and Usalgin Rivers (Okhotsk Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 4, pp. 917–932, doi 10.26428/1606-9919-2022-202-917-932. EDN: IZYFHO.
- Lepskaya, E.V.**, The Phytoplankton of the Kamchatka River estuary, in *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2014, vol. 32, pp. 5–20.
- Lisitsyn, A.P.**, Marginal filter of the oceans, *Oceanology*, 1994, vol. 34, no. 5, pp. 735–747.
- Luzhnyak, O.L.**, Present-day status of the phytoplankton of the lower Don under conditions of man-made changes in the river runoff, *Voda: khimiya i ekologiya*, 2017, no. 9(111), pp. 11–19.
- Mamaev, O.I.**, *Termokhalinnyy analiz vod Mirovogo okeana* (Thermohaline analysis of the waters of the World Ocean), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1987.
- Mikhailov, V.N.**, *Gidrologicheskie protsessy v ust'yakh rek* (Hydrological Processes in River Estuaries), Moscow: GEOS, 1997.
- Nesterova, D.A. and Visilenko, L.S.**, Size characteristics of common phytoplankton species in the western part of the Black Sea, *Gidrobiol. Zh.*, 1986, vol. 22, no. 3, pp. 16–21.
- Odum, E.P.**, *Ecology*, New York: Holt, Rinehart and Winston, 1963.
- Radchenko, I.G., Ilyash, L.V., Shevchenko, V.P., Zdorovenov, R.E., Novigatsky, A.N., Politova, N.V., and Tolstikov, A.V.**, Spatial distribution of phytoplankton in the subarctic estuary (Kem' River, the White Sea), *Oceanology*, 2019, vol. 59, no. 3, pp. 305–315. doi 10.1134/S0001437019030184
- Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. T. 18: Dal'nii Vostok, vyp. 3: Primor'ye* (Surface Water Resources in the USSR, vol. 18: Far East, no. 3: Primorye), Vaskovsky, M.G., ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1972.
- Rukovodstvo po khimicheskomu analizu morskikh i presnykh vod pri ekologicheskom monitoringe rybokhozyaystvennykh vodoyemov i perspektivnykh dlya promysla rayonov Mirovogo okeana* (Guidelines for chemical analysis of marine and freshwater in the environmental monitoring of fishing reservoirs and promising areas for fishing of the oceans), Sapozhnikov, V.V., ed., Moscow: VNIRO, 2003.

Semkin, P.Yu., Tishchenko, P.Ya., Mikhailik, T.A., Barabanshchikov, Yu.A., Pavlova, G.Yu., Sagalaev, S.G., Tishchenko, P.P., Shvetsova, M.G., and Shkirnikova, E.M., Hydrochemical studies of the Partizanskaya River estuary (Nakhodka Bay, Japan Sea) in summer season of low water discharge, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 193, pp. 143–152. doi 10.26428/1606-9919-2018-193-143-152

Semkin, P.Y., Tishchenko, P.Y., Khodorenko, N.D., Zvalinskii, V.I., Mikhailik, T.A., Sagalaev, S.G., Stepanova, V.I., Tishchenko, P.P., Shvetsova, M.G., and Shkirnikova, E.M., Production-destruction processes in estuaries of the rivers of Artemovka and Shkotovka (Usuri Bay) in summer, *Vodn. Resur.*, 2015, vol. 42, no. 3, pp. 352–361. doi 10.1134/S0097807815030161

Sukhanova, I.N., Flint, M.V., Mosharov, S.A., and Sergeeva, V.M., Structure of the phytoplankton communities and primary production in the Ob River estuary and over the adjacent Kara Sea shelf, *Oceanology*, 2010, vol. 50, no. 5, pp. 743–758. doi 10.1134/S0001437010050115

Tishchenko, P.Ya., Semkin, P.Yu., Pavlova, G.Yu., Tishchenko, P.P., Lobanov, V.B., Marjash, A.A., Mikhailik, T.A., Sagalaev, S.G., Sergeev, A.F., Tibenko, E.Y., Khodorenko, N.D., Chichkin, R.V., Shvetsova, M.G., and Shkirnikova, E.M., Hydrochemistry of the Tumen River Estuary, Sea of Japan, *Oceanology*, 2018, vol. 58, no. 2, pp. 175–186. doi 10.1134/S0001437018010149

Tishchenko, P.Ya., Semkin, P.Ju., Tishchenko, P.P., Zvalinsky, V.I., Barabanshchikov, Yu.A., Mikhailik, T.A., Sagalaev, S.G., Shvetsova, M.G., Shkirnikova, E.M., and Shulkin, V.M., Hypoxia of bottom waters of the Razdolnaya River Estuary, *Dokl. Earth Sci.*, 2017, vol. 476, no. 2, pp. 1207–1211. doi 10.1134/S1028334X17100208

Fedorov, V.D., *O metodakh izucheniya fitoplanktona i ego aktivnosti* (On the Methods for the Study of Phytoplankton and Its Activity), Moscow: Moscow Gos. Univ., 1979.

Doering, P.H., Oviatt, C.A., Nowicki, B.L., Klos, E.G., and Reed, L.W., Phosphorus and nitrogen limitation of primary production in a simulated estuarine gradient, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1995, vol. 124, pp. 271–287.

Kaul, L.W. and Froelich, P.N., Jr., Modeling estuarine nutrient geochemistry in a simple system, *Geochim. Cosmochim. Acta.*, 1984, vol. 48, no. 7, pp. 1417–1433. doi 10.1016/0016-7037(84)90399-5

Libes, S., *Introduction to Marine Biogeochemistry*, 2nd edition, San Diego: Academic Press, 2009.

Liss, P.S., Conservative and non-conservative behavior of dissolved constituents during estuarine mixing, *Estuarine Chemistry*, London: Acad. Press, 1976, pp. 93–130.

McLusky, D.S. and Elliott, M., *The Estuarine Ecosystem: ecology, threats and management*, Glasgow: Blackie & Son, 1981.

Sun, J. and Liu, D., Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton, *J. Plankt. Res.*, 2003, vol. 25, no. 11, pp. 1331–1346. doi 10.1093/plankt/fbg096

Utermöhl, H., Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik, *Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 1958, vol. 9, pp. 1–38.

Weiss, R.F., The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and seawater, *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 1970, vol. 17, no. 4, pp. 721–735. doi 10.1016/0011-7471(70)90037-9

pogodaiklimat.ru. Cited July 11, 2022.

Поступила в редакцию 3.11.2023 г.

После доработки 30.11.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

The article was submitted 3.11.2023; approved after reviewing 30.11.2023; accepted for publication 30.11.2023

Научная статья

УДК 574.584(268.56)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-976-987

EDN: WCSGPA



**ТРОФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПЕЛАГИЧЕСКОГО
И ДОННОГО НЕКТОНА В РАЗЛИЧНЫХ ВОДНЫХ МАССАХ
В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧУКОТСКОГО МОРЯ
ПО ДАННЫМ $\delta^{15}\text{N}$ И $\delta^{13}\text{C}$**

К.М. Горбатенко¹, И.В. Мельников², А.П. Педченко^{3*}

^{1,2} Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;

³ Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
105187, г. Москва, Окружной проезд, 19

Аннотация. Исследован изотопный состав углерода и азота ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) в пелагических и донных рыбах в берингоморской и арктической водных массах западной части Чукотского моря. Акватория наблюдений была условно разделена на южный и северный районы относительно 71° с.ш. Изотопный состав пелагического и донного нектона в северном районе Чукотского моря характеризовался более высокими значениями $\delta^{13}\text{C}$ (до 2 ‰) и низкими значениями $\delta^{15}\text{N}$ (до 1 ‰) по сравнению с таковыми в южном районе. Установлено, что в южном районе Чукотского моря, в границах берингоморских водных масс, более 90 % исследованных видов донных рыб замыкаются на донную пищевую сеть. В северном районе моря, в границах арктических водных масс, все образцы донных рыб характеризуются минимальным насыщением тяжелым углеродом $\delta^{13}\text{C}$, сопоставимым с таковым в пробах пелагических рыб, что указывает на существенную роль пелагических объектов в питании исследованных видов донного нектона.

Ключевые слова: Арктический бассейн, нектон, кормовые организмы, стабильные изотопы, азот, углерод

Для цитирования: Горбатенко К.М., Мельников И.В., Педченко А.П. Трофические характеристики пелагического и донного нектона в различных водных массах в западной части Чукотского моря по данным $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 976–987. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-976-987. EDN: WCSGPA.

* Горбатенко Константин Михайлович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, konstantin.gorbatenko@tinro.ru, ORCID 0009-0003-8385-7770; Мельников Игорь Владимирович, кандидат биологических наук, заместитель руководителя филиала, igor.melnikov@tinro.ru, ORCID 0000-0002-2327-2979; Педченко Андрей Петрович, кандидат географических наук, ведущий научный сотрудник, pedchenko@vniro.ru, ORCID 0009-0003-5481-1263.

© Горбатенко К.М., Мельников И.В., Педченко А.П., 2023

Trophic characteristics of pelagic and bottom nekton in certain water masses in the western Chukchi Sea, by $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ data

Konstantin M. Gorbatenko*, **Igor V. Melnikov****, **Andrey P. Pedchenko*****

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

*** Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,

19, Okružhnoj proezd, Moscow, 105187, Russia

* D.Biol., principal researcher, konstantin.gorbatenko@tinro, ORCID 0009-0003-8385-7770

** Ph.D., deputy head, igor.melnikov@tinro.ru, ORCID 0000-0002-2327-2979

*** Ph.D., leading researcher, pedchenko@vniro.ru, ORCID 0009-0003-5481-1263

Abstract. To compare the trophic characteristics of pelagic- and bottom-dwelling fish in the western Chukchi Sea, isotopic composition of carbon and nitrogen ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) is considered separately for the Subarctic water mass (invaded from the Bering Sea) and local Arctic water mass. In summer of 2018 and 2019, the proper water mass occupied mostly the area southward from 71°N and the latter one — northward from this latitude. The isotopic composition of both pelagic and bottom nekton in the southern area was characterized by higher values of $\delta^{13}\text{C}$ (up to 2 % higher) and low values of $\delta^{15}\text{N}$ (up to 1 % lower) in comparison with those in the northern area. That was interpreted that in the southern area, within the water from the Bering Sea, more than 90 % of the sampled bottom fish species were linked with prey from the bottom community. In the northern area, within the Arctic water, all samples of bottom fish were characterized by minimal content of heavy carbon $\delta^{13}\text{C}$ isotope, comparable with the values in samples of pelagic fish that indicated a significant role of pelagic prey in nutrition of the bottom nekton.

Keywords: Arctic, nekton, prey, stable isotope, nitrogen, carbon

For citation: Gorbatenko K.M., Melnikov I.V., Pedchenko A.P. Trophic characteristics of pelagic and bottom nekton in certain water masses in the western Chukchi Sea, by $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ data, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 976–987. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-976-987. EDN: WCSGPA.

Введение

На акватории Чукотского моря наблюдается влияние как арктической, так и бореальной фаун [Бродский и др., 1983]. Южная и центральная части моря находятся под влиянием берингоморских вод, поступающих через Берингов пролив, западная — вод Восточно-Сибирского моря в результате их переноса прибрежным Сибирским течением, северная — обширного распределения арктической водной массы [Фигуркин, Слабинский, 2012; Орлов и др., 2019, 2020].

Ихтиофауна Арктического бассейна, включая Чукотское море, бедна в видовом отношении, но тем не менее уникальна по своему составу и чувствительна к климатическим и антропогенным воздействиям, что требует постоянного мониторинга экосистем. Основным биотопом для рыб арктических морей является бенталь, где постоянно живут от 36 до 80 % всех видов гидробионтов, среди которых по трофической принадлежности преобладают бентофаги. Исследования ВНИРО выявили высокую встречаемость в уловах (80–90 %) таких промысловых видов рыб, как минтай *Gadus chalcogrammus*, сайка *Boreogadus saida* и северная палтусовидная камбала *Hippoglossoides robustus*. Наиболее массовым видом в Чукотском море является сайка, а в южной части — минтай [Орлов и др., 2019].

Большая часть рыб характеризуются смешанным питанием, причем в течение жизненного цикла многие виды имеют разный трофический статус. Как показали предыдущие исследования [DeNiro, Epstein, 1978; Hobson, Welch, 1992; Jackson et al., 2011], анализ изотопного состава углерода и азота гидробионтов является одним из успешных подходов при изучении структуры и функционирования пелагических и донных сообществ.

Океанографические условия Чукотского моря в последние годы характеризовались низкими показателями общей ледовитости в летние месяцы*. Впервые, в связи с потеплением и отсутствием льда в августе 2019 г., были выполнены комплексные научные исследования в российской зоне северо-западной части Чукотского моря [Орлов и др., 2019], аналогичные проведенным ранее в южной и юго-западной частях моря.

Цель настоящей работы — определение при помощи изотопов трофического статуса у доминирующих видов пелагических и донных рыб в юго- и северо-западной частях Чукотского моря, находящихся в разных водных массах.

Материалы и методы

Материалы (образцы мягких тканей отдельных видов гидробионтов) собраны в Чукотском море в 2018 (с 31.08 по 10.09) и 2019 гг. (с 11.08 по 03.09) (рис. 1).

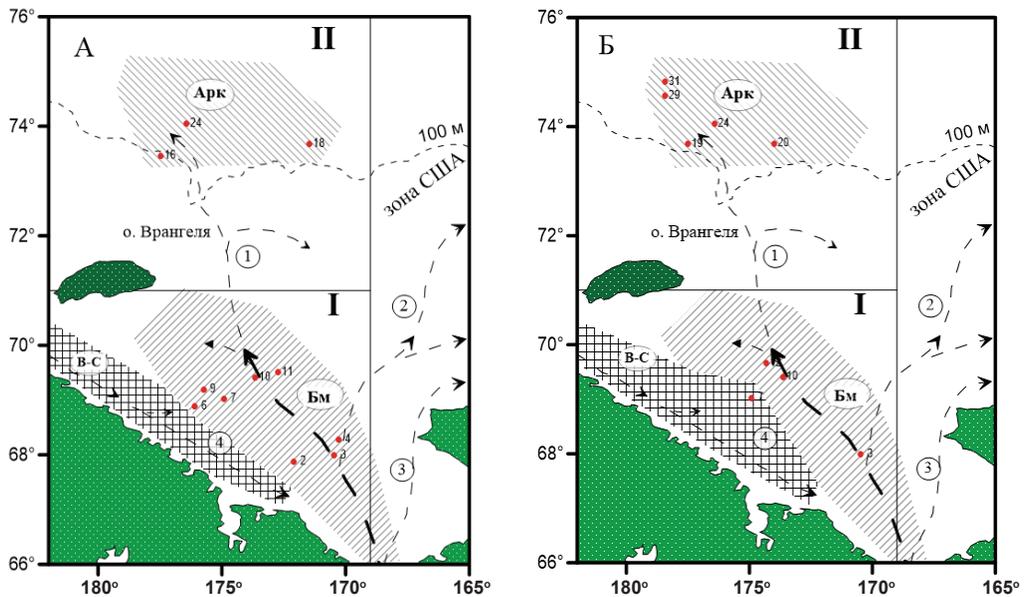


Рис. 1. Положение основных течений водных масс и точек отбора проб на изотопы пелагического (А, 2018 г.) и донного (Б, 2019 г.) nekтона в Чукотском море: 1 — течение желоба Геральда; 2 — течение желоба Центрального; 3 — прибрежное Аляскинское; 4 — прибрежное Сибирское течение; В-С — восточносибирская, Бм — берингоморская, Арк — арктическая водные массы; I — южный, II — северный районы

Fig. 1. Scheme of the main currents and water masses in the Chukchi Sea: 1 — Herald Trough Current; 2 — Central Trough Current; 3 — Alaska Coastal Current; 4 — Siberian Coastal Current; B-C — East-Siberian water masses; Бм — Bering Sea water masses, Арк — Arctic water masses; I — southwestern area, II — northwestern area. Samplings of pelagic (А, 2018) and bottom (Б, 2019) nekton for isotope analysis are shown

Для анализа стабильных изотопов углерода и азота у nekтонных видов с дорзальной стороны брали мышечную ткань массой 3–10 г, которую промывали дистиллированной водой для удаления солей, высушивали в сушильном шкафу в течение 12–24 ч при температуре 60 °С до полного обезвоживания и хранили на борту судна при температуре –18 °С. Для каждого вида nekтона отмечали место сбора, вид, длину, массу, также пол, стадию зрелости, содержимое желудка.

Пробы перетирали с помощью корундовой ступки и пестика, снова высушивали и использовали для анализа. Из исследуемых образцов путем экстракции удаляли ли-

* Обзор гидрометеорологических процессов в Северном Ледовитом океане. III квартал 2019 г. СПб.: ААНИИ, 2019. 78 с.

пидную фракцию, чтобы исключить влияние липидов при интерпретации межвидовых вариаций $\delta^{13}\text{C}$ нектона. Липиды, накапливающиеся в организмах, как правило, существенно обеднены изотопом ^{13}C [DeNiro, Epstein, 1978], что приводит к значительным различиям в $\delta^{13}\text{C}$ между гидробионтами со сходным изотопным составом пищи, но разным содержанием жира [Sato et al., 2002].

Состав стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) в органическом веществе определен в 43 пробах, в том числе в 27 пробах отдельных видов пелагического нектона и 16 пробах представителей донного нектона, собранных в Чукотском море в 2018 и 2019 гг. (табл. 1).

Таблица 1

Количество проб на изотопный состав пелагического и донного нектона, собранных в Чукотском море в 2018 и 2019 гг.

Table 1

Number of samples for isotopic composition of pelagic and bottom nekton collected in the Chukchi Sea in 2018 and 2019

Объект исследований	Район		Σ
	I	II	
Пелагический нектон			
Gadidae			
<i>Boreogadus saida</i>	11	4	15
<i>Gadus chalcogrammus</i>	6	1	7
Clupeidae			
<i>Clupea pallasii</i>	3		3
Osmeridae			
<i>Mallotus villosus</i>	2		2
Всего	22	5	27
Донный нектон			
Psychrolutidae			
<i>Gymnocanthus tricuspis</i>	1		1
<i>Myoxocephalus jaok</i>	1		1
<i>Myoxocephalus verrucosus</i>	1		1
Pleuronectidae			
<i>Hippoglossoides robustus</i>	2	1	3
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>		2	2
Lumpenidae			
<i>Anisarchus medius</i>	1	1	2
<i>Lumpenus sagitta</i>	1		1
<i>Leptoclinus maculatus</i>	2		2
<i>Lumpenus fabricii</i>	1		1
Octopodidae			
<i>Octopus dofleini</i>		2	2
Всего	10	6	16
Сумма	32	11	43

Данные об изотопном составе образцов получены методом прецизионной изотопной масс-спектрометрии с использованием аналитической системы, состоящей из элементного анализатора органического вещества Flash 2000, соединенного интерфейсом ConFlo-IV с прецизионным изотопным масс-спектрометром MAT-253 (Термоквест, Германия). Относительное содержание изотопов ^{13}C и ^{15}N в образцах определяли в общепринятой форме как величины отклонений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в промилле от соответствующего международного стандарта изотопного состава:

$$\delta X (\text{‰}) = [(R_{\text{образца}} - R_{\text{стандарта}}) / R_{\text{стандарта}}] \cdot 1000,$$

где δX — величины $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N}$, а R — отношения $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ или $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$.

Ввиду отсутствия прямых измерений изотопного состава продуцентов за основание данной пищевой цепи Чукотского моря приняты двустворчатые моллюски-фильтраторы *Serripes groenlandicus* с величиной $\delta^{15}\text{N}$ — 8,4 ‰, поскольку среди исследованных видов консументов они имели наименьшие значения $\delta^{15}\text{N}$ и с наибольшей вероятностью могут считаться консументами первого порядка.

Результаты масс-спектрометрических измерений были калиброваны с помощью международных изотопных стандартов (Международное агентство по атомной энергии, Вена). Воспроизводимость результатов измерений соотношений стабильных изотопов для данной серии образцов составляла $\pm 0,10$ ‰ для величин $\delta^{15}\text{N}$ и $\pm 0,08$ ‰ для величин $\delta^{13}\text{C}$.

Результаты и их обсуждение

Среди представителей нектона Чукотского моря были исследованы 4 доминирующих вида из пелагического сообщества и 10 видов из донного (табл. 1).

Пелагический нектон. Данные по изотопному составу азота и углерода пелагических рыб систематизированы по районам исследования (табл. 2). Изотопный состав углерода исследованных рыб $\delta^{13}\text{C}$ Чукотского моря в южном районе изменялся от –18,1 до –19,8 ‰, в северном — от –19,9 до –20,2 ‰ (табл. 2). Малый размах вариаций изотопных показателей углерода по районам исследования указывает на доминирование одной водной массы в каждом из них: северный район находится под влиянием арктических водных масс, а южный — под влиянием берингоморских вод.

Таблица 2

Средние значения стабильных изотопов углерода и азота пелагического нектона Чукотского моря

Table 2

Mean values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for pelagic nekton in the Chukchi Sea

Объект исследования	Длина, см	Район					
		I			II		
		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n
Gadidae							
<i>Boreogadus saida</i>	< 10	–18,1	13,3	1	–20,2	14,0	1
	10–15	–18,5	15,8	4	–19,9	15,9	1
	15–20	–18,4	16,6	5	–20,1	17,2	1
	> 20	–18,2	18,5	1	–19,9	19,1	1
<i>Gadus chalcogrammus</i>	< 10	–18,1	13,1	1			
	10–15	–18,7	15,2	2	–20,0	15,5	1
	50–60	–18,4	16,3	2			
	> 60	–18,3	17,4	1			
Clupeidae							
<i>Clupea pallasii</i>	< 15	–19,5	15,3	1			
	> 15	–19,6	15,6	2			
Osmeridae							
<i>Mallotus villosus</i>	15–16	–19,8	15,9	2			

Значения $\delta^{15}\text{N}$ в северном и южном районах варьировали в широких пределах — соответственно от 13,1 до 18,5 ‰ и от 14,0 до 19,1 ‰ (табл. 2), демонстрируя в первую очередь межвидовую и внутривидовую изменчивость, связанную с типом питания. Самые низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ повсеместно отмечены у сеголеток минтая (менее 10 см), а высокие — у взрослых особей и у сайки (более 20 см). Различия по $\delta^{15}\text{N}$ у разновозрастных особей сайки и минтая составляли 5,2 и 4,3 ‰, что соответствует двум трофическим уровням [Горбатенко и др., 2021], так как показатель $\delta^{15}\text{N}$ из-за сравнительно большого обогащения на каждом уровне пищевой цепи (3,4 ‰) является общепринятым индикатором трофического статуса, занимаемого консументом [DeNiro, Epstein, 1978;

Minagawa, Wada, 1984]. Очевидно, что значения $\delta^{15}\text{N}$ отражают степень хищничества и, соответственно, значимость в пищевом рационе хищников консументов 1-, 2- и даже 3-го порядков. У разноразмерной сайки и минтая, по мере увеличения их длины, прослеживалась четкая зависимость между изменениями значений $\delta^{15}\text{N}$ и содержанием в их рационе планктона, бентоса и нектона (табл. 3).

Таблица 3

Изменение $\delta^{15}\text{N}$ и состава пищи (%) разноразмерной сайки и минтая в Охотском море (по данным из :статьи А.М. Орлова с соавторами [2020], с дополнениями и изменениями)

Table 3

Changes of $\delta^{15}\text{N}$ and food composition for polar cod in the Chukchi Sea and pollock in the Okhotsk Sea (from: Orlov et al., 2020, with additions)

Район	I				II				I				II	
	Сайка								Минтай					
Длина, см	< 10	10–15	15–20	20–25	5–10	10–15	15–20	20–25	< 10	10–15	50–60	> 60	10–15	
Состав пищи														
Копеподы	85	45	46	15	39	26	12	–	70	60	12		56	
Эвфаузииды	15	25	28	10	25	21	14	3	30	40	15	15	22	
Амфиподы		15	8	30	11	15	8	1					15	
Декаподы		3	10	15	–	–	2				35	25		
Сагитты		5			5	5	10						2	
Мизиды		7		5	3	3								
Ойкоплевры					10	8	5	2					5	
Рыба				25	–	22	40	84			35	60		
Остракоды					–	–	8	6						
Прочие		0	8		7	0	1	4			3			
Значения $\delta^{15}\text{N}$	13,3	15,8	16,6	18,5	14,0	15,9	17,2	19,1	13,1	15,2	16,3	17,4	15,5	

Ранее отмечено, что с увеличением размера рыб спектр их пищевого рациона расширялся, при этом в питании увеличивалась доля нектона и бентоса [Горбатенко и др., 2021]. Вследствие этого при дальнейшем анализе трофических связей в пелагическом сообществе учитывали размеры исследуемых особей с целью выявления различий в трофических связях у доминирующих видов нектона в Чукотском море.

На рис. 2 показано, что основные различия в исследованных районах Чукотского моря были обусловлены более высокими значениями $\delta^{13}\text{C}$ (около 2 ‰) и низкими значениями $\delta^{15}\text{N}$ (около 1 ‰) нектона в южном районе, где преобладали беринговоморские воды. Соответственно, значения изотопного состава нектона из южной части Чукотского моря были близки к беринговоморским изотопным характеристикам северной части Берингова моря [Горбатенко и др., 2008]. Известно, что образцы зоопланктона и зообентоса из южной части Чукотского моря по изотопному составу углерода были также на 1,5–2,5 ‰ тяжелее, а по азоту на 1,0–3,0 ‰ легче, чем из его северных и западных районов [Одинцов, Кияшко, 2018; Горбатенко и др., 2021].

Таким образом, группы пелагических рыб из разных районов хорошо различались между собой по изотопным показателям и занимали в двухмерном пространстве $\delta^{15}\text{N}/\delta^{13}\text{C}$ характерные области (рис. 2).

Донный нектон. В южном районе на изотопный анализ были взяты 7 видов донных рыб, а в северном — 3 вида рыб и 1 вид осьминога (табл. 4).

Исследованные виды донного нектона в зависимости от места обитания имели различный изотопный состав. Значения $\delta^{13}\text{C}$ в южном районе изменялись в пределах от –17,3 до –18,1 ‰, в северном районе у рыб наблюдали более низкие значения этого показателя — от –18,7 до –20,6 ‰. У гигантского осьминога *Octopus dofleini* в северном районе отмечено максимальное насыщение тяжелым углеродом $\delta^{13}\text{C}$, которое составило –17,7 ‰, что характерно для типично донных гидробионтов, которые базируются на донной пищевой цепи [Горбатенко и др., 2021]. Насыщение

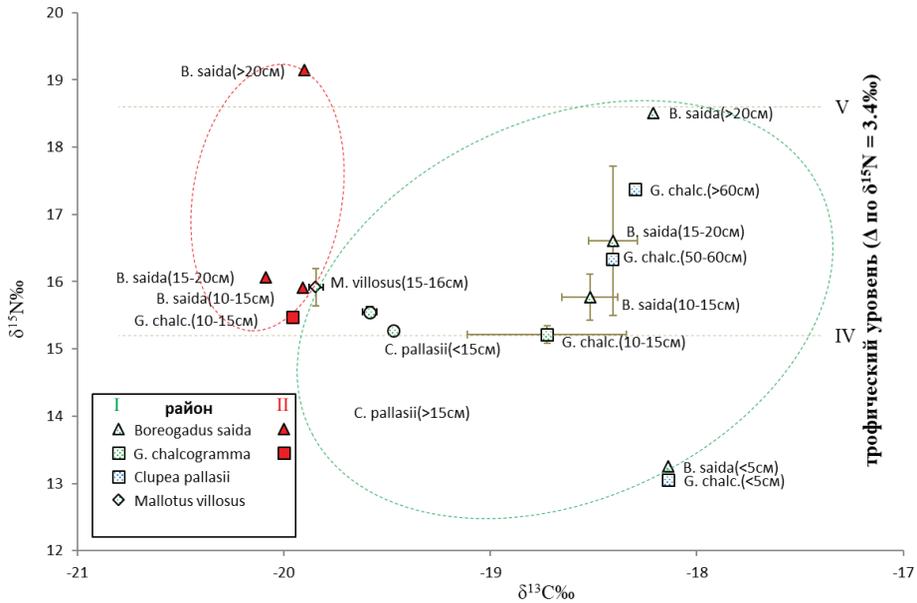


Рис. 2. Изотопный состав пелагического нектона в двух районах российской ИЭЗ Чукотского моря

Fig. 2. Isotopic composition for pelagic nekton in two areas of the western Chukchi Sea

Таблица 4

Средние значения стабильных изотопов углерода и азота донного нектона Чукотского моря
Table 4

Mean values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for bottom nekton in the Chukchi Sea

Объект исследования	Длина, см	Районы					
		I			II		
		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	N	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n
Psychrolutidae							
<i>Gymnocanthus tricuspis</i>	15	-18,1	16,8	1			
<i>Myoxocephalus jaok</i>	20	-17,6	17,0	1			
<i>Myoxocephalus verrucosus</i>	16	-17,5	17,4	1			
Pleuronectidae							
<i>Hippoglossoides robustus</i>	До 24	-17,6	15,8	2	-19,7	18,4	1
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	19				-20,6	16,5	1
	38				-20,6	18,1	1
Lumpenidae							
<i>Anisarchus medius</i>	13	-17,6	17,8	1	-18,7	18,1	1
	21	-17,4	14,7	1			
<i>Leptoclinus maculatus</i>	12-16	-17,3	16,9	2			
<i>Lumpenus fabricii</i>	12	-17,5	16,8	1			
Octopodidae							
<i>Octopus dofeini</i>	6				-18,2	16,5	1
	16				-17,5	17,6	1

тяжелым азотом у донных рыб в южном районе изменялось от 15,8 до 17,8 ‰, в северном районе значения $\delta^{15}\text{N}$ были выше и изменялись от 16,5 до 18,4 ‰ (табл. 4). Сопоставление данных по изотопному составу у донных рыб из двух выделенных районов возможно только по палтусовидной камбале *Hippoglossoides robustus* и ильному люмпену *Anisarchus medius* длиной 13 см (табл. 4). У палтусовидной камбалы, которая повсеместно встречалась вместе с крупным минтаем и сайкой в донном сообществе, в южном районе значения $\delta^{13}\text{C}$ были на 2,1 ‰ выше, чем в северном,

при этом значения $\delta^{15}\text{N}$ были на 2,6 ‰ ниже таковых в северном районе. У молодой ильменки разница в южном и северном районах была менее выражена по $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ — соответственно $-1,1$ и $0,3$ ‰.

Обобщенные данные по изотопному составу углерода и азота донного nekтона, представленные на рис. 3, позволили выделить две группы. В первую вошли виды из южной части Чукотского моря с наиболее высокими значениями $\delta^{13}\text{C}$ и относительно низкими значениями $\delta^{15}\text{N}$. Во вторую — донный nekton из северной части моря с относительно низкими значениями $\delta^{13}\text{C}$ и относительно высокими значениями $\delta^{15}\text{N}$. В данной группе выделены осьминог с максимальным насыщением $\delta^{13}\text{C}$ и черный палтус *Reinhardtius hippoglossoides* с минимальным $\delta^{13}\text{C}$ (рис. 3).

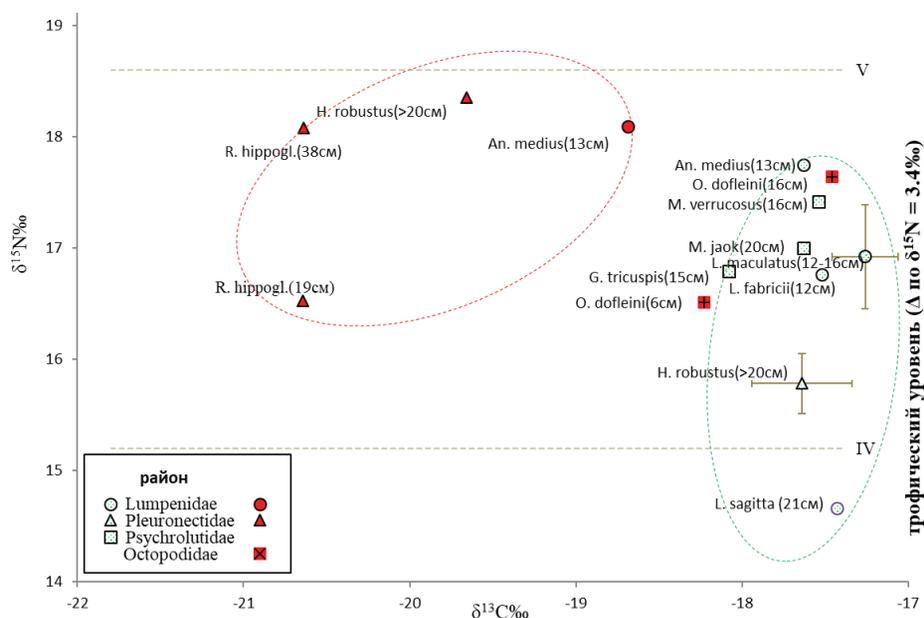


Рис. 3. Изотопный состав донного nekтона в двух районах российской ИЭЗ Чукотского моря

Fig. 3. Isotopic composition for bottom nekton in two areas of the western Chukchi Sea

Данные изотопного анализа $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ (табл. 4) показали, что *Octopus dofleini* относится к консументам третьего порядка и основу его пищи составляют донные животные ($\delta^{13}\text{C}$ от $-18,2$ до $17,5$ ‰). Это подтверждается данными ранее проведенных трофологических исследований, согласно которым основными объектами питания осьминога были иглокожие, ракообразные, моллюски, рыбы и другие донные животные [Катугин и др., 2010]. Показатели $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ у разноразмерного черного палтуса позволяют считать, что вид относится к консументам 3-го порядка ($TU_k = 4,4-4,8$) и основу его пищи составляют пелагические животные ($\delta^{13}\text{C}$ менее -20 ‰). Вывод подтвердили данные трофических исследований черного палтуса в различных районах Чукотского моря, согласно которым более чем в 90 % случаев в его желудках отмечали пелагические объекты (молодь сайки и минтая) [Горбатенко и др., 2008, 2015].

Пелагические рыбы, обитающие в южном районе западной части Чукотского моря, в берингоморских водных массах, значительно отличались от донных рыб по изотопному составу углерода (рис. 4). Относительная граница, разделяющая пелагические и донные трофические сети, как и в Беринговом море, соответствовала среднему содержанию $\delta^{13}\text{C}$ $-17,5$ ‰ [Горбатенко и др., 2008]. Таким образом, по изотопным показателям более 90 % исследованных видов донных рыб в данном районе замыкаются на донную пищевую сеть.

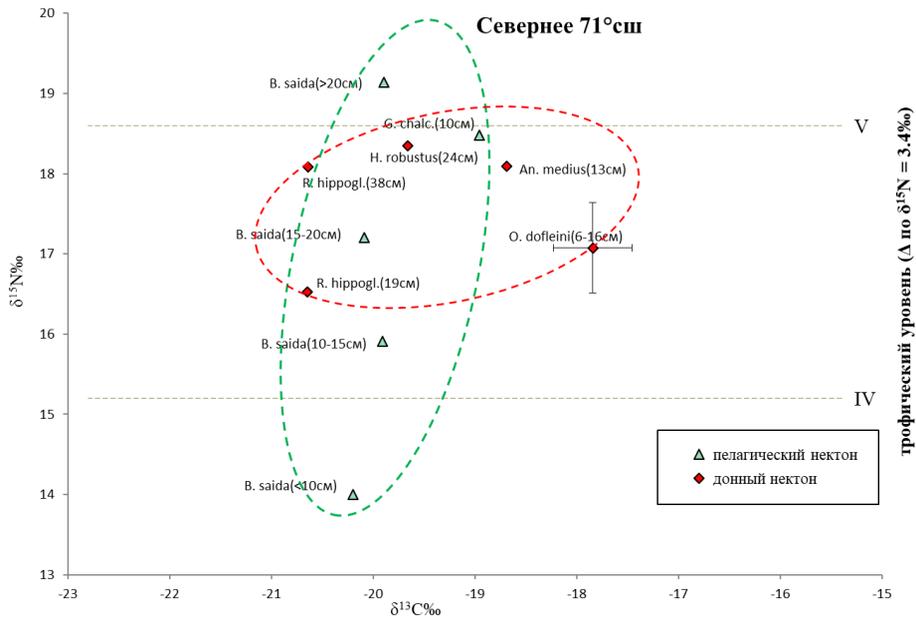


Рис. 4. Изотопный состав пелагических и донных рыб в южном районе Чукотского моря (\pm SE)

Fig. 4. Isotopic composition for pelagic and benthic fish in the southwestern Chukchi Sea (\pm SE)

Исследования изотопного состава представителей пелагических и донных видов рыб в северном районе показали, что различия по значениям $\delta^{13}\text{C}$ между ними менее выражены, чем южном районе моря (рис. 5). Более низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ позволяют говорить о существенной роли пелагических объектов в питании исследованных видов донного нектона (черный палтус, палтусовидная камбала (24 см), молодь ильного люмпена (13 см)). Это положение подтвердили данные по

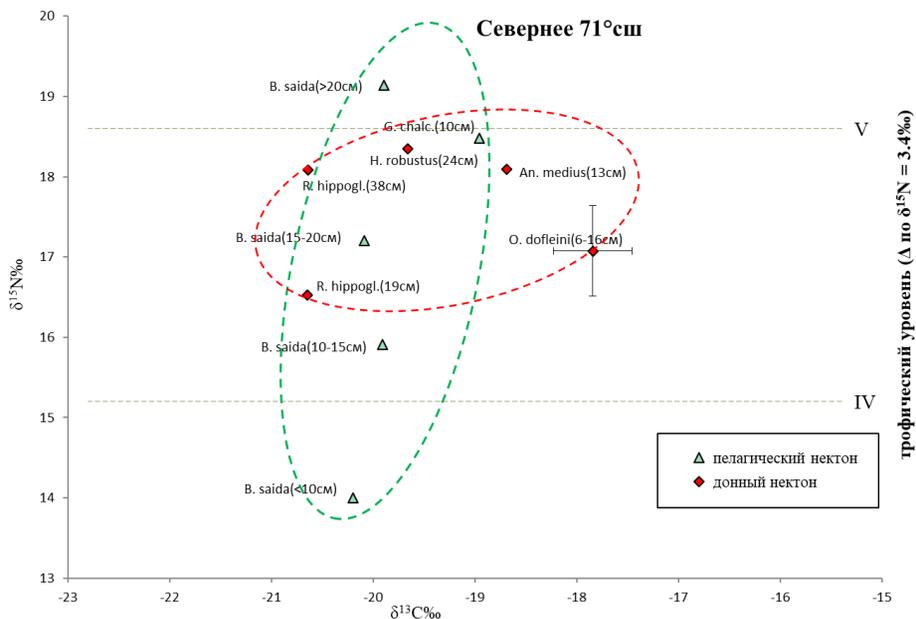


Рис. 5. Изотопный состав пелагического и донного нектона в северном районе Чукотского моря (\pm SE)

Fig. 5. Isotopic composition for pelagic and bottom nekton in northwestern Chukchi Sea (\pm SE)

питанию рыб [Горбатенко и др., 2008; Орлов и др., 2020]. Небольшая доля донных кормовых объектов в составе питания донных рыб, возможно, объясняется недостатком зообентоса на исследованных участках моря. Ранее аналогичную ситуацию отмечали в глубоководной части Охотского моря, где более 70 % донных рыб откармливались пелагическими объектами [Горбатенко и др., 2015]. У осьминогов в отличие от рыб наблюдалось высокое насыщение $\delta^{13}\text{C}$, т.е. основу их питания составляли донные животные.

Выводы

Выявлены различия изотопного состава пелагического и донного нектона на участках распределения разных водных масс в западной части Чукотском море. На участках распределения берингоморских вод в южном районе моря (к югу от 71° с.ш.) отмечали более высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ (до 2 ‰) и низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ (до 1 ‰), чем в северном районе на участках распределения арктических водных масс.

У пелагических рыб в южном районе значения $\delta^{13}\text{C}$ изменялись от $-18,1$ до $-19,8$ ‰, в северном — от $-19,9$ до $-20,2$ ‰. Малый размах вариаций изотопных показателей углерода по районам исследования указывает на доминирование одной водной массы в выделенных районах. Значения $\delta^{15}\text{N}$ в северном и южном районах варьировали в широких пределах — соответственно от 13,1 до 18,5 ‰ и от 14,0 до 19,1 ‰, демонстрируя в первую очередь межвидовую и внутривидовую изменчивость, связанную с типом питания.

Значения $\delta^{13}\text{C}$ у донных рыб в южном районе изменялись в пределах от $-17,3$ до $-18,1$ ‰, в северном районе наблюдали более низкие значения — от $-18,7$ до $-20,6$ ‰. Значения $\delta^{15}\text{N}$ у донных рыб изменялись в южном районе от 15,8 до 17,8 ‰, в северном районе значения азота были выше — от 16,5 до 18,4 ‰.

Выполнено сравнение показателей изотопного состава представителей донных рыб исследованных районов. Максимальные значения отмечены у палтусовидной камбалы, которая повсеместно преобладала (вместе с крупным минтаем и сайкой) в донном сообществе. В южном районе значения $\delta^{13}\text{C}$ были на 2,1 ‰ выше, чем в северном, при этом значения $\delta^{15}\text{N}$ были на 2,6 ‰ ниже таковых для северного района. У молоди ильного люмпена различие показателей в южном и северном районах было менее выражено, по $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ — соответственно $-1,1$ и $0,3$ ‰.

Полученные результаты изотопного анализа пелагического и донного нектона могут быть использованы для построения моделей трофических сетей в отдельных районах Чукотского моря, находящихся под влиянием различных водных масс.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают глубокую признательность всем сотрудникам, принимавшим участие в экспедициях в Чукотское море и участвовавшим в сборе материалов, использованных в работе.

The authors are deeply grateful to all colleagues who took part in expeditions to the Chukchi Sea and collected the materials used in this study.

Финансирование работы (FUNDING)

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

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

This article does not contain any research using animals as a subject.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

К.М. Горбатенко — сбор и обработка материалов, написание статьи; И.В. Мельников — интерпретация результатов, подготовка таблиц и рисунков, редакторская правка; А.П. Педченко — подготовка таблиц, доработка текста.

K.M. Gorbatenko — collection and processing the materials, writing the text; I.V. Melnikov — interpretation of the results, illustrating the text (tables and figures), editorial corrections; A.P. Pedchenko — data processing for tables, final revision of the text.

Список литературы

Бродский К.А., Вышкварцева Н.В., Кос Е.С., Мархасева Е.Л. Веслоногие ракообразные (Copepoda: Calanoida) морей СССР и сопредельных вод : моногр. — Л. : Наука, 1983. — Т. 1. — 358 с.

Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др. Бенито-пелагические трофические связи в ихтиоценое шельфовой зоны западной части Берингова моря по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов углерода и азота // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 153. — С. 283–294.

Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др. Донно-пелагические связи в глубоководной части Охотского моря по данным стабильных изотопов С и N // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 183. — С. 200–216. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-183-200-216.

Горбатенко К.М., Мельников И.В., Бензик А.Н., Метревели В.Е. Донно-пелагические связи гидробионтов в различных водных массах Чукотского моря по данным $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 4. — С. 784–809. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-784-809.

Катугин О.Н., Явнов С.В., Шевцов Г.А. Атлас головоногих моллюсков дальневосточных морей России. — Владивосток : Русский Остров, 2010. — 136 с.

Одинцов В.С., Кияшко С.И. Вариации изотопного состава углерода и азота крабов *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) и *Hyas coarctatus* Leach, 1816 (Crustacea: Decapoda) на шельфе Чукотского моря // Биол. моря. — 2018. — Т. 44, № 1. — С. 51–57.

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

Орлов А.М., Савин А.Б., Горбатенко К.М. и др. Биологические исследования в российских дальневосточных и арктических морях в трансарктической экспедиции ВНИРО // Тр. ВНИРО. — 2020. — Т. 181. — С. 102–143. DOI: 10.36038/2307-3497-2020-181-102-143.

Фигуркин А.Л., Слабинский А.М. Океанологические условия и планктон южной части Чукотского моря летом 1997–2010 гг. // Вопр. промысл. океанол. — 2012. — Т. 1, вып. 9. — С. 134–152.

DeNiro M.J., Epstein S. Influence of the diet on the distribution of carbon isotopes in animals // Geochim. Cosmochim. Acta. — 1978. — Vol. 42, Iss. 5. — P. 495–506. DOI: 10.1016/0016-7037(78)90199-0.

Hobson K.A., Welch H.E. Determination of trophic relationship within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1992. — Vol. 84. — P. 9–18. DOI: 10.3354/meps084009.

Jackson A.L., Inger R., Parnell A.C., Bearhop S. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER — Stable Isotope Bayesian Ellipses in R // J. Animal Ecol. — 2011. — Vol. 80, Iss. 3. — P. 595–602. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x.

Minagawa M., Wada E. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between d^{15}N and animal age // Geochim. Cosmochim. Acta. — 1984. — Vol. 48, Iss. 5. — P. 1135–1140. DOI: 10.1016/0016-7037(84)90204-7.

Sato M., Sasaki H., Fukuchi M. Stable isotopic compositions of overwintering copepods in the arctic and subarctic waters and implications to the feeding history // J. Mar. Systems. — 2002. — Vol. 38. — P. 165–174. DOI: 10.1016/S0924-7963(02)00175-6.

References

Brodskiy, K.A., Vyshkvartseva, N.V., Kos, Ye.S., and Markhaseva, Ye.L., *Veslonogiye rakoo-braznyye (Copepoda: Calanoida) morey SSSR i sopredel'nykh vod* (Copepods (Copepoda: Calanoida) of the seas of the USSR and adjacent waters), Leningrad: Nauka, 1983, vol. 1.

Gorbatenko, K.M., Kiyashko, S.I., Lazhentsev, A.E., Nadtochiy, V.A., and Savin, A.B., Trophic benthic-pelagic interactions of the fish community in the shelf zone of western Bering sea revealed by analysis of stomach contents and stable isotopes of carbon and nitrogen, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 153, pp. 283–294.

Gorbatenko, K.M., Kiyashko, S.I., Lazhentsev, A.E., Emelin, P.O., and Grishan, R.P., Benthic-pelagic relations in the deep-water part of the Okhotsk sea by the data of stable isotopes C and N analysis, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 183, pp. 200–216. doi 10.26428/1606-9919-2015-183-200-216

Gorbatenko, K.M., Melnikov, I.V., Benzik, A.N., and Metreveli, V.E., Benthic-pelagic relations of aquatic organisms in various water masses of the Chukchi Sea by the data of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 4, pp. 784–809. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-784-809

Katugin, O.N., Yavnov, S.V., and Shevtsov, G.A., Atlas of cephalopods molluscs of the Far Eastern seas of Russia, Vladivostok: Russian Island, 2010.

Odintsov, V.S. and Kiyashko, S.I., Variations in the carbon and nitrogen isotope composition of the crabs *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) and *Hyas coarctatus* Leach, 1816 (Crustacea: Decapoda) from the Chukchi sea, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2018, vol. 44, no. 1, pp. 68–74. doi 10.1134/S106307401801008X

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

Orlov, A.M., Savin, A.B., Gorbatenko, K.M., Benzik, A.N., Morozov, T.B., Rybakov, M.O., Terent'ev, D.A., Vedishcheva, E.V., Kurbanov, Yu. K., Nosov M.A., and Orlova S.Yu., Biological research in the Russian Far Eastern and Arctic seas during the VNIRO transarctic expedition, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 181, pp. 102–143. doi 10.36038/2307-3497-2020-181-102-143

Figurkin, A.L. and Slabinskiy, A.M., Oceanological conditions and plankton in the southern part of the Chukchi Sea in the summer of 1997–2010, *Vopr. Promysl. Okeanol.*, 2012, vol. 1, no. 9, pp. 134–152.

DeNiro, M.J., and Epstein, S., Influence of the diet on the distribution of carbon isotopes in animals, *Geochim. Cosmochim. Acta*, 1978, vol. 42, no. 5, pp. 495–506. doi 10.1016/0016-7037(78)90199-0

Hobson, K.A. and Welch, H.E., Determination of trophic relationship within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1992, vol. 84, pp. 9–18. doi 10.3354/meps084009

Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C., and Bearhop, S., Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER — Stable Isotope Bayesian Ellipses in R, *J. Animal Ecol.*, 2011, vol. 80, no. 3, pp. 595–602. doi 10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x

Minagawa, M. and Wada, E., Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between d^{15}N and animal age, *Geochim. Cosmochim. Acta*, 1984, vol. 48, no. 5, pp. 1135–1140. doi 10.1016/0016-7037(84)90204-7

Sato, M., Sasaki, H., and Fukuchi, M., Stable isotopic compositions of overwintering copepods in the arctic and subarctic waters and implications to the feeding history, *J. Mar. Systems*, 2002, vol. 38, pp. 165–174. doi 10.1016/S0924-7963(02)00175-6

Obzor gidrometeorologicheskikh protsessov v Severnom Ledovitom okeane. III kvartal 2019 (Review of hydrometeorological processes in the Arctic Ocean. III quarter 2019). St. Petersburg: AARI, 2019.

Поступила в редакцию 28.11.2023 г.

После доработки 30.11.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

The article was submitted 28.11.2023; approved after reviewing 30.11.2023; accepted for publication 30.11.2023

Научная статья

УДК 597.555.5:576.895.1

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-988-1003

EDN: ESITXR



**ГЕЛЬМИНТОФАУНА ТИХООКЕАНСКОЙ НАВАГИ
ELEGINUS GRACILIS ПРИБРЕЖНЫХ ВОД МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ
(СЕВЕРНОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ ОХОТСКОГО МОРЯ)**

В.В. Поспехов*Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
685000, г. Магадан, ул. Портовая, 18

Аннотация. Представлены результаты паразитологического исследования тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* Tilesius, 1810 из 6 различных морских акваторий Магаданской области. Навага инвазирована 29 видами гельминтов, из которых 8 представлены цестодами, 11 — трематодами, 5 — нематодами и 5 — видами скребней. Наиболее сильно рыба заражается трематодами *Hemiurus levinseni*, *Podocotyle reflexa* и *Brachyphallus crenatus*, нематодами *Ascarophis pacifica*, скребнями *Echinorhynchus gadi* и *Corynosoma strumosum*. Установлено, что тихоокеанская навага прибрежных вод Магаданской области является новым дефинитивным хозяином трематоды *Steganoderma formosum*, а для скребня *Andracantha mergi* — новым паратеническим хозяином. Впервые для наваги бассейна Охотского моря зарегистрированы цестода *Diplocotyle olrikii*, трематода *Bucephaloides iskaensis* и скребень *Bolbosoma caenoforme*. Обнаружено 8 видов гельминтов, имеющих медицинское и (или) ветеринарное значение: *Nybelinia surmenicola*, *Diphyllobothrium* sp., *Pyramicocephalus phocarum*, *Anisakis simplex*, *Pseudoterranova decipiens*, *Bolbosoma caenoforme*, *Corynosoma semerme*, *C. strumosum*. Использование гельминтологических данных для дифференциации локальных стад наваги северного побережья Охотского моря или ее более мелких группировок нецелесообразно, поскольку большую часть времени они находятся в смешанном состоянии.

Ключевые слова: *Eleginus gracilis*, гельминтофауна, прибрежные воды Магаданской области, Охотское море

Для цитирования: Поспехов В.В. Гельминтофауна тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* прибрежных вод Магаданской области (северное побережье Охотского моря) // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 988–1003. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-988-1003. EDN: ESITXR.

Original article

**Helminth fauna of saffron cod *Eleginus gracilis* in the coastal waters
of the Magadan Region (northern coast of the Okhotsk Sea)**

Vitaly V. PospekhovInstitute of Biological Problems of the North FEB RAS, 18, Portovaya Str., Magadan, 685000, Russia
researcher, vitalijpospehov@gmail.com, ORCID 0009-0005-1589-6190

* Поспехов Виталий Виллимович, научный сотрудник, vitalijpospehov@gmail.com, ORCID 0009-0005-1589-6190.

Abstract. Results of parasitological investigation of saffron cod *Eleginus gracilis* Tilesius, 1810 are presented. The fish samples were collected in 6 distanced marine areas at the coast of Magadan Region, generally corresponded with local stocks or herds of this species. In total, 29 helminth species are identified, including 8 cestodes, 11 trematodes, 5 nematodes, and 5 acanthocephalans. The highest species diversity of helminths is detected for the saffron cod from the Odyan Bay (24 species) and the lowest — for the saffron cod from the Amakhton Bay (16 species). Occurrence and intensity of infestation is the highest for trematodes *Hemiurus levinseni*, *Podocotyle reflexa*, and *Brachyphallus crenatus*, nematodes *Ascarophis pacifica*, and acanthocephalans *Echinorhynchus gadi* and *Corynosoma strumosum*. The number of detected worm species is close to the total number of these parasites recorded for saffron cod in the Far-Eastern Seas and adjacent Pacific — 33 species (excluding monogeneans). Cestodes *Diplocotyle olrikii*, trematodes *Bucephaloides iskaensis*, and acanthocephalans *Bolbosoma caenoforme* are registered for the first time for saffron cod in the Okhotsk Sea. There is found for the first time in the studied area that saffron cod is a definitive host for trematodes *Steganoederma formosum* and a paratenic host for acanthocephalans *Andracantha mergi*. Eight species dangerous from medical and (or) veterinary point are detected: *Nybelinia surmenicola*, *Diphyllobothrium* sp., *Pyramicocephalus phocarum*, *Anisakis simplex*, *Pseudoterranova decipiens*, *Bolbosoma caenoforme*, *Corynosoma semerme*, and *C. strumosum*. The data on helminth infestation are not useful for differentiation of the saffron cod sub-populations in the northern Okhotsk Sea because of almost permanent partial mixing of these groups.

Keywords: *Eleginus gracilis*, helminth fauna, coastal waters of Magadan Region, Okhotsk Sea

For citation: Pospelkov V.V. Helminth fauna of saffron cod *Eleginus gracilis* in the coastal waters of the Magadan Region (northern coast of the Okhotsk Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 988–1003. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-988-1003. EDN: ESITXR.

Введение

Тихоокеанская навага — арктическо-бореальный вид, широко распространенный на российском Дальнем Востоке, в частности в Охотском море [Семененко, 1965; Федоров и др., 2003], традиционный и ценный промысловый объект прибрежного рыболовства [Ракитина, Смирнов, 2018].

В северной части Охотского моря выделяют локальные стада наваги Ямской и Тауйской губ, принадлежащие к единому большому стаду [Семененко, 1965]. В то же время внутри крупной локальной группировки наваги отмечают более мелкое дробление по районам, в соответствии с условиями нереста. Так, в Тауйской губе различаются группы рыб, тяготеющих к разным районам размножения — заливы Одян, Амахтонский, Мотыклейский и бухта Гертнера [Ракитина, 2009].

Наиболее хорошо изучена паразитофауна наваги Камчатского края и Сахалинской области [Жуков, 1960; Стрелков, 1960; Скрыбина, 1963; Цимбалюк, Семешко, 1971; Паразитические черви..., 1999; Вялова, Виноградов, 2003; Фролов, 2008]. Сведений, касающихся паразитофауны наваги северного побережья Охотского моря, мало. Имеется работа Е.М. Цимбалюк [1972], в которой Тауйская губа указана как точка сбора материала от морских рыб, в том числе и наваги, но автором представлен только общий список гельминтов рыб литорали Охотского моря. Есть также несколько публикаций, посвященных гельминтам промысловых рыб, имеющих медико-ветеринарное значение [Витомскова, 2003; Москаленко и др., 2021].

Цель нашей работы — расширить фаунистические сведения о гельминтах тихоокеанской наваги в охотоморском бассейне. Полученные данные, возможно, будут указывать на особенности паразитофауны различных группировок наваги, приуроченных к исследованным акваториям побережья Магаданской области.

Материалы и методы

Проведены исследования гельминтофауны тихоокеанской наваги из различных акваторий побережья Магаданской области (Ямская губа — зал. Переволочный; Та-

уйская губа — заливы Одян, Амахтонский, Мотыклейский, бухты Гертнера и Нагаева). В большинстве случаев эти акватории совпадают с выделенными в них локальными стадами и группировками наваги.

Вылов рыбы осуществлялся 15.01–01.04.2023 г. вентерями и удочкой (см. рисунок). Гельминтологическому вскрытию подвергнуто 183 экз. рыб (табл. 1). Вскрытие рыб как только выловленных, так и после заморозки, а также фиксация паразитологического материала проводились по общепринятым методикам [Скрябин, 1928; Быховская-Павловская, 1985] в лабораторных условиях. В ходе исследований во внимание не брались моногенетические сосальщики. Для идентификации паразитов использовали «Определитель паразитов пресноводных рыб СССР» [1987], работы Е.В. Жукова [1960], Ю.А. Стрелкова [1960], Bray [1987] и Л.С. Швецово [1995]. Для установления таксономической принадлежности паразитов использованы сводки О.Н. Пугачева [2002, 2003, 2004] и сведения из World Register of Marine Species (WoRMS) [https://www.marinespecies.org/about.php]. В работе использованы традиционные показатели зараженности хозяев паразитами: экстенсивность инвазии (ЭИ, %), интенсивность инвазии (ИИ, экз.), индекс обилия (ИО).



Карта-схема расположения участков (мест) отлова тихоокеанской наваги в прибрежных водах Магаданской области

Scheme of saffron cod sampling in the coastal waters of the Magadan Region

Таблица 1
Размерные показатели *Eleginus gracilis* из разных акваторий побережья Магаданской области

Table 1
Size parameters of *Eleginus gracilis* from certain areas at the coast of the Magadan Region

Место вылова рыбы	Длина тела по Смитту, см*	Обследовано рыб, экз.
Бухта Гертнера	<u>23,4</u> 19,0–32,5	30
Бухта Нагаева	<u>19,9</u> 13,0–23,5	27
Зал. Переволочный	<u>33,6</u> 26,5–40,0	30
Зал. Одян	<u>25,4</u> 21,5–30,5	34
Зал. Амахтонский	<u>21,7</u> 18,5–25,5	30
Зал. Мотыклейский	<u>26,4</u> 19,0–38,0	32

* Над чертой — средние значения, под чертой — лимит.

Результаты и их обсуждение

Результаты наших исследований представлены в виде аннотированного таксономического списка из 29 видов паразитов тихоокеанской наваги.

Класс Cestoda
Отряд Spathebothriidea
Семейство Acrobothriidae
***Diplocotyle olrikii* Krabbe, 1874**

Акватория: бухта Нагаева. Локализация: кишечник.

Широко распространенный паразит прибрежных морских и проходных рыб дальневосточных морей [Паразитические черви..., 1999; Пугачев, 2002; Атрашкевич и др., 2005; Поспехов и др., 2014, 2020; Поспехов, 2018; и др.]. У тихоокеанской наваги бассейна Охотского моря паразит зарегистрирован впервые.

Отряд Трупанорхнча
Семейство Tentaculariidae
***Nybelinia surmenicola* Okada, 1929, pl.**

Акватория: зал. Одян. Локализация: поверхность желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) и других внутренних органов, стенка желудка.

Обычные паразиты внутренних органов, полости тела и мускулатуры различных морских и проходных рыб дальневосточных морей [Паразитические черви..., 1999; Пугачев, 2002; Поспехов и др., 2014; Поспехов, 2018, 2021; и др.]. Обнаружен у наваги в прибрежных водах Камчатки и Сахалина [Стрелков, 1960; Фролов, 2008].

Отряд Phyllobothriidea
Семейство Phyllobothriidae
***Pelichnibothrium speciosum* Monticelli, 1889, larvae**

Акватория: зал. Одян. Локализация: кишечник.

Pelichnibothrium speciosum — один из самых распространенных и массовых паразитов рыб дальневосточных морей, обнаружен также у некоторых туводных рыб [Паразитические черви..., 1999; Пугачев, 2002; Поспехов, Атрашкевич, 2009; Бусарова, 2012; Поспехов и др., 2014, 2020; Грушинец и др., 2018; Поспехов, 2018, 2021; и др.]. По мнению Н.В. Авдеевой и В.В. Авдеева [1989], плероцеркоиды *P. speciosum* на ранних стадиях развития неотличимы от представителей отряда Tetraphyllidea.

Отряд Tetraphyllidea
Семейство Tetraphyllidae *incertae sedis*

Сборная группа похожих по строению личинок, включающая тетрафиллидных цестод разных родов и семейств [Hamilton, Byram, 1974].

***Scolex pleuronectis* Müller, 1788, larvae**

Акватории: заливы Переволочный, Одян, Мотыклейский, бухта Нагаева. Локализация: желудок, кишечник.

Шольц с соавторами [Scholz et al., 1998] считают, что *S. pleuronectis* является более ранней стадией развития *P. speciosum*. Обычен для многих видов проходных и морских рыб морей Дальнего Востока [Жуков, 1960; Паразитические черви..., 1999; Пугачев, 2002; Фролов, 2008; Бусарова, 2012; Грушинец и др., 2018; Поспехов, 2018, 2021; и др.]. *S. pleuronectis* выявлен у наваги Камчатки, Сахалина и Курильских островов [Жуков, 1960; Стрелков, 1960; Фролов, 2008].

Отряд Bothriocephalidea
Семейство Bothriocephalidae
***Bothriocephalus scorpii* (Müller, 1776)**

Акватории: заливы Переволочный, Мотыклейский, бухта Нагаева. Локализация: желудок, кишечник.

Паразит инвазирует многие виды рыб дальневосточных морей России [Паразитические черви..., 1999; Вялова, 2003; Соколов, 2005; Поспехов и др., 2014]. Зарегистрирован у наваги Камчатки [Стрелков, 1960; Цимбалюк, Семешко, 1971].

Семейство Triaenophoridae
***Eubothrium crassum* (Bloch, 1779)**

Акватории: заливы Переволочный, Одян, Амахтонский и Мотыклейский, бухты Гертнера и Нагаева. Локализация: пилорические придатки, кишечник.

Обычный паразит для многих как морских, так и проходных лососевидных рыб дальневосточных морей [Паразитические черви..., 1999; Пугачев, 2002; Вялова, 2003; Бусарова, 2012; Поспехов и др., 2014; Поспехов, 2021; и др.]. Инвазирует навагу западной Камчатки [Цимбалюк, Семешко, 1971].

Отряд Diphyllbothriidea
Семейство Diphyllbothriidae
***Diphyllbothrium* sp.**, pl.

Акватории: заливы Переволочный, Одян и Мотыклейский, бухты Гертнера и Нагаева. Локализация: печень, поверхность ЖКТ, желудок, кишечник.

Распространен во всех дальневосточных морях, инвазирует многие виды рыб [Паразитические черви..., 1999; Пугачев, 2002; Фролов, 2008; Поспехов, 2018]. Плероцеркоиды цестод, обозначенные Е.М. Цимбалюк и Н.Н. Семешко [1971] как *Diphyllbothrium* sp. 3, отмечены у наваги западной Камчатки.

***Pyramicocephalus phocarum* (Fabricius, 1780) Monticelli, 1890**, pl.

Акватории: заливы Переволочный, Одян и Мотыклейский. Локализация: печень, среди пилорических придатков и петель кишечника.

Обычный паразит морских рыб дальневосточных морей [Паразитические черви..., 1999; Пугачев, 2002; и др.]. Обнаружен у наваги в водах Камчатки, Сахалина и Курильских островов [Скрябина, 1963; Цимбалюк, Семешко, 1971; Вялова, Виноградов, 2003; Фролов, 2008].

Класс Trematoda
Отряд Plagiorchiida
Семейство Vucephalidae

***Vucephaloides iskaensis* (Achmerov, 1963) Sokolov, 2005**

Акватория: зал. Мотыклейский. Локализация: желудок, кишечник.

Паразит описан А.Х. Ахмеровым [1963] как *Vucephalopsis iskaensis* от кунджи р. Иска на Сахалине. С.Г. Соколов [2005] обнаружил трематод этого вида у проходной микижи на западной Камчатке, провел ревизию их таксономического статуса и нашел основания для изменения родового имени паразита на *Vucephaloides*. Отмечен у проходных лососевых рыб, зубастой корюшки, хариуса и щуки северного побережья Охотского моря [Поспехов, Атрашкевич, 2009; Поспехов и др., 2014, 2020; Поспехов, 2018]. Этот вид трематод у наваги бассейна Охотского моря отмечен нами впервые.

***Prosorhynchus crucibulum* (Rudolphi, 1819) Odhner, 1905**

Акватории: заливы Одян, Мотыклейский, бухта Гертнера. Локализация: желудок, кишечник.

В дальневосточных морях паразит инвазирует различных морских рыб [Жуков, 1960; Паразитические черви..., 1999; Пугачев, 2003; Поспехов и др., 2014]. Ю.А. Стрелков [1960] обнаружил трематоду у наваги Камчатки.

Семейство Derogenidae

***Derogenes varicus* (Muller, 1784) Loos, 1901**

Акватории: заливы Переволочный, Одян, Амахтонский и Мотыклейский, бухты Гертнера и Нагаева. Локализация: желудок, кишечник.

Обычный паразит морских и проходных рыб Дальнего Востока [Паразитические черви..., 1999; Пугачев, 2003; Соколов, 2005; Швецова, 2005; Фролов, 2008; Поспехов и др., 2014; Грушинец и др., 2018; Поспехов, 2018, 2021; и др.]. *D. varicus* зарегистрирован у наваги Камчатки, Сахалина и Курильских островов [Жуков, 1960; Стрелков, 1960; Вялова, Виноградов, 2003].

***Progonus muelleri* (Levinsen, 1881) Looss, 1899**

Акватории: заливы Переволочный, Одян, Амахтонский и Мотыклейский, бухты Гертнера и Нагаева. Локализация: желудок, кишечник.

Широко распространенный паразит морских и проходных рыб дальневосточных морей [Паразитические черви..., 1999; Пугачев, 2003; Соколов, 2005; Поспехов и др., 2014; и др.]. Ю.А. Стрелков [1960] выявил трематоду у наваги Камчатки.

Семейство Hemiuridae

***Hemiurus levinseni* Odhner, 1905**

Акватории: заливы Переволочный, Одян, Амахтонский и Мотыклейский, бухты Гертнера и Нагаева. Локализация: желудок, кишечник.

Обычный паразит морских и проходных рыб морей Дальнего Востока [Паразитические черви..., 1999; Пугачев, 2003; Соколов, 2005; Швецова, 2005; Фролов, 2008; Поспехов и др., 2014, 2020; Грушинец и др., 2018; Поспехов, 2018, 2021; и др.]. Инвазирует навагу в водах Камчатки, Сахалина и Курильских островов [Жуков, 1960; Стрелков, 1960; Вялова, Виноградов, 2003; Фролов, 2005].

***Brachyphallus crenatus* (Rudolphi, 1802) Odhner, 1905**

Акватории: заливы Переволочный, Одян, Амахтонский и Мотыклейский, бухты Гертнера и Нагаева. Локализация: пищевод, желудок, кишечник.

Широко распространенный паразит морских, проходных и некоторых жилых рыб дальневосточных морей [Паразитические черви..., 1999; Вялова, 2003; Пугачев, 2003; Швецова, 2005; Фролов, 2008; Поспехов, Атрашкевич, 2009; Бусарова, 2012; Поспехов и др., 2014, 2020; Грушинец и др., 2018; Поспехов, 2018, 2021; и др.]. Инвазирует навагу в водах Камчатки и Сахалина [Стрелков, 1960; Вялова, Виноградов, 2003; Фролов, 2005].

Семейство Lecithasteridae

***Lecithaster gibbosus* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1901**

Акватории: заливы Переволочный, Одян, бухта Гертнера. Локализация: желудок, кишечник.

Паразит пищеварительного тракта морских, проходных и некоторых видов туводных рыб дальневосточных морей [Паразитические черви..., 1999; Вялова, 2003; Пугачев, 2003; Швецова, 2005; Фролов, 2008; Поспехов, Атрашкевич, 2009; Поспехов и др., 2014; Грушинец и др., 2018; Поспехов, 2018, 2021; и др.]. Е.В. Фролов [2005] выявил *L. gibbosus* у наваги Сахалина.

Семейство Opescoelidae

***Podocotyle atomon* (Rudolphi, 1802)**

Акватории: заливы Переволочный, Одян, Амахтонский и Мотыклейский, бухты Гертнера и Нагаева. Локализация: желудок, кишечник.

В морях Дальнего Востока это один из самых распространенных и массовых паразитов рыб [Паразитические черви..., 1999; Вялова, 2003; Атрашкевич и др., 2005; Поспехов и др., 2014; Поспехов, 2018; и др.]. Обнаружен у наваги Камчатки и Курильских островов [Жуков, 1960; Стрелков, 1960].

***Podocotyle reflexa* (Creplin, 1825) Odhner, 1905**

Акватории: заливы Переволочный, Одян, Амахтонский и Мотыклейский, бухты Гертнера и Нагаева. Локализация: желудок, кишечник.

Обычный паразит различных морских и проходных рыб дальневосточных морей [Паразитические черви..., 1999; Атрашкевич и др., 2005; Швецова, 2005; Поспехов и др., 2014; Поспехов, 2018; и др.]. Инвазирует навагу Камчатки, Сахалина и Курильских островов [Жуков, 1960; Скрыбина, 1963; Фролов, 2005].

Семейство Lepidapedidae

***Lepidapedon gadi* (Yamaguti, 1934) Acena, 1947**

Акватории: заливы Переволочный, Одян, Амахтонский и Мотыклейский, бухты Гертнера и Нагаева. Локализация: кишечник.

Широко распространенный в морях Дальнего Востока паразит, характерный для тресковых рыб, встречающийся у многих других морских видов рыб [Паразитические

черви..., 1999; Швецова, 2005; и др.]. Обычный паразит наваги в водах Камчатки, Сахалина и Курильских островов [Жуков, 1960; Стрелков, 1960; Скрыбина, 1963; Фролов, 2005].

Семейство Zoogonidae

***Steganoderma formosum* Stafford, 1904**

Акватории: заливы Одян, Амахтонский, Мотыклейский, бухта Нагаева. Локализация: кишечник.

Паразит различных морских рыб дальневосточных морей. Наиболее часто инвазирует камбаловых и бычковых рыб [Стрелков, 1960; Скрыбина, 1963; Bray, 1987; Швецова, 1995; Gibson, 1996; Паразитические черви..., 1999]. Известны находки этой трематоды у минтая и трески [Стрелков, 1960; Bray, 1987; Gibson, 1996; Паразитические черви..., 1999]. У тихоокеанской наваги *S. formosum* отмечается впервые.

Класс Chromadorea

Отряд Rhabditida

Семейство Raphidascarididae

***Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) Deardorff & Overstreet, 1981**

Акватория: зал. Амахтонский. Локализация: ЖКТ.

Широко распространенный паразит морских и проходных рыб дальневосточных морей [Паразитические черви..., 1999; Витомскова, 2003; Вялова, 2003; Пугачев, 2004; Поспехов и др., 2014; Грушинец и др., 2018; Поспехов, 2018, 2021; Москаленко и др., 2021]. Отмечен у хариуса северного побережья Охотского моря [Поспехов и др., 2020]. Инвазирует навагу в водах Камчатки и Курильских островов [Жуков, 1960; Стрелков, 1960].

Семейство Anisakidae

***Contracaecum osculatum* (Rudolphi, 1802) Baylis, 1920, l.**

Акватории: заливы Переволочный, Одян, Амахтонский и Мотыклейский, бухта Нагаева. Локализация: поверхность ЖКТ (чаще среди пилорических придатков), желудок.

Обычный паразит морских и проходных рыб морей Дальнего Востока [Паразитические черви..., 1999; Вялова, 2003; Пугачев, 2004; Поспехов, 2021; и др.]. Обнаружен у наваги Сахалина [Вялова, Виноградов, 2003].

***Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809) Skrjabin et Karokhin, 1945, l.**

Акватории: заливы Переволочный, Одян и Мотыклейский, бухты Гертнера и Нагаева. Локализация: поверхность ЖКТ, печень, желудок.

A. simplex инвазирует практически все виды проходных лососевых, морских и некоторых жилых рыб дальневосточных морей [Паразитические черви..., 1999; Витомскова, 2003; Вялова, 2003; Соколов, 2005; Поспехов, Атрашкевич, 2009; Бусарова, 2012; Поспехов и др., 2014, 2020; Грушинец и др., 2018; Поспехов, 2018; Москаленко и др., 2021; и др.]. Отмечен у наваги Камчатки, Сахалина и Курильских островов [Жуков, 1960; Стрелков, 1960; Скрыбина, 1963; Вялова, Виноградов, 2003].

***Pseudoterranova decipiens* (Krabbe, 1878) Gibson, 1983, l.**

Акватории: заливы Переволочный, Одян, Амахтонский и Мотыклейский, бухта Гертнера. Локализация: мышцы спины, среди пилорических придатков, печень и желудок.

Широко распространенный в дальневосточных морях паразит морских и проходных рыб [Паразитические черви..., 1999; Витомскова, 2003; Вялова, 2003; Поспехов и др., 2014; Поспехов, 2018; Москаленко и др., 2021; и др.]. Г.П. Вялова и С.А. Виноградов [2003] нашли личинок этих нематод у наваги Сахалина. Ю.А. Стрелков [1960] и Е.С. Скрыбина [1963] обнаруживают зараженность наваги Камчатки нематодами *Porrocaecum* sp. l., вероятнее всего, это были личинки *P. decipiens*.

Семейство Cystidicolidae

***Ascarophis pacifica* Zhukov in Spassky & Rakova, 1960**

Акватории: заливы Переволочный, Одян, Амахтонский и Мотыклейский, бухты Гертнера и Нагаева. Локализация: ЖКТ.

Паразит проходных лососевых и многих морских рыб морей Дальнего Востока [Паразитические черви..., 1999, Вялова, 2003; Поспехов и др., 2014; Поспехов, 2018, 2021]. Инвазирует навагу в водах Сахалина и Курильских островов [Жуков, 1960; Вялова, Виноградов, 2003].

Класс Palaeacanthocephala
Отряд Echinorhynchida
Семейство Echinorhynchidae

***Echinorhynchus gadi* Zoega in Müller, 1776**

Акватории: заливы Переволочный, Одян, Амахтонский и Мотыклейский, бухты Гертнера и Нагаева. Локализация: желудок, кишечник.

Обычный паразит различных морских, проходных и некоторых жилых рыб дальневосточных морей [Паразитические черви..., 1999; Вялова, 2003; Пугачев, 2004; Соколов, 2005; Атрашкевич, 2009; Поспехов, Атрашкевич, 2009; Поспехов и др., 2014, 2020; Грушинец и др., 2018; Поспехов, 2018, 2021; Мотора, 2019; и др.]. Выявлен у наваги в прибрежных водах всех территорий охотоморского бассейна [Жуков, 1960; Стрелков, 1960; Скрыбина, 1963; Вялова, Виноградов, 2003].

Отряд Polymorphida
Семейство Polymorphidae

***Bolbosoma caeniforme* (Heitz, 1920) Meyer, 1932, juv.**

Акватории: зал. Одян, бухта Гертнера. Локализация: ЖКТ.

Широко распространенный паразит лососевых рыб дальневосточных морей [Паразитические черви..., 1999; Витомскова, 2003; Пугачев, 2004; Атрашкевич, 2009; Бусарова, 2012; Поспехов и др., 2014; Поспехов, 2018, 2021; Мотора, 2019; и др.]. Отмечен также у трехиглой колюшки, хариуса и щуки бассейна Охотского моря [Поспехов, Атрашкевич, 2009; Грушинец и др., 2018; Поспехов и др., 2020]. Ранее у тихоокеанской наваги охотоморского бассейна скребни *B. caeniforme* не регистрировались.

***Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1905, cystac.**

Акватории: заливы Переволочный, Одян, Амахтонский и Мотыклейский, бухты Гертнера и Нагаева. Локализация: поверхность ЖКТ, печень, гонады, кишечник.

Обычный паразит рыб дальневосточных морей [Паразитические черви..., 1999; Витомскова, 2003; Пугачев, 2004; Атрашкевич и др., 2005; Соколов, 2005; Атрашкевич, 2009; Поспехов и др., 2014; Поспехов, 2018, 2021; Мотора, 2019; и др.]. Отмечен у наваги Камчатки, Сахалина и Курильских островов [Жуков, 1960; Стрелков, 1960; Скрыбина, 1963; Вялова, Виноградов, 2003].

***Corynosoma semerme* (Forsell, 1904) Lühe, 1911, cystac.**

Акватория: зал. Переволочный. Локализация: поверхность ЖКТ.

Распространенный паразит рыб во всех морях Дальнего Востока [Паразитические черви..., 1999; Атрашкевич, 2009; Мотора, 2019; и др.]. У тихоокеанской наваги обнаружен на Сахалине и Курильских островах [Жуков, 1960; Вялова, Виноградов, 2003].

***Andracantha mergi* (Lundström, 1942) Schmidt, 1975, cystac.**

Акватории: заливы Одян, Амахтонский и Мотыклейский, бухты Гертнера и Нагаева. Локализация: поверхность ЖКТ, кишечник, желудок.

Относительно редкий и малоизученный вид скребней дальневосточных морей [Атрашкевич, 2019; Мотора, 2019]. На северном побережье Охотского моря дефинитивный хозяин паразита — очковый чистик, паратенические хозяева — тихоокеанская треска и желтоперая камбала [Атрашкевич, 2009, 2019]. Нами установлен новый паратенический хозяин *A. mergi* — тихоокеанская навага.

Таким образом, всего у наваги прибрежных вод Магаданской области нами обнаружено 29 видов гельминтов: 8 видов цестод, 11 — трематод, по 5 видов нематод и скребней (табл. 2), относящихся к 27 родам, 19 семействам, 10 отрядам и 4 классам. С учетом того, что в каталоге «Паразитические черви рыб дальневосточных морей...» [1999]

Таблица 2
Table 2

Состав паразитов и параметры зараженности *Eleginus gracilis* в прибрежных водах Магаданской области
Species composition of parasites and parameters of infestation for *Eleginus gracilis* from the coastal waters of the Magadan Region

Вид паразитов	Зал. Переволочный		Зал. Оляк		Зал. Амахтонский		Зал. Мотылейский		Бухта Гертнера		Бухта Нагаева	
	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ
<i>Diplocotyle olrikii</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3,7	1
<i>Nybelinia surmenicola</i> , l.	–	–	14,7	1–2	0,18	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pelichnibothrium speciosum</i> , l.	–	–	2,9	1	0,03	–	–	–	–	–	–	–
<i>Scolex pleuronectis</i> , l.	3,3	1	0,03	1	0,03	–	–	6,3	1; 4	0,16	–	14,8
<i>Bothriocephalus scorpii</i>	3,3	1	0,03	–	–	–	–	3,1	1	0,03	–	18,5
<i>Eubothrium crassum</i>	6,7	1; 1	0,07	1–7	0,65	3,3	2	0,07	6,3	1; 1	0,06	6,7
<i>Diphyllobothrium</i> sp., pl.	46,7	1–7	1,03	1–2	0,15	–	–	21,9	1–3	0,31	13,3	1–1
<i>Pyramicoscephalus phocorum</i> , pl.	26,7	1–4	0,40	1	0,03	–	–	9,4	1–2	0,13	–	–
<i>Viscephaloides iskaensis</i>	–	–	–	–	–	–	–	9,4	1–11	0,44	–	–
<i>Prosorhynchus crucibulum</i>	–	–	–	1–1	0,09	–	–	3,1	1	0,03	3,3	1
<i>Derogenes varicus</i>	53,3	1–8	1,67	1–3	0,32	26,7	1–2	0,37	21,9	1–2	0,38	16,7
<i>Progonus mülleri</i>	20,0	1–3	0,43	1–2	0,12	6,7	1; 1	0,07	6,3	1; 1	0,06	6,7
<i>Hemurus levinsevi</i>	73,3	1–19	3,10	1–4	0,68	10,0	1–1	0,10	40,6	1–6	0,88	33,3
<i>Brachyphallus crenatus</i>	10,0	1–1	0,10	1–41	2,30	43,3	1–14	2,10	56,3	1–137	16,36	30,0
<i>Lecithaster gibbosus</i>	16,7	1–1	0,17	1	0,03	–	–	–	–	–	–	3,3
<i>Podocotyle atomon</i>	43,3	1–2	0,57	1–10	1,20	13,3	1–6	0,33	12,5	1–17	1,06	13,3
<i>P. reflexa</i>	86,7	1–33	9,10	1–7	0,91	36,7	1–18	2,20	59,4	1–456	26,06	36,7
<i>Lepidapedon gadi</i>	6,7	1; 12	0,43	1–4	0,21	3,3	3	0,10	6,3	2; 7	0,28	3,3
<i>Steganoderma formosum</i>	–	–	–	1–4	0,24	3,3	1	0,03	6,3	1; 1	0,06	–
<i>Anisakis simplex</i> , l.	20,0	1–2	0,27	1–1	0,21	–	–	–	12,5	1–3	0,22	10,0
<i>Contracaecum osculatum</i> , l.	33,3	1–4	0,53	1–2	0,13	3,3	1	0,03	12,5	1–3	0,22	–
<i>Pseudoterranova decipiens</i> , l.	50,0	1–5	1,07	1–1	0,09	3,3	1	0,03	15,6	1–3	0,22	3,3
<i>Hysterothylacium aduncum</i>	–	–	–	–	–	10,0	1–2	0,17	–	–	–	–
<i>Ascarophis pacificus</i>	73,3	1–29	5,83	1–16	3,91	73,3	1–10	2,90	53,1	1–11	2,38	70,0
<i>Echinorhynchus gadi</i>	96,7	1–43	13,63	1–14	5,35	83,3	1–25	3,90	84,4	1–111	11,19	86,7
<i>Bolbosoma caenoforme</i> , juv.	–	–	–	1–1	0,24	–	–	–	–	–	–	3,3
<i>Corynosoma strumosum</i> , cystac.	90,0	1–13	4,40	1–8	1,68	36,7	1–2	0,50	68,8	1–6	1,53	33,3
<i>C. semerne</i> , cystac.	3,3	1	0,03	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Andracantha mergi</i> , cystac.	–	–	–	1–16	0,62	6,7	1; 4	0,17	12,5	1–15	0,63	6,7
Всего 29 видов гельминтов	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	20	24	16	22	18	19						

для тихоокеанской наваги приведены сведения о 33 видах паразитических червей (без моногеней), наши данные указывают на большое разнообразие гельминтофауны наваги исследованной части Охотского моря.

Наибольшее количество видов паразитов отмечено у наваги зал. Одян (24), наименьшее — в зал. Амахтонском (16). Общими для всех исследованных акваторий являются 11 видов гельминтов — *E. crassum*, *D. varicus*, *P. mülleri*, *H. levinseni*, *B. crenatus*, *P. atomon*, *P. reflexa*, *L. gadi*, *A. pacificus*, *E. gadi* и *C. strumosum*. Только в бухте Нагаева обнаружена цестода *D. olrikii*, в зал. Одян — цестоды *N. surmenicola* и *P. speciosum*, в зал. Амахтонском — нематода *H. aduncum*, в зал. Переволочном — скребень *C. semerme*. Сильнее всего навага заражена трематодами *H. levinseni*, *P. reflexa* и *B. crenatus*, нематодой *A. pacifica* и скребнями *E. gadi* и *C. strumosum*, с наиболее высокими показателями в заливах Переволочном и Мотыклейском (табл. 2).

Такое относительно большое количество видов гельминтов и высокие показатели зараженности некоторыми паразитами наваги прибрежных вод Магаданской области, вероятно, определяются разнообразной кормовой базой. Основу ее питания составляют амфиподы (гаммариды, капреллиды), полихеты, эвфаузииды, мизиды, копеподы, декаподы (креветки), личинки декапод. Компоненты питания, встречающиеся реже: изоподы, декаподы (раки-отшельники, молодь крабов), моллюски (двустворчатые, брюхоногие), рыба (толстошек, молодь корюшек, камбал, бельдюг, бычков).

Навага, выловленная из разных акваторий примерно в один и тот же период, имеет существенные различия как по количеству видов гельминтов, так и по степени зараженности ими (табл. 2). Эти данные указывают на наличие особых условий в каждом исследованном участке побережья. По мнению В.А. Мануйлова [2012], степень изоляции морских акваторий (закрытые, полужакрытые и открытые), глубины, течения, волновая нагрузка и т. д. определяют состав их биоценоза, а значит наличие или отсутствие тех или иных возможных промежуточных или окончательных хозяев паразитов. Однако использовать полученные паразитологические данные для дифференциации локальных стад наваги северного побережья Охотского моря или, тем более, ее мелких группировок в Тауйской губе, по нашему мнению, не представляется возможным, так как значительную часть времени они находятся в смешанном состоянии, разделяясь на локальные стада или группировки только к моменту нереста. Исследования Л.И. Семеновки [1965] показали, что в Тауйской и Ямской губах обитает одно стадо наваги, совершающее протяженные миграции и образующее локальные стада с широким ареалом. Кроме этого, постнерестовый нагул наваги Амахтонского залива происходит в Мотыклейском заливе [Ракитина, 2009].

Азиатский ареал тихоокеанской наваги Т.Н. Покровская [1960] разделяет на северную (Камчаткий и Чукотский) и южную (Сахалинский, Приморский и Курильский регионы) части. По ее данным, именно в северной части ареала (куда входят и прибрежные воды Магаданской области) сформированы наиболее подходящие условия для обитания наваги, что обуславливает, по мнению Е.В. Фролова [2008], многообразие биоценологических связей этого вида рыбы и объясняет относительное богатство фауны паразитических плоских червей в данной части ареала наваги. Так, у наваги в северной части ареала автором обнаружено 20 видов плоских червей, в южной — 13. Это подтверждается и нашими данными, навага в прибрежных водах Магаданской области инвазирована 29 видами гельминтов, на Камчатке у нее зарегистрировано 19 видов, Сахалине — 16 и на Курильских островах — 14 (табл. 3). Лишним подтверждением сказанному выше могут служить результаты исследований Е.М. Цимбалюк [1972], она указала на наибольшее видовое разнообразие паразитических червей у литоральных рыб Тауйской губы (48 видов) и Камчатки (51).

Встречаемость гельминтов у *Eleginus gracilis* в прибрежных водах Магаданской области, Камчатского края и Сахалинской области

Occurrence of helminths in saffron cod *Eleginus gracilis* from the coastal waters of the Magadan, Kamchatka, and Sakhalin Regions

Вид паразитов	Магаданская область	Камчатский край	Сахалинская область	
			Сахалин	Курильские острова
<i>Pseudophyllidea</i> sp. larva II.	—	+	—	—
<i>Diplocotyle olrikii</i>	+	—	—	—
<i>Nybelinia surmenicola</i>	+	+	+	—
<i>Pelichnibothrium speciosum</i>	+	—	—	—
<i>Scolex pleuronectis</i>	+	+	—	+
<i>Bothriocephalus scorpii</i>	+	+	—	—
<i>Abothrium gadi</i>	—	—	—	+
<i>Eubothrium crassum</i>	+	+	—	—
<i>Diphyllobothrium</i> sp.	+	+	—	—
<i>Pyramicocephalus phocarum</i>	+	+	+	+
<i>Bucephaloides iskaensis</i>	+	—	—	—
<i>Prosorhynchus crucibulum</i>	+	—	—	—
<i>Genolinea anura</i>	—	—	+	—
<i>Derogenes varicus</i>	+	+	+	+
<i>Progonus mülleri</i>	+	+	—	—
<i>Hemiurus levinseni</i>	+	+	+	+
<i>Brachyphallus crenatus</i>	+	+	+	—
<i>Lecithaster gibbosus</i>	+	—	+	—
<i>Podocotyle atomon</i>	+	+	—	+
<i>P. reflexa</i>	+	+	+	+
<i>Lepidapedon gadi</i>	+	+	+	+
<i>Steganoderma formosum</i>	+	—	—	—
<i>Anisakis simplex</i>	+	+	+	+
<i>Contracaecum osculatatum</i>	+	—	+	—
<i>Pseudoterranova decipiens</i>	+	—	+	—
<i>Porrocaecum</i> sp.	—	+	—	—
<i>Hysterothylacium aduncum</i>	+	+	—	+
<i>Ascarophis pacificus</i>	+	—	+	+
<i>Echinorhynchus gadi</i>	+	+	+	+
<i>Bolbosoma caenoforme</i>	+	—	—	—
<i>Corynosoma strumosum</i>	+	+	+	+
<i>C. semerme</i>	+	—	+	+
<i>Andracantha mergi</i>	+	—	—	—

Примечание. Магаданская область — собственные данные; Камчатка — по Ю.А. Стрелкову [1960]; Е.С. Скрябиной [1963]; Е.М. Цимбалюк, Н.Н. Семешко, [1971]; Сахалин — по Г.П. Вяловой, С.А. Виноградову [2003]; Е.В. Фролову [2008]; Курильские острова — по Е.В. Жукову [1960]; Г.П. Вяловой, С.А. Виноградову [2003].

Заклучение

Таким образом, тихоокеанская навага прибрежных вод Магаданской области инвазирована 29 видами гельминтов, из которых 8 представлены цестодами, 11 — трематодами, 5 — нематодами и 5 — видами скребней, что указывает на большое разнообразие фауны паразитических червей в этой части Охотского моря. Наиболее сильно рыба заражается трематодами *H. levinseni*, *P. reflexa* и *B. crenatus*, нематодой *A. pacificus* и скребнями *E. gadi* и *C. strumosum*. Наибольшее число видов гельминтов

зарегистрировано у наваги зал. Одян (24 вида), наименьшее — в Амахтонском заливе (16 видов).

Впервые для наваги бассейна Охотского моря зарегистрированы цестода *D. olrikii*, трематода *B. iskaensis* и скребень *B. caenoforme*. Установлено, что тихоокеанская навага прибрежных вод Магаданской области является новым дефинитивным хозяином трематоды *S. formosum*, а для скребня *A. mergi* — новым паратеническим. У нее выявлено 8 видов гельминтов, имеющих медицинское и (или) ветеринарное значение: *N. surmenicola*, *Diphyllobothrium* sp., *P. phocarum*, *A. simplex*, *P. decipiens*, *B. caenoforme*, *C. semerme*, *C. strumosum*.

По нашему мнению, использование гельминтологических данных для дифференциации локальных стад наваги северного побережья Охотского моря или ее более мелких группировок нецелесообразно, поскольку большую часть времени они находятся в смешанном состоянии.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Выражаю признательность сотрудникам Института биологических проблем Севера ДВО РАН (Магадан): Ю.А. Слепцову за помощь в сборе ихтиологического материала, К.И. Михайловой и Г.И. Атрашкевичу за уточнения при определении видовой принадлежности скребней и ценные замечания, К.В. Регель за помощь в работе над компонентами питания наваги.

The author is grateful to colleagues from Institute of Biological Problems of the North (Magadan): to Yu.A. Sleptsov for his great assistance in the fish samples collection, to K.I. Mikhailova and G.I. Atrashkevich for their valuable clarifications in determining the species of acanthocephalans and useful general comments, and to K.V. Regel for his help in processing the components of saffron cod food.

Финансирование работы (FUNDING)

На заключительном этапе исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме «Гельминты в биоценозах северо-восточной Азии: биоразнообразие, морфология и молекулярная филогенетика», № регистрации: 1021060307693-0.

At the final stage, the study was directed by the State task “Helminths in the biocenoses of North-East Asia: biodiversity, morphology and molecular phylogenetics”, registration No.: 1021060307693-0.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

All applicable international, national and/or institutional guidelines for the use of animals were followed. Bibliographic links to data obtained by other authors are formatted in accordance with the Russian state standards (GOST).

Список литературы

Авдеева Н.В., Авдеев В.В. Плероцеркоиды цестод отряда Tetraphyllidea (проблемы идентификации) : препр. — Владивосток : БПИ ДВО РАН СССР, ТИНРО, 1989. — 74 с.

Атрашкевич Г.И. Новые сведения о редких и малоизученных скребнях (Acanthocephala) птиц России // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. — 2019. — № 4. — С. 73–82. DOI: 10.34078/1814-0998-2019-4-73-82.

Атрашкевич Г.И. Скребни (Acanthocephala) в бассейне Охотского моря: таксономическое и экологическое разнообразие // Тр. ЗИН РАН. — 2009. — Т. 313, № 3. — С. 350–358.

Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В. и др. Паразитические черви животных Тайской губы // Биологическое разнообразие Тайской губы Охотского моря. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — С. 175–251.

- Ахмеров А.Х.** Два новых дальневосточных вида буцефалид (Trematoda, Vucephalidae) // Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними. — М. : АН СССР, 1963. — С. 126–129.
- Бусарова О.Ю.** Паразиты гольцов (Salmonidae: Salvelinus) Камчатки: фауна, экология : моногр. — Saarbrücken : Lambert Acad. Publ., 2012. — 182 с.
- Быховская-Павловская И.Е.** Паразиты рыб: руководство по изучению. — Л. : Наука, 1985. — 121 с.
- Витомскова Е.А.** Гельминты промысловых рыб северной части бассейна Охотского моря, опасные для человека и животных : моногр. — Магадан : МНИИСХ РАСХН, 2003. — 132 с.
- Вялова Г.П.** Паразитозы кеты (*O. keta*) и горбуши (*O. gorbuscha*) Сахалина : моногр. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2003. — 192 с.
- Вялова Г.П., Виноградов С.А.** Фауна паразитов и динамика их численности у наваги *Eleginus navaga* Tilesius (Gadidae) в промысловых районах Сахалина // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Тр. СахНИРО. — 2003. — Т. 5. — С. 243–250.
- Грушинец В.А., Волобуев В.В., Поспехов В.В. и др.** Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 бассейна р. Тауй (Тауйская губа Охотского моря) // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. — 2018. — № 4. — С. 99–109.
- Жуков Е.В.** Эндопаразитические черви рыб Японского моря и Южно-Курильского мелководья // Тр. ЗИН АН СССР. — 1960. — Т. 28. — С. 3–146.
- Мануйлов В.А.** Ландшафтная структура подводных склонов северо-западного побережья Японского моря // Основные концепции современного берегопользования. Т. 4 : Расширяя границы науки, формируя новое знание. — СПб. : РГГМУ, 2012. — С. 129–149.
- Москаленко Е.С., Постникова А.Б., Витомскова Е.А.** Распространение анизакидоза и дифиллоботриоза морских и промысловых рыб в условиях Магаданской области // Дальневост. аграрн. вестн. — 2021. — № 4(60). — С. 137–144. DOI: 10.24412/1999-6837-2021-4-137-144.
- Мотора З.И.** Скребни рыб северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 198, вып. 3. — С. 93–118. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-93-118.
- Определитель паразитов пресноводных рыб СССР.** Т. 3 : Паразитические многоклеточные / под ред. О.Н. Бауера. — Л. : Наука, 1987. — Ч. 2. — 583 с. (Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР; Вып. 149.)
- Паразитические черви рыб дальневосточных морей и сопредельных акваторий Тихого океана** / под ред. С.Е. Позднякова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1999. — 123 с.
- Покровская Т.Н.** Географическая изменчивость биологии наваги (рода *Eleginus*) // Тр. ИОАН СССР. — 1960. — Т. 31. — С. 19–110.
- Поспехов В.В.** Гельминтофауна нерестовой тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* тауйской популяции (Тауйская губа Охотского моря) // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 3. — С. 662–668. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-662-668.
- Поспехов В.В.** Гельминтофауна тихоокеанской зубастой корюшки (*Osmerus mordax dentex*) северного побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 194. — С. 130–138. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-194-130-138.
- Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И.** О путях заражения пресноводных и жилых рыб гельминтами морского происхождения // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 226–229.
- Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И., Орловская О.М.** Паразитические черви проходных лососевых рыб Северного Охотоморья : моногр. — Магадан : Кордис, 2014. — 128 с.
- Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И., Орловская О.М.** Паразиты хариусов (Thymallidae: Thymallus) северной части материкового побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 4. — С. 965–977. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-965-977.
- Пугачев О.Н.** Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Книдарии, моногенеи, цестоиды : Тр. ЗИН РАН. — 2002. — Т. 297. — 248 с.
- Пугачев О.Н.** Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи : Тр. ЗИН РАН. — 2004. — Т. 304. — 250 с.
- Пугачев О.Н.** Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Трематоды : Тр. ЗИН РАН. — 2003. — Т. 298. — 224 с.
- Ракитина М.В.** Навага Тауйской губы: анализ промысла, биологическая структура, запас // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. — Магадан : МагаданНИРО, 2009. — Вып. 3. — С. 221–232.

Ракитина М.В., Смирнов А.А. Тихоокеанская навага (*Eleginus gracilis* Tilesius) Тауйской губы Охотского моря: экология, современное состояние запаса и перспективы промысла // Рыб. хоз-во. — 2018. — № 3. — С. 49–52.

Семенов Л.И. Особенности биологии и перспективы промысла наваги Ямской и Тауйской губ Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1965. — Т. 59. — С. 129–135.

Скрябин К.И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. — М.: Издание 1-го Моск. гос. ун-та, 1928. — 45 с.

Скрябина Е.С. К гельминтофауне морских рыб Камчатки // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. — 1963. — Т. 13. — С. 313–329.

Соколов С.Г. Обзор паразитов микижи *Parasalmo mykiss* (Osteichthyes, Salmonidae) полуострова Камчатка // Invertebrate Zoology. — 2005. — Vol. 2(1). — С. 35–60.

Стрелков Ю.А. Эндопаразитические черви морских рыб восточной Камчатки // Тр. ЗИН АН СССР. — 1960. — Т. 28. — С. 147–196.

Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. — Владивосток: Дальнаука, 2003. — 204 с.

Фролов Е.В. Плоские черви (Plathelminthes) промысловых рыб прибрежных вод южного Сахалина: дис. ... канд. биол. наук. — М.: Институт проблем экол. и эвол. им. А.Н. Северцова РАН, 2008. — 148 с.

Фролов Е.В. Трематодофауна наваги *Eleginus gracilis* прибрежной акватории юго-восточного Сахалина // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 140. — С. 245–253.

Цимбалюк Е.М. Гельминты рыб литорали Охотского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток: ДВГУ, 1972. — 17 с.

Цимбалюк Е.М., Семешко Н.Н. Цестоды рыб литорали западной Камчатки // Паразитол. — 1971. — Т. 5, № 5. — С. 424–428.

Швецова Л.С. Трематоды рыб в водах Японского моря в 2004 г. // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 143. — С. 264–269.

Швецова Л.С. Трематоды рыб дальневосточных морей и сопредельных акваторий Тихого океана: дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток: ТИНРО, 1995. — 380 с.

Bray R.A. A revision of the family Zoogonidae Odhner, 1902 (Platyhelminthes: Digenea): Subfamily Lepidophyllinae and comments on some aspects of biology // Systematic Parasitology. — 1987. — Vol. 9(2). — P. 83–123. DOI: 10.1007/bf00012189.

Gibson D.I. Trematoda. — Ottawa: NRC Research Press, 1996. — 373 p. (Guide to the parasites of fishes of Canada, pt 4).

Hamilton K.A., Byram J.E. Tapeworm development: effects of urea on a larval tetraphyllidean // J. Parasitol. — 1974. — Vol. 60, № 1. — P. 20–28.

Scholz T., Euzet L., Moravec F. Taxonomic status of *Pelichnibothrium speciosum* Monticelli, 1889 (Cestoda: Tetraphyllidea), a mysterious parasite of *Alepisaurus ferox* Lowe (Teleostei: Alepisauridae) and *Prionace glauca* (L.) (Euselachii: Carcharhinidae) // Systematic Parasitology. — 1998. — Vol. 41. — P. 1–8.

References

Avdeeva, N.V. and Avdeev, V.V., *Plerotserkoidy tsestod otryada Tetraphyllidea (problemy identifikatsii)* (Plerocercoids of cestodes of the order Tetraphyllidea (identification problems)), Vladivostok: BPI FEB RAS USSR, TINRO, 1989.

Atrashkevich, G.I., New data on rare and poorly studied spiny-headed worms (Acanthocephala) from birds of Russia, *Vestn. Sev.-Vost. Nauch. Tsentra, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2019, no. 4, pp. 73–82. doi 10.34078/1814-0998-2019-4-73-82

Atrashkevich, G.I., Spiny-headed worms (Acanthocephala) in the basin of the Sea of Okhotsk: taxonomic and ecological diversity, *Tr. Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk*, 2009, vol. 313, no. 3, pp. 350–358.

Atrashkevich, G.I., Orlovskaya, O.M., Regel, K.V., Mikhailova, E.I., and Pospekhov, V.V., Parasitic worms from the animals of the Tauysk Bay coast, in *Biologicheskoye raznoobrazie Tauyskoy guby Okhotskogo morya* (Biological diversity of the Tauy Bay of the Sea of Okhotsk), Vladivostok: Dal'nauka, 2005, pp. 175–251.

Akhmerov, A.Kh., Two new Far Eastern species of bucephalids (Trematoda, Bucephalidae), in *Gel'minty cheloveka, zhivotnykh i rasteniy i bor'ba s nimi* (Helminths of humans, animals and plants and their control), Moscow: Academy of Sciences of the USSR, 1963, pp. 126–129.

Busarova, O.Yu., *Parazity gol'tsov (Salmonidae: Salvelinus) Kamchatki: fauna, ekologiya* (Parasites of loaches (Salmonidae: Salvelinus) of Kamchatka: fauna, ecology), Saarbrücken: Lambert Acad. Publ., 2012.

Bykhovskaya-Pavlovskaya, I.E., *Parazity ryb: rukovodstvo po izucheniyu* (Fish Parasites: A Guide to Study), Leningrad: Nauka, 1985.

Vitomskova, E.A., *Gel'minty promyslovykh ryb severnoi chasti basseina Okhotskogo morya, opasnye dlya cheloveka i zivotnykh* (Helminths of Commercial Fishes from the Northern Sea of Okhotsk Basin, Which are Dangerous to Human and Animals), Magadan: Magadan. Nauchno-Issled. Inst. Sel'sk. Khoz., Ross. Akad. S-kh. Nauk, 2003.

Vyalova, G.P., *Parazitizy kety (O. keta) i gorbushi (O. gorbuscha) Sakhalina* (Parasitoses in Chum (*O. keta*) and Pink Salmon (*O. gorbuscha*) of Sakhalin), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2003.

Vyalova, G.P. and Vinogradov, S.A., Fauna of parasites and their abundance dynamics in saffron cod *Eleginus gracilis* Tilesius (Gadidae) from the fishery regions of Sakhalin Island, in *Biologiya, sostoyaniye zapasov i usloviya obitaniya gidrobiontov v Sakhalino-Kuril'skom regione i sopredel'nykh akvatoriyakh* (Biology, Status of Stocks, and Condition of Habitat of Aquatic Organisms in the Sakhalin-Kuril Region and Adjacent Waters), *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 5, pp. 243–250.

Grushinets, V.A., Volobuev, V.V., Pospelov, V.V., Ryabukha, E.A., and Yamborko, A.V., Three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 of the river basin Tauy (Tauy Bay of the Sea of Okhotsk), *Vestn. Sev.-Vost. Nauch. Tsentra, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2018, no. 4, pp. 99–109.

Zhukov, E.V., Endoparasitic worms of fishes from the Sea of Japan and the southern Kuril shallow waters, *Tr. Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR*, 1960, vol. 28, pp. 3–146.

Manuilov, V.A., Landscape structure of the underwater slopes of the northwestern coast of Japan, in *Osnovnyye kontseptsii sovremennogo beregopol'zovaniya., T. 4: Rasshiroyaya granitsy nauki, formiruyaya novoye znaniye* (Basic concepts of modern coastal management, vol. 4: Expanding the boundaries of science, creating new knowledge), St. Petersburg: RGGMU, 2012, pp. 129–149.

Moskalenko, E.S., Postnikova, A.B., and Vitomskova, E.A., Spread of anisacidosis and diphyllobothriasis of marine and freshwater fishes in the conditions of the Magadan region, *Dal'nevostochnyj agrarnyj vestnik*, 2021, no. 4(60), pp. 137–144. doi 10.24412/1999-6837-2021-4-137-144

Motora, Z.I., Acanthocephalans of fish from the northwestern Japan Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 198, no. 3, pp. 93–118. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-93-118

Opredelitel' parazitov presnovodnykh ryb SSSR. T. 3: Paraziticheskie mnogokletochnye (A Key to Parasites of Freshwater Fishes in the USSR, vol. 3: Parasitic Multicellular Animals), Bauer, O.N., ed., Leningrad: Nauka, 1987, part 2.

Paraziticheskiye chervi ryb dal'nevostochnykh morei i sopredel'nykh akvatorii Tikhogo okeana (Parasitic Worms in Fish from the Far East Seas and Adjacent Waters of the Pacific Ocean), Pozdn-yakov, S.E., ed., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1999.

Pokrovskaya, T.N., Geographical variability in the biology of saffron cod (genus *Eleginus*), *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1960, vol. 31, pp. 19–110.

Pospekhov, V.V., Helminth fauna of spawning pacific herring *Clupea pallasii* from the Taiu population (Tauskaya Guba Bay, Okhotsk Sea), 2021, vol. 201, no. 3, pp. 662–668. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-662-668

Pospekhov, V.V., Helminthofauna of rainbow smelt (*Osmerus mordax dentex*) at the northern coast of the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 194, pp. 130–138. doi 10.26428/1606-9919-2018-194-130-138

Pospekhov, V.V. and Atrashkevich, G.I., About the ways of infection of freshwater and residential fish with helminths of marine origin, in *Byull. N 4 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 4 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2009, pp. 226–229.

Pospekhov, V.V., Atrashkevich, G.I., and Orlovskaya, O.M., *Paraziticheskiye chervi prokhodnykh lososevykh ryb Severnogo Okhotomor'ya* (Parasitic worms of migratory salmon fish of the North Okhotsk Sea), Magadan: Kordis, 2014.

Pospekhov, V.V., Atrashkevich, G.I., and Orlovskaya, O.M., Parasites of graylings (Thymalidae: Thymallus) from the northern continental coast of the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 4, pp. 965–977. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-965-977

Pugachev, O.N., Catalog of parasites of freshwater fishes in North Asia: Knidarians, monogeneans, and cestodes, *Tr. Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk*, 2002, vol. 297.

Pugachev, O.N., Catalog of parasites of freshwater fishes in North Asia: Nematodes, acanthocephalans, leeches, mollusks, crustaceans, and mites, *Tr. Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk*, 2004, vol. 304.

Pugachev, O.N., Catalog of parasites of freshwater fishes in North Asia: Trematodes, *Tr. Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk*, 2003, vol. 298.

Rakitina, M.V., Navaga of the Taui Bay: analysis of the fishery, biological structure, stock, in *Sostoyaniye rybokhozyaystvennykh issledovaniy v bassejne severnoy chasti Okhotskogo morya* (State of fishery research in the basin of the northern part of the Sea of Okhotsk), Magadan: MagadanNIRO, 2009, no. 3, pp. 221–232.

Rakitina, M.V. and Smirnov, A.A., Pacific navaga (*Eleginus gracilis* Tilesius) of the Sea of Okhotsk Taui Bay: ecology, current state of the stock and fishing prospects, *Rybn. Khoz.*, 2018, no. 3, pp. 49–52.

Semenenko, L.I., Peculiarities of biology and prospects for fishing of navaga in the Yamskaya and Tauskaya bays of the Sea of Okhotsk, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1965, vol. 59, pp. 129–135.

Skryabin, K.I., *Metod polnykh gel'mintologicheskikh vskrytiy pozvonochnykh, vklyuchaya cheloveka* (Method of complete helminthological dissections of vertebrates, including humans), Moscow: Publication of the 1st Moscow State University, 1928.

Skryabina, E.S., On the helminth fauna of marine fish of Kamchatka, *Trudy gel'mintologicheskoy laboratorii AN SSSR*, 1963, vol. 13, pp. 313–329.

Sokolov, S.G., A review of parasites of the mikizha *Parasalmo mykiss* (Osteichthyes, Salmonidae) from Kamchatka peninsula, *Invertebrate Zoology*, 2005, vol. 2(1), pp. 35–60

Strelov, Yu.A., Endoparasitic worms of marine fishes off eastern Kamchatka, *Tr. Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR*, 1960, vol. 28, pp. 147–196.

Fedorov, V.V., Chereshev, I.A., Nazarkin, M.V., Shestakov, A.V., and Volobuev, V.V., *Katalog morskikh i presnovodnykh ryb severnoi chasti Okhotskogo morya* (Catalogue of Marine and Freshwater Fishes from the Northern Sea of Okhotsk), Vladivostok: Dal'nauka, 2003.

Frolov, E.V., Flatworms (Plathelminthes) commercial fishes of coastal waters of southern Sakhalin, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Institute of Ecological Problems and Evol. them. A.N. Severtsov RAS, 2008.

Frolov, E.V., Trematode fauna of saffron cod (*Eleginus gracilis*) from the coastal area of southeast Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 140, pp. 245–253.

Tsybalyuk, E.M., Helminths of fish in the littoral zone of the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: DVGU, 1972.

Tsybalyuk, E.M. and Semeshko, N.N., Cestodes from fishes of the intertidal zone of West Kamchatka, *Parazitologiya*, 1971, vol. 5, no. 5, pp. 424–428.

Shvetsova, L.S., Fish trematodes in the Japan Sea waters in 2004, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 143, pp. 264–269.

Shvetsova, L.S., Trematodes of fish of the Far Eastern seas and adjacent waters, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO, 1995.

Bray, R.A., A revision of the family Zoogonidae Odhner, 1902 (Platyhelminthes: Digenea): Subfamily Lepidophyllinae and comments on some aspects of biology, *Systematic Parasitology*, 1987, vol. 9, no. 2, pp. 83–123. doi 10.1007/bf00012189

Gibson, D.I., *Trematoda*, Ottawa: NRC Research Press, 1996 (Guide to the parasites of fishes of Canada, pt 4).

Hamilton, K.A. and Byram, J.E., Tapeworm development: effects of urea on a larval tetraphyllidean, *J. Parasitol.*, 1974, vol. 60, no. 1, pp. 20–28.

Scholz, T., Euzet, L. and Moravec, F., Taxonomic status of *Pelichnibothrium speciosum* Monticelli, 1889 (Cestoda: Tetraphyllidea), a mysterious parasite of *Alepisaurus ferox* Lowe (Teleostei: Alepisauridae) and *Prionace glauca* (L.) (Euselachii: Carcharinidae), *Systematic Parasitology*, 1998, vol. 41, pp. 1–8.

World Register of Marine Species (WoRMS). <https://www.marinespecies.org/about.php>. Cited June 1, 2023.

Поступила в редакцию 18.08.2023 г.

После доработки 22.09.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

The article was submitted 18.08.2023; approved after reviewing 22.09.2023; accepted for publication 30.11.2023

Краткое сообщение

УДК 597.552.3:576.895.121

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-1004-1008

EDN: KNVIDY



**РЕГИСТРАЦИЯ *Pyramicocephalus phocarum* pl.
(Fabricius, 1780) Monticelli, 1890 у дальневосточной мойвы
Mallotus catervarius (Pennant, 1784) побережья западного
Сахалина**

Е.В. Фролов, С.В. Новокрещенных, Н.К. Заварзина*

Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),

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

Аннотация. Для *Pyramicocephalus phocarum* pl. отмечен новый хозяин — дальневосточная мойва *Mallotus catervarius*.

Ключевые слова: *Pyramicocephalus phocarum* pl., мойва, *Mallotus catervarius*, западный Сахалин, село Ильинское

Для цитирования: Фролов Е.В., Новокрещенных С.В., Заварзина Н.К. Регистрация *Pyramicocephalus phocarum* pl. (Fabricius, 1780) Monticelli, 1890 у дальневосточной мойвы *Mallotus catervarius* (Pennant, 1784) побережья западного Сахалина // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 1004–1008. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-1004-1008. EDN: KNVIDY.

Short message

**Registration of *Pyramicocephalus phocarum* pl. (Fabricius, 1780)
Monticelli, 1890 in pacific capelin *Mallotus catervarius* (Pennant, 1784)
from the coast of West Sakhalin**

Evgeny V. Frolov*, Semyon V. Novokreschennykh, Natalia K. Zavarzina*****

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

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

* Ph.D., leading researcher, e.frolov@sakhniro.ru, ORCID 0000-0001-7155-9416

** leading engineer, s.novokreshennyh@sakhniro.ru, ORCID 0000-0002-4787-6582

*** leading specialist, n.zavarzina@sakhniro.ru, ORCID 0009-0006-9220-8598

Abstract. The first case of *Pyramicocephalus phocarum* pl. parasitism on pacific capelin *Mallotus catervarius* is registered.

Keywords: *Pyramicocephalus phocarum* pl., pacific capelin, *Mallotus catervarius*, West Sakhalin, Ilyinskoye village

For citation: Frolov E.V., Novokreschennykh S.V., Zavarzina N.K. Registration of *Pyramicocephalus phocarum* pl. (Fabricius, 1780) Monticelli, 1890 in pacific capelin *Mal-*

* Фролов Евгений Валерьевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e.frolov@sakhniro.ru, ORCID 0000-0001-7155-9416; Новокрещенных Семен Витальевич, ведущий инженер, s.novokreshennyh@sakhniro.ru, ORCID 0000-0002-4787-6582; Заварзина Наталья Кирилловна, ведущий специалист, n.zavarzina@sakhniro.ru, ORCID 0009-0006-9220-8598.

© Фролов Е.В., Новокрещенных С.В., Заварзина Н.К., 2023

lotus catervarius (Pennant, 1784) from the coast of West Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 1004–1008. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-1004-1008. EDN: KNVIDY.

Введение

Цестода *Pyramicocephalus phocarum pl.* (Fabricius, 1780) Monticelli, 1890 является характерным паразитом тресковых рыб [Жуков, 1960; Стрелков, 1960; Швецова, 1987]; также встречается у налима [Rausch, Adams, 2000], окуня-клювача [Зубченко, Карасев, 1986; Бакай, 2022], атлантического палтуса, звездчатой камбалы, европейского керчака, плоскоголового бычка, пинагора [Мустафина, 2022]. В присахалинских водах обычна у минтая и дальневосточной наваги [Вялова и др., 2004]. В соответствии с методическими указаниями [МУК 3.2.3804-22] плероцеркоиды *P. phocarum* входят в список паразитов, опасных для здоровья человека, однако, на наш взгляд, утверждение об их патогенности для человека [Grabda, 1977] является сомнительным [см. Rausch, Adams, 2000].

Цель работы — описать паразита *P. phocarum pl.*, впервые найденного у дальневосточной мойвы *Mallotus catervarius* (Pennant, 1784) на побережье западного Сахалина.

Материалы и методы

В работе использованы материалы, собранные в ходе мониторинга нерестовых подходов мойвы у юго-западного побережья о. Сахалин в районе с. Ильинского (зал. Делангля). Вылов рыб осуществляли 19.04.2023 г. при помощи сачка на нерестилище мойвы во время ее нереста. Для сбора и обработки проб применены стандартные ихтиологические [Правдин, 1966] и ихтиопаразитологические [Быховская-Павловская, 1985] методы. Биологический анализ и массовый промер мойвы проводили в камеральных условиях на свежем (охлажденном) материале. Всего промерено 737 рыб, из которых полному биологическому анализу подвергнуто 134 особи.

Результаты и их обсуждение

Дальневосточная мойва *M. catervarius* (Pennant, 1784) — пелагический вид, обитающий в морях северной части Тихого океана. У западного Сахалина она нагуливается в шельфовых водах над глубинами 200–400 м, подходя к побережью только для размножения. Мойва образует преднерестовые скопления ранней весной (сроки зависят от режима температур и течений) над глубинами 10–70 м, откуда в апреле-мае совершает миграции к берегу для нереста, выбирая участки с песчано-гравийными грунтами в приливо-отливной зоне. Созревание у западносахалинской мойвы начинается в возрасте 2 года при длине 11 см; основу нерестового стада составляют особи длиной 15–19 см в возрасте 3–4 года [Великанов, 1990, 2018].

Длина тела (по Смитту) самцов мойвы, выловленных в районе с. Ильинского, варьировалась в пределах 16,0–19,2 см (в среднем 17,3 см), самок — от 14,5 до 18,3 см (в среднем 16,4 см). Возраст проанализированных особей рыб составил от 2 до 5 лет. В пищеварительном тракте 26 % рыб была отмечена пища, среднее наполнение их желудков составило 1,7 балла.

В ходе биологического анализа на полостных органах одной из рыб обнаружены три живых плероцеркоида *P. phocarum*. Найденные паразиты полностью соответствовали известному описанию вида. Сколекс массивный, тупо-конический, снабжен двумя глубокими, извилистыми ботриями [Делямуре и др., 1985]. Жизненный цикл данного паразита остается малоизученным: предполагается, что его первыми промежуточными хозяевами служат копеподы, дефинитивными хозяевами являются морские млекопитающие (преимущественно ластоногие) высоких широт [Полянский, 1955; Делямуре и др., 1985; Мустафина, 2022]. Для дальневосточной мойвы *P. phocarum pl.* отмечается впервые.

Данная находка примечательна тем, что рыбы, у которых *P. phocarum pl.* был отмечен ранее, относятся к эпиконтинентальным демерсальным бентосоядным и хищным

видам (причем последние, по всей видимости, являются резервуарными хозяевами [Зубченко, 1993; Rausch, Adams, 2000; Мустафина, 2022]), тогда как дальневосточная мойва — пелагический вид и типичный планктофаг. Тот факт, что ранее этот вид цестод не был обнаружен у такого массового и широко распространенного вида рыб дальневосточных морей, свидетельствует о том, что обычные кормовые объекты мойвы, скорее всего, не входят в круг промежуточных хозяев *P. phocarum* и их, вероятно, стоит искать среди придонных ракообразных, которыми она питается в прибрежье в нерестовый период.

В желудке особи мойвы, зараженной *P. phocarum* pl., присутствовала только икра собственного вида; у других рыб, помимо икры, встречены мизиды р. *Neomysis* (у 8 экз.) и бентические амфиподы (у 2 экз.). Зараженная особь мойвы являлась самкой длиной 17,0 см, массой 26,1 г, с текучей икрой и без явных морфологических аномалий. Возраст этой особи не был определен, однако большинство самок мойвы длиной около 17 см в проанализированной выборке были 4-годовиками. Учитывая размеры и возраст, а также время, необходимое для развития цестод в организме рыб, можно предположить, что данная самка мойвы была повторно нерестующей, а заражение произошло весной предыдущего года. Поскольку для мойвы характерны низкая пищевая активность во время нереста и очень высокая посленерестовая гибель [Савин, 2001], количество зараженных рыб, у которых могут развиваться плероцеркоиды *P. phocarum*, вероятно, невелико, что может объяснять, почему до настоящего времени этот паразит не встречался у мойвы.

Выводы

Для *P. phocarum* pl. (Fabricius, 1780) Monticelli, 1890 отмечен новый хозяин — дальневосточная мойва *M. catervarius* (Pennant, 1784). Заражение мойвы, возможно, происходит в прибрежье в нерестовый период. Для мойвы *P. phocarum* является случайным паразитом.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность сотрудникам СахНИРО Д.А. Чикулаеву, В.В. Перетяtko и Д.С. Заварзину за помощь в сборе и обработке материала.

The authors are grateful to their colleagues D.A. Chikulaev, V.V. Peretyatko, and D.S. Zavarzin (SakhNIRO) for their assistance in collecting and processing the samples.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

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

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Е.В. Фролов — идентификация паразита, общая редакция статьи, С.В. Новокрещеных — поиск необходимой литературы и подготовка раздела «введение», Н.К. Заварзина — обнаружение паразита, подготовка «ихтиологического раздела» рукописи.

E.V. Frolov — the parasite identification, general writing and editing of the manuscript, S.V. Novokreschenykh — literature review, the section Introduction writing, N.K. Zavarzina — detection of the parasite, the ichthyological section writing.

Список литературы

Бакай Ю.И. Структура сообществ паразитов и особенности популяционной биологии морских окуней рода *Sebastes* Атлантического и Северного Ледовитого океанов : моногр. — Мурманск : ПИНРО им. Н. М. Книповича, 2022. — 258 с.

Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: руководство по изучению. — Л. : Наука, 1985. — 121 с.

Великанов А.Я. Дальневосточная мойва: распределение, особенности биологии, динамика биомассы, проблемы и перспективы промыслового освоения // Вопр. рыб-ва. — 2018. — Т. 19, № 3. — С. 300–326.

Великанов А.Я. Экология и перспективы промыслового использования мойвы шельфовых вод острова Сахалин : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО АН СССР, 1990. — 24 с.

Вялова Г.П., Виноградов С.А., Фролов Е.В. Патогенные для человека паразиты промысловых рыб дальневосточных морей // Болезни рыб : сб. науч. тр. ВНИИПРХ. — М. : Спутник+, 2004. — Вып. 79. — С. 39–46.

Делямуре С.Л., Скрябин А.С., Сердюков А.М. Дифиллоботрииды — ленточные гельминты человека, млекопитающих и птиц : моногр. — М. : Наука, 1985. — 200 с. (Основы цестодологии; Т. 11.)

Жуков Е.В. Эндопаразитические черви рыб Японского моря и Южно-Курильского мелководья // Тр. ЗИН АН СССР : мат-лы по паразитологии рыб дальневосточных морей. — М. ; Л., 1960. — Т. 28. — С. 3–146.

Зубченко А.В. Вертикальная зональность и особенности формирования паразитофауны глубоководных рыб Северной Атлантики // Паразитол. исслед. рыб Северного бассейна : сб. науч. тр. — Мурманск : ПИНРО, 1993. — С. 39–60.

Зубченко А.В., Карасев А.Б. Паразитофауна рыб Баренцева моря. Морские рыбы // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. — Апатиты : КФ АН СССР, 1986. — С. 132–151.

Мустафина А.Р. Микроскопическая анатомия паразита трески *Pyramicocephalus phocarum* (Cestoda: Diphyllobothriidea) : дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 2022. — 152 с.

Полянский Ю.И. Паразиты рыб Баренцева моря: материалы по паразитологии рыб Северных морей // Тр. ЗИН АН СССР. — 1955. — Т. 19. — С. 5–170.

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

Савин А.Б. Динамика основных биологических показателей дальневосточной мойвы *Mallotus villosus catervarius* (Osmeridae) в ее зимовальных, преднерестовых и посленерестовых скоплениях у западной Камчатки // Вопр. ихтиол. — 2001. — Т. 41, № 5. — С. 620–630.

Стрелков Ю.А. Эндопаразитические черви морских рыб восточной Камчатки // Тр. ЗИН АН СССР. — 1960. — Т. 28. — С. 147–196.

Швецова Л.С. Сравнительный анализ гельминтофауны трески в водах восточной и западной Камчатки // Паразитология и патология морских организмов : тез. докл. 4-го всесоюз. симп. — Калининград, 1987. — С. 122–123.

Grabda J. Studies on parasitisation and consumability of Alaska pollack, *Theragra chalcogramma* (Pall.) // Acta Ichthyologica et Piscatoria. — 1977. — Vol. 7, № 2. — P. 15–34. DOI: 10.3750/AIP1977.07.2.03.

Rausch R.L., Adams A.M. Natural transfer of helminths of marine origin to freshwater fishes, with observations on the development of *Diphyllobothrium alascense* // J. Parasitol. — 2000. — Vol. 86, № 2. — P. 319–327. DOI: 10.1645/0022-3395(2000)086[0319:NTOHOM]2.0.CO;2.

References

Bakay, YU.I., *Struktura soobshchestva parazitov i osobennosti populyatsionnoy biologii morskikh okuney roda Sebastes Atlanticheskogo i Severnogo Ledovitogo okeanov* (Structure of the parasite community and features of the population biology of sea bass sort of *Sebastes* in the Atlantic and Arctic oceans), Murmansk: PINRO, 2022.

Bykhovskaya-Pavlovskaya, I.E., *Parazity ryb: rukovodstvo po izucheniyu* (Fish Parasites: A Guide to Study), Leningrad: Nauka, 1985.

Velikanov, A.Ya., Far Eastern capelin: distribution, biological features, biomass dynamics, problems and prospects for commercial development, *Vopr. Rybolov.*, 2018, vol. 19, no. 3, pp. 300–326.

Velikanov, A.Ya., Ecology and prospects for commercial use of capelin in the shelf waters of Sakhalin Island, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Otd. Akad. Nauk. SSSR, 1990.

Vyalova, G.P., Vinogradov, S.A., and Frolov, E.V., Human-pathogenic parasites of commercial fish in the Far Eastern seas, in *Sb. nauchn. tr. VNIIPRKH "Bolezni ryb"* (Sat. scientific tr. VNIIPRH "Fish diseases"), Moscow: Sputnik+, 2004, vol. 79, pp. 39–46.

Delyamure, S.L., Skryabin, A.S., and Serdyukov, A.M., Diphyllbothriids are Tapeworms of Human, Mammals, and Birds, *Osnovy tsestodologii. T. 11* (Basics of Cestodology, vol. 11), Moscow: Nauka, 1985.

Zhukov, E.V., Endoparasitic worms of fishes from the Sea of Japan and the southern Kuril shallow waters, *Tr. Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR*, 1960, vol. 28, pp. 3–146.

Zubchenko, A.V., Vertical zonation and features of the formation of the parasitic fauna of deep-sea fish of the North Atlantic, in *Sb. nauch. tr. "Parazitol. issled. ryb Severnogo basseyna"* (Sat. scientific tr. "Parasitol. research fish of the Northern basin"), Murmansk: PINRO, 1993, pp. 39–60.

Zubchenko, A.V. and Karasev, A.B., Parasite fauna of fish of the Barents Sea. Sea fish, in *Ikhtiofauna i usloviya yeye sushchestvovaniya v Barentsevom more* (Ichthyofauna and conditions of its existence in the Barents Sea), Apatity: Kol'sk. Fil. Akad. Nauk SSSR, 1986, pp. 132–151.

Mustafina, A.R., Microscopic anatomy of the cod parasite *Pyramicocephalus phocarum* (Cestoda: Diphyllbothriidea), *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ., 2022.

Polyansky, Yu.I., Parasites of fish of the Barents Sea: materials on the parasitology of fish of the North Seas, *Tr. Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR*, 1955, vol. 19, pp. 5–170.

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

Savin, A.B., Dynamics of the main biological indicators of the Far Eastern capelin *Mallotus villosus catervarius* (Osmeridae) in its wintering, pre-spawning and post-spawning aggregations in Western Kamchatka, *Vopr. Ikhtiolog.*, 2001, vol. 41, no. 5, pp. 620–630.

Strelkov, Yu.A., Endoparasitic worms of marine fishes off eastern Kamchatka, *Tr. Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR*, 1960, vol. 28, pp. 147–196.

Shvetsova, L.S., A comparative analysis of the helminth fauna of cod in the waters off the Eastern and Western Kamchatka, in *Tezisy dokl. 4-go Vses. simp. "Parazitologiya i patologiya morskikh organizmov"* (Proc. 4th All-Union Symp. "Parasitology and Pathology of Marine Organisms"), Kaliningrad, 1987, pp. 122–123.

Grabda, J., Studies on parasitisation and consumability of alaska pollack, *Theragra chalcogramma* (Pall.), *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 1977, vol. 7, no. 2, pp. 15–34. doi 10.3750/AIP1977.07.2.03

Rausch, R.L. and Adams, A.M., Natural transfer of helminths of marine origin to freshwater fishes, with observations on the development of *Diphyllbothrium alascense*, *J. Parasitol.*, 2000, vol. 86, no. 2, pp. 319–327. doi 10.1645/0022-3395(2000)086[0319:NTOHOM]2.0.CO;2

Поступила в редакцию 13.09.2023 г.

После доработки 7.11.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

The article was submitted 13.09.2023; approved after reviewing 7.11.2023;
accepted for publication 30.11.2023

**АКВАКУЛЬТУРА
AQUACULTURE**

Научная статья

УДК 639.2.053:597.555.5

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-1009-1019

EDN: QSTLVO

**РОЛЬ ОТОЛИТНОГО МАРКИРОВАНИЯ КЕТЫ
ONCORHYNCHUS KETA В ИССЛЕДОВАНИИ ЭФФЕКТИВНОСТИ
ЕЕ ЗАВОДСКОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА****А.А. Ворожцова¹, М.С. Мякишев¹, О.В. Зеленников^{2*}**¹ Сахалинский филиал Главрыбвода,

693006, г. Южно-Сахалинск, ул. Емельянова, 43Б;

² Санкт-Петербургский государственный университет,

199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

Аннотация. Исследовали отолиды у 3473 производителей кеты, выловленных в устьевой зоне р. Найба и у объединенного пункта сбора икры (забойки) Березняковского и Соколовского лососевых рыбоводных заводов в период с 2013 по 2019 г. Установили, что практически все производители кеты, выловленные у забойки, были маркированы на одном из этих заводов и в ходе миграции перемещались в направлении того предприятия, с которого ранее были выпущены мальками. Большая часть особей кеты, пойманных в устьевой зоне р. Найба, также имела метку Березняковского или Соколовского завода, что свидетельствовало о значительном вкладе этих предприятий в совокупный улов кеты в Долинском районе Сахалинской области.

Ключевые слова: кета, *Oncorhynchus keta*, отолитное маркирование, рыбоводные заводы, Сахалинская область

Для цитирования: Ворожцова А.А., Мякишев М.С., Зеленников О.В. Роль отолитного маркирования кеты *Oncorhynchus keta* в исследовании эффективности ее заводского воспроизводства // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 1009–1019. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-1009-1019. EDN: QSTLVO.

Original article

**Results of otolith marking of chum salmon *Oncorhynchus keta*
for testing efficiency of their artificial reproduction****Alexandra A. Vorozhtsova*, Maxim S. Miakishev**, Oleg V. Zelennikov*****

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

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

* head of laboratory, lab_vbr@mail.ru, ORCID 0009-0000-9842-3260

** head of department, lab_vbr@mail.ru, ORCID 0009-0009-6589-3149

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

* Ворожцова Александра Александровна, заведующая лабораторией, lab_vbr@mail.ru, ORCID 0009-0000-9842-3260; Мякишев Максим Сергеевич, начальник отдела, lab_vbr@mail.ru, ORCID 0009-0009-6589-3149; Зеленников Олег Владимирович, доктор биологических наук, доцент, oleg_zelennikov@rambler.ru, ORCID 0000-0001-8779-7419.

© Ворожцова А.А., Мякишев М.С., Зеленников О.В., 2023

Abstract. Otoliths from 3473 chum salmon spawners caught at the mouth of Naiba River and at Berezhnyakovsky and Sokolovsky salmon hatcheries in 2013–2019 are investigated. Almost all of the chum adults caught at the hatcheries were marked at one of them and obviously migrated toward the point where they were released being the fry. Moreover, the most of chum spawners caught at the mouth of Naiba River also had the mark of either Berezhnyakovsky or Sokolovsky hatchery, which definitely contributed a significant portion of the total stock of chum salmon in Dolinsky district of Sakhalin region.

Keywords: chum salmon, *Oncorhynchus keta*, otolith marking, juvenile, hatchery, Sakhalin Region

For citation: Vorozhtsova A.A., Miakishev M.S., Zelennikov O.V. Results of otolith marking of chum salmon *Oncorhynchus keta* for testing efficiency of their artificial reproduction, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 1009–1019. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-1009-1019. EDN: QSTLVO.

Введение

Юго-восточная часть Сахалина наиболее привлекательна для организации рыбопромышленных предприятий и строительства рыбоводных заводов. Многочисленное население, развитая сеть дорог, самый короткий маршрут для завоза материалов и вывоза продукции — все эти и другие обстоятельства способствовали тому, что на Сахалине именно здесь были построены многочисленные и наиболее продуктивные рыбоводные заводы (Фирсовка, Долинка, Поречье и др.), а все федеральные заводы, расположенные недалеко от устьев рек (Пугачевский, Лесной, Охотский), были взяты в аренду частными рыбопромышленными компаниями.

На этом фоне весьма странной представлялась ситуация с двумя крупными федеральными рыбоводными заводами, Березняковским и Соколовским, расположенными в 76 и 56 км от морского побережья и ориентированными на воспроизводство молоди кеты. На южном Сахалине, где работает 37 рыбоводных заводов, нет больше примеров столь отдаленного расположения рыбоводного предприятия от устья базовой реки. За 20 лет, прошедших после начала эксплуатации заводов в современном виде, только в 2002, 2009 и 2019 гг. на своей забойке удалось собрать количество икры, достаточное для выполнения планового задания по выращиванию молоди. Во все остальные годы предприятия не могли обеспечить собственную работу, и икру на них частично или в полном объеме завозили с других рыбоводных заводов, что согласно современным представлениям является нежелательным [Животовский, Смирнов, 2018].

Причины того, что из года в год на эти заводы не возвращалась рыба, назывались разные. В частности, высказывалось не подтвержденное научными данными мнение о низкой эффективности работы этих предприятий [Стекольников и др., 2021], особенно если учесть, что до последнего времени эффективность работы лососевых рыбоводных заводов оценивали по числу производителей, самостоятельно дошедших до предприятия в ходе нерестовой миграции. В свою очередь для рыбоводов и ихтиологов причина оскудения заводских стад кеты была очевидной и определялась браконьерством в промышленных масштабах, из-за которого рыба просто не доходила до заводов. Однако подтвердить это обстоятельство конкретными данными долгое время также не удавалось.

Вместе с тем в течение последних 15 лет в практику рыбоводства была внедрена техника отолитного маркирования [Акиничева, Рогатных, 1996; Пат. RU 2150827 С1], позволяющая выявлять рыб заводского происхождения на любом расстоянии от рыбоводных предприятий [Urava et al., 2003; Шубин, Акиничева, 2016; Мякишев и др., 2019; Бугаев и др., 2020] и уже на новом уровне судить об эффективности их работы. Однако поскольку методика отолитного маркирования была внедрена в практику сравнительно недавно, а каждое поколение кеты достигает полового созревания в течение 6–7 лет, то и данные по исследованию этого вида с применением отолитного маркирования являются пока немногочисленными [Стекольников и др., 2021; Зеленников и др., 2023] и

главным образом относятся к выявлению маркированных особей на путях миграций и местах нагула [Sato et al., 2009; Чистякова и др., 2015].

Цель нашей работы — показать возможности отолитного маркирования для оценки эффективности заводского воспроизводства кеты на примере Соколовского и Березняковского федеральных рыбоводных заводов, работающих в бассейне р. Найба.

Материалы и методы

Березняковский и Соколовский ЛРЗ, одни из старейших рыбоводных предприятий в Сахалинской области, были построены в 1924 и 1940 гг., в период, когда южная часть о. Сахалин входила в состав Японской империи. В современном виде оба завода были введены в эксплуатацию соответственно в 1997 и 1998 гг., приобретя технические возможности для воспроизводства молоди любого из видов тихоокеанских лососей. Заводы расположены близко друг к другу, в поселках Березняки и Сокол, имеют общее руководство, общий пункт сбора икры (забойку) в месте слияния рек Белая и Большой Такой и объединены в рыбохозяйственный комплекс «Найба». Березняковский ЛРЗ расположен на р. Большой Такой в 17 км, а Соколовский ЛРЗ — на р. Белой в 3 км от общей забойки и далее по рекам Большой Такой и Найба в 50 км от морского побережья. Необходимо отметить, что на пункте сбора икры оборудованы две линии садков — в русле р. Большой Такой (рис. 1, А) по направлению к Березняковскому ЛРЗ и в русле р. Белой по направлению к Соколовскому ЛРЗ.



Рис. 1. Линия садков в русле р. Большой Такой по направлению к Березняковскому ЛРЗ (А); пример отолитной метки, сформированной на Березняковском ЛРЗ (Б)

Fig. 1. Line of cages in the bed of Bolshaya Takaya River towards Bereznyakovsky hatchery (А); an example of an otolith mark formed at Bereznyakovsky hatchery (Б)

Впервые термическое маркирование молоди кеты на Березняковском ЛРЗ опробовали в рыбоводном цикле 2001/02 г. Затем методику постепенно совершенствовали и уже с сезона 2009/10 г. на обоих предприятиях начали проводить тотальное маркирование рыбоводной продукции. В ходе работы применяли сухое [Пат. RU 2150827 С1], но чаще термическое маркирование. Информация и численность выпущенных мальков, а также коды использованных меток представлены в табл. 1.

Таблица 1

Число мальков кеты, маркированных и выпущенных с Березняковского и Соколовского ЛРЗ, а также коды использованных меток

Table 1

Number of chum salmon fry marked and released from Bereznyakovsky and Sokolovsky hatcheries and codes of their otolith marks

Год выпуска	Березняковский ЛРЗ		Соколовский ЛРЗ	
	Число мальков, млн шт.	Код метки	Число мальков, млн шт.	Код метки
2010	25,5708 1,3281	H4,2 4,2H4,2	14,4643	H5,2
2011	18,3856 9,5100	H1,2,2,1 3H1,2,2,1	9,2050 (39,8 %)*	5,2H
2012	28,6690	H6	13,7643 9,7527	H1,4,1 1,4,1H1,4,1
2013	28,510414	H4	17,7890	H1,4,1
2014	23,196967	H3,1,2n	11,7910 6,5367	H3n,1,2 5,2H3n,1,2
2015	19,8680	H3,3	18,3080	H3,4
2016	18,9520	H4,2	18,9900	H4,3

* В течение всех лет рыбоводную продукцию маркировали тотально, за исключением 2011 г., когда с Соколовского ЛРЗ выпустили 39,8 % маркированных мальков.

Сбор отолитов у рыб проводили в устьевой зоне р. Найба или на общем пункте сбора икры с 2013 по 2019 г. Всего были обработаны и исследованы отолиты у 3473 производителей кеты. Их распределение по годам представлено в табл. 2. Сбор отолитов обязательно дублировали сбором чешуи для определения возраста.

Отолиты извлекали из слуховых каналов, а уже в лабораторных условиях очищали от посторонних тканей и монтировали на предметные стекла, используя термопластический цемент (ThermoPlastic Cement 40-8100) производства США. Далее отолиты шлифовали до эмбриональной зоны и на заключительном этапе выявляли заводскую метку (рис. 1, Б).

Все данные по перевозке молоди на предприятия и их выпуску с заводов, а также сведения по числу пойманных рыб и возрастной структуре стада кеты являются нашими и содержатся в отчетах сахалинского филиала Главрыбвода. Сведения о вылове кеты в Долинском районе были предоставлены Сахалино-Курильским территориальным управлением Федерального агентства по рыболовству.

Результаты и их обсуждение

Представление полученных данных следует начать с анализа возрастной структуры стада кеты, сформированного работой Березняковского и Соколовского ЛРЗ. Согласно накопленным данным в 19 последних поколениях (с 1998 (завершение реконструкции Соколовского ЛРЗ) по 2016 г. (возврат генерации полностью завершился)) доля особей, подошедших к объединенной забойке, в возрасте 2+ в среднем составила 8,9 %, а в возрасте 3+ — 59,0 % (табл. 3). И хотя в трех поколениях — от 2000, 2002 и 2010 гг. — среди производителей преобладали рыбы в возрасте 4+, это скорее является отклонением от общей закономерности. Очевидно, что по сумме за много лет в

Таблица 2

Данные о выпуске молоди с Березняковского и Соколовского ЛРЗ и доле маркированных рыб среди производителей кеты, выловленных в районе устья р. Найба и объединенного пункта сбора икры в месте слияния рек Большой Такой и Белая

Table 2
Data on release of chum juveniles from Berезnyakovsky and Sokolovsky hatcheries and the portion of marked fish among chum salmon spawners caught at the mouth of Naiba River and at the confluence of the Bolshoy Takoy and Belaya Rivers

Год вылова	Место сбора	Изучено рыб, шт.	Число рыб с меткой		С меткой Березняковского ЛРЗ					С меткой Соколовского ЛРЗ					
			Шт.	%	Шт.					Шт.					
					2+	3+	4+	5+	%	2+	3+	4+	5+	%	
2013	Устье	99	47	47,5	-	36	-	-	-	36,4	1	9	-	-	11,1
	Большой Такой	485	334	68,9	-	267	-	-	55,0	-	67	-	-	-	13,9
	Белая	495	384	77,6	-	93	-	-	18,8	-	291	-	-	-	58,8
2014	Устье	98	70	71,4	-	38	22	-	61,2	-	10	-	-	10,2	
2015	Большой Такой	396	391	98,7	20	271	58	31	97,2	-	8	3	-	-	1,5
	Белая	400	374	93,5	8	131	30	9	41,1	3	118	44	31	52,4	
	Устье	102	102	100	-	69	17	1	85,3	-	15	-	-	-	14,7
2016	Большой Такой	300	300	100	18	205	61	5	96,3	-	9	2	-	-	3,7
	Белая	300	288	96,0	8	151	33	1	67,0	1	67	26	1	29,0	
2017	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
2018	Устье	300	288	96,0	17	101	23	5	50,7	11	112	18	1	45,3	
2019*	Забойка	498	495	99,4	6	233	33	-	54,9	4	169	45	5	44,5	

* В 2019 г. рыб взяли из общего стада до их захода в ловушки по направлению к рекам Белая и Большой Такой.

Число производителей кеты, пойманных у забойки Березняковского и Соколовского ЛРЗ, а также возрастная структура каждого поколения

Number of adult chum salmon caught at Bereznayakovsky and Sokolovsky hatcheries and the age structure by year-classes

Год выпуска молоди	Число производителей кеты, экз.	Доля разновозрастных производителей кеты			
		2+	3+	4+	5+
1998	67043	35,3	31,2	33,4	0,1
1999	17454	4,4	62,9	31,8	0,9
2000	29054	7,2	30,6	58,8	3,4
2001	16945	0,7	94,4	4,6	0,3
2002	296332	2,6	22,6	73,9	0,9
2004	405404	9,2	55,3	33,9	1,6
2005	468194	7,7	84,0	7,1	1,2
2006	587424	25,8	42,7	31,1	0,4
2007	2501255	10,1	68,3	21,6	0
2008	269630	10,5	49,3	32,8	7,4
2009	150061	1,7	83,8	14,0	0,5
2010	620086	1,4	25,9	71,3	1,4
2011	896916	9,5	59,0	29,7	1,8
2012	366594	15,3	75,2	8,7	0,8
2013	152217	1,3	78,1	19,9	0,7
2015	95248	4,4	67,3	19,4	8,9
2016	87379	4,5	72,4	21,8	1,3
Среднее	413366,8	8,9	59,0	30,2	1,9

промысловом стаде двух заводов преобладают производители младших возрастных групп, а его основу составляют особи в возрасте 3+.

С 2009 по 2016 г. с Березняковского и Соколовского ЛРЗ в среднем выпускали соответственно 24,9 и 19,0 млн мальков кеты. Идентифицировать производителей с отолитными метками начали с 2013 г., когда вернулось первое из маркированных поколений в возрасте 3+.

Уже в 2013 г. среди рыб, пойманных в устьевой зоне, около половины особей имели метку одного из двух заводов, и это при том, что в уловах объективно еще не могло быть маркированных рыб в возрасте 4+ и старше. Среди производителей, пойманных у пункта сбора икры, число рыб с отолитной меткой было значительно больше. Всего из 985 исследованных в этом году рыб у 718 особей (72,9 %) выявили метку одного из двух рыболовных заводов. При этом особи заводского происхождения преимущественно направлялись в район своего предприятия. Большая часть рыб, маркированных на Березняковском ЛРЗ, оказывалась в садках, установленных в р. Большой Такой, а большая часть рыб, маркированных на Соколовском ЛРЗ, — в садках, установленных в р. Белой (см. табл. 2).

При этом сам улов кеты в 2013 г. был почти в 3 раза меньше, чем в среднем за последние годы (табл. 3), и его объем не позволил выполнить плановое задание по закладке икры (рис. 2, А). В дополнение к собранным 29,9 млн икр. еще 18,0 млн икр. было завезено с других предприятий.

В следующем 2014 г., когда на нерест возвратились представители уже трех маркированных поколений, доля заводских рыб в устьевой зоне оказалась еще выше, составив 71,4 % (см. табл. 2).

В 2015 г. ситуация оказалась подобной. Из 796 рыб, собранных у пункта сбора икры, у 765 особей (96,1 %) выявили метку одного из двух заводов.

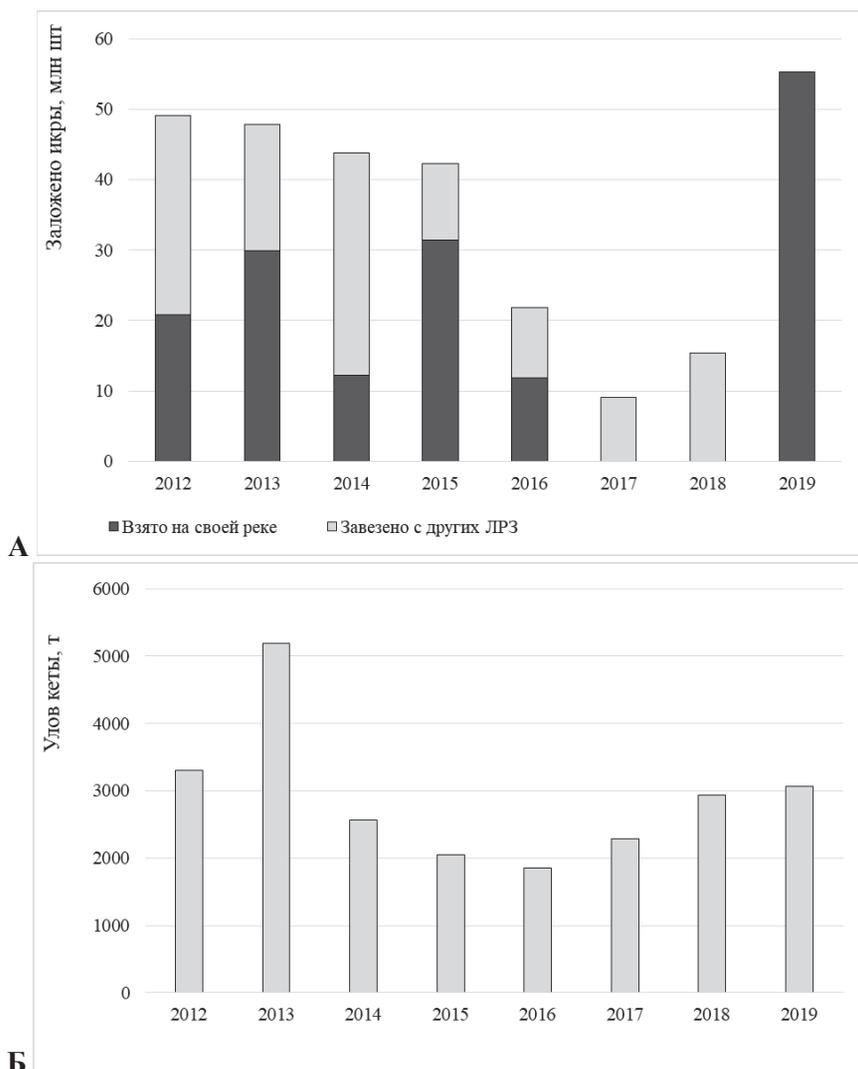


Рис. 2. Данные по сбору икры кеты на базовой реке Соколовского и Березняковского ЛРЗ, а также по завозу икры с других предприятий (А) и по вылову производителей кеты в Долинском районе Сахалинской области (Б)

Fig. 2. Data on collection of chum salmon eggs on the base river of Sokolovsky and Bereznyakovsky hatcheries and the eggs import from other hatcheries (А); and dynamics of chum salmon annual catch in Dolinsky district of Sakhalin region (Б)

В 2016 г. доля маркированных рыб оказалась еще выше — 98,0 %. Более того, все исследованные особи из устьевой пробы также имели заводскую метку одного из двух заводов (табл. 2); большинство из них были маркированы на Березняковском ЛРЗ. При этом в ходе нерестовых компаний обоих лет вновь лишь частично удалось собрать икру для выполнения планового задания (рис. 2, А). А поскольку путина 2016 г. в целом по Сахалинской области была малорезультативной, то и завезти икру с других предприятий также удалось в незначительном количестве — 10,0 млн икр. в дополнение к 11,9 млн икр., собранным у забойки.

В 2017 и 2018 гг. производители кеты не подошли к забойке Березняковского и Соколовского ЛРЗ. И хотя икру вновь завозили, впервые за годы своего существования Соколовский завод не работал в течение полного рыболовного цикла. Вместе с тем было принято решение организовать завоз не только икры с других предприятий,

но и производителей непосредственно из устьевой зоны. В результате в 2018 г. была исследована наиболее крупная партия производителей кеты, отловленных в устьевой зоне р. Найба. Оказалось, что 96,0 % всех рыб у входа в реку были представлены заводскими особями, маркированными на Березняковском и Соколовском заводах. При этом продукция с обоих предприятий была представлена примерно в равном соотношении и во всех возрастных группах (табл. 2).

Очевидно, что при таком представительстве в устьевой зоне отсутствие производителей кеты заводского происхождения у забойки определялось причинами, не связанными с низкой эффективностью работы самих предприятий. Поскольку это обстоятельство, которое удалось выявить только с применением техники отолитного маркирования, стало очевидным для всех, в ходе нерестовой компании следующего 2019 г. удалось организовать эффективную охрану хода производителей. В результате этого впервые за много лет удалось не только добиться крупного улова рыбы, но и выполнить плановое задание по сбору икры (рис. 2, А). Примечательным также оказывается следующий факт. Общий вылов кеты всеми предприятиями Долинского района за те годы, когда мы исследовали маркированных производителей, существенно не изменялся. Можно увидеть (рис. 2, Б), что улов в 2017 и 2018 гг., когда к пункту сбора икры комплекса «Найба» совсем не возвращались производители, и улов в 2019 г., когда они вернулись на завод в большом количестве, различался несущественно. Это обстоятельство, хоть и косвенно, также свидетельствует в пользу того, что отсутствие возврата заводской продукции к своим предприятиям не было связано с низкой эффективностью работы заводов.

В завершение представления имеющихся данных отметим два обстоятельства. Представляется неоправданным суммировать данные в попытке сравнить продуктивность двух заводов, поскольку сведения за разные годы оказывались весьма различными. Первоначально Соколовский ЛРЗ выглядел более эффективным по сравнению с Березняковским. При выпуске в 2010 г. соответственно 14,5 млн против 26,9 млн мальков число помеченных рыб среди производителей в 2013 г. составило 367 и 396 шт. В 2018 г. также было больше рыб, маркированных на Соколовском ЛРЗ. Однако в 2015 и 2016 гг. в уловах было относительно больше рыб с метками Березняковского ЛРЗ.

Вторым примечательным обстоятельством является перемещение кеты на завершающем этапе миграции. Как было отмечено ранее, от места общей забойки большая часть маркированной кеты перемещалась в направлении «своего» рыбоводного завода. Но при этом в 2013, 2015 и 2016 гг. из рыб, учтенных у забойки, в направлении Соколовского ЛРЗ перемещалось соответственно 25,8, 31,9 и 40,0 % рыб с меткой Березняковского ЛРЗ. При этом в направлении Березняковского ЛРЗ следовало только 18,7, 5,3 и 10,4 % производителей с меткой Соколовского ЛРЗ.

Обсуждая полученные данные, отметим, что при анализе проблемы дефицита производителей кеты на Березняковском и Соколовском рыбоводных заводах год от года возникало ощущение несоответствия между вложенными усилиями и достигнутым результатом. На обоих предприятиях созданы комфортные температурные условия и нет обстоятельств, препятствующих полноценному выращиванию молоди в соответствии с разработанной биотехникой. Заводы ближе остальных расположены к столице региона (поселок Березняки является административным районом г. Южно-Сахалинск), а следовательно, выращивание молоди постоянно контролировали не только специалисты самих заводов, но и сотрудники управления Сахалинского филиала Главрыбвода. На обоих заводах постоянно проводили как научные, так и опытно-производственные работы, в том числе осваивали практическое применение технологии отолитного маркирования. В связи с максимальной доступностью молодь именно на этих заводах регулярно исследовали в связи с решением самых разных вопросов [Зеленников, Федоров, 2005; Максимович, 2010; Тарасюк, Тарасюк, 2010; и др.]. Однако ни повышенное внимание исследователей, ни выпуск молоди, отвечающей принятому

стандарту, в количестве от 40 млн шт. и более не способствовали формированию здесь промыслового стада.

Для специалистов было очевидно, что причиной является браконьерство, масштаб которого в некоторых районах Сахалинской области оказывался сопоставимым с официальным выловом [Бурдун, 2009]. Применение техники отолитного маркирования позволило получить факты, свидетельствующие в пользу этого вывода. Следует отметить, что наши данные впервые представляются в научной печати, но они попадали в годовые отчеты сахалинского филиала Главрыбвода, в рабочем порядке становились известными заинтересованным лицам и способствовали совершенствованию управления лососевым хозяйством. Тот факт, что скопление кеты в приустьевой зоне в 2014, 2016 и особенно в 2018 гг. было практически целиком представлено продукцией Березняковского и Соколовского заводов, позволил обосновать необходимость эффективной охраны и, как следствие, в 2019 г. обеспечить массовый возврат заводской продукции. В печати этот факт был определен как «возрождение сахалинской кеты» [Есипова, 2019], что явно противоречит фактам. Достаточно сопоставить данные по численности молоди, выпущенной в 2014–2016 гг., и данные по вылову кеты в Долинском районе в 2017–2019 гг. Из года в год цифры изменялись несущественно, а следовательно, отсутствие возврата кеты к рыбоводным заводам в 2017 и 2018 гг. не было связано с низкой выживаемостью заводской молоди.

Заключение

По совокупности полученных данных и высказанных соображений мы можем заключить, что, во-первых, роль отолитного маркирования в управлении лососевым хозяйством заключается в том, что его применение позволяет надежно разделить в общем улове рыб заводского и природного происхождения. Во-вторых, применение этой техники позволяет выявить рыб заводского происхождения на любом расстоянии от самих предприятий.

Эти обстоятельства, в свою очередь, позволили, с одной стороны, установить, что значительная часть стада кеты, осваиваемая промыслом в районе устья Найбы, создается на Березняковском и Соколовском ЛРЗ, а с другой — продемонстрировать, что отсутствие возврата рыбоводной продукции к своим предприятиям не связано с низкой эффективностью их работы. С учетом полученных сведений можно в дальнейшем рассчитать коэффициент возврата кеты данных предприятий. Для этого необходимо, во-первых, определить, на каком расстоянии от устья р. Найба кета с меткой двух федеральных заводов начинает облавливаться ставными неводами. Информация о наличии неопубликованных сведений такого плана имеется [Стеколыщикова и др., 2021]. Во-вторых, по результатам серии анализов установить долю маркированных рыб в промысловых уловах в морском побережье. Попытка определить коэффициент возврата каким-либо иным способом неизбежно приведет к уменьшению его величины при неизвестном нам масштабе этого уменьшения.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность начальнику отдела аквакультуры Сахалино-Курильского территориального управления Федерального агентства по рыболовству С.В. Сидоровой за предоставление данных по вылову кеты в Долинском районе.

The authors are grateful to S.V. Sidorova, the head of aquaculture department of Sakhalin-Kuril Territorial Administration of the Federal Fisheries Agency, for providing the data on annual catch of chum salmon in Dolinsky district.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.
The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Fish from commercial catches only were subjected to biological analyses.

The authors state that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Сначала М.С. Мякишев, а затем А.А. Ворожцова, заведя лабораторией, организовали весь комплекс работ по отолитному маркированию молоди, сбору отолитов и работе с ними; лично занимались сбором и обработкой отолитов; выявляли отолитные метки. Авторы совместно анализировали данные. О.В. Зеленников написал и подготовил статью к печати.

M.S. Miakishev was the first who organized the works on otolith marking of chum juveniles and A.A. Vorozhtsova continued this activity; they both personally collected and processed the otoliths and identified the otolithic marks. All authors analyzed jointly the results of this experiment. O.V. Zelennikov wrote and illustrated the article.

Список литературы

Акиничева Е.Г., Рогатных А.Ю. Опыт мечения лососей на рыбоводных заводах посредством термического маркирования // *Вопр. ихтиол.* — 1996. — Т. 36, № 5. — С. 693–698.

Бугаев А.В., Чистякова А.И., Урава С. Многолетние тенденции распределения и регионального состава заводской молоди горбуши и кеты в период осенних миграций в бассейне Охотского моря // *Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана.* — 2020. — Вып. 57. — С. 67–98. DOI: 10.15853/2072-8212.2020.57.67-98.

Бурдун Н.И. Браконьерство лососевых // *Пищ. пром-сть.* — 2009. — № 4. — С. 78.

Есипова И. Возрождение сахалинской кеты // *Русская рыба.* — 2019. — № 5. — С. 46–50.

Животовский Л.А., Смирнов Б.П. Стратегия воспроизводства тихоокеанских лососей в Сахалинской области // *Вопр. рыб-ва.* — 2018. — Т. 19, № 3. — С. 285–299.

Зеленников О.В., Мякишев М.С., Ворожцова А.А. и др. Сравнительный анализ производителей кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) природного и заводского происхождения, выявленных в общем стаде, по результатам отолитного маркирования // *Вопр. ихтиол.* — 2023. — Т. 63, № 4. — С. 418–425. DOI: 10.31857/S0042875223040318.

Зеленников О.В., Федоров К.Е. Ранний гаметогенез горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* при ее естественном и заводском воспроизводстве на островах Сахалин и Итуруп // *Вопр. ихтиол.* — 2005. — Т. 45, вып. 5. — С. 653–664.

Максимович А.А. Ультраструктура хлоридных клеток жаберного эпителия и ионный состав тела молоди двух видов тихоокеанских лососей во время миграции в море // *Морфология.* — 2010. — Т. 137, № 1. — С. 39–43.

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

Пат. RU 2150827 С1. Способ массового мечения рыб / Б.П. Сафроненков, Е.Г. Акиничева, А.Ю. Рогатных. Заявлено 26.01.99; Опубл. 20.06.2000. Бюл. № 17.

Стеколыщикова М.Ю., Барковская О.А., Батюк Ю.А. Возможности повышения эффективности искусственного воспроизводства кеты *Oncorhynchus keta* в бассейне р. Найба (о. Сахалин) // *Вопр. рыб-ва.* — 2021. — Т. 22, № 4. — С. 182–194. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-182-194.

Тарасюк Е.В., Тарасюк С.Н. Влияние возраста начала кормления на темп роста молоди кеты при ее подращивании на рыбоводном заводе // *Тр. ВНИРО.* — 2010. — Т. 148. — С. 180–193.

Чистякова А.И., Бугаев А.В., Ким О.О. Применение результатов отолитного маркирования для определения доли заводской молоди горбуши и кеты в период осенних миграций в Охотском море в 2014 г. // *Бюл. № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке.* — Владивосток: ТИПРО-центр, 2015. — С. 147–152.

Шубин А.О., Акиничева Е.Г. Происхождение молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) у охотоморских берегов Южного Сахалина // *Вопр. ихтиол.* — 2016. — Т. 56, № 5. — С. 562–570. DOI: 10.7868/S0042875216050143.

Sato S., Takahashi M., Watanabe N. et al. Preliminary records of otolith-marked chum salmon found in the Bering Sea and North Pacific Ocean in 2006 and 2007 // NPAFC. — 2009. — № 5. — P. 99–104.

Urava S., Seki J., Kawana M. et al. Origins of juvenile chum salmon caught in the Okhotsk Sea during the fall of 2000 : NPAFC Doc. — 2003. — № 721. — 12 p.

References

Akinicheva, E.G. and Rogatnykh, A.Yu., Tagging of salmon in fish farms by means of termal marking, *J. Ichthyol.*, 1996, vol. 36, no. 5, pp. 693–698.

Bugaev, A.V., Chistyakova, A.I., and Urava, S., Long-term trends in distribution and regional composition of the catches of hatchery pink and chum salmon during autumn migrations in the basin of the Sea of Okhotsk, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2020, vol. 57, pp. 67–98. doi 10.15853/2072-8212.2020.57.67-98

Burdun, N.I., Poaching salmon, *Pishchevaya Promyshlennost'*, 2009, no. 4, p. 78.

Esipova, I., Revival of Sakhalin chum salmon, *Russkaya ryba*, 2019, no. 5, pp. 46–50.

Zhivotovsky, L.A. and Smirnov, B.P., A strategy of reproduction of Pacific salmon in the Sakhalin district, *Vopr. Rybolov.*, 2018, vol. 19, no. 3, pp. 285–299.

Zelennikov, O.V., Myakishev, M.S., Vorozhtsova, A.A., Martynova, A.S., and Sedunov, P.A., Comparative Analysis of Natural- and Hatchery-Origin Chum Salmon *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) Spawners Identified in Mixed Stock with Otolith Marking, *J. Ichthyol.*, 2023, vol. 63, no. 4, pp. 727–734. doi 10.1134/S0032945223040215

Zelennikov, O.V. and Fedorov, K.E., Early gametogenesis of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* under natural and fish hatchery reproduction in Sakhalin and Iturup islands, *J. Ichthyol.*, 2005, vol. 45, no. 85, pp. 621–632.

Maksimovich, A.A., Study of the mechanisms of imperative stimulus during migration of juvenile anadomatic fishes in the sea, *Morfologiya*, 2010, vol. 137, no. 1, pp. 39–43.

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

Safronenkov, B.P., Akinicheva, E.G., and Rogatnykh, A.Ju., Patent RU 2150827 C1, Fish mass marking method, *Izobret., Polezn. Modeli*, 2000, no. 17.

Stekolshchikova, M.Y., Barkovskaya, O.A., and Batyuk, Y.A., Possibilities of increasing the of artificial reproduction of chum salmon *Oncorhynchus keta* in the Naiba River basin (Sakhalin Island), *Vopr. Rybolov.*, 2021, vol. 22, no. 4, pp. 182–194. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-4-182-194

Tarasyuk, E.V., and Tarasyuk, S.N., Influence of first feeding age on growth rate of juvenile chum salmon in hatcheries, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 148, pp. 180–193.

Chistyakova, A.I., Bugaev, A.V., and Kim, O.O., Application of the results of otolith marking to determine the proportion of hatchery juveniles of pink salmon and chum salmon during autumn migrations in the Sea of Okhotsk in 2014, 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. 147–152.

Shubin, A.O. and Akinicheva, E.G., Origin of juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) in the Sea of Okhotsk coastal waters off South Sakhalin, *J. Ichthyol.*, 2016, vol. 56, no. 5, pp. 728–737. doi 10.1134/S0032945216050131

Sato, S., Takahashi, M., Watanabe, N., Kitatsuji, S., Takasaki, D., Chiba, T., Imai, S., Goda, Y., Katayama, Y., Kagaya, M., Fukuwaka, M., Agler, B.A., and Urava, S., Preliminary records of otolith-marked chum salmon found in the Bering Sea and North Pacific Ocean in 2006 and 2007, *NPAFC Bull.*, 2009, no. 5, pp. 99–104.

Urava, S., Seki, J., Kawana, M., Saito, T., Crane, P.A., Seeb, L.W., Fukuwaka, M., Rogatnykh, A., and Akinicheva, E., Origins of juvenile chum salmon caught in the Okhotsk Sea during the fall of 2000, *NPAFC Doc.*, 2003, no. 721.

Поступила в редакцию 29.09.2023 г.

После доработки 7.11.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

The article was submitted 29.09.2023; approved after reviewing 7.11.2023; accepted for publication 30.11.2023

Научная статья

УДК 639.371:597.556.331.1

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-1020-1039

EDN: VEOLXW



**ВОСПРОИЗВОДСТВО И ТОВАРНОЕ ВЫРАЩИВАНИЕ
КИТАЙСКОГО ОКУНЯ *SINEPERCA CHUATSI*
В УСЛОВИЯХ ТЕПЛОВОДНОГО ХОЗЯЙСТВА**

Е.И. Рачек*

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

Аннотация. В результате проведенных работ в тепловодном хозяйстве на юге Дальневосточного региона впервые в России сформировано маточное стадо китайского окуня и проведены опыты по культивированию его потомства до возраста товарных трехлеток. Для сеголеток использовался комбинированный метод выращивания в бассейнах, тепловодных мальковых прудах и садках. Двухлеток и трехлеток содержали только в садках и кормили живой и неживой малоценной кормовой рыбой. Часть двухлеток пытались приучить к потреблению влажных искусственных гранул. К концу опыта трехлетки китайского окуня двух размерных групп имели массу тела 700–880 г при максимуме 1600 г. Кормовые затраты на приросты двухлеток и трехлеток за вегетационные сезоны варьировали соответственно от 2,7 до 3,9 и от 5,3 до 5,6 кг/кг прироста при выживаемости 98–100 %. В нерестовой кампании 2023 г. впервые использовали двухгодичных производителей китайского окуня массой 0,5–1,1 кг, от которых вырастили сеголеток средней массой 60 г.

Ключевые слова: китайский окунь, садки, бассейны, пруды, производители, нерест, сеголетки, двухлетки, трехлетки, рост, кормовые затраты, выживаемость

Для цитирования: Рачек Е.И. Воспроизводство и товарное выращивание китайского окуня *Siniperca chuatsi* в условиях тепловодного хозяйства // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 1020–1039. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-1020-1039. EDN: VEOLXW.

Original article

**Reproduction and commercial cultivation of chinese perch *Siniperca chuatsi*
in conditions of a warm-water farm**

Evgeniy I. Rachek

Pacific branch of VNIRO (TINRO),

4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

Ph.D., leading researcher, evgeniy.rachek@tinro.ru, ORCID 0009-0007-2985-894X

Abstract. A breeding stock of chinese perch was gotten in a warm-water farm located in the southern Far East of Russia, where the experiment is conducted on growing this species up to three years. Combined method of growing in tanks, warm-water fry ponds and cages

* Рачек Евгений Иванович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, evgeniy.rachek@tinro.ru, ORCID 0009-0007-2985-894X.

was used for growing the fingerlings, but two- and three-year old perches were kept in cages only and fed with live and non-living low-value forage fish. There were attempts to train two-year-old perch to feed on wet artificial pellets. By the end of the experiment, three-year-old chinese perches of two size groups had the body weight of 700–880 g with the maximum of 1600 g. Feed costs for the growth of two- and three-year-old fish in the growing seasons were 2.7–3.9 and 5.3–5.6 kg per 1 kg gain, respectively; their survival was 98–100 %. In 2023, the two-year-old perches weighing 0.5–1.1 kg were used for the first time in spawning and their offspring were raised to an average weight of 60 g.

Keywords: Chinese perch, fish cage, water tank, fry pond, spawner, spawning, fingerling, two-year-old fish, three-year-old fish, growth, feed cost, survival

For citation: Rachek E.I. Reproduction and commercial cultivation of chinese perch *Siniperca chuatsi* in conditions of a warm-water farm, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 1020–1039. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-1020-1039. EDN: VEOLXW.

Введение

Окуневых рыб в нашей стране выращивают в небольших количествах. По данным официальной статистики объемы товарного производства этих видов в рыбоводных хозяйствах России в 2021 г. составили 533 т*. В западных регионах РФ основными объектами культивирования в рыбоводных хозяйствах являются обитающие там же и в природных условиях судак и речной окунь. В р. Амур и на юге Приморья в оз. Ханка в последнее время все чаще встречается интродуцированный судак, который начал приобретать промысловое значение [Шаповалов, 2018]. В этих же районах на северной границе своего ареала обитает китайский окунь-ауха *Siniperca chuatsi* (Basilewsky, 1855), только недавно исключенный из Красных книг РФ и Приморского края. Его считают перспективным объектом для культивирования в прудовых и тепловодных хозяйствах в качестве биологического мелиоратора и товарной деликатесной рыбы, а также для акклиматизации в южных регионах страны [Стребкова и др., 1983; Рачек, 2018].

Китайские рыбоводы начали культивировать этот объект с 1975 г., и к настоящему времени в КНР выращивают 401 тыс. т товарного китайского окуня в прудах, садках и отгороженных участках водоемов [Chen et al., 2010; China Statistical Yearbook, 2022**]. Это больше, чем объем производства всех культивируемых видов рыб в России в 2022 г.

Перспективы акклиматизации китайского окуня в европейской части нашей страны обсуждались еще в начале 1960-х гг. [Ковалик, 1962]. Однако первые рекомендации по его искусственному разведению и выращиванию жизнестойкой молоди были опубликованы лишь через 20 лет. Они были разработаны сотрудниками ВНИРО и Ростовской производственно-акклиматизационной станции Азоврыбвода [Стребкова и др., 1983].

После появления рекомендаций в условиях прудового и тепловодного садкового хозяйств Приморского края несколько раз предпринимались попытки получения потомства окуня от природных и доместичированных производителей. От диких особей получить личинок и вырастить молодь не удалось [Ищенко и др., 2016; Ищенко, Рыбникова, 2017]. Успешно воспроизводить и выращивать этот вид в небольших масштабах на нерегулярной основе начали только после формирования нескольких генераций собственного маточного стада в садках тепловодного хозяйства Лучегорской научно-исследовательской рыбоводной станции (НИРС) ТИНРО на Приморской ГРЭС [Рачек, 2017, 2018].

Для введения этого перспективного вида в аквакультуру России необходима отработка технологий его выращивания на всех этапах жизненного цикла, что является основной целью наших работ. В статье представлены результаты трехлетних экспериментов по культивированию потомства китайского окуня от собственного маточного стада от личинки до товарной рыбы в условиях индустриального тепловодного хозяйства.

* Статистические сведения по рыбной промышленности России. М.: ВНИРО, 2022. 86 с.

** China Statistical Yearbook 2022. URL: <http://www.stats.gov.cn/tjsj/ndsji/2022/indexeh.htm>.

Материалы и методы

Объект исследования — производители, личинки, молодь, сеголетки, двухлетки и трехлетки китайского окуня-аухи *Sineperca chuatsi*. Материалом для исследования служили 52 производителя окуня в возрасте от 10 до 15 лет, 6 молодых двухгодовалых производителей, несколько сотен тысяч икринок и личинок окуня, 5 тыс. экз. молоди, 450 сеголеток, около 180 двухлеток и трехлеток, содержащихся в инкубационных аппаратах, бассейнах, мальковых прудах и садках Лучегорской НИРС, имеющей статус полносистемного тепловодного хозяйства. Станция расположена на территории Приморской ГРЭС на севере Приморского края.

В состав станции входят понтонная линия ЛМ-4 со 120 садками площадью по 10 м² каждый, инкубационно-выростной комплекс (ИВК) с бассейнами, лотками и силосами различных типов и размеров и четыре тепловодных мальковых пруда площадью от 0,2 до 0,7 га [Рачек, 2022].

Экспериментальные исследования проводили в период с 2021 по 2023 г. Перед началом исследований обобщили и проанализировали разрозненные данные по формированию ремонтно-маточного стада (РМС) окуня-аухи и его воспроизводству на Лучегорской НИРС за период с 1997 по 2020 г. [Рачек, 2017, 2018; Валова, Рачек, 2022].

Производители китайского окуня большую часть года находились в садках, где их кормили живой малоценной рыбой разных размеров. Их пересаживали в ИВК только в период нереста, а после него сразу же возвращали обратно. Нерест проходил в небольших бассейнах с круговым током воды со скоростью 10–15 см/с после введения производителям предварительной и разрешающей дозы гормоностимулирующего препарата Нерестин-6 — $0,1 \pm 0,4$ мл/кг. Производители в бассейне нерестились самостоятельно. Отложенную икру сачками собирали со дна, взвешивали, определяли массу отдельных икринок, рассчитывали рабочую и относительную плодовитость самок. Инкубацию проводили в аппаратах ВНИИПРХ с проточностью 7 л/с, перед выклевом определяли долю (%) развивающихся эмбрионов. Личинки поступали в приемные бассейны или лотки, где после перехода на активное питание их подращивали в течение 25–32 сут. До 3–5 раз в день их скармливали личинок сазана *Cyprinus rubrofuscus*, карпа *Cyprinus carpio* и растительных рыб, которых специально получали и выращивали для этой цели. Жизнестойкую молодь массой от 1 до 6 г пересаживали в мальковые пруды, заливка и подпитка которых происходили из водоема-охладителя ГРЭС. В прудах в поликультуре с карповыми рыбами, которых кормили стартовыми комбикормами, сеголеток выращивали в течение 33–44 сут. После отлова из прудов сеголеток сортировали и содержали от 3 до 18 сут в приемных бассейнах ИВК, а затем переводили на постоянное содержание в садки, установленные на понтонной линии в водоподводящем канале Приморской ГРЭС. При формировании РМС небольшую часть молоди из бассейнов сразу же переводили в садки с осетровыми, где присутствовало много мелкой малоценной кормовой рыбы, и выращивали до половой зрелости при плотности посадки 1–2 экз. на садок.

Для нереста, выращивания молоди, сеголеток, двухлеток, трехлеток и производителей использовались искусственные сооружения (табл. 1).

Сеголеток китайского окуня вырастили от личинок, полученных в июле 2021 г. в результате нерестовой кампании производителей в возрасте 10–12 лет. Использовалась комбинированная схема выращивания в бассейнах, тепловодных мальковых прудах и садках [Рачек, 2022]. В 2023 г. в двух прудах вырастили сеголеток от личинок, полученных от молодых, впервые созревших двухгодовалых китайского окуня.

Весной 2022 г. годовиков окуней генерации 2021 г. рассортировали на две размерные группы и рассадили по двум садкам. Один из садков с группой крупных рыб был разделен сетными перегородками на 4 секции для проведения экспериментов по испытанию разных типов кормов (рис. 1).

Таблица 1

Характеристика используемых искусственных сооружений на всех этапах выращивания китайского окуня

Table 1

Characteristics of the constructions used at all stages of chinese perch cultivation

Наименование сооружения	Размеры, м	Площадь, м ²	Объем, м ³
Бассейны для нереста	1,0 × 1,0 × 0,4	1,0	0,35
Инкубационные аппараты ВНИИПРХ	—	—	0,05–0,12
Лотки и бассейны для выращивания молоди	3,6 × 0,7 × 0,65 2,0 × 2,0 × 0,8	2,52 4,0	0,5 1,4
Тепловодные мальковые пруды для сеголеток	30,0 × 73,0	2200 (0,22 га)	2640
Бассейны ИВК для содержания сеголеток из прудов	2,0 × 2,0 × 0,8	4,0	1,6
Садки для содержания производителей, сеголеток, двухлеток и товарной рыбы	2,5 × 4,0 × 1,5	10,0	15,0



Рис. 1. Эксперимент по выращиванию двухлеток китайского окуня: **а** — кормовая рыба; **б** — выпуск кормовой рыбы в секцию садка

Fig. 1. Experiment on growing of two-year-old chinese perch: **a** — forage fish; **b** — forage fish releasing to a section of the cage

В двух секциях производилось кормление живой рыбой массой 1–5 г, в остальных секциях осуществлялся постепенный переход с живой рыбы на неживую, затем резаную, рыбный фарш и, наконец, влажные гранулы на основе рыбного фарша (рис. 2).



Рис. 2. Типы применяемых в эксперименте кормов: **а** — мелкий живой колючий горчак; **б** — резаная востробрюшка; **в** — влажные гранулы

Fig. 2. Types of feed used in the experiment: **a** — small-sized live fish; **b** — cut fish; **v** — wet pellets

Всего за сезон для удовлетворения пищевых потребностей двухлеток использовано 207 кг живой, снулой и резаной рыбы, фарша и гранул.

Осенью произвели повторную сортировку двухлеток [Рачек, 2022]. Перед зимовкой в садок с крупными двухлетками добавили 23 кг живой кормовой рыбы, а в

садок с мелкими двухлетками 10 кг кормовой рыбы. Она была представлена мелким отбракованным амурским сазаном *C. rubrofasciatus* из прудов и колючим горчаком *Acanthorhodeus asmusii*.

Для кормления хищников в 2023 г. использовали живую, снулую или замороженную резаную, а затем дифростированную малоценную рыбу, представленную востробрюшкой *Hemiculter leucisculus* (90 %) и колючим горчаком (10 %). В живом виде этих рыб массой от 3 до 5 г использовали в мае и июне. Затем до середины сентября окуней кормили резаной востробрюшкой, которая имела массу от 20 до 60 г. С 20 сентября вновь перевели хищников на потребление живой рыбы. Им скармливали мелких отбракованных сеголеток амурского сазана и пестрого толстолобика *Aristichthys nobilis* массой 2–7 г из прудов.

В общей сложности в эксперименте с трехлетками использовали 360 кг кормовой рыбы, в том числе 110 кг (30 %) живой и 250 кг (70 %) неживой резаной. Несъеденную живую кормовую рыбу во время контрольных взвешиваний один раз в 30 сут изымали из садков и вычитали из общего количества выпущенной в садки рыбы для питания хищников. Несъеденную резаную рыбу убирали из садков один раз в 5–10 сут и также отнимали ее массу от количества заданной в садки. Предварительно пришлось приучить хищников к потреблению неживой рыбы. Окуней кормили два раза в сутки в утренние и вечерние часы, так как они обладают сумеречным зрением. В связи с тем, что окуни плохо подбирают резаную кормовую рыбу со дна садков, ее вносили тремя порциями с перерывом в 20–30 мин, чтобы хищники могли поймать и заглотить ее в толще воды.

При контрольных взвешиваниях производили отбор мелких отставших в росте особей из садка с крупными рыбами в садок с мелкими и, наоборот, лидеров из садка с мелкими окунями — к крупным. Вследствие этого численность рыб в обоих садках незначительно изменялась.

В период осенних и весенних бонитировок у всех самцов и самок РМС, у 100 % сеголеток, двухлеток и трехлеток индивидуально измеряли длину тела АВ и АД, высоту, толщину и обхват с точностью до 2 мм и взвешивали на электронных весах марки GAS с точностью до 2 г у мелкой рыбы и 50 г у особей массой более 3 кг. Затем рассчитывали упитанность рыб на основе длины АД по Фультону ($P*100/AD^3$) [Правдин, 1966]. Молодь китайского окуня измеряли с точностью до 1 мм и взвешивали на ювелирных весах с точностью до 10 мг. Кроме размерных и весовых показателей, определяли выживаемость рыбы за период зимовки и нагула и кормовые затраты на прирост рыбы за время зимовок и вегетационных периодов. Кормовые затраты на прирост определяли путем деления количества съеденной кормовой рыбы в живом и неживом виде на общий прирост массы тела окуней в садке за исследуемый период.

Полученные данные прошли статистическую и графическую обработку в программах Microsoft Excel и BioStat.

Китайских окуней всех возрастных групп содержали в садках при температуре от 2 °С в зимний период до 30–35 °С в летние месяцы. Общая годовая сумма тепла в различные годы варьировала от 4630 до 4870 градусо-дней. Активная реакция воды рН в садках изменялась по сезонам года в пределах от 7,3 до 7,8, содержание кислорода в воде варьировало от минимального значения 5,3 мг/л летом до 12,4 мг/л зимой.

Результаты и их обсуждение

Формирование и содержание маточных стад

Маточное стадо китайского окуня в настоящее время представлено особями трех основных генераций 2010, 2011 и 2012 гг., ведущих свое происхождение от диких рыб, отловленных в 1997 г. в водоеме-охладителе электростанции и завезенных сеголеток из р. Амур в 2011 г. (рис. 3).

В 2013 г. несколько десятков особей РМС разного пола, возраста и размера, оставшихся после отбраковки, отхода и реализации, разместили в двух отдельных

Рис. 3. Работник хозяйства с самкой китайского окуня массой 5,5 кг

Fig. 3. Farm worker with a female of chinese perch weighing 5.5 kg



садках и начали кормить по поедаемости живой и снулой малоценной рыбой. В 2021 г. лучших производителей в количестве 52 особей рассортировали по полу и разместили по двум типовым садкам, применяя нормированное кормление. В 2022–2023 гг. двух травмированных производителей отбраковали, их осталось 50 экз.

На основе фондовых материалов нам удалось проанализировать массу и прирост массы особей трех основных генераций китайского окуня за годы формирования маточного стада (табл. 2).

Таблица 2
Характеристика трех основных генераций китайского окуня в процессе формирования ремонтно-маточного стада

Table 2
Characteristics for three main year-classes of chinese perch used for formation of the new-spawning and brood stock

Год основания генерации	Возраст особей РМС, годы													
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+
<i>Средняя масса особей РМС, кг</i>														
2010	0,04	0,25	0,45	0,80	1,76	2,80	3,58	4,10	4,77	4,93	5,29	5,67	5,74	5,85
2011	0,02	0,23	0,42	1,25	1,46	2,35	3,00	3,65	4,27	4,63	4,99	5,06	5,32	–
2012	0,05	0,16	0,55	1,15	1,56	2,28	3,41	3,57	3,89	4,31	4,37	4,74	–	–
Итого	0,03	0,21	0,47	1,07	1,89	2,48	3,33	3,77	4,31	4,62	4,88	5,37	5,53	–
<i>Приросты массы, кг</i>														
2010	–	0,21	0,20	0,35	0,96	1,04	0,78	0,52	0,67	0,16	0,36	0,38	0,07	0,11
2011	–	0,21	0,19	0,83	0,21	0,89	0,65	0,65	0,62	0,36	0,36	0,07	0,26	–
2012	–	0,11	0,39	0,60	0,41	0,72	1,13	0,16	0,32	0,42	0,06	0,37	–	–
Итого	–	0,18	0,26	0,59	0,83	0,58	0,85	0,44	0,54	0,32	0,26	0,23	0,17	–

Как видно из приведенных в табл. 2 данных, максимальные годовые приросты особей РМС в пределах 0,83–1,13 кг получены у рыб в возрасте от 3+ до 6+ лет. Затем они начали снижаться и оказались минимальными у средневозрастных и стареющих рыб в возрасте от 11+ до 13+.

Обе зимовки РМС китайского окуня в садках за период наблюдений прошли без отхода. С ноября по май производители продолжали слабо питаться, их общая масса увеличивалась на несколько килограммов (табл. 3).

За 6 зимних месяцев производители потребили около 9–11 % кормовой рыбы от величины своей ихтиомассы на начало зимовки, имея довольно высокие кормовые затраты на уровне 6–8 кг/кг прироста. В теплый сезон года при температур выше 16 °С производители начинали активно питаться, захватывая кормовую рыбу у поверхности

Таблица 3

Результаты кормления производителей китайского окуня в зимний период

Table 3

Results on growing of chinese perch spawners in winter

Общая ихтиомасса производителей, кг		Прирост массы, кг	Кол-во съеденной рыбы, кг	Отношение массы съеденной рыбы к массе производителей, %	Кормовые затраты на прирост, кг/кг
Осень	Весна				
<i>Зимовка 2021/22 г.</i>					
252,3	255,7	3,4	27	10,7	7,9
<i>Зимовка 2022/23 г.</i>					
281,4	285,6	4,2	25	8,8	6,0

и в толще воды. Максимальная активность питания отмечена при температуре воды в садках выше 26–30 °С. Летом наблюдался максимальный индивидуальный прирост массы тела самцов и самок, значительно возрастало количество съеденной рыбы — более 50 % от начальной ихтиомассы окуней. Улучшалась усвояемость кормовой рыбы по сравнению с зимними месяцами, что хорошо заметно на примере вегетационного периода 2022 г.: прирост ихтиомассы 24,3 кг (весной — 255,7 кг, осенью — 280,0 кг); кормовой рыбы съедено 142 кг, потреблено 56 % кормовой рыбы от величины ихтиомассы на начало вегетационного периода; кормовые затраты на прирост — 5,8 кг/кг.

В табл. 4 приведена размерная характеристика производителей китайского окуня осенью 2023 г.

Таблица 4

Размерные показатели производителей китайского окуня из садков в конце вегетационного периода 2023 г.

Table 4

Size indices of the chinese perch spawners grown in cages by the end of growing season in 2023

Пол (кол-во)	Показатель	АВ, см	Высота, см	Толщина, см	Обхват, см	Масса, кг	Кэф. упит.
Самки (24)	M ± m	65,8 ± 0,0	19,7 ± 0,3	11,10 ± 0,18	52,9 ± 0,6	5,86 ± 0,19	2,83 ± 0,07
	Lim	62,2–70,9	18,3–21,6	10,30–11,90	49,9–55,1	4,85–6,55	2,57–3,23
Самцы (26)	M ± m	65,2 ± 1,3	19,1 ± 0,4	10,70 ± 0,32	51,8 ± 1,3	5,47 ± 0,38	2,74 ± 0,05
	Lim	58,2–71,9	17,1–21,6	8,90–12,20	44,5–57,7	3,40–7,50	2,55–2,96

Самки китайского окуня несколько больше самцов по всем размерным параметрам и упитаннее их. Однако распределение самок и самцов китайского окуня по модальным значениям массы тела значительно различается (рис. 4).

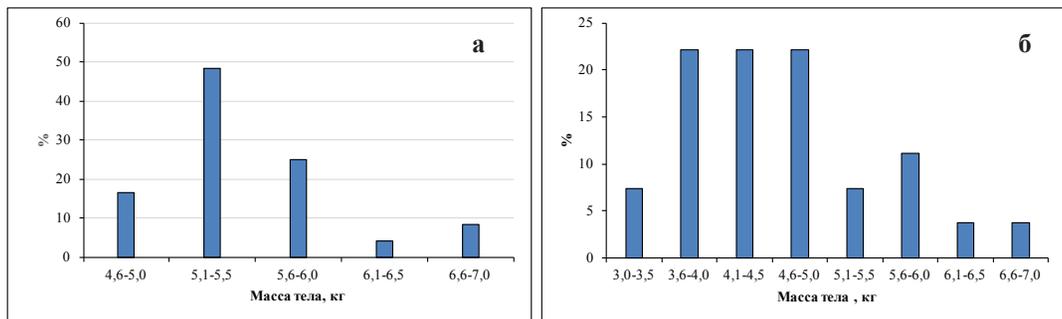


Рис. 4. Распределение производителей китайского окуня по массе тела: **а** — самки; **б** — самцы

Fig. 4. Weight structure of chinese perch spawners: **a** — females; **b** — males

Большинство самок РМС представлено особями массой 5,1–6,0 кг. Большая часть самцов находится в размерных группах 3,6–5,0 кг, разброс самцов по массе тела

гораздо шире, чем у самок. Самцы с близкой массой тела, от 3,6 до 5,0 кг, в основном относятся к одной многочисленной генерации 2011 г.

В проведенных нами опытах, где исследовались пищевые предпочтения хищника, отмечено, что производители китайского окуня при кормлении живым и снулым колочим горчаком и востробрюшкой любого размера в большинстве случаев вначале съедали горчака.

В юго-восточной Азии и южных провинциях Китая теплолюбивый окунь-ауха активно питается весь год и выдерживает температуру выше 30–35 °С. На северной границе ареала в бассейне р. Амур активность питания окуня-аухи резко снижается осенью при уменьшении температуры до 14–15 °С. При снижении температуры до 7 °С в природных условиях он вообще перестает питаться, но при искусственном содержании может потреблять небольшое количество рыбы. В конце апреля, а особенно в мае, окунь начинает очень активно нагуливаться перед нерестом, который обычно проходит порционно в июне и июле [Лишев, 1950; Кучеренко, 1988]. В искусственных условиях тепловодного садкового хозяйства Приморья китайский окунь живет в широком диапазоне температур — от 1,0 °С зимой до 30–35 °С в конце июля и начале августа. Для предотвращения потери массы хищников с ноября по март перед началом зимовки в садки с производителями окуня необходимо выпускать живую кормовую рыбу.

Проведение нерестовых кампаний

По результатам нерестовых кампаний производителей окуня-аухи имеется большой объем фондовых материалов начиная с 1997 г. За период наших последних исследований производители китайского окуня участвовали в нерестовых кампаниях три раза. Данные по размерному составу и продукционным показателям участвующих в нересте производителей приведены в табл. 5.

Таблица 5

Продукционные показатели производителей китайского окуня за период исследований с 1997 по 2023 г.

Table 5

Production indices of chinese perch spawners detected in 1997–2023

Показатель	Масса самок, кг	Масса самцов, кг	Масса набухших икринок, мг	Рабочая плодовитость, тыс. икр.	Относительная плодовитость, тыс. икр./кг	Выход личинок от икры, %
<i>Производители младшего и среднего возраста (20 самок и 24 самца), 1997–2019 гг.</i>						
M ± m	2,80 ± 0,18	2,40 ± 0,23	5,10 ± 0,21	223 ± 27	50,0 ± 4,8	76,0 ± 4,0
Lim	1,70–4,95	0,80–5,10	4,20–5,90	36–559	27–89	43–92
<i>Производители среднего и старшего возраста (2 самки и 4 самца), 2021 г.</i>						
M ± m	5,22 ± 0,38	4,30 ± 0,21	5,70 ± 0,09	365 ± 77	69,5 ± 19,5	86,5 ± 1,5
Lim	4,85–5,60	4,50–5,20	5,60–5,77	280–433	50–89	85–88
<i>Производители среднего и старшего возраста (7 самок и 14 самцов), 2022 г.</i>						
M ± m	5,98 ± 0,25	4,55 ± 0,18	4,60 ± 0,18	317 ± 46	52,1 ± 5,7	75,5 ± 9,0
Lim	5,0–7,0	3,40–5,70	4,20–5,0	171–559	34–80	65–86
<i>Молодые, впервые созревшие производители (2 самки и 4 самца), 2023 г.</i>						
M ± m	0,87 ± 0,12	0,58 ± 0,03	4,11 ± 0,09	68 ± 10	86 ± 16	76,0 ± 6,0
Lim	0,80–1,10	0,55–0,60	4,02–4,20	58–77	70–102	70–82

Возраст самых молодых самок, использованных в нерестовых кампаниях начала 2000-х гг., составлял 4 года при массе 1,7 кг. По мере взросления самок увеличивались их масса и плодовитость. Двухгодовалые самки и самцы, нерест которых провели в 2023 г., имели минимальную массу и рабочую плодовитость, но относительная плодовитость этих рыб была максимальной. Независимо от возраста производителей выход личинок от икры всегда был высоким и оставался на уровне 75–86 %.

В прудовых, садковых и загонных хозяйствах южной и центральной частей КНР с высокими температурами воды для нереста всегда используются только молодые особи

в возрасте 2–3 года массой 1–3 кг, отловленные в природных водоемах или выращенные в искусственных условиях [Liang et al., 2001, 2008]. Таких рыб проще содержать, и им не требуется много корма в виде живой рыбы. В первый год формирования РМС самцы растут быстрее самок, на второй и третий годы самки растут быстрее самцов. В доступной нам литературе мы не нашли данных по выращиванию производителей китайского окуня более старших возрастных групп в любых типах хозяйств.

В тепловодном хозяйстве ТИНРО в последние годы получали половые продукты от крупных стареющих рыб возрастом 10–13 лет. Лишь в 2023 г. впервые получили икру и сперму от двухгодовалых особей, что близко к китайской технологии.

Выращивание сеголеток китайского окуня по комбинированной технологии

Основным препятствием к разведению китайского окуня-аухи является особенность его пищевого поведения на ранних стадиях развития личинок. В этот период личинки окуня, имеющие крупные загнутые внутрь зубы, поедают только личинок других видов рыб подходящего размера, игнорируя различные виды зоопланктона и любые стартовые корма.

В опытах, проведенных нами в 2021 г., личинки китайского окуня приступали к активному питанию на 3–4-е сут после вылупления. Фототаксис личинок был отрицательным. Вылупившиеся личинки концентрировались в основном у стенок бассейна и в затененных местах и поедали личинок сазана, карпа, белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* и белого амура *Stenopharyngodon idella* массой от 1,1 до 1,6 мг. Причем размер жертвы мог превышать размер окуня в полтора-два раза.

При полном голодании в течение нескольких суток у личинок аухи начинал активно проявляться каннибализм. Если корм не поступал, то личинки погибали от голода. При обилии пищи каннибализма не наблюдалось. Однако при массе больше 500 мг в случае недостатка пищи окуни могли напасть на мелкую молодь своего вида. Окуней кормили от 3 до 5 раз в сутки. За 1–2 сут личинка или молодь окуня съедала от 2 до 5 кормовых личинок карповых рыб. Наиболее привлекательными для молоди оказались укрытия из крупных камней и ветви деревьев с листьями, под которыми они предпочитали собираться небольшими косяками.

Личинки и молодь китайского окуня набирали массу очень быстро, вырастая в среднем до 1,7 г за 25 сут. По мере роста молоди увеличивалось их различие в размерах и возрастал отход из-за каннибализма (табл. 6).

Таблица 6

Рост личинок и молоди китайского окуня в бассейнах в 2021 г.

Table 6

Growth of larvae and juveniles of chinese perch in tanks in 2021

Показатель	Продолжительность выращивания, сут		
	10	15	25
Масса рыбы, г	0,095 (0,09–0,10)	0,23 (0,20–0,25)	1,7 (0,5–3,0)
Выживаемость, %	90	70	45
Затраты корма, г/г прироста	1,22	1,35	1,47

Затем молодь подращивали полтора месяца в прудах и примерно такое же время в бассейнах и садках после отлова из прудов (табл. 7, рис. 5).

Навеска сеголеток в прудах превысила 110 г. После перевода в бассейн при температуре 23 °С большинство окуней начали питаться через двое-трое суток после посадки, но интенсивность питания была постоянно низкой. Это связано с высокой плотностью посадки и стрессом, вызванным резкой сменой условий обитания и рыбоводными манипуляциями. В садке плотность посадки была в 9,5 раза ниже, чем в бассейне. Окуни начали активно питаться по всей толще воды практически сразу после перевода из бассейна и продолжали питаться при понижении температуры до 14 °С. Длительность содержания хищников в бассейне и садке была практически одинаковой,

Таблица 7
Результаты культивирования сеголеток китайского окуня в бассейнах, прудах и садках в 2021 г.

Table 7
Results of the chinese perch fingerlings cultivation in tanks, ponds and cages in 2021

Тип сооружения	Длительность этапа, сут	Плотность посадки, шт./м ² (шт./м ³)	Начальная масса рыбы, г	Конечная масса рыбы, г	Средне-штучный прирост, г/%	Выживаемость, %
Бассейн	25	500 (1250)	0,0016	1,7	1,6984/1061	45
Пруды	44	0,205 (0,170)	1,7	111,5	109,8/6459	26
Бассейн	19	58 (143)	111,5	114,1	2,6/2,33	99
Садок	18	23 (15)	114,1	142,0	27,9/24,5	100



Рис. 5. Китайский окунь на разных стадиях развития: а — личинки; б — мальки; в — сеголетки

Fig. 5. Chinese perch at different stages of development: а — larvae; б — fry; в — fingerlings

но их приросты различались многократно. В условиях прямоточного бассейна, несмотря на обилие кормовой рыбы, прирост хищников был минимальным. В садке темп роста сеголеток окуня значительно возрос. Абсолютные и относительные приросты превысили таковые в бассейне более чем в десять раз (табл. 8).

Таблица 8
Размерные показатели сеголеток китайского окуня перед зимовкой

Size indices of chinese perch fingerlings before wintering

Table 8

Показатель	AB, см	AD, см	Высота, см	Толщина, см	Обхват, см	Масса, г
M ± m	20,0 ± 0,5	17,4 ± 0,4	6,2 ± 0,2	2,5 ± 0,1	15,0 ± 0,4	142,0 ± 11,0
Lim	15,6–25,0	13,6–21,5	4,5–8,2	1,7–3,3	11,4–20,6	60,0–290,0
Cv	12,6	12,4	15,0	12,8	15,0	42,0

Выращивание сеголеток окуня из потомства двухгодичных производителей

Первые текущие двухлетние самцы окуня были обнаружены в мае 2023 г. при весенней бонитировке. В начале июля отмечены первые созревшие двухгодичные самки, две из которых с разницей в одну неделю были задействованы в нерестовых кампаниях (табл. 9).

Масса набухших икринок от самок китайского окуня среднего и старшего возраста обычно варьирует в пределах 5,0–5,6 мг [Рачек, 2018]. Мелкая икра от молодых, впервые созревших самок небольшого размера в 2023 г. имела массу около 4 мг. Икра не обладала достаточным запасом питательных веществ и являлась биологически неполноценной, что показали результаты проведенного опыта. Развивающиеся эмбрионы в икринках массой 4,0 мг начали погибать еще в процессе инкубации, а основная часть

Результаты выращивания молоди китайского окуня от нереста двухгодовалых производителей в 2023 г.

Таблица 9

Results on growing of the chinese perch offspring from spawning of two-year-old spawners in 2023

Table 9

Дата и тур нереста	Масса самок (самцов), кг	Масса икры, г	Масса икринки, мг	Рабочая плодовитость самки, тыс. икр.	Оплодотворяемость икринок, %	Выход личинок от икры, %	Выход молоди от икры, % (экз.)
10.07 1	1,1 (0,5; 07)	310	4,0	77	71,2	~ 30	0,03 (18)
17.07 2	0,8 (0,6; 0,6)	248	4,2	59	82,0	~ 60	0,71 (420)

личинок погибла в течение нескольких часов после вылупления из-за постепенной остановки работы сердца. К моменту выпуска в пруды от этого нереста выжило лишь 18 мальков окуня.

Икринки, полученные неделей позже, оказались более зрелыми и полноценными, имели высокую оплодотворяемость, из них вылупилось значительно больше личинок. Основная гибель личинок произошла через несколько суток на этапе перехода на активное питание. Однако выжившей молоди перед посадкой в пруды от потомства самки второго тура нереста оказалось в 24 раза больше, чем от потомства первого тура.

В табл. 10 приведены результаты выращивания сеголеток окуня двух размерных групп, начиная от личинок, перешедших на активное питание.

Характеристика молоди и сеголеток китайского окуня в течение вегетационного периода 2023 г.

Таблица 10

Characteristics of juveniles and fingerlings of chinese perch during the growing season in 2023

Table 10

Дата нереста	Возраст, сут	Масса молоди, г	Возраст, сут	Масса сеголеток, г	Выход, %	Возраст, сут	Масса сеголеток, г	Выход, %
	Бассейны		Пруд № 1			Садки		
10.07	32	$5,6 \pm 0,2^*$ 5,1–6,3	78	$99,0 \pm 4,0$ 80,0–108,0	100	104	$108,0 \pm 4,0$ 88,0–120,0	100
	Бассейны		Пруд № 1			Садки		
17.07			71	$58,0 \pm 1,3$ 12,0–72,0	99	97	$64,0 \pm 0,7$ 14,0–86,0	100
	25	$1,8 \pm 0,1$ 0,9–2,8	Пруд № 2			Садки		
			71	$37,0 \pm 1,3$ 16,0–80,0	24	97	$42,2 \pm 1,0$ 28,0–86,0	100

* Над чертой — $M \pm m$, под чертой — Lim .

Условия и результаты выращивания сеголеток в двух близких по площади прудах различались. В пруду № 1 постоянно работал аэратор, водной растительности в нем не отмечено, наблюдалось постоянное цветение воды. В нем до возраста сеголетки выжили практически все мальки крупных и средних размеров. Пруд № 2 на 75 % зарос водной растительностью, в основном роголистником, который занял всю толщу воды. Растительность использовала все питательные вещества пруда, планктон в нем не развивался, вода была совершенно прозрачной, что привлекало для охоты рыбоядных птиц. Поэтому выживаемость сеголеток китайского окуня оказалась в 4 раза ниже, чем в пруду № 1, а средняя масса сеголеток ниже на 21 г (36 %).

Сеголетки, выращенные в прудах и садках в 2023 г., оказались значительно мельче полученных в 2021 г. (см. табл. 7). Это связано в основном с более поздним проведением нереста двухгодовиков в 2023 г. Так, в 2021 г. молодь сходной навески вывезли в пруды в конце июля, и она находилась там 44 сут, до 9 сентября, при высоких температурах воды. В 2023 г. молодь оказалась в прудах лишь 15 августа и содержалась там на 12 сут меньше на фоне понижающейся температуры, которая очень сильно влияет на темп роста теплолюбивого хищника.

Выращивание двухлеток китайского окуня

Отход сеголеток за период зимовки составил 9 %. В основном это были особи, травмированные при заборе крови осенью 2021 г. (табл. 11).

Таблица 11

Результаты выращивания китайского окуня до возраста двухлеток*

Table 11

Results on growing of chinese perch to the age of two years

Показатель	Сеголетки, октябрь 2021 г.	Годовики после сортировки, май 2022 г.		Двухлетки, октябрь 2022 г.	
		Группа крупных особей	Группа мелких особей	Группа крупных особей	Группа мелких особей
Масса, г	142,0 ± 11,0	148,0 ± 13,0	87,0 ± 9,0	553,0 ± 18,0	327,0 ± 9,0
Lim	40–290	100–290	40–95	510–970	180–485
Cv	42,0	36,6	30,3	19,6	11,0
Прирост, г	–	–	–	405	240
Прирост, %	–	–	–	273	276
Масса кормовой рыбы и комбикорма, кг	–	–	–	121,72	85,50
Прирост, кг	–	–	–	28,10	28,74
Затраты корма, кг/кг прироста	–	–	–	4,33	2,98
Выживаемость, %	–	91,0		98,8	99,1

* По ранее опубликованным данным [Рачек, 2022] с дополнением.

После сортировки в начале мая 2022 г. крупных окуней содержали в типовом садке, разделенном на 4 секции, а мелких особей — в обычном садке площадью 10 м². Группа мелких окуней на протяжении всего вегетационного периода получала в качестве корма только живую малоценную рыбу, крупных окуней в августе дополнительно кормили резаной рыбой и влажным комбикормом. Абсолютный прирост крупных окуней превысил таковой у мелких рыб в 1,7 раза. Однако в относительном выражении прирост особей двух размерных групп был весьма близким. Группа мелких рыб эффективнее использовала корм, их кормовые затраты на прирост оказались ниже, чем у крупноразмерных, на 31 %. Выживаемость мелких рыб была незначительно выше, чем у крупноразмерных особей (рис. 6).

Средняя масса двухлеток составила 425 г при максимуме 970 г. В конце вегетационного периода 82 % двухлеток были представлены особями массой от 300 до 600 г, модальной группой являлись рыбы массой от 400 до 500 г.

Эксперимент по приучению двухлеток к искусственным кормам

Большинство опытов по приучению китайского окуня различных возрастных групп к искусственным кормам, проведенных в течение нескольких десятилетий учеными различных стран, закончились неудачей. Специалисты установили, что пищевое поведение китайского окуня обусловлено генетически. Он обладает сумеречным зрением, сетчатка его глаз реагирует только на движущиеся объекты, а вкусовые рецепторы распознают добычу чаще всего только после ее попадания в рот [Shi et al., 2021; He et al., 2021].

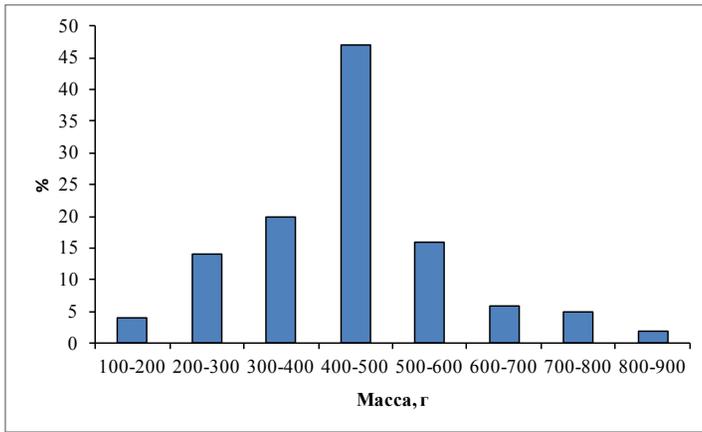


Рис. 6. Распределение двухлеток китайского окуня по массе тела [Рачек, 2022]
 Fig. 6. Weight structure of two-year-old chinese perch [Rachek, 2022]

Однако все же имеются отдельные работы, описывающие успешные эксперименты постепенного приучения годовиков аухи к искусственным влажным кормам типа орегонских гранул и состав этих кормосмесей [Liang et al., 1998, 2001, 2008]. Одной из задач нашего исследования являлось проведение опытов по приучению китайского окуня к искусственным кормам или к массовым видам неживой аборигенной кормовой рыбы.

Опыты по постепенному приучению двухлеток китайского окуня к кормлению влажными гранулами на основе рыбного фарша провели в августе 2022 г. Кормление происходило в утренние и вечерние часы в связи с особенностями зрения окуня (табл. 12, 13).

Таблица 12

Кормление двухлеток китайского окуня в эксперименте по приучению к искусственным кормам (1–17 августа 2022 г.)

Table 12

Feeding of two-year-old chinese perch in the experiment on their training to artificial feeds (August 1–17, 2022)

Показатель	Номера садков и их секций		
	30 (1–2)	30 (3–4)	32
Типы живых и искусственных кормов	Мелкий живой горчак 1,5–5,0 г, снулый, резаный горчак, фарш из востробрюшки, влажные гранулы	Мелкий живой горчак 1,5–5,0 г	Мелкий живой горчак 1,5–5,0 г
Общее количество всех типов кормов, г	12400	12800	16000

Абсолютные приросты в опытных секциях с различными типами неживых и искусственных кормов оказались в 1,5–2,1 раза ниже, чем при кормлении живой рыбой в контроле. Затраты кормов на прирост, напротив, превысили таковые в контрольных секциях и садке в 1,5–2,7 раза. Значительное количество влажных гранул (26–30 %) в опытных садках оказалось несъеденным. Наибольший относительный прирост и наименьшие затраты корма отмечены в садке № 32 с группой мелких двухлеток.

В табл. 14 приведены визуальные оценки упитанности окуней в конце опыта, как принято в работах китайских ученых [Liang et al., 2001].

Анализируя данные табл. 14, отметим, что более 50 % рыб, которых пытались перевести на искусственные корма, к концу опыта голодали. Они поедали снулую и резаную рыбу, но большинство не смогло перейти на потребление фарша и влажных гранул. В то же время 94 % особей, которым предлагали только живую малоценную рыбу, имели высокую или среднюю упитанность.

Таблица 13

Результаты эксперимента по приучению двухлеток китайского окуня к искусственным кормам (1–17 августа 2022 г.)

Table 13

Results of the experiment on training of two-year-old chinese perch to feed with artificial feeds (August 1–17, 2022)

Показатель	Номера садков и их секций		
	30 (1–2)	30 (3–4)	32
Количество рыбы, в начале/конце эксперимента, шт.	34/34	34/34	111/111
Начальная масса рыбы, г	289	274	137
Конечная масса рыбы, г	355 ± 22	411 ± 26	240 ± 18
Пределы колебания массы, г	180–596	246–702	150–422
Прирост, г	66	137	103
Прирост, %	22,8	50,0	75,2
Общая начальная ихтиомасса, г	9736	9299	15207
Общая конечная ихтиомасса, г	12087	13974	26640
Прирост ихтиомассы, г	2351	4675	11433
Количество кормов за период опыта за вычетом несъеденных рыбы и гранул, г	8931	10700	15900
Затраты кормов на прирост, кг/кг	3,8	2,3	1,4

Таблица 14

Оценка упитанности двухлеток китайского окуня, выращенных в опыте и контроле, %

Table 14

Fatness of two-year-old chinese perch grown in the experimental and control conditions, %

Оценка упитанности	Опыт (секции 1–2)	Контроль (секции 3–4)
Хорошо упитанные	3	38
Средней упитанности	44	56
Истощенные с впалым брюхом	53	6
Итого	100	100

В результате проведенных исследований выявлено, что китайский окунь в возрасте двухлеток в искусственных условиях содержания предпочитает питаться только живой рыбой и плохо потребляет влажные гранулированные корма. Для его приучения к искусственным влажным диетам необходима специальная длительная методика.

Зимовка двухлеток и выращивание товарных трехлеток китайского окуня

За период зимовки с конца октября 2022 г. по начало мая 2023 г. произошло снижение массы двухлеток в диапазоне от 3 до 7 %, причем более существенным оно было в группе крупных особей (табл. 15).

За период зимовки крупные двухлетки использовали в пищу 3,4 кг кормовой рыбы (14,8 % от посадки), или 6,4 % от осенней ихтиомассы окуней в садке. Мелкие особи использовали для питания 4,0 кг рыбы (40,0 % от посадки), или 14,8 % от ихтиомассы окуней.

Можно констатировать, что при зимовке в воде температурой 1–12 °С теплолюбивые хищники питались очень слабо, причем мелкие особи более активно. Однако потребление ограниченного количества пищи при низких температурах не могло компенсировать им потерю массы.

Для восстановления массы до предыдущих осенних значений окуням потребовалось около 25 сут в течение мая 2023 г. при возрастании температуры с 12 до 20 °С. Активность питания хищников значительно повысилась при переходе температуры через 16 °С.

При дальнейшем выращивании трехлеток в течение вегетационного периода по мере повышения температуры активность питания окуней постоянно возрастала, нормы кормления увеличивались. Максимальные приросты окуней получены в июле и августе при температуре воды в диапазоне 26–29 °С (рис. 7).

Результаты зимовки двухлеток и выращивания трехлеток китайского окуня
в садках тепловодного хозяйства

Table 15

Results on wintering of two-year-old chinese perch and growing of three-year-old chinese perch
in cages of a warm-water farm

Показатель	Двухлетки, октябрь 2022 г.		Двухлетки, май 2023 г.		Трехлетки, октябрь 2023 г.	
	Крупные	Мелкие	Крупные	Мелкие	Крупные	Мелкие
Кол-во рыбы, экз.	96	83	92	85	89	87
Масса, г	553 ± 16	327 ± 19	515 ± 15	318 ± 17	878 ± 25	697 ± 19
Lim	300–930	172–576	290–890	160–525	528–1610	264–1076
Cv	24,3	29,4	25,4	31,6	26,7	25,5
Прирост, г	387	268	–38	–9	363	379
Прирост, %	261	308	–6,9	–2,8	70	119
Заграты корма, кг/кг прироста	3,9	2,7	–	–	5,6	5,3
Выживаемость, %	98,9		98,0		98,9	

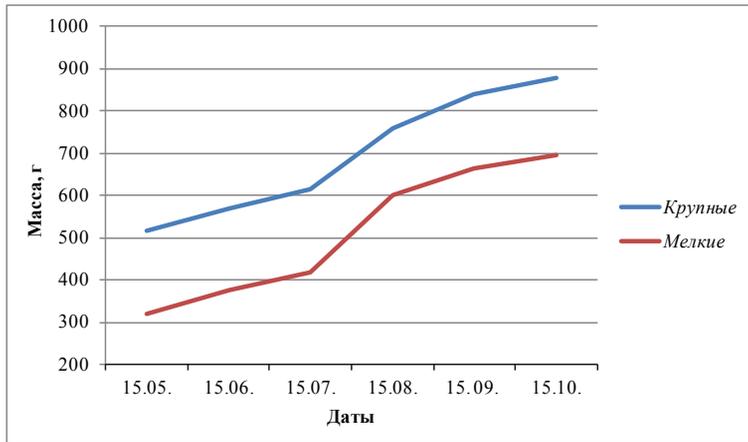


Рис. 7. Динамика роста трехлеток китайского окуня в садках в 2023 г.

Fig. 7. Growth dynamics for three-year-old chinese perch grown in cages in 2023

В сентябре при снижении температуры воды приросты особей крупных и мелких размеров начали уменьшаться. Еще более уменьшился темп роста в октябре. К середине октября средняя масса мелких трехлеток составила около 700 г, а крупных — около 900 г при максимуме 1610 г (табл. 15, рис. 8).



Рис. 8. Бонитировка крупных трехлеток китайского окуня

Fig. 8. Bonitation of large-sized three-year-old chinese perch

Абсолютные приросты обеих групп рыб за период опыта различались незначительно, составив около 360–380 г. За 5,5 мес. выращивания в садках абсолютный прирост группы мелких окуней превысил таковой у группы крупных особей всего на 16 г, или 4,4 %. Относительный прирост группы мелких особей приближался к 120 %, в то время как у крупных особей это значение было в 1,7 раза ниже. Если же брать приросты отдельных самых мелких и наиболее крупных окуней начальной массой 160 и 890 г, то они варьировали в пределах 76–104 %.

В табл. 16 и на рис. 9 приведены обобщенные данные по размерным показателям трехлеток во время осенней бонитировки.

Таблица 16

Размерные показатели трехлеток китайского окуня

Table 16

Size indices for three-year-old chinese perch

Показатель	AB, см	AD, см	Высота, см	Толщина, см	Обхват, см	Масса, г
$M \pm m$	$35,9 \pm 0,3$	$31,7 \pm 0,2$	$9,80 \pm 0,08$	$5,20 \pm 0,04$	$26,5 \pm 0,2$	788 ± 17
Lim	26,3–44	22,9–39,5	6,90–13,20	3,80–7,0	18,3–35,4	264–1610
Cv	9,1	9,4	10,50	11,0	10,2	28,8

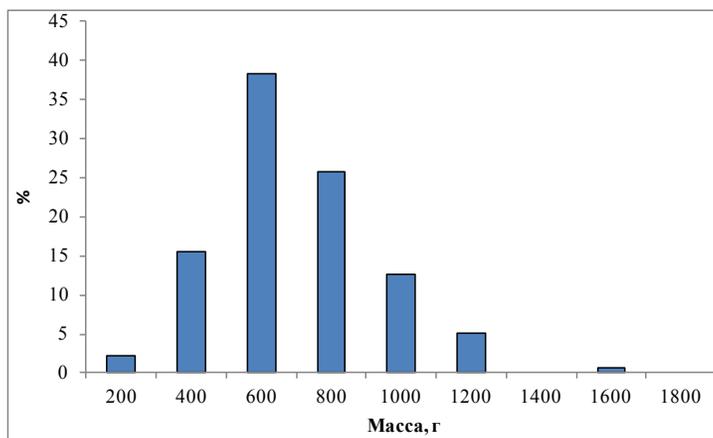


Рис. 9. Распределение трехлеток китайского окуня по массе тела

Fig. 9. Weight structure of three-year-old chinese perch

В классической работе Г.В. Никольского [1956] приводятся сведения о том, что рост китайского окуня на разных участках р. Амур и в оз. Ханка практически одинаков. Трехгодовалые рыбы имеют длину от кончика рыла до конца чешуйного покрова около 25 см, что соответствует массе 400–450 г. Китайские ученые отмечают, что окунь-ауха имеет высокий темп роста, который зависит от количества корма, температуры и плотности посадки. В прудах южной китайской провинции Гуандун при нормированном кормлении живой рыбой окунь может достигать 50–100 г в течение первого года жизни с мая по декабрь, массы 500 г на второй год и 1,0–1,5 кг на третий год. В экспериментах по опытному и промышленному выращиванию окуня в садках, установленных на озерах и водохранилищах юго-восточной китайской провинции Хубэй, двухлетки китайского окуня вырастали за 4 мес. со 170 до 470–560 г при кормлении резаной и живой рыбой. Сеголетки массой 52 г за 8 мес. вырастали до 705–755 г. В Китае для товарных окуней в садковых хозяйствах стандартной является навеска 500–750 г [Liang et al., 2001; Kuanhong, 2006*].

* Kuanhong M. *Siniperca chuatsi*. Cultured Aquatic Species Information Programme. Fisheries and Aquaculture Division. Rome: FAO, 2006. https://www.fao.org/fishery/en/culturedspecies/siniperca_chuatsi/en.

Таким образом, темп роста трехлеток в искусственных условиях тепловодного хозяйства значительно превышает таковой в природных условиях бассейна р. Амур и близок к темпу роста в рыбоводных хозяйствах КНР.

По сравнению с двухлетками, которые получали только живую кормовую рыбу, кормовые затраты на прирост трехлетних особей, где поочередно использовалась живая и неживая рыба и требовалось время на приучение к новому типу корма, оказались значительно выше — на 43 % у крупных окуней и 96 % у мелких. Трехлетние мелкие особи незначительно лучше утилизировали кормовую рыбу в сравнении с крупными, их кормовые затраты на прирост оказались ниже на 5,7 %. В период высоких температур в августе 2023 г. кормовые затраты на прирост обеих групп рыбы снижались до 2,1–3,7 кг/кг прироста.

За год эксперимента с октября 2002 по октябрь 2023 г. погибли 3 особи из группы крупных рыб, все они были травмированы шипами своих сородичей при сортировках, пересадках и взвешиваниях.

В возрасте двухгодовиков в июле 2023 г. часть особей массой 600–1100 г достигли половой зрелости и были использованы в нерестовой кампании

Заключение

В результате многолетних работ в тепловодном садковом хозяйстве ТИПРО сформировано маточное стадо китайского окуня в возрасте 10–13 лет и начато формирование новой генерации РМС трехлетнего возраста. Производители созревают после однократного или двукратного инъектирования российским гормоностимулирующим препаратом Нерестин-6 и самостоятельно откладывают икру в небольших нерестовых бассейнах с круговым током воды. Для инкубации икры окуня с успехом применяются аппараты ВНИИПРХ объемом 50 и 120 л. Выход личинок составляет от 75 до 86 %, они переходят на активное питание через трое-четверо суток выдерживания. Личинки и молодь питаются только живыми личинками и молодью карповых рыб, которых необходимо получать и подрачивать для этой цели. Они не потребляют зоопланктон и искусственные стартовые корма.

Для получения сеголеток китайского окуня используется комбинированный метод выращивания в бассейнах, затем в тепловодных мальковых прудах и садках. За 25 сут выращивания в бассейнах молодь вырастает в среднем до 1,7 г. Затем ее пересаживают в пруды, где выращивают в поликультуре с несколькими видами карповых рыб, которые служат кормом для хищников. Сеголетки от раннего нереста вырастают в прудах до 110 г, а затем в садках до 140 г. Сеголетки от позднего нереста молодых производителей вырастают в прудах до 40–60 г, после этого в садках увеличивают свою массу незначительно, что связано с низкой температурой воды.

Двухлетки при кормлении мелкой живой малоценной рыбой вырастают до 425 г при вариабельности массы от 180 до 970 г, 82 % из них представлены особями массой от 300 до 600 г. Модальной группой являются рыбы массой от 400 до 500 г. Затраты корма за летний сезон в виде мелкой живой рыбы варьируют от 3,0 до 4,3 кг/кг прироста, мелкие особи усваивают рыбу лучше крупных. Выживаемость двухлеток составляет около 99 %.

Попытка приучения двухлеток к искусственным влажным кормам посредством постепенного перехода с живой рыбы на неживую, резаную, в виде фарша, а затем гранул успеха не имела. Прирост таких двухлеток был значительно ниже, чем при потреблении только живой рыбы, кормовые затраты на прирост намного выше, многие рыбы были исхудавшими, около 30 % гранулированного корма оставалось нетронутым.

Выявлено, что, несмотря на наличие кормовой рыбы в садках, зимующие двухлетки китайского окуня при низких температурах воды теряют от 3 до 7 % массы, причем значительно большее снижение массы в абсолютном и относительном выражении наблюдается у группы крупных рыб. Для восстановления массы до предыдущих осенних значений китайским окуням требуется около 25 сут.

В результате проведенных исследований подтверждена возможность созревания производителей китайского окуня в садках тепловодного хозяйства, получения от них качественного потомства и его выращивания до товарной массы. При использовании в качестве корма живой и неживой рыбы трехлетки окуня вырастают до 700–900 г при максимуме 1600 г. Кормовые затраты при культивировании трехлеток составляют от 5,3 до 5,6 кг/кг прироста. Активность питания теплолюбивых хищников значительно возрастает при достижении температуры 16 °С и становится максимальной при температурах выше 26 °С. В этот же период отмечена лучшая усвояемость корма.

Выживаемость трехлетних окуней в течение эксперимента была постоянно высокой и составляла от 99 до 100 %. Отход происходил только за счет травмирования окуней острыми шипами плавников и жаберных крышек при рыбоводных операциях.

Доказано, что в условиях тепловодного хозяйства часть особей китайского окуня созревает в возрасте двухгодовиков. В связи с тем что китайский окунь не размножается в стоячей воде, его можно рекомендовать в основном в качестве хищника — биологического мелиоратора в прудах с большим количеством мелких малоценных рыб. Наибольший эффект и высокий темп роста будут наблюдаться в южных регионах России с жарким климатом и в водоемах-охладителях.

Товарное выращивание окуней можно осуществлять только в районах массового обилия мелкой малоценной рыбы и возможности ее отлова в больших количествах. Кормовую рыбу также можно замораживать впрок в других регионах, как это практикуется в Китае, и использовать ее в дальнейшем по мере надобности после дифростирования.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарен рецензентам за ценные замечания, которые были учтены при подготовке статьи к печати.

The author is grateful to the reviewers for their valuable comments, which were taken into account when preparing the article for publication.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена в рамках бюджетного финансирования.

The study had budget funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

All applicable international, national and/or institutional guidelines for the care and use of animals have been followed. The author declares that there is no conflict of interest.

Список литературы

Валова В.Н., Рачек Е.И. Рыбоводно-биологическая и физиологическая характеристики производителей и потомства китайского окуня-аухи (*Siniperca chuatsi*, Basilewsky) из тепловодного хозяйства Приморья // Научное обозрение. Фундаментальные и прикладные исследования. — 2022. — № 1. URL: <https://scientificreview.ru/ru/article/view?id=98>.

Ищенко А.Н., Павлов С.Д., Рыбникова И.Г. Опыт выращивания китайского окуня в Южном Приморье // Вестн. КрасГАУ. — 2016. — № 3(114). — С. 145–150.

Ищенко А.Н., Рыбникова И.Г. Особенности выращивания окуня-аухи в Южном Приморье // Науч. тр. Дальрыбвтуза. — 2017. — Т. 40. — С. 9–12.

Ковалик Т.Л. О целесообразности акклиматизации китайского окуня и верхогляда в водоемах европейской части СССР // Рыб. хоз-во. — 1962. — № 2. — С. 19–23.

Кучеренко С.П. Рыбы у себя дома : моногр. — Хабаровск : Кн. изд-во, 1988. — 352 с.

Лишев М.Н. Питание и пищевые отношения хищных рыб бассейна Амура // Тр. Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. — М. : МОИП, 1950. — Т. 1. — С. 19–146.

- Никольский Г.В.** Рыбы бассейна Амура : моногр. — М. : АН СССР, 1956. — 551 с.
- Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) : моногр. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищепромиздат, 1966. — 375 с.
- Рачек Е.И.** Культивирование ценных видов рыб амурского комплекса в условиях полносистемного тепловодного хозяйства // Рыбоводство и рыбное хозяйство. — 2018. — № 5(148). — С. 32–40.
- Рачек Е.И.** Разведение китайского окуня (*Siniperca chuatsi*) в условиях полносистемного тепловодного хозяйства // Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры : сб. науч. тр. — Астрахань : ИП Сорокин Роман Васильевич, 2022. — Т. 93. — С. 57–68.
- Рачек Е.И.** Расширение спектра объектов аквакультуры России за счет ценных видов рыб амурского комплекса // Аквакультура: мировой опыт и российские разработки : мат-лы всерос. науч. конф. — Ростов н/Д : ЮНЦ РАН, 2017. — С. 371–373.
- Стребкова Т.П., Шабалина В.А., Бибиков В.М.** Рекомендации по искусственному разведению китайского окуня-аухи. — М. : ВНИРО, 1983. — 13 с.
- Шаповалов М.Е.** Результаты интродукции судака *Sander lucioperca* в озеро Ханка // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 192. — С. 47–63. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-192-47-63.
- Chen J., Guang C., Xu H. et al.** Обзор садковой и загонной аквакультуры: Китай // Садковая аквакультура — Региональные обзоры и всемирное обозрение. Технический доклад ФАО по рыбному хозяйству / под ред. В.М. Halwart, D. Soto, J.R. Arthur. — Рим : ФАО, 2010. — № 498. — С. 55–71.
- He Sh., You Ju.J., Liang X.F. et al.** Transcriptome sequencing and metabolome analysis of food habits domestication from live prey fish to artificial diets in mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) // BMC Genomics. — 2021. — Vol. 22, № 1. — P. 1–12. DOI: 10.1186/s12864-021-07403-w.
- Liang X.F., Liu J.K., Huang B.Y.** The role of sense organs in the feeding behaviour of Chinese perch // J. Fish Biol. — 1998. — № 52. — P. 1058–1067. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1998.tb00603.x.
- Liang X.F., Lin X., Li S., Liu J.K.** Impact of environmental and innate factors on the food habit of Chinese perch *Siniperca chuatsi* (Basilewsky) (Percichthyidae) // Aquacult. Res. — 2008. — Vol. 39, Iss. 2. — P. 150–157. DOI: 10.1111/j.1365-2109.2007.01870.x.
- Liang X.F., Oku H., Ogata H.Y. et al.** Weaning Chinese perch *Siniperca chuatsi* (Basilewsky) onto artificial diets based upon its specific sensory modality in feeding // Aquacult. Res. — 2001. — Vol. 32, Iss. s1. — P. 76–82. DOI: 10.1046/j.1355-557x.2001.00006.x.
- Rachek E.I.** Cultivation of fingerlings of Chinese mandarin fish *Siniperca chuatsi* in a warm-water farm of the Russian Far East // Scientific research of the SCO countries: synergy and integration : Proc. Intern. conf. Part 2. — Beijing : Infiniti, 2022. — P. 8–17.
- Shi L., Li J., Liang X.F., He S. et al.** Memory regulation in feeding habit transformation to dead prey fish of Chinese perch (*Siniperca chuatsi*) // Fish Physiology and Biochemistry. — 2021. — Vol. 7. — P. 1893–1907. DOI: 10.1007/s10695-021-01001-z.

References

- Valova, V.N., and Rachek, E.I.,** Fishery-biological and related characteristics of the spawners and offspring of Chinese perch (*Siniperca chuatsi*, Basilewsky) from the warm-water fishery of Primorye, *Nauchnoye obozreniye. Fundamental'nyye i prikladnyye issledovaniya*, 2022, no. 1, URL: <https://scientificreview.ru/ru/article/view?id=98>.
- Ishchenko, A.N., Pavlov, S.D., and Rybnikova, I.G.,** The experience of growing Chinese perch in southern Primorye, *Vestn. Krasnoyars. gos. agrar. univer.*, 2016, no. 3(114), pp. 145–150.
- Ishchenko, A.N. and Rybnikova, I.G.,** Peculiarity of growing Chinese perch in southern Primorye, *Nauchn. Tr. Dal'rybvuzza*, 2017, vol. 40, pp. 9–12.
- Kovalik, T.L.,** On the expediency of acclimatization of Chinese perch and surffish in water bodies of the European part of the USSR, *Rybn. Khoz.*, 1962, no. 2, pp. 19–23.
- Kucherenko, S.P.,** *Ryby u sebya doma* (Pisces at home), Khabarovsk: Knizhnoye izdatel'stvo, 1988.
- Lishev, M.N.,** Nutrition and feeding relationships of predatory fish of the Amur basin, *Tr. Amurskoy ikhtologicheskoy ekspeditsii 1945–1949 gg.*, Moscow: Mosk. O-vo Ispyt. Prir., 1950, vol. 1, pp. 19–146.
- Nikolsky, G.V.,** *Ryby bassejna Amura* (Amur basin fish), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1956.
- Pravdin, I.F.,** *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh)* (Guide to the Study of Fish (Mainly Freshwater)), 4th ed., Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.
- Rachek, E.I.,** Cultivation of valued fish species of the Amur complex in the conditions of a full-system warm-water farm, *Rybovodstvo i rybnoye khozyaystvo*, 2018, no. 5(148), pp. 32–40.

Rachek, E.I., Breeding of Chinese perch (*Siniperca chuatsi*) under the conditions of a full-system warm-water farm, in *Sb. nauch. tr. "Aktual'nyye voprosy presnovodnoy akvakul'tury"* (Collect. Sci. Works "Current issues in freshwater aquaculture"), Astrakhan': IP Sorokin Roman Vasil'yevich, 2022, vol. 93, pp. 57–68.

Rachek, E.I., Expanding the impact on Russian aquaculture facilities due to suburban fish species of the Amur complex, in *Mater. Vseross. nauchn. konf. "Akvakul'tura: mirovoy opyt i rossiyskiye razrabotki"* (Proc. All-Russ. Sci. Conf. "Aquaculture: world experience and Russian developments"), Rostov-on-Don: Yuzhn. Nauchn. Tsentr, Ross. Akad. Nauk, 2017, pp. 371–373.

Strebkova, T.P., Shabalina, V.A., and Bibikov, V.M., *Rekomendatsii po iskusstvennomu razvedeniyu kitayskogo okunya-akukhi* (Recommendations for artificial breeding of Chinese perch), Moscow: VNIRO, 1983.

Shapovalov, M.E., Results of pike perch *Sander lucioperca* introduction in Lake Khanka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 192, pp. 47–63. doi 10.26428/1606-9919-2017-192-47-63

Chen, J., Guang, C., Xu, H., Chen, Z., Xu, P., Yan, X., Wang, Y. and Liu, J., Cage and Pen Aquaculture Review: China, *Sadkovaya akvakul'tura — Regional'nyye obzory i vseмирnoye obozreniye. Tekhnicheskiiy doklad FAO po rybnomu khozyaystvu*, Halwart, B.M., Soto, D., and Arthur, J.R., eds., Rome: FAO, 2010, no. 498.

He, Sh., You, Ju.J., Liang, X.F., Zhang, Z.L., and Zhang, Y.P., Transcriptome sequencing and metabolome analysis of food habits domestication from live prey fish to artificial diets in mandarin fish (*Siniperca chuatsi*), *BMC Genomics*, 2021, vol. 22, no. 1, pp. 1–12. doi 10.1186/s12864-021-07403-w

Liang, X.F., Liu, J.K., and Huang, B.Y., The role of sense organs in the feeding behaviour of Chinese perch, *J. Fish Biol.*, 1998, no. 52, pp. 1058–1067. doi 10.1111/j.1095-8649.1998.tb00603.x

Liang, X.F., Lin, X., Li, S., and Liu, J.K., Impact of environmental and innate factors on the food habit of Chinese perch *Siniperca chuatsi* (Basilewsky) (Percichthyidae), *Aquacult. Res.*, 2008, vol. 39, no. 2, pp. 150–157. doi 10.1111/j.1365-2109.2007.01870.x

Liang, X.F., Oku, H., Ogata, H.Y., Liu, J., and He, X., Weaning Chinese perch *Siniperca chuatsi* (Basilewsky) onto artificial diets based upon its specific sensory modality in feeding, *Aquacult. Res.*, 2001, vol. 32, no. s1, pp. 76–82. doi 10.1046/j.1355-557x.2001.00006.x

Rachek, E.I., Cultivation of fingerlings of Chinese mandarin fish *Siniperca chuatsi* in a warm-water farm of the Russian Far East, in *Proc. Intern. conf. "Scientific research of the SCO countries: synergy and integration"*, Beijing: Infiniti, 2022, pp. 8–17.

Shi, L., Li, J., Liang, X.F., He, S., Dou, Y., Peng, J., Cai, W., and Liang, H., Memory regulation in feeding habit transformation to dead prey fish of Chinese perch (*Siniperca chuatsi*), *Fish Physiology and Biochemistry*, 2021, vol. 7, pp. 1893–1907. doi 10.1007/s10695-021-01001-z

Statisticheskiye svedeniya po rybnoy promyshlennosti Rossii (Statistical information on the fishing industry in Russia), Moscow: VNIRO, 2022.

China Statistical Yearbook 2022. <http://www.stats.gov.cn/tjsj/ndsj/2022/indexeh.htm>. Cited November 14, 2023.

Kuanhong, M., *Siniperca chuatsi*. Cultured Aquatic Species Information Programme. Fisheries and Aquaculture Division, Rome: FAO, 2006. https://www.fao.org/fishery/en/culturedspecies/siniperca_chuatsi/en. Cited January 12, 2021.

Поступила в редакцию 7.11.2023 г.

После доработки 27.11.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

The article was submitted 7.11.2023; approved after reviewing 27.11.2023; accepted for publication 30.11.2023

Редакционная коллегия и редакция журнала «Известия ТИНРО» выражают признательность и благодарность рецензентам, которые в 2023 г. помогли отобрать лучшие рукописи для публикации. Мы ценим эту поддержку и надеемся на дальнейшее сотрудничество.

С нами работали:

Акулин Валерий Николаевич, канд. биол. наук, ТИНРО

Архипов Александр Геральдович, д-р биол. наук, АтлантНИРО

Астафьев Сергей Эдуардович, канд. техн. наук, ВНИРО

Бакай Юрий Иванович, д-р биол. наук, ПИНРО

Барабанщиков Евгений Иванович, канд. биол. наук, ТИНРО

Басюк Евгений Олегович, ТИНРО

Баштовой Александр Николаевич, канд. техн. наук, ТИНРО

Бойцова Татьяна Марьяновна, д-р техн. наук, Дальрыбвтуз

Болтнев Александр Иванович, д-р биол. наук, ВНИРО

Бредихина Ольга Валентиновна, д-р техн. наук, ВНИРО

Бугаев Александр Викторович, д-р биол. наук, КамчатНИРО

Булатов Олег Аркадьевич, д-р биол. наук, ВНИРО

Бусарова Олеся Юрьевна, канд. биол. наук, Дальрыбвтуз

Буяновский Алексей Ильич, д-р биол. наук, ВНИРО

Валова Вера Николаевна, канд. биол. наук, ТИНРО

Варкентин Александр Иванович, канд. биол. наук, КамчатНИРО

Васильев Дмитрий Александрович, д-р техн. наук, ВНИРО

Волвенко Игорь Валентинович, д-р биол. наук, ТИНРО

Волков Анатолий Федорович, д-р биол. наук, ТИНРО

Галанин Дмитрий Александрович, канд. биол. наук, СахНИРО

Глубоков Александр Иванович, д-р биол. наук, ВНИРО

Городовская Софья Борисовна, канд. биол. наук, КамчатНИРО

Датский Андрей Валерьевич, канд. биол. наук, ВНИРО

Дуленина Полина Александровна, канд. биол. наук, ХабаровскНИРО

Дулупова Елена Петровна, д-р биол. наук, ТИНРО

Дуркина Валентина Борисовна, канд. биол. наук, ННЦМБ ДВО РАН

Евсеева Наталья Викторовна, канд. биол. наук, ВНИРО

Жигин Алексей Васильевич, д-р с-х. наук, ВНИРО

Жукова Кристина Алексеевна, канд. биол. наук, МГУ им. Ломоносова, Университет

МГУ-ППИ в Шэньчжэне

Журавель Елена Владимировна, канд. биол. наук, ДВФУ

Звягинцев Александр Юрьевич, д-р биол. наук, ННЦМБ ДВО РАН

Золотов Александр Олегович, канд. биол. наук, ТИНРО

Зуенко Юрий Иванович, д-р геогр. наук, ТИНРО

Иванов Олег Альбертович, д-р биол. наук, ТИНРО

Иванов Павел Юрьевич, канд. биол. наук, КамчатНИРО

Измятинский Денис Владимирович, канд. биол. наук, ТИНРО

Каев Александр Михайлович, д-р биол. наук, СахНИРО

Кавун Виктор Яковлевич, канд. биол. наук, ННЦМБ ДВО РАН

Калчугин Павел Васильевич, ТИНРО

Канзепарова Альбина Назиповна, канд. биол. наук, ВНИРО

Карпенко Владимир Илларионович, д-р биол. наук, Камчатский ГТУ

Кириллова Елизавета Алексеевна, канд. биол. наук, КамчатНИРО

Коломейцев Владимир Викторович, КамчатНИРО

Колпаков Николай Викторович, д-р биол. наук, СахНИРО

Коцюк Денис Владимирович, канд. биол. наук, ХабаровскНИРО

Кошелев Всеволод Николаевич, канд. биол. наук, ХабаровскНИРО

Кровнин Андрей Сергеевич, д-р геогр. наук, ВНИРО
Кручинин Олег Николаевич, д-р техн. наук, ТИНРО
Кулик Владимир Владимирович, канд. биол. наук, ТИНРО
Литовка Денис Игоревич, канд. биол. наук, Чукотское правительство
Лобанов Вячеслав Борисович, канд. геогр. наук, ТОИ ДВО РАН
Лучин Владимир Александрович, д-р геогр. наук, ТОИ ДВО РАН
Мазникова Ольга Александровна, канд. биол. наук, ВНИРО
Макоедов Анатолий Николаевич, д-р биол. наук, Донской государственный
технический университет
Макимова Светлана Николаевна, д-р техн. наук, Дальрыбвтуз
Марченко Сергей Леонидович, канд. биол. наук, ВНИРО
Мельников Игорь Владимирович, канд. биол. наук, ТИНРО
Михайлов Андрей Игоревич, канд. биол. наук, ВНИРО
Мощенко Александр Владимирович, д-р геогр. наук, ДВНИГМИ
Назаркин Михаил Валерьевич, канд. биол. наук, ЗИН РАН
Никитин Виталий Дмитриевич, канд. биол. наук, СахНИРО
Новикова Ольга Владимировна, канд. биол. наук, КамчатНИРО
Пиркова Анна Васильевна, канд. биол. наук, ИнБЮМ
Поспехов Виталий Виллимович, Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
Пугачев Олег Николаевич, д-р биол. наук, ЗИН РАН
Радченко Владимир Иванович, канд. биол. наук, НРАФС, ТИНРО
Рогачев Константин Анатольевич, д-р геогр. наук, ТОИ ДВО РАН
Савин Андрей Борисович, канд. биол. наук, ТИНРО
Селин Николай Иванович, канд. биол. наук, ННЦМБ ДВО РАН
Слизкин Алексей Гаврилович, канд. биол. наук, ТИНРО
Смирнов Андрей Анатольевич, д-р биол. наук, МагаданНИРО
Смирнова Елена Валерьевна, канд. биол. наук, Дальрыбвтуз
Соколенко Дмитрий Анатольевич, ТИНРО
Соловьева Мария Андреевна, канд. биол. наук, ИПЭЭ РАН
Сологуб Денис Олегович, канд. биол. наук, ВНИРО
Соломатов Сергей Федорович, канд. биол. наук, ТИНРО
Степаненко Михаил Антонович, канд. биол. наук, ТИНРО
Сухин Игорь Юрьевич, канд. биол. наук, ТИНРО
Татарников Вячеслав Александрович, канд. техн. наук, ВНИРО
Тепнин Олег Борисович, канд. биол. наук, КамчатНИРО
Тищенко Петр Павлович, канд. геогр. наук, ТОИ ДВО РАН
Токранов Алексей Михайлович, д-р биол. наук, Кф ТИГ ДВО РАН
Трухин Алексей Михайлович, канд. биол. наук, ТОИ ДВО РАН
Фигуркин Александр Леонидович, канд. геогр. наук, ТИНРО
Хен Геннадий Васильевич, канд. геогр. наук, ТИНРО
Христофорова Надежда Константиновна, д-р биол. наук, ДВФУ
Цибизова Мария Евгеньевна, д-р техн. наук, Астраханский рыбвтуз
Чернова Елена Николаевна, канд. биол. наук, ДВФУ, ТИГ ДВО РАН
Шевляков Евгений Александрович, канд. биол. наук, ТИНРО
Шунтов Вячеслав Петрович, д-р биол. наук, ТИНРО
Юсупов Равиль Рашитович, канд. биол. наук, МагаданНИРО