



ISSN 1606-9919

Научный журнал

ИЗВЕСТИЯ ТИНРО

2024. Том 204, вып. 1

Год основания 1928



IZVESTIYA TINRO

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

Импакт-фактор РИНЦ: 0,896

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	3
Марченко С.Л. Жизненные стратегии тихоокеанских лососей. Сообщение 2. Становление жизненных форм. Изменчивость соотношения полов	3
Шевляков Е.А., Дедерер Н.А., Островский В.И., Хен Г.В. Термические условия морских прибрежных вод как фактор, благоприятствующий появлению экстравысокочисленных поколений карагинской горбуши	30
Иванов П.Ю. Краб-стригун Бэрда у юго-западной Камчатки: промысел, состояние запаса и особенности его оценки ...	48
Новикова О.В. Динамика промысла и распределение скоплений тихоокеанской наваги <i>Eleginus gracilis</i> (Tilesius) у северных Курильских островов	69
Золотов А.О. Распределение тихоокеанской трески <i>Gadus macrocephalus</i> (Gadidae) и функциональная структура ее ареала в северной части Японского моря и некоторые вопросы регулирования ее промысла	86
Петров Е.А., Купчинский А.Б. Западное побережье оз. Байкал как место обитания байкальской нерпы <i>Pusa sibirica</i> в летний период	112
Юрьев Д.Н. Об особенностях жизненного цикла гребенчатой креветки <i>Pandalus hypsinotus</i> (Decapoda, Pandalidae) в Татарском проливе	134
Калчугин П.В., Соломатов С.Ф. О возможности использования снурревода для оценки запасов промысловых видов рыб	146
Барабаншиков Е.И., Савельев П.А., Питрук Д.Л. Первая поимка остроклювого терапона <i>Rhynchopelates oxyrhynchus</i> (Centrarchiformes: Terapontidae) в российских водах Японского моря	156
УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ	160
Кузнецова Н.А. Планктон залива Аляска и его значение в питании тихоокеанских лососей весной 2020 г. ...	160
Глебова С.Ю. Сезонные особенности и межгодовые изменения атмосферной циркуляции над Беринговым морем в 1995–2022 гг.	183
Мощенко А.В. О критических уровнях экологического состояния сообществ макрозообентоса залива Петра Великого Японского моря: натурные исследования	206
АКВАКУЛЬТУРА	223
Зелеников О.В. Экспериментальный анализ влияния пониженной температуры воды на оогенез молоди кеты ...	223
ЭКОНОМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ	232
Зверев Г.С., Гончарова Н.А., Кизабекова А.О. Влияет ли объем вылова тихоокеанских лососей на оптовую цену продукции из них?	232
СТРАНИЦЫ ПАМЯТИ	251
Памяти икhtiолога и натуралиста Ефима Израилевича Кукуева (1947–2022)	251
Надежда Константиновна Христофорова (30.10.1940–7.03.2024)	255

BIOLOGICAL RESOURCES	3
Marchenko S.L. Life strategies of pacific salmon. Communication 2. Formation of life-history forms. Variability in sex ratio	3
Shevlyakov E.A., Dederer N.A., Ostrovsky V.I., Khen G.V. Thermal conditions in the marine coastal waters as a factor favorable for formation of extra-strong year-classes of Karaginsky pink salmon	30
Ivanov P.Yu. Tanner crab at southwestern Kamchatka: fishing, stock condition and specifics of the assessment	48
Novikova O.V. Dynamics of fishery and distribution of aggregations for saffron cod <i>Eleginus gracilis</i> (Tilesius) at northern Kuril Islands	69
Zolotov A.O. Distribution of pacific cod <i>Gadus macrocephalus</i> (Gadidae) and functional structure of the habitat in the northern Japan Sea and some issues on regulation of the fishery	86
Petrov E.A., Kupchinsky A.B. West coast of Lake Baikal as a habitat for baikal seal <i>Pusa sibirica</i> in summer season	112
Yuriyev D.N. On features of the life cycle of humpback shrimp <i>Pandalus hypsinotus</i> (Decapoda, Pandalidae) in the Tatar Strait	134
Kalchugin P.V., Solomatov S.F. On possibility of using Danish seine to assess the stocks of commercial fish species	146
Barabanshchikov E.I., Saveliev P.A., Pitruk D.L. First record of sharpbeak terapon <i>Rhynchopelates oxyrhynchus</i> (Centrarchiformes: Terapontidae) in the Russian waters of the Japan Sea	156
ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES	160
Kuznetsova N.A. Plankton of the Gulf of Alaska and its contribution to feeding of pacific salmon in spring of 2020 ...	160
Glebova S.Yu. Seasonal patterns and interannual variations of atmospheric circulation over the Bering Sea in 1995–2022	183
Moshchenko A.V. On critical levels of ecological status for macrozoobenthic communities in Peter the Great Bay of the Japan Sea: field studies	206
AQUACULTURE	223
Zelennikov O.V. Experimental analysis of the effect of low water temperature on oogenesis of juvenile chum salmon	223
ECONOMIC STUDIES	232
Zverev G.S., Goncharova N.A., Kizabekova A.O. Does the amount of pacific salmon catch affect the wholesale prices of their products?	232
SCROLLS OF MEMORY	251
In memory of the ichthyologist and naturalist Efim Izrailevich Kukuev (1947–2022)	251
Nadezhda Konstantinovna Khristoforova (30.10.1940–7.03.2024)	255

Учредитель:

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

Издатель:

Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»)

Главный редактор — В.П. Шунтов, доктор биологических наук, профессор
Editor-in-chief — Shuntov Vyacheslav Petrovich, Dr. Biol. Sci., chief researcher of Pacific branch of VNIRO (TINRO), Honored Scientist of the RF, Honored Worker of Fisheries of the RF

Редакционная коллегия:

А.А. Байталюк, канд. биол. наук, заместитель директора — руководитель ТИНРО; *В.Н. Акулин*, канд. биол. наук, главный специалист, ТИНРО; *Р.Дж. 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; *Дэлинь Дуан*, д-р биол. наук, проф. Океанологического института экспериментальной морской биологии, Китайская академия наук; *Е.П. Дулепова*, д-р биол. наук, главный научный сотрудник, ТИНРО; *В.Н. Иванков*, д-р биол. наук, проф. ДВФУ; *О.А. Иванов*, д-р биол. наук, главный научный сотрудник, ТИНРО (*заместитель главного редактора*); *Дж. Ирвайн*, д-р биол. наук, научный сотрудник Министерства рыболовства и океанов Канады; *Сукёнг Канг*, д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник Национального института рыбохозяйственных наук (NIFS) Республики Корея; *Н.В. Колпаков*, д-р биол. наук, руководитель СахНИРО (*заместитель главного редактора*); *Ли Вэй*, д-р биол. наук, руководитель докторантуры Северо-Восточного лесотехнического университета; Колледж продовольственных исследований и инженерии, Университет океана, Далинь, 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. Слуцкая*, д-р техн. наук, проф., главный научный сотрудник, ТИНРО; профессор, Дальрыбвтуз; *Н.К. Христофорова*, д-р биол. наук, проф., зав. кафедрой ДВФУ; *Н.С. Самойлова*, начальник отдела издательство, ТИНРО (*ответственный секретарь*)

Editorial board:

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

Адрес учредителя:

105187, г. Москва, проезд Окружной, дом 19

Адрес издателя:

690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Адрес редакции:

690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Телефон: (423) 2400-509

Факс: (423) 2300751

e-mail: izvestiya@tinro.vniro.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 1.03.2024 г. Формат 70x108/16.

Печ. л. 16,0. Уч.-изд. л. 14,9. Тираж 60 экз.

Заказ № 2. Цена 660 р.

Выход тома в свет 25.03.2024 г.

Отпечатано в издательстве ТИНРО

690091, Владивосток, ул. Западная, 10

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ
BIOLOGICAL RESOURCES**

Обзорная статья

УДК 597.552.511–135.1

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-3-29

EDN: SBMFWM



**ЖИЗНЕННЫЕ СТРАТЕГИИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ.
СООБЩЕНИЕ 2. СТАНОВЛЕНИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ.
ИЗМЕНЧИВОСТЬ СООТНОШЕНИЯ ПОЛОВ**

С.Л. Марченко*

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

Аннотация. На основе литературных данных рассмотрены условия, определяющие направление развития особи в онтогенезе, а также факторы, влияющие на соотношение полов у различных жизненных форм тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, жизненные формы, соотношение полов, астаксантин, условия нагула

Для цитирования: Марченко С.Л. Жизненные стратегии тихоокеанских лососей. Сообщение 2. Становление жизненных форм. Изменчивость соотношения полов // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 3–29. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-3-29. EDN: SBMFWM.

Review article

**Life strategies of pacific salmon. Communication 2. Formation of life-history forms.
Variability in sex ratio**

Sergey L. Marchenko

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

Abstract. Conditions determining the vector of ontogenetic development and factors influencing the sex ratio for various life-history forms of pacific salmon (gen. *Oncorhynchus*) are discussed on the basis of cited data.

Keywords: pacific salmon, *Oncorhynchus*, life-history form, astaxanthin, feeding conditions

For citation: Marchenko S.L. Life strategies of pacific salmon. Communication 2. Formation of life-history forms. Variability in sex ratio, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 3–29. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-3-29. EDN: SBMFWM.

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

Введение

Жизненные формы лососевых рыб рассматривают в качестве эпигенетических внутривидовых единиц, возникающих как адаптивный ответ на условия среды [Jonsson, Jonsson, 1993; Klemetsen et al., 2003; Hendry et al., 2004; Hutchings, 2004; Quinn, Myers, 2004; Павлов, Савваитова, 2008, 2010; Кузищин, 2010; Sloat et al., 2014]. На вектор развития особи в онтогенезе влияют продуктивность [Gross, 1987; Gross et al., 1988], геоморфологическая структура [Павлов и др., 1999; Кузищин, 2010; Павлов, Савваитова, 2010] и термический режим [Груздева и др., 2013] нагульных акваторий. Как частный случай влияния обилия кормовых ресурсов и различий физиологических потребностей самцов и самок в энергии, необходимой для созревания, рассматривается неоднородность полового состава жизненных форм [Семко, 1956; Павлов, Савваитова, 2010].

Вопрос становления жизненных форм наиболее подробно рассмотрен на примере микижи *Parasalmo mykiss* [Савваитова и др., 1973, 1997, 1999, 2002, 2003, 2005; Савваитова, 1975; Павлов и др., 1999, 2000, 2001, 2008; и др.] и гольцов (*Salvelinus*) [Савваитова, 1960; Есин и др., 2015; Есин, Маркевич, 2017; Маркевич и др., 2017; и др.]. В отношении тихоокеанских лососей исследователи зачастую ограничиваются констатацией факта наличия у них жизненных форм [Крохин, Крогиус, 1936; Никулин, 1970, 1975; Куренков, 1977, 1979; Крогиус, 1981; Куренков и др., 1982, 1983; Tsiger et al., 1994; Кириллова и др., 2021; и др.], а работы, в которых представлен анализ факторов, влияющих на реализацию той или иной жизненной формы у тихоокеанских лососей, единичны [Глубоковский, Марченко, 2019].

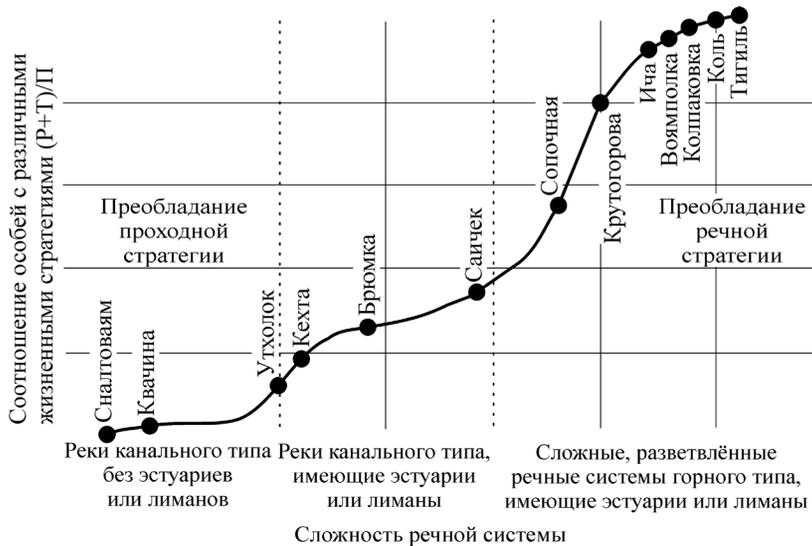
Открытым остается вопрос о факторах, под влиянием которых в широких пределах варьирует соотношение полов у жизненных форм тихоокеанских лососей. Среди них рассматривают разную потребность самцов и самок в необходимых для созревания незаменимых веществах [Семко, 1956] и разные энергетические затраты самцов и самок на воспроизводство [Павлов, Савваитова, 2010]. При этом исследователи не указывают ни необходимые для созревания вещества, ни уровень энергетических расходов на воспроизводство.

Цель настоящего сообщения — на основе обобщения литературных данных рассмотреть факторы, влияющие на становление жизненных форм тихоокеанских лососей и на их половой состав.

Становление жизненных форм

Формирование жизненной стратегии лососевых рыб связано с миграционной активностью молодежи. Геоморфологическая структура речных бассейнов и определяемая ей приемная емкость нагульных акваторий [Кузищин, 2010; Павлов, Савваитова, 2010], а также разнообразие и плотность кормовых объектов [Чебанова, 2002, 2009] напрямую влияют на скорость роста молодежи. Наиболее быстрорастущие особи занимают доминантное положение в иерархии и развиваются по резидентной линии, как правило, не покидая районы нерестилищ и нерестовых притоков [Fry, 1971; Смирнов, 1975; Dill, 1978; Clarke, Blackburn, 1994; Ryer, Olla, 1996; Silverstein et al., 1998; Wipfli et al., 1998; Вецлер, 2009; Horita et al., 2018]. Напротив, нарастание конкуренции из-за недостатка индивидуальных нагульно-выростных участков и низкой плотности кормовых объектов, сопровождающееся усилением внутри- и межвидовой конкуренции, побуждает молодежь к миграции на новые нагульные акватории как в пределах бассейнов рек (включая эстуарии), так и в море [Chapman, 1962; Martel, Dill, 1993; Кузищин, 2010; Павлов, Савваитова, 2010]. Данная зависимость представлена на рисунке.

У тихоокеанских лососей связь жизненных форм с геоморфологической структурой речных бассейнов прослеживается у симы *Oncorhynchus masou* [Двинин, 1956; Моисеев, 1957; Крыхтин, 1962; Иванков и др., 1977, 1981; Machidori, Kato, 1984;



Связь геоморфологической структуры речных бассейнов с соотношением в них жизненных стратегий микижи. Типы жизненных стратегий: Р — резидентная, Т — транзитивная (эстуарная, речная эстуарная), П — проходная [по: Кузищин, 2010; Павлов, Савvaitова, 2010]

Dependence of the mykiss life strategy on geomorphological structure of the river basins in their habitats. Types of life strategy: R — resident, T — transitive (estuarine, riverine estuarine), A — anadromous [from: Kuzishchin, 2010; Pavlov and Savvaitova, 2010]

Kato, 1991; Гриценко, 2002]. Например, в р. Утхолок, которая относится к водотокам канального типа и характеризуется слабой геоморфологической структурой (см. рисунок), популяция симы представлена главным образом проходными рыбами, а неотенические самцы малочисленны и населяют верховья крупных горных притоков, в частности реки Калкавеем и Мысмонт [Павлов и др., 2016]. Напротив, в р. Коль, характеризующейся сложной структурой речного бассейна (см. рисунок), жилые карликовые самцы симы являются обычным компонентом ее популяции. В основном они обитают в горных и тундровых притоках, но отдельные особи для нагула выходят в русло реки, в том числе в среднее и даже нижнее течение [Кузищин и др., 2009; Малютина, 2010]. Вместе с тем, несмотря на то что в р. Коль неотенические особи симы являются постоянным компонентом ихтиофауны, численность их относительно невысокая. Значительно выше их численность в реках южной части ареала [Machidori, Kato, 1984; Kato, 1991].

В отличие от симы, жилые карлики кижуча *O. kisutch* и чавычи *O. tshawytscha* известны на очень ограниченных участках, смещенных в южную часть ареалов. Так, неотенические особи кижуча описаны в западнокамчатской р. Коль [Кириллова и др., 2021], а жилые карлики чавычи — в бассейнах североамериканских рек Колумбия (реки Снэйк, Салмон (р. Лемхи, ручьи Камас, Элк, Марш, Хейден, Херд), Маккензи, Якима), Кламат (р. Шаста), Сакраменто (р. Мак-Клауд) [Rutter, 1903; Rich, 1920; Gebhards, 1960; Mullan et al., 1992; Pearsons et al., 2009; Larsen et al., 2010; Johnson et al., 2012; Bourret et al., 2016].

Сопоставление районов распространения неотенических особей с данными, отражающими изменчивость термического режима воды и воздуха в течение года [Ресурсы..., 1969, 1970, 1973а, б, 1977; Булыгина и др., 2014; ncei.noaa.gov], показало, что северная граница встречаемости жилых карликовых особей проходит по районам, в которых продолжительность периода оптимальных для нагула молоди температур воды (от 2,5–3,0 до 18,0 °С [Banks et al., 1971; Смирнов, 1975; Brett et al., 1982; Bell, 1990; McCullough et al., 2001]) составляет 5,2–5,3 мес. Распространение неотенической

формы отражает роль термического режима вод в жизненных и сезонных циклах рыб [Никольский, 1974; Morita, Nagasawa, 2010; Голованов, 2013], в том числе его влияние на пищедобывательную активность молоди и темп ее роста, которыми обусловлена возможность развития рыб по линии жилых карликов не только у тихоокеанских лососей [Груздева и др., 2013], но, например, у атлантического лосося — семги *Salmo salar* [Metcalfе, Thorpe, 1990].

Термический режим вод влияет на возможность развития молоди по линии жилых карликов не только напрямую, но и опосредованно. Так, с продвижением на север на фоне уменьшения количества тепла, поступающего в реки из атмосферы и от солнечной радиации [Важнов, 1976], снижаются размеры организмов зообентоса [Леванидов, 1981; Макаренченко, Макаренченко, 1981], а мелкие кормовые объекты не восполняют энергетические затраты растущей молоди на их добычу [Ивлев, 1955]. Кроме того, уменьшается фаунистическое разнообразие ритрона. В первую очередь это связано с обеднением видового состава поденок (Ephemeroptera), веснянок (Plecoptera) и ручейников (Trichoptera), которыми питается подросшая молодь. В то же время в северных реках сохраняется высокое видовое разнообразие хирономид (Diptera: Chironomidae), выступающих в качестве стартового корма поднявшейся на плав молоди тихоокеанских лососей [Леванидов, 1969, 1981].

Становлению жилой карликовой жизненной формы на северной периферии ареалов также препятствует неустойчивый гидрологический режим рек. В высоких широтах возрастает доля рек с небольшим дебитом вод в бассейнах. В холодный период года они пересыхают полностью или лишаются руслового стока. Реки, в которых зимний сток сохраняется, характеризуются низким расходом воды, составляющим 2,8–3,5 % от годового (в южных реках этот показатель выше — 7,5–15,1 %) [Воскресенский, 1962; Ресурсы..., 1969, 1970, 1973а, б, 1977]. Малый расход воды фенологической зимой часто является причиной либо формирования наледей, отводящих русловые воды на дневную поверхность, либо промерзания русел рек. Кроме того, на участках рек с сохраняющимся стоком температура воды опускается ниже точки замерзания, что приводит к образованию скоплений кристаллов льда в водной толще (внутриводный лед) и на дне (донный лед) [Важнов, 1976; Михайлов и др., 2007].

Реки, в которых в зимний период прекращается русловой сток или промерзают русла, а также в водах которых формируется внутриводный и донный лед, не пригодны для обитания молоди тихоокеанских лососей и ее кормовых объектов. Последние зимуют в подрусовых таликовых «убежищах» [Макаренченко, Макаренченко, 1981; Самохвалов, 1996; Засыпкина, 2008], из которых в теплый период года они расселяются, реколонизируя дно. В реках с сохраняющимся в зимний период русловым стоком молодь тихоокеанских лососей зимует на акваториях, на которых температура воды не опускается ниже точки замерзания. К таким относятся глубокие русловые ямы и участки русла с выходами грунтовых вод, имеющих постоянную положительную температуру.

Фенологической весной в северных реках благодаря залповым поступлениям талых вод наблюдаются мощные половодья, в которые расход воды достигает 44,5–48,9 % от годового стока (в южных реках он находится на уровне 16,5–25,6 %) [Воскресенский, 1962; Ресурсы..., 1969, 1970, 1973а, б, 1977]. Фенологическим летом в условиях низкой испаряемости влаги, слабого развития растительности и почв, а также близкого залегания многолетней мерзлоты маломощные затяжные или кратковременные обильные дожди приводят к образованию на реках мощных паводков, которые, так же как и весенние половодья, характеризуются очень резким и интенсивным ростом расхода воды [Север..., 1970].

Залповые сбросы талых и дождевых вод приводят к преждевременному выносу сеголеток из коротких горных и предгорных рек в морское побережье, что негативно сказывается на выживаемости особей, физиологически не готовых к смене среды обитания [Крыхтин, 1962; Weisbart, 1968; Леман, Чебанова, 2000]. С увеличением скорости течения в воде возрастает концентрация взвешенных частиц, которые не

только снижают эффективность ориентирования молоди, но и стрессируют молодь, что может приводить к ее гибели [Рослый, 2002; Чалов и др., 2019].

С речным потоком связана кормовая обеспеченность молоди. В горных и предгорных реках выраженное течение ($> 0,25$ м/с) препятствует развитию зоопланктонных сообществ [Дубовская, 2009]. В отсутствие зоопланктона основным доступным кормом для молоди, по крайней мере в первый год жизни, являются организмы зообентоса [Грибанов, 1948; Леванидов, Леванидова, 1951; Куренков, 1964; Леванидов, 1969; Смирнов, 1975]. В теплый период года существенную роль в ее питании играют воздушные насекомые и объекты аллохтонного дрефта [Грибанов, 1948; Крыхтин, 1962; Леванидов, 1981; Кириллова, 2009]. Молодь тихоокеанских лососей относится к зрительным хищникам [Ноаг, 1958]. Добывая корм, особь совершает короткие броски, в том числе выпрыгивает из воды, а после броска возвращается в укрытие [Смирнов, 1975]. Такое поведение предопределяет сохранение рыбами криптической окраски.

Усиливающийся в половодья и в паводки речной поток снижает кормовую обеспеченность молоди, влияя как на кормовые условия молоди, так и непосредственно на молодь рыб. Мощный поток размывает скопления зообентоса, разрушает и заиливает его местообитания, уменьшает темп реколонизации дна, а также снижает эффективность добычи молодь кормовых объектов [Ноаг, 1951, 1958; Леванидов, 1954, 1969; Крыхтин, 1962; Протасов, 1968; Suchanek et al., 1984; Потапова, 1992; Богатов, 1994; Wipfli et al., 1998; Медведева, 2005; Piccolo et al., 2008; Леман, Лошкарева, 2009; Heintz et al., 2010; Чалов, 2011; Хаменкова и др., 2014, 2021; Введенская, Улатов, 2015; Чалов и др., 2019].

С течением и турбулентностью речного потока связана гомотермия горных и предгорных рек, а также выраженная суточная и сезонная динамика их термического режима, которая с незначительной задержкой повторяет ход температуры воздуха [Важнов, 1976; Erickson, Stefan, 2000; Михайлов и др., 2007]. В результате с продвижением на север в соответствии с климатическими характеристиками территорий продолжительность периода оптимальных для нагула и роста молоди температур сокращается [Ресурсы..., 1969, 1970, 1973а, б, 1977; Булыгина и др., 2014; ncei.noaa.gov], что препятствует развитию по линии жилых карликов.

С речных акваторий, характеризующихся неблагоприятными для нагула условиями, молодь мигрирует в озера и водохранилища, на равнинные участки крупных рек, в морское побережье и на морские (океанические) акватории. Общей характеристикой этих акваторий является наличие развитых сообществ зоопланктона. Для их освоения молодь переходит от придонного к пелагическому образу жизни, что нивелирует ее зависимость от индивидуальных нагульно-выростных участков, а смена биотопа сопровождается изменением окраски рыб с криптической на пелагическую.

Акватории с замедленным стоком и равнинные участки крупных рек обладают существенной тепловой инерцией [Великанов, 1948; Важнов, 1976; Михайлов, Добролюбов, 2017]. Например, в гипolimнионе глубоких озер ($> 13-18$ м) [Куренков, 1978] благоприятный для молоди термический режим сохраняется как фенологической зимой [Крохин, 1972; Куренков, 1972, 1978, 1979, 2005; Базаркина, 2004], так и фенологическим летом [Hsu et al., 2010]. Как следствие, расширение в течение календарного года периода нагула и роста молоди создает предпосылки для ее развития по линии типично жилой жизненной формы.

Благодаря термической инерции озер северная граница распространения типично жилой жизненной формы кижуча (оз. Хэл-Деги, бассейн р. Иня, материковое побережье Охотского моря) проходит примерно в 900 км от района обитания неотенических карликов (р. Коль, западная Камчатка) [Кириллова и др., 2021]. Еще дальше на север проникает типично жилая жизненная форма нерки. Ее самая северная популяция обитает в оз. Аччен, расположенном на южном побережье Чукотского полуострова*. При

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

этом длительный период благоприятных для нагула молоди нерки температур связан не только с термической инерцией воды в озере, но и с обильной разгрузкой грунтовых вод на северо-восточной периферии водоема*.

Показателем благоприятных условий для нагула молоди нерки в оз. Аччен является относительно высокая плотность зоопланктона, которая в августе-сентябре 1972 г. составляла 1730 экз./м³, в том числе *Diaptomus* sp. — 558, *Cyclops* sp. — 474 экз./м³. Обильная кормовая база, с одной стороны, позволяет большей части молоди нерки нагуливаться в озере до ската в море в течение одного-двух* и даже трех [Крогиус, Крохин, 1956] лет, а с другой стороны, поддерживает на относительно высоком уровне численность еще одного планктонофага — сибирской ряпушки *Coregonus sardinella*. Показателем хорошей кормовой обеспеченности последнего вида является относительно высокий темп роста*. Следует обратить внимание на то, что из расположенного поблизости, но характеризующегося низкой трофностью оз. Сеутакан молодь нерки на нагул в море скатывается в возрасте 0+ и 1+ лет [Черешнев и др., 2002], а ряпушка в озере отсутствует [Черешнев, 1981].

У чавычи и симы типично жилая жизненная форма описана только на юге ареалов. При этом у симы на крайнем юге ареала нет проходных жизненных форм, так как ко времени покатной миграции молоди из рек морское побережье прогревается до летальных температур [Machidori, Kato, 1984; Kato, 1991; Inatani et al., 2018; Yamamoto et al., 2019]. В летний период до экстремальных значений также прогревается эпителимнион озер и водохранилищ, но благодаря прямой стратификации водоемов под термоклином температура воды остается в пределах преферендума вида [Sakai et al., 1985; Morita et al., 2018]. Отмечу, что в южной части ареала в условиях негативного влияния высокой летней температуры воды (более 17 °С) [Hsu et al., 2010] выживание жилых карликов симы связано с миграциями из рек в озера и водохранилища, но при этом они сохраняют придонный образ жизни и криптическую окраску [Цыгир, 1990; Tamate, Maekawa, 2000].

Роль термического режима водоема в становлении типично жилой жизненной формы подчеркивает флюктуация границ районов ее распространения. Например, в оз. Курильском у кижуча она появилась на фоне потепления климата [Кириллова и др., 2014, 2021] и, следовательно, удлинения периода благоприятных для нагула и роста молоди температур.

Становление карликовой проходной жизненной формы (каюрки) в морском побережье, по-видимому, происходит по схеме, сходной с описанной для типично жилой жизненной формы, т.е. ведущую роль играет продолжительность периода оптимальных для питания и роста температур. Так, экспериментальными работами показано [MacKinnon, Donaldson, 1976], что в морской воде самцы горбуши могут созреть в возрасте 9 мес. В естественных условиях каюрки горбуши известны для локальных районов, к которым прилежат морские акватории с длительным (не менее 7–9 мес.) периодом оптимальных для нагула молоди температур — юго-восточный Сахалин, о-ва Итуруп, Кунашир, Хоккайдо и Ребун, а также зал. Пьюджет [Иванков и др., 1975; Foster et al., 1981; Hikita, 1984; Каев, 2002; Тоцилина, Смирнов, 2015]. Каюрки симы [Семенченко, 1985; Kato, 1991; Tsiger et al., 1994] и чавычи [Johnson et al., 2012] также известны из локальных районов в южной части ареалов.

В наиболее благоприятных условиях идет становление типично проходной жизненной формы. Морские (океанические) акватории по сравнению с пресными водами и морским побережьем не только характеризуются максимальной плотностью кормовых объектов [Шунтов, Темных, 2008, 2011], но и позволяют рыбам мигрировать на участки, на которых условия соответствуют их преферендумам. Направления миграций рыб отражают их перераспределение на акватории с наиболее благоприятными условиями: по мере сезонного выхолаживания или прогрева нагульных акваторий скопления

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

тихоокеанских лососей смещаются соответственно на юг или на север. Так, согласно данным, полученным при выполнении учетных траловых съемок в 2006–2020 гг. в северо-западной части Тихого океана во время откочевки молоди в открытое море и преданадромной миграции производителей, горбуша в морской период жизни придерживается акваторий с температурой от 3,5 до 11,5 °С, а анализ скорости течений (<https://podaac.jpl.nasa.gov>) показал, что ее скопления тяготеют к участкам со скоростью течения менее 0,1 м/с.

Становление жизненных форм тихоокеанских лососей проходит на географически разобщенных акваториях в различных условиях среды. Вследствие этого половой состав жизненных форм очень изменчив [Марченко, 2023]. Так, анадромная и резидентная карликовые жизненные формы, за редким исключением, представлены самцами. Типично анадромная жизненная форма всегда представлена рыбами обоих полов. Типично резидентная жизненная форма в одних водоемах может быть представлена исключительно самцами, в других — рыбами обоих полов.

Факторы, определяющие половой состав тихоокеанских лососей различных жизненных форм

Для определения причин варьирования соотношения полов у жизненных форм тихоокеанских лососей обратимся к воспроизводству нерки. В озерах могут симпатрично нереститься производители трех типов: типично анадромные, типично резидентные (кокани) и остаточные* («residual») особи [Ricker, 1938; Крогиус, Крохин, 1956]. Последние относятся к типично жилой жизненной форме [Марченко, 2023], но по происхождению являются гибридами между проходными рыбами и кокани [Craig, Foote, 2001; Craig et al., 2005].

В период нереста производители как проходной нерки, так и кокани избирают партнеров с ярко красной окраской тела, но избегают гибридных особей, у которых самцы и часть самок имеют оливково-зеленый цвет тела с розовой полосой вдоль боковой линии, а большая часть самок сохраняют серебристую окраску, которая приобретает розоватый или синевато-лиловый оттенок [Ricker, 1959; Куренков, 1974; Смирнов, 1975; Крогиус и др., 1987; Craig, Foote, 2001; Foote et al., 2004; Craig et al., 2005].

Основным пигментом, придающим коже производителей красную окраску, является астаксантин. В период нагула нерка получает его от кормовых объектов и депонирует в мышцах. Во время созревания меньшая часть пигмента транспортируется в кожу, участвуя в формировании брачного наряда, а большая часть мобилизуется в ооциты [Яржомбек, 1970; Крогиус и др., 1987].

Содержание астаксантина в ооцитах тихоокеанских лососей обратно пропорционально проточности их мест размножения [Яржомбек, 1966, 1970]. В соответствии с этой закономерностью, среди тихоокеанских лососей в наибольших количествах этот пигмент накапливает нерка [Яржомбек, 1966, 1970; Craik, 1985; Ando et al., 1994]. На ее озерных нерестилищах скорость течения не превышает 0,1 м/с [Яржомбек, 1970; Бугаев, 1995, 2011], а из-за низкой интенсивности водообмена икра и личинки развиваются при стабильно высокой концентрации в воде продуктов метаболизма. Устойчивость к вредному влиянию последних обеспечивает астаксантин [Яржомбек, 1966, 1970].

Таким образом, поведение производителей нерки на озерных нерестилищах направлено на отбор партнеров с наиболее высоким уровнем астаксантина, что обеспечивает максимальную выживаемость развивающейся икры и личинок в условиях слабой проточности.

Источником пигмента для тихоокеанских лососей выступают кормовые объекты, и в первую очередь организмы зоопланктона: в морской период жизни — веслоногие (Copepoda) и эуфаузиевые (Euphausiacea), во время нагула в озерах — веслоногие и

* В ряде работ [Крохин, 1967; Смирнов, 1975; Крогиус, 1983] их также называют карликами или карликовой формой.

ветвистоусые (Cladocera) ракообразные [Яржомбек, 1970; Lotocka et al., 2004]. В озерах плотность зоопланктонных сообществ и размеры организмов, их образующих, меньше, чем на морских (океанических) акваториях. Адаптациями кокани к трофическим условиям нагульных водоемов являются более высокая эффективность накопления астаксантина и увеличение количества жаберных тычинок в сравнении с проходными рыбами [Крохин, Куренков, 1967; Куренков, 1967, 1978; Foote et al., 1999; Wood et al., 1999; Базаркина, 2004; Миловская, Бонк, 2004; Шунтов, Темных, 2008, 2011; Волков, 2013, 2018; Заволокин, 2014]. Гибриды по этим признакам занимают промежуточное положение. Как следствие, эффективность накопления ими астаксантина в пресных водах ниже, чем у кокани, что проявляется в необычной нерестовой окраске.

С эффективностью накопления астаксантина, по-видимому, связано половое созревание рыб. Так, у проходной нерки и у кокани, физиологические и морфологические адаптации которых позволяют накапливать его в количестве, достаточном для обеспечения высокого выживания икры и личинок, нерестовые подходы представлены рыбами обоих полов либо доминируют самки [Голубь, 2007; Погодаев, Куренков, 2007; Бугаев, 2011; Марченко и др., 2017]. В то же время среди гибридов самки отсутствуют или их численность незначительна. Например, среди гибридов в оз. Култус доля половозрелых самок варьировала от 0 до 6,8 % [Ricker, 1938]. В оз. Дальнем у гибридов в возрасте 2+ половозрелые самки отсутствовали, а среди рыб в возрасте 3+ их доля не превышала 5 % [Крохин, 1967].

Малая доля половозрелых гибридных самок или их отсутствие, по-видимому, обусловлены тем, что во время нагула именно самки накапливают в мышцах астаксантин в количестве, необходимом для обеспечения резистентности развивающейся икры и личинок к вредному воздействию продуктов метаболизма. Показателем приоритета мобилизации пигмента в ооциты в период созревания выступает сохранение серебристой окраски большей частью половозрелых гибридных самок. Самцы не участвуют в обеспечении устойчивости следующего поколения к негативному влиянию продуктов метаболизма в период эмбриогенеза, и им для созревания необходимо накопить меньше астаксантина, чем самкам. При этом большая часть пигмента у них расходуется на формирование необычной, но относительно яркой нерестовой окраски. Меньшая зависимость гибридных самцов от накопления астаксантина объясняет их более высокую встречаемость на озерных нерестилищах.

Варьирование полового состава также характерно и для типично жилой жизненной формы нерки. Например, ее популяция в оз. Азабачьем представлена исключительно самцами, а в оз. Кроноцком — рыбами обоих полов.

Озера Азабачье и Кроноцкое расположены на восточном побережье Камчатки на удалении около 160 км друг от друга. Подо льдом они находятся с конца ноября — начала декабря по начало-середину июня, и в это время в них формируется обратная стратификация: слой воды, который граничит с ледовым покровом, остывает до 0,1–0,3 °С, а с увеличением глубины температура воды возрастает [Крохин, 1972; Куренков, 1979; Бугаев, 1995; Анисимова, Маркевич, 2014; Бонк, 2015]. В оз. Азабачьем (средняя глубина — 17,1 м, максимальная — 37,0 м) на глубине 25 м и более температура воды с декабря по июнь держится около 2–3 °С [Крохин, 1972; Куренков, 1972, 1978; Базаркина, 2004; Бугаев, 2011], в оз. Кроноцком (средняя глубина — 51,2 м, максимальная — 128,0 м) на глубине 80 м и более она не опускается ниже 3,0–3,5 °С [Куренков, 1978, 1979, 2005].

В зимний период года в оз. Азабачьем молодь нерки держится в слое воды с температурой 2–3 °С [Белоусова, 1972]. Такая температура нелетальна для нее, но негативно влияет на активность молоди, в том числе пищедобывательную [Леванидов, 1955; Чебанова, 2002], что, например, прослеживается в снижении индекса наполнения ее желудков [Белоусова, 1972, 1974] и, соответственно, в уменьшении темпа линейного и весового роста [Симонова, 1972]. Низкую пищевую активность молоди нерки в оз. Азабачьем в холодный период года подтверждает то, что она не выедает копеподиты V стадии первой когорты *Cyclops scutifer*, которые в условиях низкой температуры воды (2 °С и ниже)

переходят в состояние диапаузы и образуют скопления на участках, не подверженных стоковым течениям [Базаркина, 1993, 2004].

В оз. Кроноцком благодаря тому, что на глубине более 80 м температура воды в зимний период не опускается ниже 3,0–3,5 °С, *C. scutifer* не переходит в состояние покоя, а молодь нерки продолжает питаться и, соответственно, расти. Достигнув пороговой массы тела (20 г), она становится способной к накоплению астаксантина, а наличие пигмента в планктонных ракообразных [Яржомбек, 1970] обеспечивает созревание самок.

Таким образом, различия в половом составе популяций типично жилой нерки озер Азабачье и Кроноцкое связаны с продолжительностью периода оптимальных для питания и роста молоди температур в течение года, который в оз. Азабачьем не превышает полугодя, а в оз. Кроноцком непрерывен в течение всего года.

Термический режим нагульных акваторий влияет на созревание самок у жилых и анадромных карликов. Так, северной границей распространения неотенических самок симы являются реки Айнская (юго-западный Сахалин) [Крыхтин, 1962] и Киевка (южное Приморье) [Иванков и др., 1981]. В них период оптимальных для нагула и роста молоди температур превышает 6 мес. [Ресурсы..., 1973а, 1977].

В горных реках отсутствуют сообщества зоопланктонных ракообразных, вследствие этого источником астаксантина для молоди симы выступают икра и личинки тихоокеанских лососей [Крыхтин, 1962; Кузищин и др., 2009], а также фрагменты тканей производителей, погибших после нереста (сненка) [Bilby et al., 1998; Heintz et al., 2010; Romine et al., 2013]. При этом дефицит пигмента на речных нагульных акваториях прослеживается по низкой частоте встречаемости половозрелых неотенических самок симы. Не способствует их созреванию и короткий период благоприятных для нагула и роста молоди температур в севернее расположенных реках даже при обилии икры, личинок и сненки тихоокеанских лососей (например, на северо-востоке Сахалина и на Камчатке), но такие условия достаточны для созревания неотенических самцов [Крыхтин, 1962; Груздева и др., 2013].

С коротким периодом оптимальных для нагула и роста молоди температур на акваториях морского побережья, прилежащих к нерестовым водотокам, связано преобладание самцов в нерестовых подходах каюрок горбуши и кижуча. И только на юге нагульной части ареалов этих видов период оптимальных для нагула и роста молоди температур превышает полгода, что достаточно для созревания самок в год ската в море [Hikita, 1984; Parkinson et al., 2016].

Обширные нагульные акватории, высокая плотность кормовых объектов, содержащих астаксантин, и возможность миграции на участки, отвечающие экологическим предпочтениям рыб и позволяющие им нагуливаться и расти в течение всего календарного года, предопределяют равное соотношение полов или доминирование самок у типично анадромной жизненной формы тихоокеанских лососей.

Заключение

Жизненные формы тихоокеанских лососей — эпигенетические группировки, становление которых является адаптивным ответом на условия окружающей среды. В частности, развитие по линии жилой карликовой (неотенической) жизненной формы связано с придонным образом жизни молоди на участках рек со сложной геоморфологической структурой и высокой плотностью кормового зообентоса, а становление других жизненных форм — с переходом молоди в богатую зоопланктоном пелагиаль, соответственно, озер (водохранилищ) и нижнего течения рек — типично жилая жизненная форма, морского побережья (эстуариев) — карликовая проходная жизненная форма и открытого моря (океана) — типично проходная жизненная форма.

Становление жизненных форм зависит от обеспеченности молоди пищевыми ресурсами. При этом важна не только плотность, но и размеры, а также качественный состав кормовых организмов, и в первую очередь содержание в них астаксантина — незаменимого пигмента, лимитирующего созревание тихоокеанских лососей.

Глобальными факторами, оказывающими влияние как непосредственно на молодь тихоокеанских лососей, так и на среду ее обитания и кормовые ресурсы, являются водность и термический режим водоемов, в том числе продолжительность периода оптимальных температур для питания и роста молоди. Эти факторы определяют распределение жизненных форм в границах ареалов видов тихоокеанских лососей.

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 (KamchatNIRO, IPEE RAS) for valuable advises and comments during the work on the article.

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

Анисимова Л.А., Маркевич Г.Н. Гидрологический режим и гидрохимическая основа продуктивности Кроноцкого озера в июне-сентябре 2013 г. // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2014. — Вып. 6. — С. 38–43.

Базаркина Л.А. Диапауза циклопов (*Cyclops scutifer*) озера Азабачье // Зоол. журн. — 1993. — Т. 72, № 11. — С. 22–28.

Базаркина Л.А. Механизмы регуляции численности в популяциях планктонных ракообразных мезотрофного лососевого озера Азабачье (Камчатка) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 2004. — 21 с.

Белоусова С.П. Зоопланктон пелагиали оз. Азабачьего (Камчатка) и его значение в питании молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский : ДВГУ, 1972. — 19 с.

Белоусова С.П. Питание молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в озере Азабачьем // Изв. ТИНРО. — 1974. — Т. 90. — С. 81–92.

Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1994. — 218 с.

Бонк А.А. Характеристика пресноводных водоемов Камчатки : учеб.-справ. пособие. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2015. — 52 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.

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

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

Введенская Т.Л., Улатов А.В. Обзор результатов исследований состояния лососевых водных объектов с различной степенью антропогенной нагрузки в Камчатском крае // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 157. — С. 173–188.

Великанов М.А. Гидрология суши : моногр. — Л. : Гидрометеиздат, 1948. — 530 с.

Вецлер Н.М. Структурные особенности и динамика зоопланктонного сообщества в пелагиали озера Дальнее (Камчатка) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2009. — 25 с.

Волков А.Ф. Сезонная и многолетняя динамика в планктоне эпипелагиали прикамчатских вод Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 175. — С. 206–233.

Волков А.Ф. Современное состояние весеннего планктонного сообщества северной части Охотского моря (1997–2017 гг.) // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 192. — С. 121–135. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-192-121-135.

Воскресенский К.П. Норма и изменчивость годового стока рек Советского Союза : моногр. — Л. : Гидрометеоиздат, 1962. — 552 с.

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

Голованов В.К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб : моногр. — М. : Полиграф-плюс, 2013. — 300 с.

Голубь Е.В. Нерка (*Oncorhynchus nerka*) Чукотки: биология, распространение, численность // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 139–146.

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 сими *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. Отличительные черты биологии сими (*Oncorhynchus masu* Brevoort) Сахалина // Вопр. ихтиол. — 1956. — Вып. 7. — С. 33–35.

Дубовская О.П. Не связанная с хищниками смертность планктонных ракообразных, ее возможные причины (обзор литературы) // Журн. общ. биол. — 2009. — Т. 70, № 2. — С. 168–192.

Есин Е.В., Леман В.Н., Чалов С.Р. Топография нереста и структура нерестовых группировок лососевых рыб (Salmonidae) в реках Восточной Камчатки при высокой численности стад // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 158. — С. 48–60.

Есин Е.В., Маркевич Г.Н. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2017. — 188 с.

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

Засыпкина И.А. Анализ фауны амфибиотических насекомых побережья Тауйской губы // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. — 2008. — № 4. — С. 35–44.

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

Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Чикина В.С. О посленерестовых неотенических самцах сими // Вопр. ихтиол. — 1977. — Т. 17, № 4. — С. 753–755.

Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб : моногр. — М. : Пищепромиздат, 1955. — 252 с.

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

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

Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Павлов Д.С. Изменения структуры ихтиофауны Курильского озера (южная Камчатка) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2014. — Вып. 6. — С. 301–310.

Крогиус Ф.В. Роль карликовых форм в воспроизводстве проходной красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, вып. 6. — С. 976–984.

Крогиус Ф.В. Сезонные расы красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) и ее нерестилища в водоемах Камчатки // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. — М. : Наука, 1983. — С. 18–31.

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М. Результаты исследования биологии нерки — красной, состояния ее запасов и колебаний численности в водах Камчатки // Вопр. ихтиол. — 1956. — № 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. Озеро Азабачье (физико-географический очерк) // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 82. — С. 3–17.

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.

Крохин Е.М., Куренков И.И. Авачинские озера // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 57. — С. 187–198.

Крыхтин М.Л. Материалы о речном периоде жизни молоди сима // 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 сима *Oncorhynchus masou* в бассейне реки Коль (западная Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 2009. — Т. 49, № 4. — С. 470–482.

Куренков И.И. Зоопланктон озер Камчатки : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2005. — 178 с.

Куренков И.И. Кормовая база молоди лососей во внутренних водоемах Камчатки // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. — М. : Наука, 1964. — С. 106–112.

Куренков И.И. Планктон Кроноцкого озера (Камчатка) // Тр. Биолого-почвенного института. — 1978. — Т. 49(152). — С. 46–55.

Куренков И.И. Планктон озер Камаковской низменности (бассейн р. Камчатки) // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 57. — С. 154–169.

Куренков С.И. Возраст и линейный рост кокани оз. Кроноцкого // Изв. ТИНРО. — 1974. — Т. 90. — С. 111–118.

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

Куренков С.И. Морфологические особенности жилой красной Кроноцкого озера // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 82. — С. 125–134.

Куренков С.И. Популяционная структура кокани Кроноцкого озера : дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 1979. — 255 с.

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.

Куренков С.И., Горшков С.А., Толстяк Т.И. Распространение и особенности биологии пресноводной формы кижуча // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб : тез. докл. координац. совещ. по лососевидным рыбам. — Л. : Наука, 1983. — С. 117–118.

Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура : Изв. ТИНРО. — 1969. — Т. 67. — 243 с.

Леванидов В.Я. Материалы по биологии размножения осенней кеты реки Хор // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 231–251.

Леванидов В.Я. Питание и рост мальков кеты в пресных водах // Зоол. журн. — 1955. — Т. 34, № 2. — С. 371–379.

Леванидов В.Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 3–21.

Леванидов В.Я., Леванидова И.М. Питание молоди амурской кеты в пресных водах // Изв. ТИНРО. — 1951. — Т. 35. — С. 41–46.

Леман В.Н., Лошкарева А.А. Справочное пособие по природоохранным и мелиоративным мероприятиям при производстве строительных и иных работ в бассейнах лососевых нерестовых рек Камчатки. — М. : Тов. науч. изд-в КМК, 2009. — 192 с.

Леман В.Н., Чебанова В.В. О факте массовой миграции сеголеток чавычи в эстуарии р. Большая (западная Камчатка) // Вопр. рыб-ва. — 2000. — Т. 1, № 2–3. — С. 34–36.

Макарченко Е.А., Макарченко М.А. Биомасса и структура сообщества донных беспозвоночных реки Сомнительная (о. Врангеля) // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 44–58.

Малютина А.М. Экология и структура популяции сими *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., Бусарова О.Ю. и др. Разнообразие носатых гольцов *Salvelinus malma* (Salmonidae) Кроноцкого озера (Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 2017. — Т. 57, № 5. — С. 521–533. DOI: 10.7868/S0042875217050125.

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.

Марченко С.Л., Голованов И.С., Хованская Л.Л. и др. Жилая нерка озера Киси (реки Ола) // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промышленное и техническое использование : мат-лы 8-й всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию рыбохоз. образования на Камчатке. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2017. — Ч. 1. — С. 154–156.

Медведева Л.А. Влияние паводков на численность и биомассу водорослей перифитона малой лососевой реки (Приморский край) // Вестн. ТюмГУ. — 2005. — № 5. — С. 86–92.

Миловская Л.В., Бонк Т.В. Состояние пелагического зоопланктонного сообщества озера Курильское в фертилизационный и постфертилизационный периоды (1980–2000 гг.) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2004. — Вып. 7. — С. 94–102.

Михайлов В.И., Добровольский А.Д., Добролюбов С.А. Гидрология : учебн. для вузов. — М. : Высш. шк., 2007. — 463 с.

Михайлов В.Н., Добролюбов С.А. Гидрология : учебн. для вузов. — М. ; Берлин : Директ-Медиа, 2017. — 752 с.

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

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов : моногр. — 2-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 447 с.

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.

Павлов Д.С., Савваитова 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.

Павлов Д.С., Савваитова К.А. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиол. — 2008. — Т. 48, № 6. — С. 810–824.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. К проблеме формирования эпигенетических вариаций жизненной стратегии у вида Красной книги — камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes) // Докл. РАН. — 1999. — Т. 367, № 5. — С. 709–713.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. О карликовых самцах и репродуктивной тактике у камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) // Докл. РАН. — 2000. — Т. 373, № 1. — С. 135–138.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяции камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) в экосистемах малых лососевых рек разного типа // Вопр. ихтиол. — 2008. — Т. 48, № 1. — С. 42–49.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии : моногр. — М. : Научный мир, 2001. — 200 с.

Павлов С.Д., Пономарева Е.В., Холодова М.В. и др. Генетическое разнообразие нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum Камчатки и Командорских островов на основании анализа вариативности микросателлитной ДНК // Изв. РАН. Сер. биол. — 2016. — № 1. — С. 17–26. DOI: 10.7868/S0002332916010136.

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.

Потапова М.Г. Состав и распределение сообществ прикрепленных водорослей малых рек бассейна Верхней Колымы // Ботан. журн. — 1992. — Т. 77, № 1. — С. 83–91.

Протасов В.Р. Зрение и ближняя ориентация рыб : моногр. — М. : Наука, 1968. — 203 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Т. 18 : Дальний Восток. Вып. 2 : Нижний Амур (от с. Помпеевки до устья) / под ред. А.П. Муранова. — Л. : Гидрометеиздат, 1970. — 592 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Т. 20 : Камчатка / под ред. М.Г. Васильковского. — Л. : Гидрометеиздат, 1973а. — 368 с.

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

Ресурсы поверхностных вод СССР. Основные гидрологические характеристики. Т. 18 : Дальний Восток. Вып. 3 : Приморье / под ред. Т.А. Кисельковой. — Л. : Гидрометеиздат, 1977. — 246 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 19 : Северо-Восток / под ред. Т.С. Шмидта. — Л. : Гидрометеиздат, 1969. — 284 с.

Рослый Ю.С. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура : моногр. — Хабаровск : Хабар. кн. изд-во, 2002. — 210 с.

Саввантова К.А. О карликовых самцах рода *Salvelinus* (Salmonidae) // ДАН СССР. — 1960. — Т. 135(1). — С. 217–220.

Саввантова К.А. Популяционная структура вида *Salmo mykiss* Walb. в пределах естественного ареала // Вопр. ихтиол. — 1975. — Т. 15, № 6. — С. 984–997.

Саввантова К.А., Груздева М.А., Кузицин К.В. и др. «Полуфунтовики» микижи *Parasalmo mykiss* — особый элемент структуры вида. К проблеме формирования разнообразия типов жизненной стратегии // Вопр. ихтиол. — 2005. — Т. 45, № 6. — С. 806–815.

Саввантова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. Долгосрочные и краткосрочные изменения структуры популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из рек западной Камчатки // Вопр. ихтиол. — 2003. — Т. 43, № 6. — С. 789–800.

Саввантова К.А., Кузицин К.В., Максимов В.А., Павлов Д.С. Популяционная структура микижи *Parasalmo mykiss* реки Утхолок // Вопр. ихтиол. — 1997. — Т. 37, № 2. — С. 179–188.

Саввантова К.А., Кузицин К.В., Павлов Д.С. Структура популяций микижи *Parasalmo mykiss* из рек северо-западной Камчатки и Северной Америки // Вопр. ихтиол. — 1999. — Т. 39, № 4. — С. 501–513.

Саввантова К.А., Максимов В.А., Мина М.В. и др. Камчатские благородные лососи (систематика, экология, перспективы использования как объекта форелеводства и акклиматизации) : моногр. — Воронеж : Воронеж. гос. ун-т, 1973. — 120 с.

Саввантова К.А., Тутуков М.А., Кузицин К.В., Павлов Д.С. Изменения структуры популяции камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из реки Утхолок на фоне колебаний ее численности // Вопр. ихтиол. — 2002. — Т. 42, № 2. — С. 184–188.

Самохвалов В.Л. Руслообразовательные процессы и концепция континуума населения водотока : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1996. — 39 с.

Север Дальнего Востока : моногр. / отв. ред. Н.А. Шило. — М. : Наука, 1970. — 488 с.

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

Семко Р.С. Новые данные о западнокамчатской симе // Зоол. журн. — 1956. — Т. 35, вып. 7. — С. 1017–1022.

Симонова Н.А. Об эффективности нереста красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) на ключевых нерестилищах озера Азабачьего // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 82. — С. 143–151.

Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : Московск. ун-та, 1975. — 336 с.

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.

Хаменкова Е.В., Голованов И.С., Изергин И.Л., Марченко С.Л. Реакция гидрофауны реки Хасын на вымывание мелкодисперсной пульпы из хвостохранилища Карамкенского горно-обогательного комбината (Магаданская область) // Гидробиол. журн. — 2014. — Т. 50, № 2. — С. 29–37.

Хаменкова Е.В., Крашенинников А.Б., Кондакова Д.А. Динамика количественных показателей зообентоса р. Дукча (Магаданская область) и ее взаимосвязь с некоторыми абиотическими и биотическими факторами среды // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2021. — Вып. 9. — С. 193–200. DOI: 10.25221/levanidov.09.20.

Цыгир В.В. Жилая сима из бассейна Седанкинского водохранилища (южное Приморье) // Биология шельфовых и проходных рыб. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1990. — С. 47–52.

Чалов С.Р. Речные наносы в формировании биоценозов лососевых рек // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2011. — Вып. 5. — С. 571–579.

Чалов С.Р., Есин Е.В., Леман В.Н. Влияние взвешенных наносов на речные ихтиоцены // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 199. — С. 179–192. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-199-179-192.

Чебанова В.В. Бентос лососевых рек Камчатки : моногр. — М. : ВНИРО, 2009. — 172 с.

Чебанова В.В. О значении бентоса и дрейфа донных беспозвоночных в питании молоди лососей // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2002. — Вып. 6. — С. 260–271.

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.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 496 с.

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

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

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

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

Ando S., Fukuda N., Mori Y. et al. Characteristics of carotenoid distribution in various tissues from red- and white-fleshed Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) // Aquaculture Fish. Manage. — 1994. — Vol. 25. — P. 113–120.

Banks J.L., Fowler L.G., Elliott J.W. Effects of rearing temperature on growth, body form, and hematology of fall chinook fingerlings // Prog. Fish.-Cult. — 1971. — Vol. 33. — P. 20–26.

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

Bilby R.E., Fransen B.R., Bisson P.A., Walter J.K. Response of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) to the addition of salmon carcasses to two streams in southwestern Washington, U.S.A. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1998. — Vol. 55, Iss. 8. — P. 1909–1918. DOI: 10.1139/cjfas-55-8-1909.

Bourret S.L., Caudill C.C., Keefer M.L. Diversity of juvenile Chinook salmon life history pathways // Rev. Fish Biol. Fish. — 2016. — Vol. 26. — P. 375–403. DOI: 10.1007/s11160-016-9432-3.

Brett J.R., Clarke W.C., Shelbourn J.E. Experiments on thermal requirements for growth and food conversion efficiency of juvenile chinook salmon : Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences. — Nanaimo, British Columbia : Department of Fisheries and Oceans, 1982. — № 1127. — 35 p.

Chapman D.W. Aggressive behavior in juvenile coho salmon as a cause of emigration // J. Fish. Res. Bd Can. — 1962. — Vol. 19, № 6. — P. 1047–1080. DOI: 10.1139/f62-069.

Clarke W.C., Blackburn J. Effect of growth on early sexual maturation in stream-type Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Aquaculture. — 1994. — Vol. 121, Iss. 1–3. — P. 95–103. DOI: 10.1016/0044-8486(94)90011-6.

Craig J.K., Foote C.J. Countergradient variation and secondary sexual color: phenotypic convergence promotes genetic divergence in carotenoid use between sympatric anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Evolution. — 2001. — Vol. 55, Iss. 2. — P. 380–391. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb01301.x.

Craig J.K., Foote C.J., Wood C.C. Countergradient variation in carotenoid use between sympatric morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) exposes non-anadromous hybrids in the wild

by their mismatched spawning colour // Biological Journ. of the Linnean Society. — 2005. — Vol. 84, Iss. 2. — P. 287–305. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2005.00430.x.

Craik J.C.A. Egg quality and egg pigment in salmon fishes // Aquaculture. — 1985. — Vol. 47, Iss. 1. — P. 61–88. DOI: 10.1016/0044-8486(85)90008-0.

Dill L.M. Aggressive distance in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can. J. Zool. — 1978. — Vol. 56, № 6. — P. 1441–1446. DOI: 10.1139/z78-198.

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

Foote C.J., Brown G.S., Hawryshyn C.W. Female colour and male choice in sockeye salmon: implications for the phenotypic convergence of anadromous and nonanadromous morphs // Anim. Behav. — 2004. — Vol. 67, Iss. 1. — P. 69–83. DOI: 10.1016/j.anbehav.2003.02.004.

Foote C.J., Moore K., Stenberg K. et al. Genetic differentiation in gill raker number and length in sympatric anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* // Environ. Biol. Fishes. — 1999. — Vol. 54(3). — P. 263–274. DOI: 10.1023/A:1007548807233.

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:RO OPST]2.0.CO;2.

Fry F.E.J. The effect of environmental factors on the physiology of fish : Fish physiology. Vol. VI. Environmental relations and behavior / eds W.S. Hoar, D.J. Randall. — N.Y. : Academic Press, 1971. — 98 p. DOI: 10.1016/S1546-5098(08)60146-6.

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.

Gross M.R. Evolution of diadromy in fishes // Amer. Fish. Soc. Symp. — 1987. — Vol. 1. — P. 14–25.

Gross M.R., Coleman R.M., McDowall R.M. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration // Science. — 1988. — Vol. 239, Iss. 4845. — P. 1291–1293. DOI: 10.1126/science.239.4845.1291.

Heintz R.A., Wipfli M.S., Hudson J.P. Identification of marine-derived lipids in juvenile coho salmon and aquatic insects through fatty acid analysis // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2010. — Vol. 139, Iss. 3. — P. 840–854. DOI: 10.1577/T09-115.1.

Hendry A.P., Morbey Y.E., Berg O.K., Wenburg J.K. Adaptive variation in senescence: reproductive lifespan in a wild salmon population // Proc. R. Soc. Lond. B. — 2004. — Vol. 271. — P. 259–266. DOI: 10.1098/rspb.2003.2600.

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.

Hoar W.S. The Behaviour of Chum, Pink and Coho Salmon in Relation to their Seaward Migration // J. Fish. Res. Bd Can. — 1951. — Vol. 8b(4). — P. 241–263. DOI: 10.1139/f50-015.

Hoar W.S. The evolution of migratory behaviour among juvenile salmon of the genus *Oncorhynchus* // J. Fish. Res. Bd Can. — 1958. — Vol. 15, № 3. — P. 391–428. DOI: 10.1139/f58-020.

Horita J., Iwasa Y., Tachiki Y. Evolutionary bistability of life history decision in male masu salmon // Journ. Theoretical Biology. — 2018. — Vol. 448. — P. 104–111. DOI: 10.1016/j.jtbi.2018.04.008.

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.

Hutchings J.A. Norm of reaction and phenotypic plasticity in salmonid life histories // Evolution illuminated: salmon and their relatives / A. Hendry, S. Stearns (eds). — N.Y. : Oxford Univ. Press, 2004. — P. 154–174.

Inatani Y., Ineno T., Sone S. et al. Assessment of the timing and degree of smolt development in southern populations of masu salmon *Oncorhynchus masou* // J. Fish. Biol. — 2018. — Vol. 93, Iss. 3. — P. 490–500. DOI: 10.1111/jfb.13647.

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.

Jonsson B., Jonsson N. Partial migration niche shift versus sexual maturation in fishes // Rev. Fish Biol. Fish. — 1993. — Vol. 3. — P. 348–365. DOI: 10.1007/BF00043384.

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.

Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B. et al. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories // Ecol. Freshwater Fish. — 2003. — Vol. 12, Iss. 1. — P. 1–59. DOI: 10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x.

Larsen D.A., Beckman B.R., Cooper K.A. Examining the conflict between smolting and precocious male maturation in spring (stream-type) Chinook salmon // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2010. — Vol. 139, № 2. — P. 564–578. DOI: 10.1577/T08-209.1.

Lotocka M., Styczynska-Jurewicz E., Bledzki L.A. Changes in carotenoid composition in different developmental stages of copepods: *Pseudocalanus acuspes* Giesbrecht and *Acartia* spp. // J. Plankton Res. — 2004. — Vol. 26, Iss. 2. — P. 159–166. DOI: 10.1093/plankt/fbh021.

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.

MacKinnon C.N., Donaldson E.M. Environmentally induced precocious sexual development in the male pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Fish. Res. Bd Can. — 1976. — Vol. 33, № 11. — P. 2602–2605.

Martel G., Dill L.M. Feeding and aggressive behaviours in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) under chemically-mediated risk of predation // Behav. Ecol. Sociobiol. — 1993. — Vol. 32. — P. 365–370. DOI: 10.1007/BF00168819.

McCullough D.A., Spalding S., Sturdevant D., Hicks M. Issue paper 5: Summary of technical literature examining the physiological effects of temperature on salmonids : EPA Region 10 Temperature Water Quality criteria guidance development project. — Seattle, Washington, 2001. — 114 p.

Metcalf N.B., Thorpe J.E. Determinants of Geographical Variation in the Age of Seaward-Migrating Salmon, *Salmo salar* // J. Animal Ecol. — 1990. — Vol. 59, № 1. — P. 135–145. DOI: 10.2307/5163.

Morita K., Nagasawa T. Latitudinal variation in the growth and maturation of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) parr // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2010. — Vol. 67, № 6. — P. 955–965. DOI: 10.1139/F10-028.

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.

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 Amer. J. Fish. Manag. — 2009. — Vol. 29, Iss. 3. — P. 778–790. DOI: 10.1577/M08-069.1.

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

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. Additional observations concerning residual sockeye and kokanee (*Oncorhynchus nerka*) // J. Fish. Res. Bd Can. — 1959. — Vol. 16, № 6. — P. 897–902. DOI: 10.1139/f59-063.

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

Romine J.G., Benjamin J.R., Perry R.W. et al. Theoretical life history responses of juvenile *Oncorhynchus mykiss* to changes in food availability using a dynamic state-dependent approach : U.S. Geological Survey. Open-File Report 2013–1154. — 2013. — 20 p.

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.

Ryer C.H., Olla B.L. Growth depensation and aggression in laboratory reared coho salmon: the effect of food distribution and ration size // J. Fish Biol. — 1996. — Vol. 48, Iss. 4. — P. 686–694. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1996.tb01464.x.

- Sakai H., Niioka 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.
- Silverstein J.T., Shearer K.D., Dickhoff W.W., Plisetskaya E.M.** Effects of growth and fatness on sexual development of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) parr // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1998. — Vol. 55, № 11. — P. 2376–2382. DOI: 10.1139/cjfas-55-11-2376.
- Sloat M.R., Fraser D.J., Dunham J.B. et al.** Ecological and evolutionary patterns of freshwater maturation in Pacific and Atlantic salmonines // Rev. Fish Biol. Fish. — 2014. — Vol. 24, Iss. 3. — P. 689–707. DOI: 10.1007/s11160-014-9344-z.
- Suchanek P.M., Marshall R.P., Hale S.S., Schmidt D.C.** Juvenile salmon rearing suitability criteria // Resident and juvenile anadromous fish investigations (May–October 1983) / Schmidt, D.C., Hale, S.S., Crawford, D.L., and Suchanek, P.M., eds. — Anchorage, Alaska, Department of Fish and Game, Susitna Hydro Aquatic Studies, 1984. — P. 132–188. <https://www.arlis.org/docs/vol11/Susitna/17/APA1784.pdf>.
- 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.
- 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.
- Weisbart M.** Osmotic and ionic regulation in embryo, alevins and fry of the five species of Pacific salmon // Can. J. Zool. — 1968. — Vol. 46. — P. 385–397. DOI: 10.1139/z68-056.
- Wipfli M.S., Hudson J., Caouette J.** Influence of salmon carcasses on stream productivity: response of biofilm and benthic macroinvertebrates in southeastern Alaska, U.S.A. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1998. — Vol. 55, № 6. — P. 1503–1511. DOI: 10.1139/cjfas-55-6-1503.
- Wood C.C., Foote C.J., Rutherford D.T.** Ecological interactions between juveniles of reproductively isolated anadromous and non-anadromous morphs of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, sharing the same nursery lake // Environ. Biol. Fishes. — 1999. — Vol. 54(2). — P. 161–173. DOI: 10.1023/A:1007491220512.
- 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.

References

- Anisimova, L.A. and Markevich, G.N.,** Hydrological regime and hydrochemical basis of productivity of Kronotskoye Lake in June-September 2013, in *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2014, no. 6, pp. 38–43.
- Bazarkina, L.A.,** Diapause of cyclops (*Cyclops scutifer*) of Lake Azabachye, *Zool. Zh.*, 1993, vol. 72, no. 11, pp. 22–28.
- Bazarkina, L.A.,** Mechanisms of population regulation in populations of planktonic crustaceans in the mesotrophic salmon lake Azabachye (Kamchatka), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ., 2004.
- Belousova, S.P.,** Zooplankton of the pelagic zone of Lake Azabache (Kamchatka) and its importance in the diet of juvenile salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walb.), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky: DVGU, 1972.
- Belousova, S.P.,** The feeding of young (*Oncorhynchus nerka* Walb.) in Lake Azabachye, Kamchatka, USSR, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1974, vol. 90, pp. 81–92.
- Bogatov, V.V.,** *Ecology of river communities of Russian Far-East*, Vladivostok: Dal'nauka, 1994.
- Bonk, A.A.,** *Characteristics of freshwater bodies of Kamchatka*: textbook. Allowance, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskii Gos. Tekh. Univ., Vsemirnyy fond okhrany prirody (WWF), 2015.
- 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.
- Bulygina, O.N., Korshunova, N.N., and Razuvaev, V.N.,** Specialized datasets for climate research, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Gidrometeorol. Inst.-MCD*, 2014, no. 177, pp. 136–148.
- Vazhnov, A.N.,** *Gidrologiya rek* (Hydrology of rivers), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1976.

Vvedenskaya, T.L. and Ulatov, A.V., A Review on the Results of Studying the State of Salmon Water Objects in Kamchatsky Krai Depending on Anthropogenic Pressure, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 157, pp. 173–188.

Velikanov, M.A., *Gidrologiya sushy* (Hydrology of land), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1948.

Vezler, N.M., Structural features and dynamics of the zooplankton community in the pelagic zone of Lake Dalneye (Kamchatka), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2009.

Volkov, A.F., Seasonal and long-term dynamics of epipelagic plankton in Kamchatka waters of the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 175, pp. 206–233.

Volkov, A.F., Present state of the spring plankton community in the northern Okhotsk Sea (1997–2017), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 192, pp. 121–135. doi 10.26428/1606-9919-2018-192-121-135

Voskresensky, K.P., *Norma i izmenchivost' godovogo stoka rek Sovetskogo Soyuz*a (Norm and variability of annual flow of rivers of the Soviet Union), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1962.

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

Golovanov, V.K., Temperature criteria for the life activity of freshwater fish, Moscow: Poligraf-plyus, 2013.

Golub', E.V., Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) of Chukotka: Biology, Distribution, Abundance, in *Byull. N 2 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinnoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 2 Implementation of "The Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2007, pp. 139–146.

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

Gruzdeva, M.A., Malyutina, 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., The distinctive features of the biology of masu salmon (*Oncorhynchus masu* Brevoort) from Sakhalin, *Vopr. Ikhtiol.*, 1956, vol. 7, pp. 33–35.

Dubovskaya, O.P., Non-predatory mortality of the crustacean zooplankton, and its possible causes (a review), *Zh. Obshch. Biol.*, 2009, vol. 70, no. 2, pp. 168–192.

Esin, E.V., Leman, V.N., and Chalov, S.R., Salmon spawning topography and structure of breeding groups in the rivers of East Kamchatka during the high abundance of spawning stocks, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 158, pp. 48–60.

Esin, E.V. and Markevich, G.N., *Gol'tsy roda Salvelinus aziatskoy chasti Severnoy Patsifiki: proiskhozhdeniye, evolyutsiya i sovremennoye raznoobraziye* (Charrs of genus *Salvelinus* of asian North Pacific: origin, evolution and modern diversity), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2017.

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

Zasypkina, I.A., Examination of the amphibiotic insects fauna of the Tauiskaya Bay coast, *Vestn. Sev.-Vost. Nauch. Tsentra, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2008, no. 4, pp. 35–44.

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., 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.

Ivankov, V.N., Padetsky, S.N., and Chikina, V.S., On the postspawning neotenic males of *Oncorhynchus masu* (Brevoort), *Vopr. Ikhtiol.*, 1977, vol. 17, no. 4, pp. 753–755.

Ivlev, V.S., *Eksperimental'naya ekologiya pitaniya ryb* (Experimental ecology of fish nutrition), Moscow: Pishchepromizdat, 1955.

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

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

Kirillova, E.A., Kirillov, P.I., and Pavlov, D.S., Changes in the structure of the ichthyofauna of Kuril Lake (southern Kamchatka), in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Readings Commemorating Vladimir Yakovlevich Levanidov), Vladivostok: Dal'nauka, 2014, vol. 6, pp. 301–310.

Krogius, F.V., The role of dwarf forms in the reproduction of the migratory red *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), *Vopr. Ikhtiolog.*, 1981, vol. 21, no. 6, pp. 976–984.

Krogius, F.V., Seasonal races of the red *Oncorhynchus nerka* (Walb.) and its spawning grounds in the reservoirs of Kamchatka, in *Biologicheskkiye osnovy razvitiya lososevogo khozyaystva v vodoyemakh SSSR* (Biological foundations of the development of salmon farming in the reservoirs of the USSR), Moscow: Nauka, 1983, pp. 18–31.

Krogius, 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. Ikhtiolog.*, 1956, no. 7, pp. 3–20.

Krogius, 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. Ikhtiolog.*, 1967, vol. 7, no. 3(44), pp. 433–445.

Krokhin, E.M., Lake Azabachje (a physic-geographical outline), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 82, pp. 3–17.

Krokhin, E.M. and Krogius, 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.

Krokhin, E.M. and Kurenkov, I.I., Avacha Lakes, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 57, pp. 187–198.

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, I.I., *Zooplankton ozer Kamchatki* (Zooplankton of Kamchatka Lakes), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2005.

Kurenkov, I.I., Food supply of juvenile salmon in the inland waters of Kamchatka, in *Lososevoye khozyaystvo Dal'nego Vostoka* (Salmon farming in the Far East), Moscow: Nauka, 1964, pp. 106–112.

Kurenkov, I.I., Plankton of Kronotsky Lake (Kamchatka), *Tr. Biologo-pochvennogo instituta*, 1978, vol. 49(152), pp. 46–55.

Kurenkov, I.I., Plankton of the lakes of the Kamakovo Lowland (Kamchatka River basin), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 57, pp. 154–169.

Kurenkov, S.I., Age and linear growth of land-locked sockeye lake Kronotskoe, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1974, vol. 90, pp. 111–118.

Kurenkov, S.I., Residential coho salmon in Kamchatka, *Vopr. geografii Kamchatki*, 1977, no. 7, pp. 52–55.

Kurenkov, S.I., Specific morphological features of land-locked sockeye salmon in Lake Kronotskoe, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 82, pp. 125–134.

Kurenkov, S.I., Population structure of kokanee of Kronotsky Lake, *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1979.

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. Ikhtiolog.*, 1982, vol. 22, no. 6, pp. 966–973.

Kurenkov, S.I., Gorshkov, S.A., and Tolstyak, T.I., Distribution and biological features of the freshwater form of coho salmon, in *Morfologiya, struktura populyatsiy i problemy ratsional'noy ispol'zovaniya lososevidnykh ryb: tez. dokl. koordinats. soveshch. po lososevidnym rybam* (Morphology, population structure and problems of rational use of salmonids: abstract. report coordination meeting for salmonids), Leningrad: Nauka, 1983, pp. 117–118.

Levanidov, V.Ya., The reproduction of Amur salmon and the forage supply of their juveniles in the tributaries of the Amur River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1969, vol. 67.

Levanidov, V.Ya., Materials on the reproduction biology of autumn chum salmon from the Khor River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1954, vol. 41, pp. 231–251.

Levanidov, V.Ya., Nutrition and growth of chum salmon fry in fresh waters, *Zool. Zh.*, 1955, vol. 34, no. 2, pp. 371–379.

Levanidov, V.Ya., Ecosystems of salmon rivers of the Far East, in *Bespozvonochnyye zhitovnyye v ekosistemakh lososevykh rek Dal'nego Vostoka* (Invertebrate animals in the ecosystems of salmon rivers of the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1981, pp. 3–21.

Levanidov, V.Ya. and Levanidova, I.M., Feeding of juvenile Amur chum salmon in fresh waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1951, vol. 35, pp. 41–46.

Leman, V.N. and Loshkareva, A.A., *Spravochnoye posobiye po prirodookhrannym i meliorativnym meropriyatiyam pri proizvodstve stroitel'nykh i inykh rabot v basseynakh lososevykh nerestovykh rek Kamchatki* (A reference guide on environmental protection and reclamation measures during construction and other work in the salmon spawning river basins of Kamchatka), Moscow: KMK, 2009.

Leman, V.N. and Chebanova, V.V., About the fact of mass migration of young-of-the-year Chinook salmon in the estuary of the river Bolshaya (western Kamchatka), *Vopr. Rybolov.*, 2000, vol. 1, no. 2–3, pp. 34–36.

Makarchenko, E.A. and Makarchenko, M.A., Biomass and structure of the benthic invertebrate community of the Somnitelnaya River (Wrangel Island), in *Bespozvonochnyye zhitovnyye v ekosistemakh lososevykh rek Dal'nego Vostoka* (Invertebrate animals in the ecosystems of salmon rivers of the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1981, pp. 44–58.

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., Busarova, O.Y., Knudsen, R., and Anisimova, L.A., Diversity of nosed charrs *Salvelinus malma* (Salmonidae) of Lake Kronotskoe (Kamchatka), *J. Ichthyol.*, 2017, vol. 57, no. 5, pp. 675–687. doi 10.1134/S0032945217050101

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. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-770-786. EDN: NQROVE.

Marchenko, S.L., Golovanov, I.S., Khovanskaya, L.L., Kashchenko, E.V., and Sachkov, M.M., Residential sockeye salmon of Lake Kisi (Ola River), in *Mater. 8-y Vseros. nauchno-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 State, Conservation, and Commercial and Technical Use"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskii Gos. Tekh. Univ., 2017, part 1, pp. 154–156.

Medvedeva, L.A., The influence of floods on the abundance and biomass of periphyton algae in the small salmon river (Primorsky Krai), *Vestn. Tyumen. Gos. Univ.*, 2005, no. 5, pp. 86–92.

Nilovskaya, L.V. and Bonk, T.V., State of the pelagic zooplankton community of Lake Kuriiskoye during the fertilization and post-fertilization periods (1980–2000), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2004, no. 7, pp. 94–102.

Mikhailov, V.I., Dobrovolsky, A.D., and Dobrolyubov, S.A., *Gidrologiya* (Hydrology), Moscow: Vysshaya Shkola, 2007.

Mikhailov, V.I. and Dobrolyubov, S.A., *Gidrologiya* (Hydrology), Moscow; Berlin: Direct-Media, 2017.

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.

Nikolsky, G.V., *Teoriya dinamiki stada ryb kak biologicheskaya osnova ratsional'noi ekspluatatsii i vosproizvodstva rybnyykh resursov* (The Theory of Fish Stock Dynamics as a Biological Basis

for the Rational Exploitation and Reproduction of Fish Resources), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1974, 2nd ed.

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.

Pavlov, D.S. and Savvaitova, K.A., Intraspecific structure of fish. Anadromy and residency in salmonids (Salmonidae), in *Aktual'nyye problemy sovremennoy ikhtiologii (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.

Pavlov, D.S. and Savvaitova, K.A., On the problem of ratio of anadromy and residence in Salmonids (Salmonidae), *J. Ichthyol.*, 2008, vol. 48, no. 9, pp. 778–791. doi 10.1134/S0032945208090099

Pavlov, D.S., Savvaitova, K.A., and Kuzishchin, K.V., On the problem of the formation of epigenetic variations in life strategy in a Red Book species — Kamchatka mykiss *Parasalmo mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes), *Doklady Biological Sciences*, 1999, vol. 367, no. 5, pp. 709–713.

Pavlov, D.S., Savvaitova, K.A., and Kuzishchin, K.V., Dwarf males and reproductive tactics in the mikizha *Parasalmo mykiss* Walbaum (Salmonidae, Salmoniformes) from the Kamchatka Peninsula, *Doklady Biological Sciences*, 2000, vol. 373, no. 1–6, pp. 382–385.

Pavlov, D.S., Savvaitova, K.A., Kuzishchin, K.V., Gruzdeva, M.A., Mal'tsev, A.Yu., and Stanford, D.A., Diversity of life strategies and population structure of Kamchatka mykiss *Parasalmo mykiss* in the ecosystems of small salmon rivers of various types, *J. Ichthyol.*, 2008, vol. 48, no. 1, pp. 37–44. doi 10.1134/s0032945208010049

Pavlov, D.S., Savvaitova, K.A., Kuzishchin, K.V., Gruzdeva, M.A., Pavlov, S.D., Mednikov, B.M., and Maksimov, S.V., *Tikhookeanskiye blagorodnyye lososi i foreli Azii* (Pacific noble salmon and trout of Asia), Moscow: Nauchnyy mir, 2001.

Pavlov, S.D., Ponomareva, E.V., Melnikova, M.N., Mineeva, T.V., and Kholodova, M.V., Genetic diversity of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* Walbaum of Kamchatka and the Commander Islands based on analysis of the variability of microsatellite DNA, *Biol. Bull.*, 2016, vol. 43, no. 1, pp. 12–20. doi 10.1134/S1062359016010131

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.

Potapova, M.G., Composition and distribution of communities of attached algae in small rivers of the Upper Kolyma basin, *Botan. Zh.*, 1992, vol. 77, no. 1, pp. 83–91.

Protasov, V.R., *Zreniye i blizhnyaya oriyentatsiya ryb* (Vision and short-range orientation of fish), Moscow: Nauka, 1968.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Gidrologicheskaya izuchennost'. T. 18: Dal'nii Vostok, vyp. 2: Nizhniy Amur (ot s. Pompeyevki do ust'ya) (Surface water resources of the USSR, Hydrological study, vol. 18: Far East, no. 2: Lower Amur (from the village of Pompeevka to the mouth)), Muranova, A.P., ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1970.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Gidrologicheskaya izuchennost'. T. 2 : Kamchatka (Surface water resources of the USSR. Hydrological study, vol. 20: Kamchatka), M.G. Vaskovsky, ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1973.

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

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Osnovnye gidrologicheskie kharakteristiki. T. 18: Dal'nii Vostok, vyp. 3: Primor'e (Surface Water Resources in the USSR, Main Hydrological Characteristics, vol. 18: Far East, no. 3: Primorsky Krai), Kisel'kova, T.A., Ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1977.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. T. 19: Severo-Vostok (Resources of surface waters of the USSR. Vol. 19: Northeast), Schmidt, T.S., ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1969.

Roslyi, Yu.S., *Dinamika populyatsii i vosproizvodstvo tikhookeanskikh lososei v basseine Amura* (Dynamics of Populations and Reproduction of Pacific Salmon in the Amur River Basin), Khabarovsk: Khabarovskoye Knizhnoye Izd., 2002.

Savvaitova, K.A., About dwarf males of the genus *Salvelinus* (Salmonidae), *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 1960, vol. 135, no. 1, pp. 217–220.

Savvaitova, K.A., Population structure of *Salmo mykiss* Walbaum within their natural range, *Vopr. Ikhtiol.*, 1975, vol. 15, no. 6, pp. 984–997.

Savvaitova, K.A., Gruzdeva, M.A., Kuzishchin, K.V., Pavlov, D.S., Stanford, D.A., Sokolov, S.G., and Ellis, B.K., Half-pounders of the Kamchatka steelhead *Parasalmo mykiss* are a specific element of the species structure. On the development of life history strategy types, *Vopr. Ikhtiol.*, 2005, vol. 45, no. 6, pp. 806–815.

Savvaitova, K.A., Kuzishchin, K.V., Gruzdeva, M.A., Pavlov, D.S., Stanford, D.A., and Ellis, B.K., Long-term and short-term variation in the population structure of Kamchatka steelhead *Parasalmo mykiss* from rivers of western Kamchatka, *Vopr. Ikhtiol.*, 2003, vol. 43, no. 6, pp. 789–800.

Savvaitova, K.A., Kuzishchin, K.V., Maksimov, V.A., and Pavlov, D.S., Population structure of the Kamchatka rainbow trout *Parasalmo mykiss* in the river Utkholok, *Vopr. Ikhtiol.*, 1997, vol. 37, no. 2, pp. 179–188.

Savvaitova, K.A., Kuzishchin, K.V., and Pavlov, D.S., Population structure of the rainbow trout *Parasalmo mykiss* from the rivers of the north-western Kamchatka and North America, *Vopr. Ikhtiol.*, 1999, vol. 39, no. 4, pp. 501–513.

Savvaitova, K.A., Maksimov, V.A., Mina, M.V., Novikov, G.G., Kokhmenko, L.V., and Matsuk, V.E., *Kamchatskiye blagorodnyye lososi (sistematika, ekologiya, perspektivy ispol'zovaniya kak ob'yekta forelevodstva i akklimatizatsii)* (Kamchatka noble salmon (systematics, ecology, prospects for use as an object of trout breeding and acclimatization)), Voronezh: Voronezh. Gos. Univ., 1973.

Savvaitova, K.A., Tutukov, M.A., Kuzishchin, K.V., and Pavlov, D.S., Changes of population structure in the Kamchatka rainbow trout *Parasalmo mykiss* from the River Utkholok on the background of its abundance fluctuations, *Vopr. Ikhtiol.*, 2002, vol. 42, no. 2, pp. 184–188.

Samokhvalov, V.L., Channel formation processes and the concept of watercourse population continuum, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Moscow, 1996.

Sever Dal'nego Vostoka (North of the Far East), Shilo, N.A., ed., Moscow: Nauka, 1970.

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

Semko, R.S., New data about the Western Kamchatka salmon, *Zool. Zh.*, 1956, vol. 35, no. 7, pp. 1017–1022.

Simonova, N.A., Spawning succes of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walb.) in the springs of Lake Azabachje, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 82, pp. 143–151.

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

Tochilina, T.G. and Smirnov, B.P., Sexually mature underyearlings 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.

Khamenkova, E.V., Golovanov, I.S., Izergin, I.L., and Marchenko, S.L., Reaction of the hydrofauna of the Khasyn River to the leaching of fine pulp from the tailings of the Karamken mining and processing plant (Magadan region), *Gidrobiol. Zh.*, 2014, vol. 50, no. 2, pp. 29–37.

Khamenkova, E.V., Krasheninnikov, A.B., and Kondakova, D.A., The dynamics of quantitative indices of zoobenthos and its relationship with some abiotic and biotic environmental factors in the Dukcha River (Magadan Region), in *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2021, no. 9, pp. 193–200. doi 10.25221/levanidov.09.20

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.

Chalov, S.R., River sediments in the formation of biocenoses of salmon rivers, in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings), Vladivostok: Dal'nauka, 2011, vol. 5, pp. 571–579.

Chalov, S.R., Esin, E.V., and Leman, V.N., Influence of suspended fluvial sediments on the river ichthyocene, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 199, pp. 179–192. doi 10.26428/1606-9919-2019-199-179-192

Chebanova, V.V., *Bentos lososevykh rek Kamchatki* (Benthos of salmon rivers of Kamchatka), Moscow: VNIRO, 2009.

Chebanova, V.V., On the role of benthos and bottom invertebrates drift in juvenile Pacific Salmon feeding, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2002, vol. 6, pp. 260–271.

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.

Chereshnev, I.A., Volobuev, V.V., Shestakov, A.V., and Frolov, S.V., *Lososevidnye ryby Severo-Vostoka Rossii* (Salmonids in the North-East of Russia), Vladivostok: Dal'nauka, 2002.

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

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

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

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

Ando, S., Fukuda, N., Mori, Y., Sugawara, A., and Heard, Q.R., Characteristics of carotenoid distribution in various tissues from red- and white-fleshed Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum), *Aquaculture Fish. Manage.*, 1994, vol. 25, pp. 113–120.

Banks, J.L., Fowler, L.G., and Elliott, J.W., Effects of rearing temperature on growth, body form, and hematology of fall chinook fingerlings, *Prog. Fish.-Cult.*, 1971, vol. 33, pp. 20–26.

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

Bilby, R.E., Fransen, B.R., Bisson, P.A., and Walter, J.K., Response of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) to the addition of salmon carcasses to two streams in southwestern Washington, U.S.A., *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1998, vol. 55, no. 8, pp. 1909–1918. doi 10.1139/cjfas-55-8-1909

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

Brett, J.R., Clarke, W.C., and Shelbourn, J.E., Experiments on thermal requirements for growth and food conversion efficiency of juvenile chinook salmon, *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, Nanaimo, British Columbia: Department of Fisheries and Oceans, 1982, no. 1127.

Chapman, D.W., Aggressive behavior in juvenile coho salmon as a cause of emigration, *J. Fish. Res. Bd Can.*, 1962, vol. 19, no. 6, pp. 1047–1080. doi 10.1139/f62-069

Clarke, W.C. and Blackburn, J., Effect of growth on early sexual maturation in stream-type Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*), *Aquaculture*, 1994, vol. 121, no. 1–3, pp. 95–103. doi 10.1016/0044-8486(94)90011-6

Craig, J.K. and Foote, C.J., Countergradient variation and secondary sexual color: phenotypic convergence promotes genetic divergence in carotenoid use between sympatric anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), *Evolution*, 2001, vol. 55, no. 2, pp. 380–391. doi 10.1111/j.0014-3820.2001.tb01301.x

Craig, J.K., Foote, C.J., and Wood, C.C., Countergradient variation in carotenoid use between sympatric morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) exposes non-anadromous hybrids in the wild by their mismatched spawning colour, *Biological Journ. of the Linnean Society*, 2005, vol. 84, no. 2, pp. 287–305. doi 10.1111/j.1095-8312.2005.00430.x

Craik, J.C.A., Egg quality and egg pigment in salmon fishes, *Aquaculture*, 1985, vol. 47, no. 1, pp. 61–88. doi 10.1016/0044-8486(85)90008-0

Dill, L.M., Aggressive distance in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), *Can. J. Zool.*, 1978, vol. 56, no. 6, pp. 1441–1446. doi 10.1139/z78-198

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

Foote, C.J., Brown, G.S., and Hawryshyn, C.W., Female colour and male choice in sockeye salmon; implications for the phenotypic convergence of anadromous and non-anadromous morphs, *Anim. Behav.*, 2004, vol. 67, no. 1, pp. 69–83. doi 10.1016/j.anbehav.2003.02.004

Foote, C.J., Moore, K., Stenberg, K., Craig, K., Wenburg, J.K., and Wood, C.C., Genetic differentiation in gill-raker number and length in sympatric anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, *Environ. Biol. Fishes*, 1999, vol. 54, no. 3, pp. 263–274. doi 10.1023/A:1007548807233

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

Fry, F.E.J., The effect of environmental factors on the physiology of fish, *Fish physiology*, Vol. VI. Environmental relations and behavior, Hoar, W.S. and Randall, D.J., eds, New York: Academic Press, 1971. doi 10.1016/S1546-5098(08)60146-6

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

Gross, M.R., Evolution of diadromy in fishes, *Amer. Fish. Soc. Symp.*, 1987, vol. 1, pp. 14–25.

Gross, M.R., Coleman, R.M., and McDowall, R.M., Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration, *Science*, 1988, vol. 239, no. 4845, pp. 1291–1293. doi 10.1126/science.239.4845.1291

Heintz, R.A., Wipfli, M.S., and Hudson, J.P., Identification of marine-derived lipids in juvenile coho salmon and aquatic insects through fatty acid analysis, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 2010, vol. 139, no. 3, pp. 840–854. doi 10.1577/T09-115.1

Hendry, A.P., Morbey, Y.E., Berg, O.K., and Wenburg, J.K., Adaptive variation in senescence: reproductive lifespan in a wild salmon population, *Proceedings of the Royal Society of London B*, 2004, vol. 271, pp. 259–266. doi 10.1098/rspb.2003.2600

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

Hoar, W.S., The Behaviour of Chum, Pink and Coho Salmon in Relation to their Seaward Migration, *J. Fish. Res. Bd Can.*, 1951, vol. 8b, no. 4, pp. 241–263. doi 10.1139/f50-015

Hoar, W.S., The evolution of migratory behaviour among juvenile salmon of the genus *Oncorhynchus*, *J. Fish. Res. Bd Can.*, 1958, vol. 15, no. 3, pp. 391–428. doi 10.1139/f58-020

Horita, J., Iwasa, Y., and Tachiki, Y., Evolutionary bistability of life history decision in male masu salmon, *Journ. Theoretical Biology*, 2018, vol. 448, pp. 104–111. doi 10.1016/j.jtbi.2018.04.008

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

Hutchings, J.A., Norm of reaction and phenotypic plasticity in salmonid life histories, *Evolution illuminated: salmon and their relatives*, Hendry, A. and Stearns, S., eds, New York: Oxford Univ. Press, 2004, pp. 154–174.

Inatani, Y., Ineno, T., Sone, S., Matsumoto, N., Uchida, K., and Shimizu, M., Assessment of the timing and degree of smolt development in southern populations of masu salmon *Oncorhynchus masou*, *J. Fish. Biol.*, 2018, vol. 93, no. 3, pp. 490–500. doi 0.1111/jfb.13647

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

Jonsson, B. and Jonsson, N., Partial migration niche shift versus sexual maturation in fishes, *Rev. Fish Biol. Fish.*, 1993, vol. 3, pp. 348–365. doi 10.1007/BF00043384

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.

Klemetsen, A., Amundsen, P.-A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F., and Mortensen, E., Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories, *Ecol. Freshwater Fish.*, 2003, vol. 12, no. 1, pp. 1–59. doi 10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x

Larsen, D.A., Beckman, B.R., and Cooper, K.A., Examining the conflict between smolting and precocious male maturation in spring (stream-type) Chinook salmon, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 2010, vol. 139, no. 2, pp. 564–578. doi 10.1577/T08-209.1

Lotocka, M., Styczyńska-Jurewicz, E., and Bledzki, L.A., Changes in carotenoid composition in different developmental stages of copepods: *Pseudocalanus acuspes* Giesbrecht and *Acartia* spp., *J. Plankton Res.*, 2004, vol. 26, no. 2, pp. 159–166. doi 10.1093/plankt/fbh021

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

MacKinnon, C.N. and Donaldson, E.M., Environmentally induced precocious sexual development in the male pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*), *Fish. Res. Board Can.*, 1976, vol. 33, no. 11, pp. 2602–2605.

- Martel, G. and Dill, L.M.**, Feeding and aggressive behaviours in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) under chemically-mediated risk of predation, *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1993, vol. 32, pp. 365–370. doi 10.1007/BF00168819
- McCullough, D.A., Spalding, S., Sturdevant, D., and Hicks, M.**, Issue paper 5: Summary of technical literature examining the physiological effects of temperature on salmonids, *EPA Region 10 Temperature Water Quality criteria guidance development project*, Seattle, Washington, 2001.
- Metcalf, N.B. and Thorpe, J.E.**, Determinants of Geographical Variation in the Age of Seaward-Migrating Salmon, *Salmo salar*, *J. Animal Ecol.*, 1990, vol. 59, no. 1, pp. 135–145. doi 10.2307/5163
- Morita, K. and Nagasawa, T.**, Latitudinal variation in the growth and maturation of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) parr, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2010, vol. 67, no. 6, pp. 955–965. doi 10.1139/F10-028
- 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
- 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 Amer. J. Fish. Manag.*, 2009, vol. 29, no. 3, pp. 778–790. doi 10.1577/M08-069.1
- Piccolo, J.J., Hughes, N.F., and Bryant, M.D.**, Water velocity influences prey detection and capture by drift-feeding juvenile Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss irideus*), *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2008, vol. 65, no. 2, pp. 266–275. doi 10.1139/f07-172
- 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.**, Additional observations concerning residual sockeye and kokanee (*Oncorhynchus nerka*), *J. Fish. Res. Bd Can.*, 1959, vol. 16, no. 6, pp. 897–902. doi 10.1139/f59-063
- 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
- Romine, J.G., Benjamin, J.R., Perry, R.W., Casal, L., Connolly, P.J., and Sauter, S.S.**, Theoretical life history responses of juvenile *Oncorhynchus mykiss* to changes in food availability using a dynamic state-dependent approach, *U.S. Geological Survey, Open-File Report 2013–1154*, 2013.
- 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.
- Ryer, C.H. and Olla, B.L.**, Growth depensation and aggression in laboratory reared coho salmon: the effect of food distribution and ration size, *J. Fish Biol.*, 1996, vol. 48, no. 4, pp. 686–694. doi 10.1111/j.1095-8649.1996.tb01464.x
- 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.
- Silverstein, J.T., Shearer, K.D., Dickhoff, W.W., and Plisetskaya, E.M.**, Effects of growth and fatness on sexual development of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) parr, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1998, vol. 55, no. 11, pp. 2376–2382. doi 10.1139/cjfas-55-11-2376
- Sloat, M.R., Fraser, D.J., Dunham, J.B., Falke, J.A., Jordan, Ch.E., McMillan, J.R., and Ohms, H.A.**, Ecological and evolutionary patterns of freshwater maturation in Pacific and Atlantic salmonines, *Rev. Fish Biol. Fish.*, 2014, vol. 24, no. 3, pp. 689–707. doi 10.1007/s11160-014-9344-z
- Suchanek, P.M., Marshall, R.P., Hale, S.S., and Schmidt, D.C.**, Juvenile salmon rearing suitability criteria, *Resident and juvenile anadromous fish investigations (May–October 1983)*, Schmidt, D.C., Hale, S.S., Crawford, D.L., and Suchanek, P.M., eds, Anchorage, Alaska, Department of Fish and Game, Susitna Hydro Aquatic Studies, 1984, pp. 132–188, <https://www.arlis.org/docs/vol11/Susitna/17/APA1784.pdf>.
- 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.

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'ye, Russia, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1994, vol. 51, № 1, pp. 197–208. doi 10.1139/f94-022

Weisbart, M., Osmotic and ionic regulation in embryo, alevins and fry of the five species of Pacific salmo, *Can. J. Zool.*, 1968, vol. 46, pp. 385–397. doi 10.1139/z68-056

Wipfli, M.S., Hudson, J., and Caouette, J., Influence of salmon carcasses on stream productivity: response of biofilm and benthic macroinvertebrates in southeastern Alaska, U.S.A., *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1998, vol. 55, no. 6, pp. 1503–1511. doi 10.1139/cjfas-55-6-1503

Wood, C.C., Foote, C.J., and Rutherford, D.T., Ecological interactions between juveniles of reproductively isolated anadromous and non-anadromous morphs of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, sharing the same nursery lake, *Environ. Biol. Fishes*, 1999, vol. 54, no. 2, pp. 161–173. doi 10.1023/A:1007491220512

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

World Ocean Database. <https://www.ncei.noaa.gov/products/world-ocean-database>. Cited September 16, 2023.

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.

Physical Oceanography Distributed Active Archive Center (PO.DAAC). <https://podaac.jpl.nasa.gov>. Cited September 16, 2023.

Поступила в редакцию 8.10.2023 г.

После доработки 24.11.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

*The article was submitted 8.10.2023; approved after reviewing 24.11.2023;
accepted for publication 30.11.2023*

Научная статья

УДК 597.552.511:551.463.6

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

EDN: RVYEMU



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

*** Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO),

13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia

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

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

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

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

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

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

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

Введение

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

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

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

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

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

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

Материалы и методы

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

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

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

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

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

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

Результаты и их обсуждение

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

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

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

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

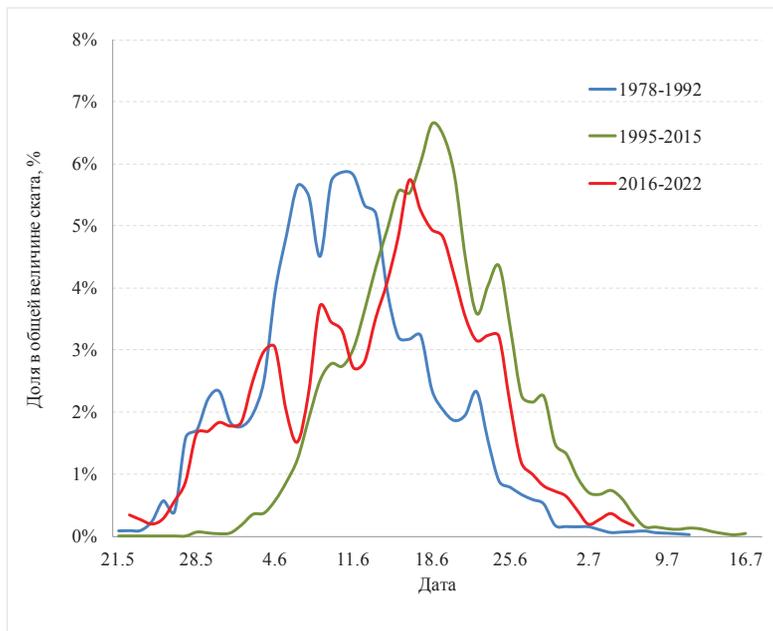


Рис. 1. Динамика покатной миграции молоди горбуши из р. Хайлюля в период 1978–2022 гг.

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

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

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

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

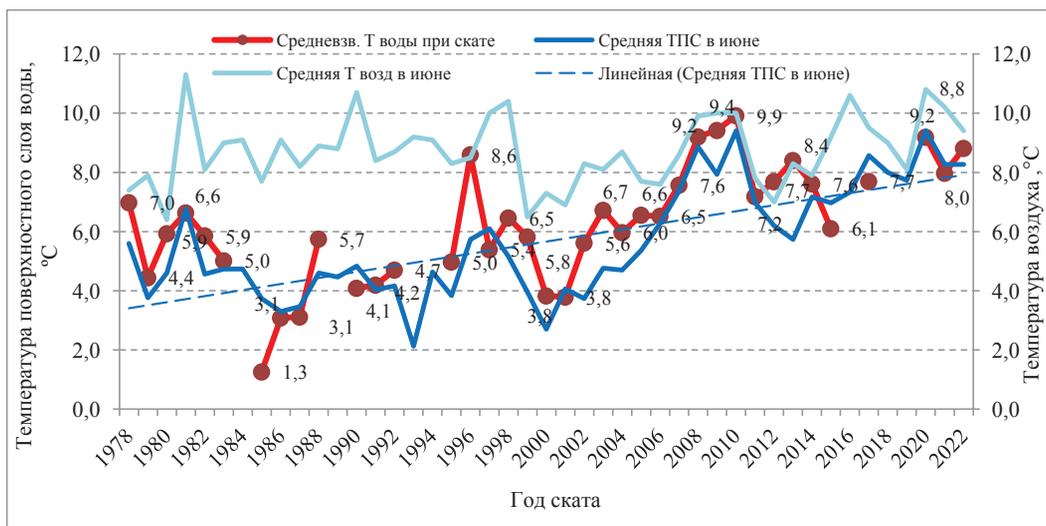


Рис. 2. Динамика средней температуры поверхностного слоя воды (ТПС) за июнь, средне-взвешенной температуры прибрежных вод в период ската молоди горбуши из рек и температуры воздуха в приземном слое в период 1978–2022 гг.

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

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

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

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

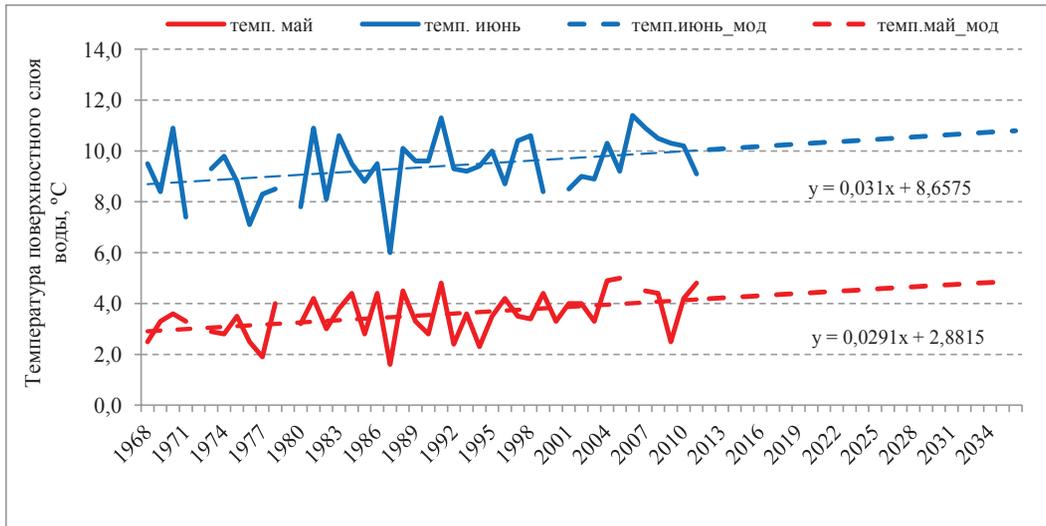


Рис. 3. Динамика средней температуры поверхностного слоя воды за май и июнь по данным ГМС пос. Корф в 1968–2022 гг. и ее тренд до 2035 г.

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

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

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

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

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

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

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

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

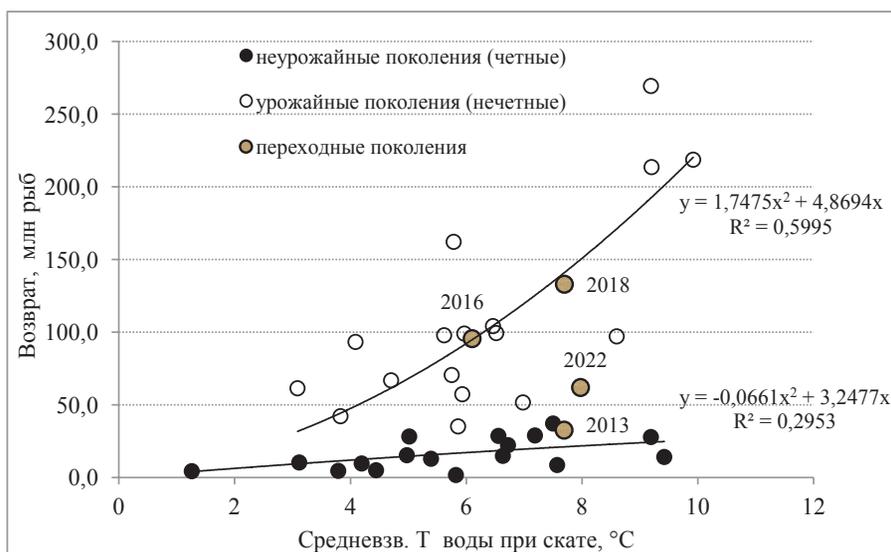


Рис. 4. Зависимость урожайности поколений горбуши от средневзвешенной температуры прибрежных вод в период ската молоди горбуши из рек в 1979–2022 гг.

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

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

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

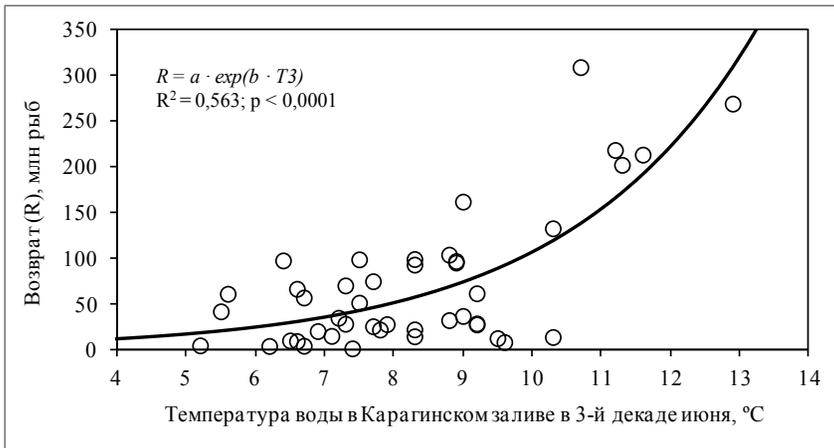


Рис. 5. Зависимость численности поколений карагинской горбуши от средней температуры воды в морском побережье в июне в год покатной миграции в 1979–2022 гг.

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

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

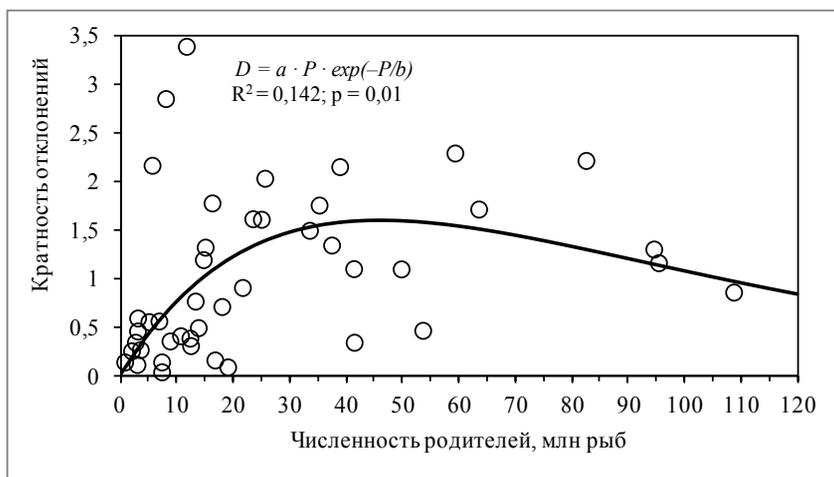


Рис. 6. Зависимость кратности отклонений уравнения, приведенного на рис. 4, от численности родителей

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

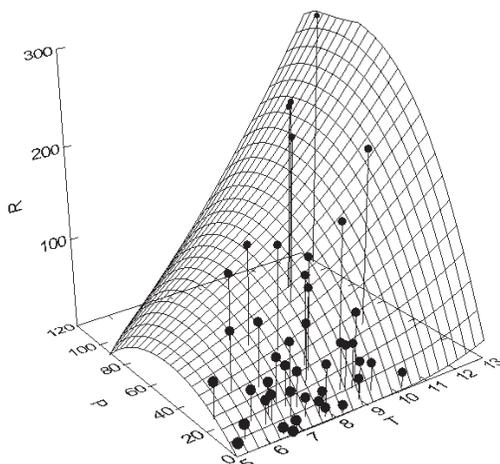
Общая зависимость численности потомков горбуши (R , млн рыб) от численности родителей (P , млн рыб) и гидрометеорологических факторов (рис. 7) формализована в виде следующего уравнения:

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

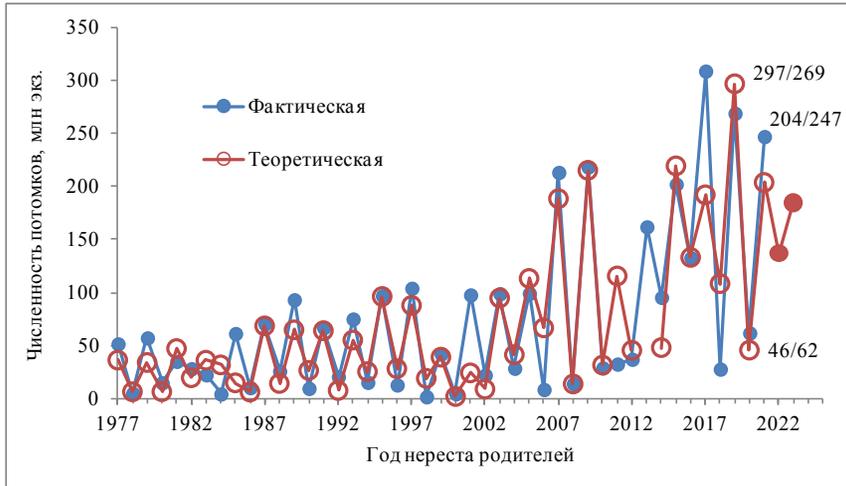


Рис. 8. Соответствие смоделированной динамики численности поколений карагинской горбуши обучающей выборке (нерест 1977–2018 гг.), возврату поколений от нереста 2019–2021 гг. (цифрами обозначено отношение модельных оценок к фактическим) и прогноз возврата поколений от нереста 2022 и 2023 гг. в 2024 и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

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

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

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

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

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

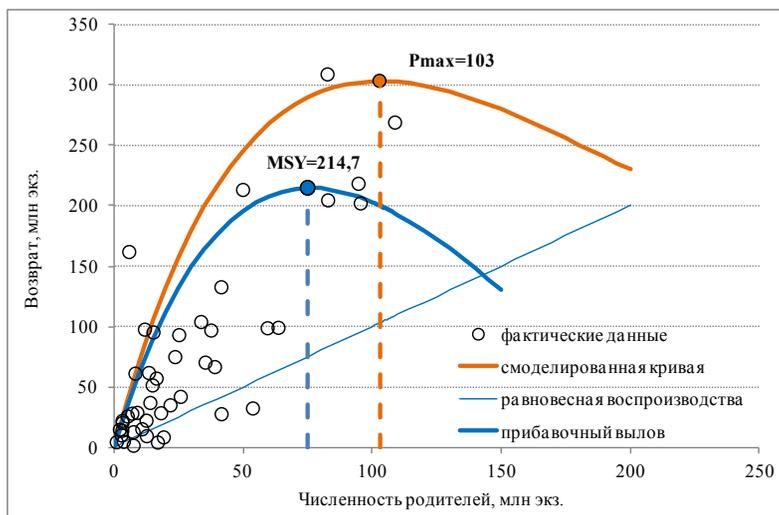


Рис. 9. Кривые воспроизводства и ориентиры пропуска карагинской горбуши, соответствующие экстравысокочисленным поколениям последних лет

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

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

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

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

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

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

Заключение

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

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

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

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

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

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

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

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

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

Финансирование работы (FUNDING)

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

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

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

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

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

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

Список литературы

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

References

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

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

Gritsenko, O.F., Kovtun, A.A., and Kostkin, V.K., *Ekologiya i vosproizvodstvo kety i gorbushi* (Ecology and Reproduction of Chum and Pink Salmon), Moscow: Agropromizdat, 1987.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Поступила в редакцию 5.10.2023 г.

После доработки 27.11.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

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

Научная статья

УДК 595.384.8:639.28

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-48-68

EDN: YWTODX



КРАБ-СТРИГУН БЭРДА У ЮГО-ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ: ПРОМЫСЕЛ, СОСТОЯНИЕ ЗАПАСА И ОСОБЕННОСТИ ЕГО ОЦЕНКИ

П.Ю. Иванов*

Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),

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

Аннотация. Представлены результаты современного этапа исследований краба-стригуна Бэрда, обитающего у юго-западного побережья Камчатки и добываемого в Охотском море в пределах Камчатско-Курильской промысловой подзоны. Описывается динамика численности начиная с 2001 г. Особое внимание уделено проблематике оценки и прогноза запаса краба-стригуна, обусловленной особенностями его биологии, связанной с терминальной линькой. С 2010 г. у юго-западной Камчатки собираются сведения, позволяющие разделить рекрутов *Chionoecetes bairdi* на узко- и широкопалых, разработан алгоритм такого разделения. Появилась возможность рассчитать вероятность, с которой та или иная размерная группа узкопалых самцов претерпит терминальную линьку и пополнит промысловый запас. На протяжении рассматриваемого периода отмечали два пика общей численности самцов — в 2005–2006 и 2020–2022 гг. Запрет на промысел краба-стригуна Бэрда в Камчатско-Курильской подзоне, действовавший в 2019–2020 гг., стал результатом сокращения общей численности популяции в предшествующие два года. Промысел был возобновлен в 2021 г. после полного восстановления популяции. Обсуждаются возможные причины недоучета численности пополнения, связанные как с особенностями биологии крабов-стригунов, так и с проблемами методического характера. Результаты последних лет исследований убедительно свидетельствуют в пользу того, что рассматриваемая популяция краба-стригуна в 2020–2022 гг. находилась на историческом пике своей численности, при этом в Камчатско-Курильской подзоне обитает в настоящее время наиболее многочисленная популяция этого вида. Промысел в последние три года характеризуется стабильно высокими темпами освоения ОДУ, хорошей промысловой обстановкой на добыче краба-стригуна Бэрда.

Ключевые слова: краб-стригун Бэрда, западнокамчатский шельф, состояние популяции, промысловый запас, размерный состав, состояние панциря, терминальная линька, улов на ловушку, вылов на судо-сутки, Охотское море

Для цитирования: Иванов П.Ю. Краб-стригун Бэрда у юго-западной Камчатки: промысел, состояние запаса и особенности его оценки // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 48–68. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-48-68. EDN: YWTODX.

* Иванов Павел Юрьевич, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, ivanov.p.u@kamniro.ru, ORCID 0000-0001-7412-5816.

© Иванов П.Ю., 2024

Original article

Tanner crab at southwestern Kamchatka: fishing, stock condition and specifics of the assessment

Pavel Yu. Ivanov

Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO),
18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia
Ph.D., head of laboratory, ivanov.p.u@kamniro.ru, ORCID 0000-0001-7412-5816

Abstract. Results of the current stage of research on tanner crab at the southwestern coast of Kamchatka, harvested in the Kamchatka-Kuril fishing subzone are presented. The stock dynamics since 2001 is analyzed, with special attention to its assessing and forecasting. Features of the crab biology associated with terminal molting are described. The algorithm for separation of the tanner crab recruits into morphometrically mature and immature males is developed that allows to calculate probability for a particular size group of morphometrically immature males to undergo the terminal molt and join to the commercial stock. This algorithm is applied for the data collected at southwestern Kamchatka since 2010. Two peaks in total male abundance of tanner crab were observed in 2005–2006 and 2020–2022. Landing of this species was banned in the Kamchatka-Kuril fishing subzone in 2019–2020, as the result of the local population abundance drop in the previous two years, but was resumed in 2021 after its full restoration. Possible reasons for underestimation of the crab recruitment are discussed, related both with features of the species biology and methodological problems. The population in the Kamchatka-Kuril fishing subzone is currently the most abundant for tanner crab, and this stock in 2020–2022 has reached the historical peak. The fishing of tanner crab in the last three years is distinguished by high catches and high rate of the total allowable catch (TAC) utilization.

Keywords: tanner crab, West Kamchatka shelf, population condition, commercial stock, size composition, carapace, terminal molt, catch per trap, catch per vessel-day, Okhotsk Sea

For citation: Ivanov P.Yu. Tanner crab at southwestern Kamchatka: fishing, stock condition and specifics of the assessment, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 48–68. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-48-68. EDN: YWTODX.

Введение

Краб-стригун Бэрда *Chionoecetes bairdi* Rathbun, 1924 (Crustacea, Decapoda) относится к широкобореальным видам, образует промысловые скопления в юго-восточной части Охотского, на севере Берингова морей и в тихоокеанских водах Камчатки [Jadamec et al., 1999; Слизкин, Сафронов, 2000]. В отечественных морях промысел краба-стригуна Бэрда у северо-восточного побережья Камчатки ведется с 1970-х гг. в Олюторском заливе (Карагинская подзона), с начала 1980-х гг. — у юго-восточного побережья п-ова Камчатка (Петропавловско-Командорская подзона), а с 1987 г. — у юго-западной Камчатки (Камчатско-Курильская подзона) [Состояние биологических ресурсов..., 2003]. Помимо российских вод, краба-стригуна Бэрда добывают еще только в США — в центральной и восточной частях Берингова моря*.

В настоящее время достаточно полно изучены популяции краба-стригуна Бэрда восточной Камчатки — как в тихоокеанских водах [Слизкин, Сафронов, 2000; Федотов, 2004, 2007, 2010; Михайлова, 2019, 2020], так и северо-западной части Берингова моря [Слизкин, Сафронов, 2000; Иванов, 2007, 2010а, б, 2011; Федотов, 2011, 2012, 2013, 2016, 2017, 2018; Иванов и др., 2013].

Несмотря на то что западнокамчатскую популяцию краба-стригуна Бэрда в настоящее время можно считать крупнейшей в мире по численности, в последние более чем два десятилетия опубликовано сравнительно небольшое число работ обзорного характера [Слизкин, Сафронов, 2000; Иванов Б.Г., 2001а; Слизкин и др., 2001; Состоя-

* Stock Assessment and Fishery Evaluation Report for the Tanner Crab Fisheries of the Bering Sea and Aleutian Islands Regions. Alaska Fisheries Science Center, 2021. 217 p.

ние биологических ресурсов... 2003; Лысенко, Харламенко, 2006; Иванов и др., 2013; Иванов П.Ю., 2015], в некоторых статьях рассматриваются вопросы полового созревания и плодовитости самок вида в данном районе [Огородников, 2001; Клинушкин, 2007; Шагинян, 2009, 2017], а также аспекты распределения и размерной структуры [Огородников, 1998; Огородников, Дубровский, 2001], промысла [Огородников, 2005] и травматизма [Кочнев, 2000]. После значительного перерыва сравнительно недавно опубликованы две работы, посвященные двум важным аспектам рассматриваемой популяции краба-стригуна Бэрда юго-западной Камчатки: о новом методическом подходе к оценке и прогнозу промыслового запаса [Ильин, Иванов, 2018] и о возможном влиянии добычи на промысловый запас [Михайлова, Иванов, 2021].

Общее представление о текущем промысловом запасе и его прогнозе, объемах ОДУ и промысле краба-стригуна Бэрда можно получить из ежегодных путинных прогнозов* и кратких материалов к промысловым прогнозам общего вылова гидробионтов**, издаваемых Тихоокеанским филиалом ВНИРО (ТИНРО), но эти издания доступны ограниченному кругу читателей.

Характеристика динамики промыслового запаса краба-стригуна Бэрда в межгодовом аспекте осложняется проблемой прогноза периодов его резкого подъема, обусловленной особенностями биологии краба-стригуна — феноменом терминальной линьки. Например, в настоящее время не представляется возможным спрогнозировать, когда самцы-пререкруты претерпят конечную линьку и пополнят промысловый запас. Одним из шагов в решении этой проблемы стало совершенствование методики сбора материала: с 2010 г. у юго-западной Камчатки специалистами филиала собираются сведения, позволяющие разделить рекрутов *C. bairdi* на узко- и широкопалых, разработан алгоритм такого разделения. Появилась возможность рассчитать вероятность, с которой та или иная размерная группа узкопалых самцов претерпит терминальную линьку и пополнит промысловый запас [Ильин, Иванов, 2018].

За два десятилетия КамчатНИРО накоплен достаточно большой объем неопубликованных данных по крабу-стригуну на западнокамчатском шельфе, в первую очередь — о динамике запаса и состоянии промысла. Это свидетельствует о необходимости обновить сведения о группировке самцов краба-стригуна Бэрда, обитающей на юге западнокамчатского шельфа, что позволит оценить ее современное состояние, выявить межгодовую динамику численности самцов и промысла, провести сравнительный анализ биологических показателей.

Одной из задач было также продемонстрировать, как особенности биологии крабов-стригунов и связанные с этим неопределенности оказывают влияние на оценку и прогноз запаса краба-стригуна Бэрда.

В связи с этим целью работы стала оценка ретроспективного и современного состояния популяции краба-стригуна Бэрда в контексте особенностей его биологии, а также анализ добычи вида у юго-западного побережья п-ова Камчатка как одной из важных промысловых единиц в дальневосточных морях России.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили данные, собранные в 2009–2023 гг. по традиционным гидробиологическим методикам [Низяев и др., 2006] при выполнении учетных донных траловых и ловушечных съемок у юго-западной Камчатки на научно-исследовательских судах летом, а также результаты ежегодного мониторинга промысла краба-стригуна на судах-краболовах в первой половине года.

* Крабы—2009–2014, 2020–2023 (путинный прогноз). Владивосток: ТИНРО, 2009–2014, 2020–2023; Крабы-стригуны — 2015–2019 (путинный прогноз). Владивосток: ТИНРО-Центр, 2015–2019.

** Состояние промысловых ресурсов Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна — 2021 г. Владивосток: ТИНРО, 2021. 455 с.; Состояние промысловых ресурсов Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна — 2022 г. Владивосток: ТИНРО, 2022. 435 с.

С 2009 по 2022 г. выполнено 14 учетных донных траловых съемок (в девяти из них принимал участие автор статьи), с 2016 по 2023 г. — 8 учетных ловушечных съемок, в 2016–2018 и 2022–2023 гг. — 5 рейсов при осуществлении мониторинга на промысловых судах. Учетные траления проводили по стандартной сетке станций донным тралом ДТ № 27,1/24,4 м с горизонтальным раскрытием 16 м. Коэффициент уловистости трала для краба-стригуна Бэрда принимали равным 0,6 [Низяев и др., 2006]. Ловушечные съемки выполняли путем постановки порядков, состоящих из 8 конических ловушек японского образца. В качестве орудия добычи краба на разных судах во всех промысловых рейсах использовали конусные ловушки японского образца, собранные в порядки по 140–160 шт. Показатели уловов краба-стригуна на ловушку приводились в пересчете на сутки застоя.

В общей сложности за рассматриваемый период в Камчатско-Курильской подзоне было обработано 1508 учетных тралений, 394 ловушечные станции и 152 промысловых порядка (2390 ловушек), проанализировано свыше 112 тыс. самцов краба-стригуна. Оценку численности проводили в программе ГИС «КартМастер» [Бизиков, Поляков, 2004] методом сплайн-аппроксимации [Столяренко, Иванов, 1988] (размерность сетки — 500×500 , параметр сглаживания — 0, параметр влияния глубины — 500).

Для оценки запаса и обоснования ОДУ краба-стригуна Бэрда в Камчатско-Курильской подзоне с 2017 г. используется модель *CSA* [Collie, Sissenwine, 1983; Collie, Kruse, 1998], описывающая динамику трех функциональных групп (1 — узкопалые самцы (УПС) с шириной карапакса (ШК) 110–119 мм, 2 — УПС с ШК более 120 мм, 3 — промысловые широкопалые самцы (ШПС)) [Ильин, Иванов, 2018].

Разделение самцов крабов-стригунов на УПС и ШПС с 2021 г. проводится с применением моделей гауссовых смесей, реализованных в пакете *mclust* для языка программирования R [Артеменков и др., 2023].

Для анализа суточного вылова использовали данные судовых суточных донесений (ССД) из Отраслевой системы мониторинга водных биологических ресурсов, наблюдения и контроля за деятельностью промысловых судов (ОСМ).

Результаты и их обсуждение

Ретроспективный анализ состояния запаса и его современный уровень

Краб-стригун Бэрда — один из основных промысловых видов крабов, добываемых у берегов Камчатки. В 2022–2023 гг. объемы его вылова составили около 12 % всех добываемых в четырех рыбопромысловых подзонах Камчатки видов крабов. Исследования, направленные главным образом на оценку численности и прогноз запаса *S. bairdi*, КамчатНИРО проводит с 1990-х гг.

Краб-стригун Бэрда юго-западной Камчатки пространственно образует однородную популяцию. Центральную и северную части западнокамчатского шельфа, а также шельф северных Курильских островов, куда проникает некоторое количество особей, можно рассматривать как зоны выселения [Слизкин, Сафронов, 2000].

Первое сообщение о встречаемости краба-стригуна Бэрда на западнокамчатском шельфе было сделано в 1977 г. японскими исследователями через 20 лет после начала ежегодных отечественных донных траловых съемок в этом районе [Fujita et al., 1977, цит. по Лысенко, Харламенко, 2006]. Прогноз общего допустимого улова (ОДУ) начали давать с середины 1980-х гг., при этом предполагался вылов около 1,5 тыс. т краба-стригуна. Ежегодные донные траловые съемки, возобновленные ТИНРО, позволили с 1996 г. проследить динамику промыслового запаса этой популяции, который в 1997 г. достиг максимальной на то время величины (17,4 млн экз.), после чего за три года уменьшился в 6 раз [Лысенко, Харламенко, 2006].

По данным КамчатНИРО, в 2005 г. численность промысловых самцов (с ШК 100 мм и более) составляла 95 млн экз. и оказалась на тот момент самой большой за

всю историю изучения популяции. Столь высокие оценки промыслового запаса объясняются высокоурожайным поколением, впервые отмеченным в 2001 г., которое к 2005 г. достигло промыслового размера [Лысенко, Харламенко, 2006]. Лишь спустя 15 лет, в 2020–2022 гг., численность самцов размерной группы 100 мм и более вплотную приблизилась к этим значениям (93–101 млн экз.) и превысила их.

Проблема оценки и прогноза запаса

Началом современного этапа изучения популяции *S. bairdi* в Камчатско-Курильской подзоне можно считать 2009–2010 гг., когда специалистами КамчатНИРО было обращено внимание на важность учета такого параметра, как размер клешни самцов. Этот дополнительный промер, являющийся ключевым показателем для оценки и прогноза численности, был введен в качестве обязательного при проведении биоанализов на учетных траловых и ловушечных съемках в районах ответственности КамчатНИРО. Примерно с этого же времени как в ходе учетных съемок, так и при проведении исследований в режиме мониторинга промысла специалистами КамчатНИРО в обязательном порядке фиксируется также травматизм крабов-стригунов, выражающийся в отсутствии конечностей. В том числе на основании анализа степени таких повреждений судят об интенсивности промысла [Михайлова, Иванов, 2021].

К особенностям роста самцов крабов-стригунов относится феномен их морфометрического созревания. При этом морфометрически зрелые, или широкопалые, самцы отличаются от незрелых — узкопалых — относительно большими размерами клешней, что наблюдается после конечной (терминальной) линьки. Вследствие аллометрического роста клешни самцов увеличиваются непропорционально размерам тела, что является отличительным признаком терминальной линьки. Претерпевших конечную линьку самцов принято называть широкопалыми, в отличие от узкопалых, продолжающих рост [Слизкин, Кобликов, 2009, 2010, 2013, 2014, 2019; Слизкин и др., 2010; Покровский и др., 2015]. Прекращение роста стригунов после конечной линьки оказывает непосредственное влияние на размерно-возрастной состав их популяций. Эти отличительные особенности роста крабов-стригунов обуславливают необходимость особых принципов оценки и прогноза их запасов.

На графике зависимости высоты клешни от ширины карапакса (рис. 1) на примере данных траловой съемки 2016 г. хорошо прослеживается разделение самцов на УПС и ШПС. Здесь верхний массив точек — это ШПС, прошедшие терминальную линьку, нижний массив — не достигшие морфологической половозрелости УПС [Ильин, Иванов, 2018].

При расчетах прогноза запаса крабов одним из методов оценки пополнения является учет пререкрутов, к которым относятся самцы менее промысловой меры, которые за линьку прирастут на определенную величину. У крабов-литодид (камчатский, синий, равношипый), волосатого четырехугольного краба оцененная величина численности непромысловых самцов одногодичного прироста рассматривается как пререкруты. Однако у крабов-стригунов, как было показано выше, особенности аллометрического роста иные. Так, у самцов краба-стригуна Бэрда менее промысловой меры, т.е. с ШК менее 120 мм, в число пререкрутов попадают и широко-, и узкопалые самцы. Первые (ШПС < 120 мм) уже полиняли последний раз и останутся такими до естественной гибели, следовательно, они не могут рассматриваться как пререкруты (пополнение) (рис. 1). Только УПС, которые продолжают рост, могут считаться пререкрутами. Очевидно также, что УПС свыше промысловой меры должны считаться ближайшим пополнением (пререкрутами I), так как они с большей долей вероятности, чем УПС размером 100–119 мм (пререкруты II), пополняют промысловый запас, состоящий из ШПС промыслового размера. В пользу этого свидетельствует и тот факт, что добыча краба-стригуна Бэрда базируется почти исключительно на ШПС: УПС промыслового размера, в силу особенностей их биологии, в крабовых ловушках практически отсут-

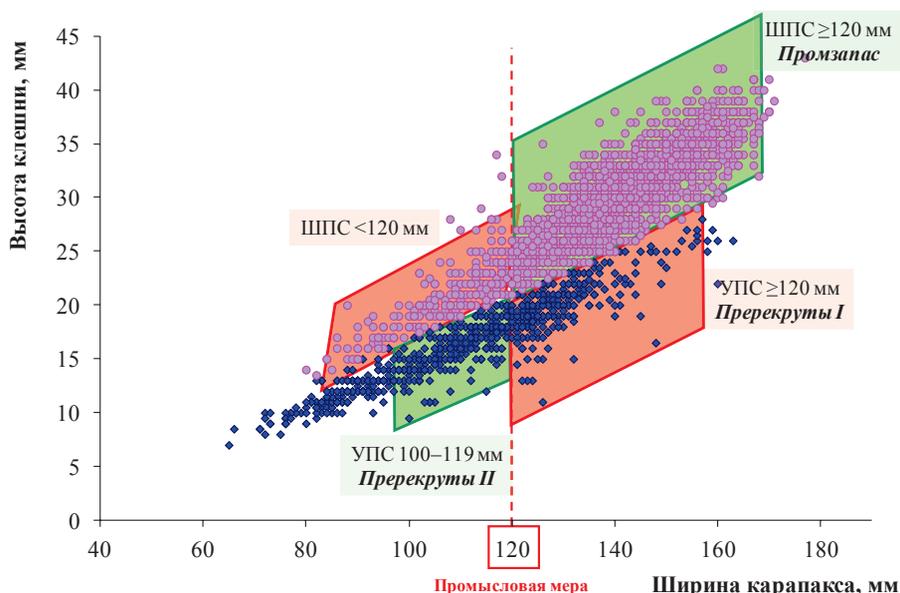


Рис. 1. Соотношение ширины карапакса и высоты клешни самцов краба-стригуна Бэрда в Камчатско-Курильской подзоне по данным траловой съемки 2016 г.

Fig. 1. Ratio between carapace width and claw height for tanner crab males in the Kamchatka-Kuril fishing subzone, on the data of trawl survey in 2016

ствуют [Карасев, 2004, 2009, 2014; Иванов, 2010б], т.е. они не могут считаться частью промыслового запаса.

Дополнительной сложностью является то, что размер ШК, при котором произойдет наступление массовой терминальной линьки крабов-стригунов, спрогнозировать практически невозможно: линька может произойти как при достижении размера промысловой меры (120 мм), так и до и после этого. Однако можно рассчитать вероятность, с которой та или иная размерная группа УПС претерпит терминальную линьку и пополнит промысловый запас [Ильин, Иванов, 2018].

Как было отмечено выше, до 2009 г. исследования, направленные на изучение популяций крабов-стригунов у побережья Камчатки, последующие обработка, анализ и публикация результатов проводились без учета особенностей роста крабов-стригунов, связанных с наличием у них терминальной линьки. Не принимались они во внимание и в прогнозных расчетах для краба-стригуна Бэрда юго-западной Камчатки, что приводило к переоценке как промыслового запаса (по экспертным оценкам примерно на 40%), так и его пополнения. В 2017 г. при обосновании ОДУ на 2019 г. специалисты КамчатНИРО перешли на новый подход, основанный на использовании модели с функциональной структурой (CSA), учитывающей особенности биологии крабов-стригунов [Ильин, Иванов, 2018]. Этот метод для такого сложного с точки зрения прогнозирования запасов объекта, как крабы-стригуны, характеризующиеся резкими скачками численности в смежные годы, в отечественной практике был применен впервые. Результаты донных траловых съемок, наряду с уловами на единицу усилия по данным наблюдателей, используются в модели в качестве индекса состояния запаса. При этом учитываются неопределенности (ошибки) во всех исходных данных.

Другими факторами, которые вносят дополнительные неопределенности в оценку и прогноз численности промыслового запаса краба-стригуна Бэрда юго-западной Камчатки, являются особенности регулирования промысла, выражающиеся в неоднократных изменениях промысловой меры [Слизкин, Долженков, 1997; Слизкин и др., 2013], границ районов, разрешенных для добычи, а в отдельные годы — и разрешенных для промысла сроков.

Так, промысловый запас краба-стригуна Бэрда в Камчатско-Курильской подзоне вплоть до 2006 г. оценивался для особей размером 100 мм и более, в 2006–2013 гг. промысловыми считались самцы с ШК 130 мм и более, а с 2014 г. промысловая мера для этого краба составляет 120 мм. При этом добыча до 2014 г. осуществлялась на всей акватории Камчатско-Курильской подзоны, а с 2014 по 2023 г. была разрешена только к югу от 52°30' с.ш.

К вышеперечисленным особенностям, связанным с биологией краба-стригуна и мерами регулирования его промысла, в отдельные годы добавляются отсутствие репрезентативных данных учетных работ (2003, 2004 гг.) или возможный недоучет пополнения, обусловленный проблемами методического характера проведения донных траловых съемок (2009, 2012, 2018 и 2019 гг.). Все это накладывает известные ограничения на интерпретацию и сравнение всей имеющейся информации о рассматриваемой популяции в межгодовом аспекте.

*Современное состояние популяции: оценка численности пополнения
и промыслового запаса*

В связи с перечисленными в предыдущем разделе особенностями для решения проблемы сопоставления полученных значений численность всех самцов *S. bairdi* до 2010 г. была пересчитана для двух размерных групп: с ШК менее 100 мм и 100 мм и более, а численность с 2010 г. (за исключением 2012 г., когда размер клешни не учитывали) дана для выделенных функциональных групп самцов с учетом феномена терминальной линьки. При этом эти оценки приведены для всей исследованной площади Камчатско-Курильской подзоны (рис. 2).

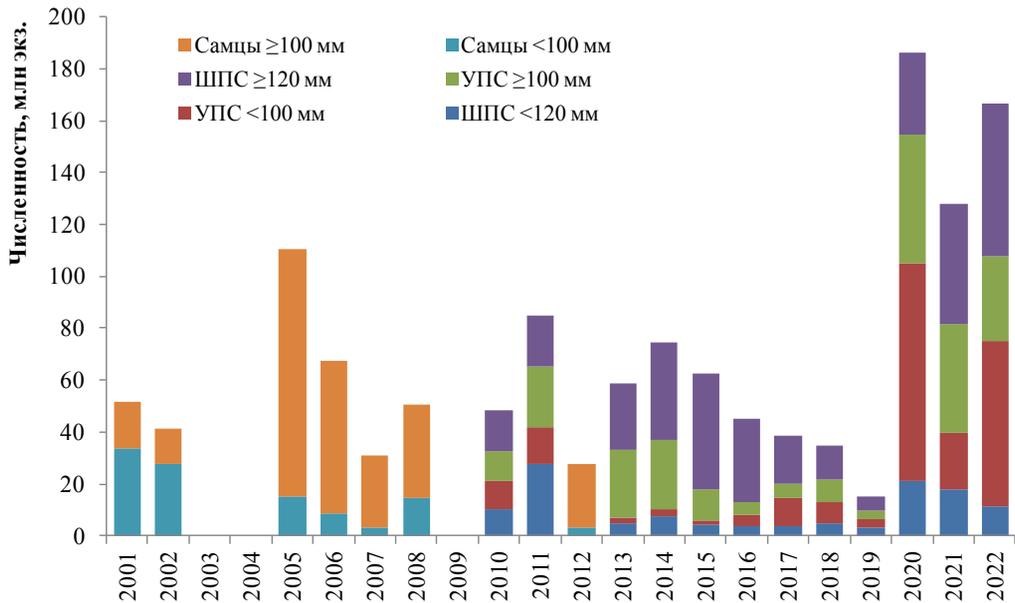


Рис. 2. Оценки численности самцов краба-стригуна Бэрда в Камчатско-Курильской подзоне в 2001–2022 гг. (разделение самцов на функциональные группы в 2021 и 2022 гг. проведено специалистами ЦИ ВНИРО [Артеменков и др., 2023])

Fig. 2. Estimates of the tanner crab males abundance in the Kamchatka-Kuril fishing subzone in 2001–2022 (functional groups of males are divided in 2021 and 2022) [Artemenkov et al., 2023]

Благодаря полученным результатам прослеживается четкая зависимость: снижение оцененной численности истинного пополнения всегда сопровождается, пусть и не соответствующим по масштабам, но закономерным снижением промыслового запаса краба-стригуна в перспективе. Так, сокращение численности молоди приводит

к уменьшению промзапаса через три-четыре года, а ближайшего пополнения (прекрекутов) — через год-два. При этом какой-либо явной закономерности в присущей крабу-стригуну Бэрда сильной флюктуации численности каждой из функциональных групп в последний двенадцатилетний период выделить не удалось.

Как можно судить по рис. 2, сравнительно большое количество молоди (УПС с ШК менее 100 мм) в 2010 и 2011 гг. пополнило многочисленные группировки прекрекутов I и II (УПС с ШК 100 мм и более) в 2013 и 2014 гг., которые в свою очередь вошли в относительно многочисленный промысловый запас, состоящий из ШПС, в 2014 и 2015 гг. Практически полное отсутствие прекрекутов обоих порядков в 2016 и 2017 гг. явилось причиной крайне низкого промыслового запаса в 2017–2019 гг. Более того, как показали результаты донных траловых съемок, численность прекрекутов I и в 2018–2019 гг. продолжала оставаться на низком уровне. На тот момент представлялось, что это негативным образом отразится на уровне промыслового запаса в ближайшие годы и прогнозировалось, что в 2020–2021 гг. ощутимого роста биомассы промыслового запаса и, соответственно, возобновления промысла, ожидать не приходится. Тем более неожиданными оказались итоги исследований в 2020 г., которые продемонстрировали взрывной рост общей численности самцов в популяции краба-стригуна Бэрда (рис. 2).

Известно, что результаты анализа информации, полученной при исследовании крабов-стригунов, зависят от селективных свойств орудий лова. Сравнительно низкая оценка численности непромысловых самцов краба-стригуна Бэрда по данным траловых съемок в отдельные годы, надо полагать, также не соответствует действительности по причине возможного их недолова. Молодь крабов-стригунов имеет относительно более уплощенное тело, чем взрослые особи, и способна зарываться в илесто-песчаный грунт. Это затрудняет их облов тралом [Слизкин, Сафронов, 2000; Слизкин и др., 2001]. Перечисленные факты находят свое подтверждение в итогах учетных донных траловых съемок в 2018 и 2019 гг.: судя по оценкам промысловой численности в 2020 г., пополнение в предыдущие два года было значительно недоучтено.

Схожая ситуация с недооценкой пополнения наблюдалась в рассматриваемой популяции в первой половине 2000-х гг. (рис. 2). Максимальная на тот период оценка численности промысловых самцов (с ШК 100 мм и более) в 2005 г. объяснялась высокоурожайным поколением, впервые отмеченным в 2001 г., которое к 2005 г. достигло промыслового размера [Лысенко, Харламенко, 2006]. Вместе с тем, судя по полученным оценкам численности непромысловых самцов краба-стригуна Бэрда в 2001 и 2002 гг., их значения несопоставимы с оцененным в последующие годы (2005–2006) промысловым запасом, т.е. их количество было явно недоучтено. Однако не исключено, что рост промысловой численности в 2005–2006 гг. мог стать следствием появившихся высокоурожайных поколений пополнения в 2003–2004 гг., когда репрезентативные данные съемок отсутствовали.

Помимо этого, ряд авторов полагают, что *C. bairdi* может замещать камчатского краба в периоды снижения численности последнего [Родин, Слизкин, 1977; Иванов, 2001a]. Свидетельство этому отчетливо прослеживается в последние три года: в южной части Камчатско-Курильской подзоны (так называемый «Озерновский миграционный район камчатского краба») по данным траловых съемок зафиксированы минимальные за многолетний период оценка численности промысловых самцов и доля камчатского краба в уловах трала и ловушек по отношению к крабу-стригуну Бэрда, оценка численности самцов которого, как показано выше, находилась в эти годы на максимальном историческом уровне.

При рассмотрении динамики запаса краба-стригуна опиилю в Приморье отмечалось [Слизкин, Кобликов, 2013], что после глубокой депрессии этой популяции заметное увеличение запаса было отмечено только в 2007 г., при этом запас превысил уровень предыдущего года более чем в 4 раза. В случае с крабом-стригуном Бэрда Камчатско-Курильской подзоны отмечается схожая картина: в сравнении с предыдущим годом его промысловый запас увеличился в 2020 г. более чем в 5 раз.

Биологические особенности обуславливают высокую стойкость крабов-стригунов к промысловому изъятию, их репродуктивный потенциал подорвать крайне трудно, а запасы могут сильно колебаться. Эти флуктуации можно было бы объяснить влиянием промысла, но в действительности роль естественных факторов много важнее антропогенных [Иванов, 2001б]. Одна из гипотез, объясняющих флуктуации численности, заключается в том, что высокоурожайные поколения стригунов могут подавлять численность более молодых поколений вследствие каннибализма и лишь после вымирания урожайного поколения возможно появление новых богатых годовых классов.

В 2017 г. отмечали резкое снижение промысловой численности *C. bairdi* в Камчатско-Курильской подзоне при рекордном за многие годы уровне промыслового запаса камчатского краба на юге подзоны — в Озерновском районе. В этот же год была отмечена сравнительно высокая численность молоди краба-стригуна (рис. 2). Однако в последующие два года (2018–2019) она не прослеживалась в смежных поколениях пререкрутов I и II. Но в 2020–2022 гг. отмечен резкий рост оценок численности всех функциональных групп самцов краба-стригуна Бэрда, в том числе промысловых самцов и самцов-пререкрутов. Это дополнительно свидетельствует в пользу того, что в 2018 и 2019 гг. низкая численность непромысловых самцов *C. bairdi* по данным траловых съемок также не соответствовала действительности по причине возможного их недолова [Слизкин, Сафронов, 2000]. При этом оценки численности промысловых ШПС краба-стригуна, которые в 2018 и 2019 гг. стали наименьшими за всю историю изучения популяции у юго-западной Камчатки, представляются соответствующими действительности: начиная с 2017 г. они подтверждались рядом негативных моментов (табл. 1, 2): сокращением вылова на судо-сутки, снижением уловов на ловушку, максимальными долями травмированных и некондиционных промысловых самцов с карапаксом на поздних стадиях [Михайлова, Иванов, 2021].

Таблица 1

Динамика вылова и уловов промысловых самцов краба-стригуна Бэрда в Камчатско-Курильской подзоне в 2014–2023 гг.

Table 1

Dynamics of tanner crab harvesting and commercial catches in the Kamchatka-Kuril fishing subzone in 2014–2023

Год	Вылов на судо-сутки, т	Улов, экз./лов./сут
2014	6,7	9,6
2015	7,7	11,7
2016	5,1	8,7
2017	3,1	3,8
2018	2,4	2,2
2019	НИР	8,9
2020		3,7
2021	5,4	10,5
2022	5,1	26,8/6,1
2023	5,6	14,4/6,8

Примечание. Курсивом выделены данные учетных ловушечных съемок. Данные об уловах в 2014 и 2015 гг. приведены на основании материалов, собранных на промысле специалистами Центрального института ВНИРО.

По всей видимости, значительный рост промысловой численности краба-стригуна Бэрда в подзоне в 2020–2021 гг. объясняется комплексом факторов. Новое многочисленное поколение молоди, только часть которого удалось учесть траловой съемкой 2017 г., не прослеживалось в дальнейшем в смежных поколениях пререкрутов, как представляется в настоящее время, по причине недоучета последних по данным съемок в 2018 и 2019 гг. и дало о себе знать только фактом вспышки промыслового запаса в последние три года.

Таблица 2

Показатели травмированности промысловых самцов краба-стригуна Бэрда и доли промысловых самцов камчатского краба в уловах в Камчатско-Курильской подзоне (по данным учетных работ и материалам мониторинга промысла), %

Table 2

Rate of injury for commercial males of tanner crab (%) and percentage of commercial males of red king crab in the trawl and trap catches in the Kamchatka-Kuril fishing subzone (on the data of counting surveys and fishery monitoring statistics)

Год	Доля травмированных самцов в уловах учетного трала	Доля камчатского краба в уловах	
		Ловушки	Трал
2014	27	–	8
2015	26	–	11
2016	30	5	17
2017	38	19	39
2018	–	20	11
2019	32	10	10
2020	15	5	1
2021	22	< 1	< 1
2022	21	< 1 / < 1	< 1
2023	–	< 2 / < 2	–

Примечание. Курсивом выделены данные учетных ловушечных съемок. «←» — данные отсутствуют.

Характеризуя динамику запаса в последнее десятилетие и резюмируя вышеизложенное, можно заключить, что появление пополнения относительно высокой численности в 2013–2014 гг. дало бурный рост промыслового запаса в 2015–2016 гг. Затем, на фоне неурожайных поколений, исторически максимальных объемов вылова в 2016–2017 гг. промысловый запас резко сократился. Это послужило причиной закрытия промысла краба-стригуна Бэрда в подзоне в 2019–2020 гг. Появление многочисленного пополнения в 2020–2021 гг. привело к полному восстановлению промыслового запаса до уровня целевого ориентира.

Промысел

В начальный период (1993–1996 гг.) активного промысла краба-стригуна вылов нарастал с 0,60 до 1,25 тыс. т. В 1997–1999 гг. интенсивность промысла несколько снизилась, и общий вылов стабилизировался на уровне примерно 1,000 тыс. т, а в 2000 г. вырос до 1,277 тыс. т [Лысенко, Харламенко, 2006].

В XXI в. ежегодные объемы добычи *S. bairdi* в подзоне варьировали от 0,5 (2021 г.) до 4,8 тыс. т (2006 г.) (рис. 3), а степень освоения — от 69 до 99 %. В истории промысла этого вида у юго-западной Камчатки промышленный лов краба-стригуна Бэрда не велся только в 2019 и 2020 гг. из-за снижения ресурсов в подзоне.

В последние 10 лет ОДУ краба-стригуна Бэрда в Камчатско-Курильской подзоне составляет в среднем 63 % его допустимого улова во всем Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне России. Общий вылов в подзоне за этот же период составил 18,433 тыс. т, или 65 % вылова краба-стригуна в российских морях. В 2023 г. Камчатско-Курильская подзона дала 70 % его отечественного вылова. Учитывая, что современное состояние запаса восточноберингоморского краба-стригуна Бэрда в США позволяло рекомендовать к добыче в 2021–2023 гг. не более 1,0 тыс. т самцов этого вида за сезон*,

* Stock assessment and fishery evaluation report for the King and Tanner crab fisheries of the gulf of Alaska and Bering sea/Aleutian Islands area: Economic Status of the BSAI King and Tanner crab fisheries off Alaska, 2022. March, 2023. 226 p.

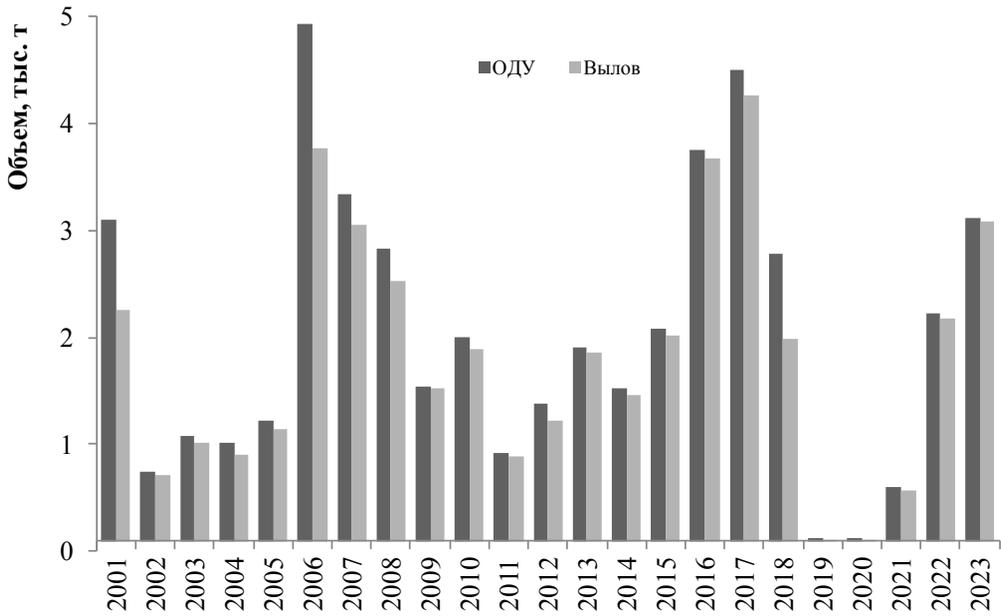


Рис. 3. ОДУ и вылов краба-стригуна Бэрда в Камчатско-Курильской подзоне в 2001–2023 гг.

Fig. 3. TAC and annual catch of tanner crab in the Kamchatka-Kuril fishing subzone in 2001–2023

популяция *C. bairdi* у юго-западной Камчатки является в настоящее время крупнейшей в мире по объемам вылова.

По данным научно-исследовательских работ КамчатНИРО в режиме мониторинга промысла краба-стригуна Бэрда на протяжении 2016–2018 гг. в подзоне в районе ведения промысла наблюдалось стабильное снижение одного из ключевых промысловых показателей — улова на ловушку промысловых самцов. Уменьшение уловов в эти годы находилось в корреляции с сокращением суточного вылова (табл. 1), который достиг минимальных значений в год, предшествующий закрытию промысла. По данным учетных донных траловых съемок и работ на промысловых судах в эти годы отмечались высокие доли прилова камчатского краба и травмированных промысловых особей краба-стригуна без конечностей.

Результаты исследований в 2020–2022 гг. показали, что за два года отсутствия промысла в популяции краба-стригуна Бэрда произошли кардинальные изменения. В 2020–2021 гг. на фоне резкой вспышки общей численности самцов увеличился улов на ловушку (табл. 1), значительно снизилась в 2020 и в 2021–2022 гг. стабилизировалась доля травмированных промысловых самцов, до минимума уменьшился прилов камчатского краба (табл. 2).

В годы снижения промыслового запаса, с 2016 по 2019 г., сопровождавшегося практически полным отсутствием урожайных поколений пополнения, отмечался характерный для таких тенденций неуклонный рост доли самцов со старым панцирем при отсутствии в уловах недавно перелинявших особей с новым панцирем (рис. 4). В эти же годы зафиксирован максимальный уровень травмированности промысловых самцов *C. bairdi* (табл. 2).

В ходе резкого роста численности популяции в 2020 г. в ее промысловой части отчетливо проявилась высокая доля ШПС, недавно претерпевших терминальную линьку (особей с панцирем на 2 и 3-й ранней стадиях). Относительное количество таких особей достигло своего максимума в 2021 г. (рис. 4), когда общая численность продолжала оставаться на высоком уровне (см. рис. 2). Уже на следующий 2022 г. такие особи практически исчезли из уловов, где стали доминировать самцы с панцирем на

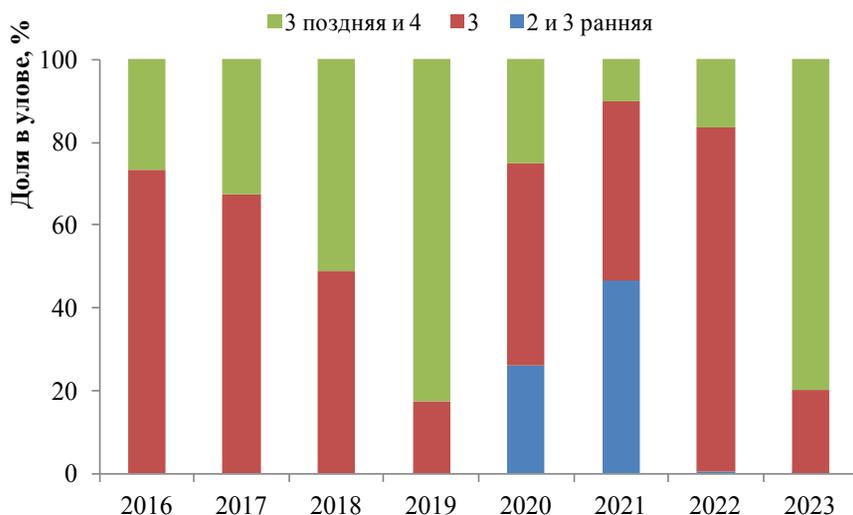


Рис. 4. Динамика соотношения промысловых самцов краба-стригуна Бэрда на разных стадиях состояния панциря у юго-западного побережья Камчатки по данным уловов ловушек

Fig. 4. Dynamics of the tanner crab commercial males with different condition of their carapace at the southwestern coast of Kamchatka, on the data of trap surveys

3-й стадии, т.е. наиболее технологически востребованные. При этом интенсивность повреждений промысловых самцов снизилась до минимума. Через год, в 2023 г., основу ловушечных уловов формировали уже самцы с панцирем на поздних стадиях.

В 2023 г. традиционная учетная донная траловая съемка у западной Камчатки, по результатам которой можно было бы судить о текущей численности и биологическом состоянии самцов, не проводилась. Учитывая прогноз на снижение промыслового запаса, связанный с наметившимся в 2022 г. трендом на уменьшение численности ближайшего и дальнего пополнения (рис. 2), а также полное отсутствие в уловах 2023 г. особей с новым чистым панцирем, с определенной долей уверенности в 2024 г. можно прогнозировать максимальную за последние годы долю в уловах промысловых самцов краба-стригуна Бэрда со старым панцирем.

В последнее десятилетие в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне большое развитие получили вылов краба и его дальнейшая транспортировка в живом виде в порты сдачи уловов. При таком виде добычи качество сырья имеет приоритетное значение, и тенденция «старения» самцов может оказывать непосредственное влияние на промысловые показатели. Добыча краба-стригуна Бэрда с целью дальнейшей транспортировки в живом виде в Камчатско-Курильской подзоне впервые была зафиксирована в 2014 г. Наибольшее развитие она получила в 2016–2017 гг., после чего резко, практически полностью, прекратилась в 2018 г. [Михайлова, Иванов, 2021]. В данном случае пик количества судов на добыче краба-стригуна у юго-западной Камчатки в 2017 г. совпал с периодом снижения его промыслового запаса, связанным с неурожайным поколением пополнения в предшествующие несколько лет. После восстановления популяции, начиная с 2021 г., вылов краба-стригуна Бэрда и его дальнейшая транспортировка в живом виде в подзоне вновь интенсифицировались, достигнув максимальных за последние десять лет значений в 2022 г. (1,266 тыс. т, или 61 % всей продукции из добытого в подзоне краба-стригуна) (рис. 5).

В целом результаты научного мониторинга промысла подтверждают стабильно высокие темпы освоения ОДУ и хорошую промысловую обстановку на добыче краба-стригуна Бэрда в последние три года. Результаты исследований убедительно свидетельствуют в пользу того, что рассматриваемая популяция краба-стригуна находится на историческом пике своей численности, при этом в Камчатско-Курильской подзоне обитает в настоящее время наиболее многочисленная популяция этого вида.

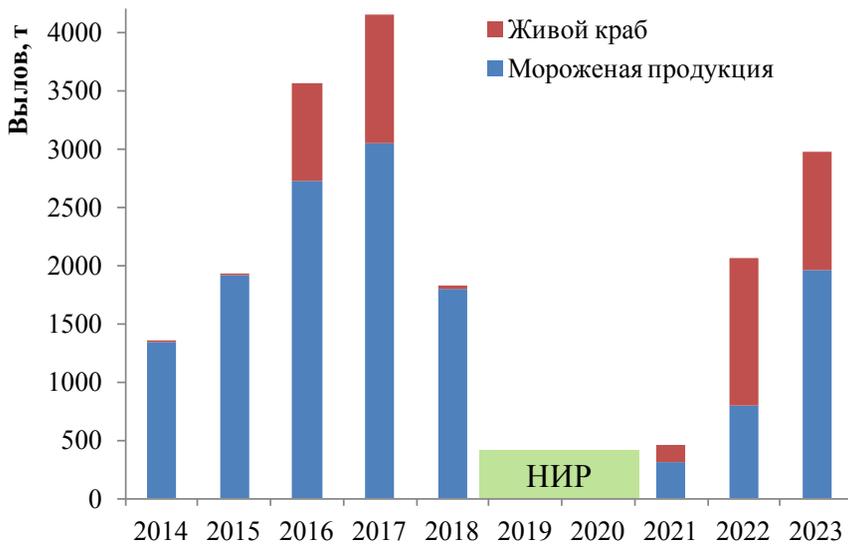


Рис. 5. Выпуск продукции из краба-стригуна Бэрда, добытого в Камчатско-Курильской подзоне в 2014–2023 гг.

Fig. 5. Output of the production of tanner crab harvested in the Kamchatka-Kuril fishing sub-zone in 2014–2023

Заключение

Промысел краба-стригуна Бэрда у юго-западной Камчатки возобновлен в 2021 г. после двухлетнего запрета, вызванного депрессивным состоянием популяции в 2018–2019 гг. Оценка общей численности самцов краба-стригуна в 2020 г. достигла своего исторического пика и составила почти 186 млн экз., а численность промысловых самцов (ШПС с ШК 120 мм и более) в 2022 г. была оценена в 59 млн экз. — в объеме, не наблюдавшемся в Камчатско-Курильской подзоне с 2010 г. Близкие оценки общей численности самцов *C. bairdi* фиксировались в подзоне в нынешнем столетии лишь однажды — в 2005 г.

После возобновления вылова краба-стригуна Бэрди в Камчатско-Курильской подзоне в 2021 г. освоение его ОДУ характеризуется высокими темпами, стабильно хорошей промысловой обстановкой, высокими показателями уловов, снижением уровня травматизма промысловых самцов. При этом его добыча и дальнейшая транспортировка в живом виде в подзоне достигли в 2022 г. максимальных за последние десять лет значений. Мониторинг промысла подтверждает результаты учетных донных траловых съемок об историческом пике численности группировки краба-стригуна у юго-западной Камчатки в 2020–2022 гг.

Введение в практику обязательного промера размера клешни самцов краба-стригуна Бэрда и разработка алгоритма выделения функциональных групп на основании критерия широкопалости позволили усовершенствовать методику и решить проблему оценки их численности. В то же время остается открытым вопрос количественного учета пополнения, связанный с особенностями биологии вида, репрезентативностью данных учетных работ и проблемами методического характера проведения донных траловых съемок.

Результаты модельных оценок, применяемых КамчатНИРО в отношении *C. bairdi* у юго-западной Камчатки, довольно хорошо согласуются с данными учетных донных траловых съемок и показателями уловов на промысле и свидетельствуют о том, что в 2020–2022 гг. промысловый запас находился на своем максимальном уровне. По модельным оценкам после пика биомассы в 2022 г., обусловленного вступлением в промысловый запас поколения высокой численности 2020 г., в дальнейшем по имею-

щимся в настоящее время данным прогнозируется незначительное снижение ресурса краба-стригуна Бэрда Камчатско-Курильской подзоны. В контексте вышеизложенного целесообразно отметить, что для крабов-стригунов во всех районах их обитания в принципе достаточно сложно дать прогноз состояния запаса даже на 1 год вперед, не говоря уже о более продолжительном периоде. Для них характерны резкие всплески численности и столь же резкое снижение запасов, что во многом объясняется особенностями их биологии. В частности, в настоящее время не представляется возможным спрогнозировать, когда самцы-пререкуты II порядка пополнят промысловый запас. Учитывая вышеизложенное, прогнозные оценки запаса и вылова с двухгодичной заблаговременностью должны рассматриваться не иначе как предварительные, которые могут быть скорректированы в ту или иную сторону по результатам исследований в предстоящий год.

Возможность корректировки ОДУ крабов-стригунов с учетом получения новой информации о состоянии запасов относится к особенностям регулирования их промысла.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает благодарность коллегам из КамчатНИРО и ТИНРО за помощь в сборе материала.

The author is grateful to colleagues from KamchatNIRO and TINRO for their help in collection of materials for the study.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование проведено на бюджетные средства.

The study was conducted on budget funds.

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 declares no conflict of interest.

Список литературы

Артеменков Д.В., Сологуб Д.О., Кивва К.К. Структурный анализ широкопалости у крабов-стригунов статистическим языком R // Современные аспекты рыбохозяйственной науки и геномные технологии в аквакультуре и рыболовстве : мат-лы 4-й науч. школы-конф. мол. ученых и специалистов / под ред. М.В. Сытовой, Н.С. Мюге, И.И. Гордеева. — М. : ВНИРО, 2023. — С. 10.

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.

Иванов Б.Г. Десятиногие ракообразные (Crustacea, Decapoda) Северной Пацифики как фонд для интродукции в Атлантику: интродукция возможна, но целесообразна ли? // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России : сб. науч. тр. — М. : ВНИРО, 2001а. — С. 32–74.

Иванов Б.Г. Проблемы промыслового использования крабов-стригунов *Chionoecetes* spp. в дальневосточных морях России // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 2-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камшат, 2001б. — С. 170–172.

Иванов П.Ю. Запас крабов-стригунов по результатам траловых исследований в прибрежной зоне коряжского шельфа в 2010 году // Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки : тез. докл. 4-й междунар. науч.-практ. конф. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2011. — С. 40–41.

Иванов П.Ю. К вопросу оценки численности пополнения и прогнозирования запаса краба-стригуна Бэрда (*Chionoecetes bairdi* Rathbun) по данным учетных ловушечных съемок // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2010а. — Вып. 18. — С. 18–21.

Иванов П.Ю. Краб-стригун Бэрда (*Chionoecetes bairdi* Rathbun) Олюторского залива Берингова моря: современное состояние популяции // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2010б. — Вып. 18. — С. 5–17.

Иванов П.Ю. Современное состояние запасов и распределение крабов-стригунов в Олюторском заливе (Берингово море) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 8-й междунар. науч. конф., посвящ. 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732–1733 гг.). — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2007. — С. 256–258.

Иванов П.Ю. Современное состояние запасов крабов в прикамчатских водах // Промысловые беспозвоночные : мат-лы 8-й Всерос. науч. конф. — Калининград : КГТУ, 2015. — С. 63–64.

Иванов П.Ю., Шагинян Э.Р., Михайлова О.Г., Дунаев Р.В. Результаты исследований, проведенных лабораторией промысловых беспозвоночных и водорослей // Мат-лы отчетной сессии ФГУП «КамчатНИРО» по итогам научно-исследовательских работ в 2012 г. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2013. — С. 44–57.

Ильин О.И., Иванов П.Ю. К оценке состояния запасов краба-стригуна бэрди Камчатско-Курильской подзоны // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2018. — Вып. 50. — С. 27–33. DOI: 10.15853/2072-8212.2018.50.27-33.

Карасев А.Н. Краб-стригун опилио северной части Охотского моря (особенности биологии, запасы, промысел) : моногр. — Магадан : Новая полиграфия, 2014. — 194 с.

Карасев А.Н. Краб-стригун *Chionoecetes opilio* северной части Охотского моря: особенности биологии, запасы, промысел : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : ВНИРО, 2009. — 24 с.

Карасев А.Н. Проблемы прогнозирования величины запасов краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) на основе данных ловушечных съемок // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 5-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2004. — С. 219–222.

Клинушкин С.В. К изучению плодовитости краба-стригуна *Chionoecetes bairdi* у Западной Камчатки // Чтения памяти академика К.В. Симакова : тез. докл. Всерос. науч. конф. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2007. — С. 259–263.

Кочнев Ю.Р. Повреждения ног у крабов-стригунов *Chionoecetes opilio* и *Ch. bairdi* у северных Курильских островов, юго-западной Камчатки и восточного побережья Сахалина // Тез. докл. второй област. науч.-практ. конф. «Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки». — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2000. — С. 137–138.

Лысенко В.Н., Харламенко В.И. Современное состояние промысловых крабов западнокамчатского шельфа // 7-я всерос. конф. по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова) : тез. докл. — М. : ВНИРО, 2006. — С. 85–88.

Михайлова О.Г. О репродуктивной биологии самок краба-стригуна Бэрда *Chionoecetes bairdi* Rathbun, 1924 (Crustacea, Decapoda) у юго-восточной Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 4. — С. 884–894. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-884-894.

Михайлова О.Г. Современное состояние запаса краба-стригуна Бэрда *Chionoecetes bairdi* Rathbun, 1924 (Crustacea, Decapoda) у юго-восточного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 197. — С. 127–142. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-127-142.

Михайлова О.Г., Иванов П.Ю. Возможное влияние добычи краба-стригуна Бэрда (*Chionoecetes bairdi*) на состояние его промыслового запаса у побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 1. — С. 112–123. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-112-123.

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.

Огородников В.С. Изменение промысловых характеристик краба-стригуна Бэрда (*Chionoecetes bairdi*) у юго-западного побережья Камчатки // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки : мат-лы 2-й междунар. конф. — М. : ВНИРО, 2005. — С. 73–74.

Огородников В.С. К плодовитости *Chionoecetes bairdi* у Юго-Западной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 2-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчат, 2001. — С. 183–184.

Огородников В.С. Некоторые особенности сезонного распределения и размерной структуры стригуна бэрди в районе Северных Курильских островов и юго-западной Камчатки в 1997 г. // Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения : расширенные тез. докл. регион. науч. конф. «Северо-Восток России: прошлое, настоящее, будущее». — Магадан : Северовостокзолото, 1998. — Т. 1. — С. 129–130.

Огородников В.С., Дубровский С.В. Особенности распределения и биология *Chionoecetes bairdi* у юго-западной Камчатки в 1999 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 2-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камшат, 2001. — С. 185–186.

Покровский Б.И., Слизкин А.Г., Малахов И.В., Кайзер К.А. Разработка программного обеспечения для разделения данных научно-исследовательских съемок крабов-стригунов на массивы, на основании критерия широкопалости // Рыб. хоз-во. — 2015. — № 4. — С. 82–85.

Родин В.Е., Слизкин А.Г. Изменение распределения и численности промысловых крабов в Бристольском заливе в 1965–1974 гг. // Биол. моря. — 1977. — № 5. — С. 84–89.

Слизкин А.Г., Долженков В.Н. К вопросу об изменении и установлении промысловой меры для некоторых видов крабов дальневосточных морей // Рыб. хоз-во. — 1997. — № 2. — С. 43–44.

Слизкин А.Г., Кобликов В.Н. Биологические предпосылки к оценке промысловых запасов и доли изъятия глубоководных крабов-стригунов в водах западной Камчатки и Приморья // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 10-й междунар. науч. конф., посвящ. 300-летию со дня рождения Г.В. Стеллера. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2009. — С. 251–254.

Слизкин А.Г., Кобликов В.Н. Динамика биологических параметров, распределение и некоторые вопросы прогнозирования состояния запасов краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в южной части подзоны Приморье // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 175. — С. 26–41.

Слизкин А.Г., Кобликов В.Н. Морфометрический критерий половой и функциональной зрелости, прогнозирования запасов и пополнения краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в южной части подзоны Приморье // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 178. — С. 124–134. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-178-124-134.

Слизкин А.Г., Кобликов В.Н. Некоторые черты биологии и особенности промысла японского краба-стригуна (*Chionoecetes japonicus*): обоснование промысловой меры // Вопр. рыб-ва. — 2010. — Т. 11, № 3(43). — С. 428–441.

Слизкин А.Г., Кобликов В.Н. Практика исследований и прогнозирования запасов краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* южной части подзоны Приморье // Вопр. рыб-ва. — 2019. — Т. 20, № 1. — С. 59–72.

Слизкин А.Г., Кобликов В.Н., Федотов П.А. К методике оценки запасов и доли изъятия глубоководных крабов рода *Chionoecetes* по данным ловушечных съемок // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 160. — С. 24–43.

Слизкин А.Г., Кобликов В.Н., Федотов П.А. О промысловой мере краба-стригуна бэрда *Chionoecetes bairdi* из российских вод дальневосточных морей // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : мат-лы 4-й всерос. науч.-практ. конф. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2013. — С. 208–211.

Слизкин А.Г., Кобликов В.Н., Шагинян Э.Р. Краб-стригун Бэрда северо-западной части Тихого океана: динамика численности, размерный состав и особенности воспроизводства // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России : сб. науч. тр. — М. : ВНИРО, 2001. — С. 75–91.

Слизкин А.Г., Сафронов С.Г. Промысловые крабы прикамчатских вод : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Северная Пацифика, 2000. — 180 с.

Состояние биологических ресурсов северо-западной Пацифики : моногр. / отв. ред. С.А. Сияков. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2003. — 124 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.

Федотов П.А. Летнее распределение и некоторые особенности биологии промысловых видов крабов северо-западной части Берингова моря в 2012 году // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : мат-лы 4-й всерос. науч.-практ. конф. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2013. — С. 221–225.

Федотов П.А. Летнее распределение и некоторые особенности биологии шельфовых крабов-стригунов и волосатого краба в 2005 г. в заливах Восточной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 8-й междунар. науч. конф., посвящ. 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732–1733 гг.). — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2007. — С. 281–284.

Федотов П.А. Летнее распределение краба-стригуна *Chionoecetes bairdi* в российском секторе Берингова моря в 2017 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей :

мат-лы 19-й междунар. науч. конф., посвящ. 70-летию со дня рождения члена-корреспондента РАН И.А. Черешнева. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2018. — С. 263–266.

Федотов П.А. Межгодовая динамика размеров половозрелости самцов и самок краба-стригуна бэрди *Chionoecetes bairdi* в северо-западной части Берингова моря // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 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. 219–223.

Федотов П.А. Некоторые особенности биологии шельфовых и глубоководных видов крабов в Западно-Беринговоморской зоне // Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки : тез. докл. 4-й междунар. науч. конф. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2011. — С. 110–111.

Федотов П.А. Распределение, состояние запасов и некоторые биологические характеристики краба-стригуна *Chionoecetes bairdi* в северо-западной части Берингова моря в период 2005–2015 гг. // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промышленное и техническое использование : мат-лы 7-й всерос. науч.-практ. конф. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2016. — С. 165–169.

Федотов П.А. Сезонное распределение промысловых самцов краба-стригуна Бэрда *Chionoecetes bairdi* в заливах Восточной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 11-й междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения выдающихся российских ихтиологов А.П. Андрияшева и А.Я. Таранца. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2010. — С. 240–243.

Федотов П.А. Состояние запасов и распределение шельфовых видов крабов в заливах Петропавловск-Командорской и Карагинской подзон по результатам траловой съемки 2002 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 5-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2004. — С. 253–256.

Федотов П.А. Текущее состояние запасов краба-стригуна берди и ближайшие перспективы его промысла в Западно-Беринговоморской зоне // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промышленное 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. 181–185.

Шагинян Э.Р. К вопросу плодовитости самок краба-стригуна бэрди Камчатско-Курильской подзоны Охотского моря // Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов : тр. всерос. науч.-практ. конф. 5-й Балтийский морской форум. — Калининград : КГТУ, 2017. — С. 86–90.

Шагинян Э.Р. Особенности полового созревания самок краба-стригуна Бэрда *Chionoecetes bairdi* юго-западного побережья Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2009. — Вып. 12. — С. 97–100.

Collie J.S., Kruse G.H. Estimating king crab (*Paralithodes camtschaticus*) abundance from commercial catch and research survey data // Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management : Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. — 1998. — Vol. 125. — P. 73–83.

Collie J.S., Sissenwine M.P. Estimating population size from relative abundance data measured with error // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1983. — Vol. 40, Iss. 11. — P. 1871–1879. DOI: 10.1139/f83-217.

Jadamec L.S., Donaldson W.E., Cullenberg P. Biological field techniques for Chionoecetes crabs. — Fairbanks : Alaska Sea Grant College Program, 1999. — 80 p. DOI: 10.1139/f86-214.

References

Artemenkov, D.V., Sologub, D.O., and Kivva, K.K., Structural analysis of broad-toed crabs in snow crabs using the statistical language R, in *Mater. 4-y nauchn. shkoly-konf. mol. uchenykh i spetsialistov "Sovremennyye aspekty rybokhozyaystvennoy nauki i genomnyye tekhnologii v akvakul'ture i rybolovstve"* (Proc. 4th Sci. Entific. Schools Pier. Scientists and Specialists "Modern aspects of fisheries science and genomic technologies in aquaculture and fisheries", Sytova, M.V., Muge, N.S., Gordeev, I.I., eds, Moscow: VNIRO, 2023, pp. 10.

Bizikov, V.A. and Polyakov, A.V., Geographic information system "KARTMASTER": new opportunities and prospects for fisheries research, in *Tezisy dokl. mat-lov otrasl. semin. «Matematicheskoye modelirovaniye i informatsionnyye tekhnologii v issledovaniyakh bioresursov Mirovogo okeana»* (Proc. report mat-fishing otrasl semin «Mathematical modeling and information technology in the study of biological resources of the oceans»), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2004, pp. 89–91.

Ivanov, B.G., Decapod crustaceans (Crustacea, Decapoda) of the North Pacific as a fund for introduction into the Atlantic: introduction is possible, but is it advisable?, in *Issledovaniya biologii promyslovyykh rakoobraznykh i vodorosley morey Rossii* (Studies of the biology of commercial crustaceans and algae of the seas of Russia), Moscow: VNIRO, 2001, pp. 32–74.

Ivanov, B.G., Problems of fishery of the tanner crabs *Chionoecetes* spp. in the Russian Far Eastern Seas, in *Mater. of the 2nd Sci. Conf. «Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters»*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamshat, 2001, pp. 170–172.

Ivanov, P.Yu., Stock of snow crabs according to the results of trawl research in the coastal zone of the Koryak shelf in 2010, in *Marine coastal ecosystems. Seaweeds, invertebrates and products of their processing: Abstracts of Fourth International Conference*, Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2011, pp. 40–41.

Ivanov, P.Yu., On the issue of the evaluation of recruitment abundance and the forecast of stock abundance of tanner crab (*Chionoecetes bairdi* Rathbun) on the data of trap surveys, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2010, vol. 18, pp. 18–21.

Ivanov, P.Yu., The modern population state of tanner crab (*Chionoecetes bairdi* Rathbun) in the Olutorsky Gulf, the Bering Sea, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2010, vol. 18, pp. 5–17.

Ivanov, P.Yu., The current stock's condition and distribution of *Chionoecetes* crabs in Olyutorsky Gulf (Bering Sea), in *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters: Materials of VIII scientific conference, is dedicated to the 275th anniversary of the start of the Second Kamchatka Expedition (1732–1733)*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007, pp. 256–258.

Ivanov, P.Yu., Current state of crab stocks in Kamchatka waters, in *Mater. 8-y Vseros. nauch. konf. «Promyslovyye bespozvonochnyye»* (Proc. 8th All-Russ. Sci. Conf. “Commercial invertebrates”), Kaliningrad: KGTU, 2015, pp. 63–64.

Ivanov, P.Yu., Shaginyan, E.R., Mikhailova, O.G., and Dunaev, R.V., Results of studies conducted by the laboratory of commercial invertebrates and algae, in *Mater. otchetnoy sessii KamchatNIRO po itogam nauchno-issledovatel'skikh rabot v 2012 g.* (Materials of the KamchatNIRO reporting session on the results of research work in 2012), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2013, pp. 44–57.

Ilyin, O.I. and Ivanov, P.Yu., To the stock abundance assessment of Tanner crab in the Kamchatka-Kurile subzone, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2018, vol. 50, pp. 27–33, doi 10.15853/2072-8212.2018.50.27-33

Karasev, A.N., *Krab-strigun opilio severnoy chasti Okhotskogo morya (osobennosti biologii, zapasy, promysel)* (Snow Crab *opilio* of the northern part of the Sea of Okhotsk (biology features, reserves, fishing)), Magadan: Novaya poligrafiya, 2014.

Karasev, A.N., Snow crab *Chionoecetes opilio* of the northern part of the Sea of Okhotsk: features of biology, stocks, fishery, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: VNIRO, 2009.

Karasev, A.N., Problems of forecasting the stock size of the snow crab *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) based on trap survey data, in *Mater. 5 nauchn. konf. «Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morei»* (Proc. 5th Int. Sci. Conf. “Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas”), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2004, pp. 219–222.

Klinushkin, S.V., To the study of fertility of the snow crab *Chionoecetes bairdi* in Western Kamchatka, in *Tezisy dokl. Vseros. nauch. konf. «Cheniya pamyati akademika K.V. Simakova»* (Proc. All-Russ. Sci. Conf. «Conference Dedicated to the Memory of Academician K.V. Simakov»), Magadan: SVNTS DVO RAN, 2007, pp. 259–263.

Kochnev, Yu.P., Leg injuries in snow crabs *Chionoecetes opilio* and *Ch. bairdi* off the northern Kuril Islands, southwestern Kamchatka and the eastern coast of Sakhalin, in *Tezisy dokl. vtoroy oblast. nauch.-prakt. konf. «Problemy okhrany i ratsional'nogo ispol'zovaniya bioresursov Kamchatki»* (Proc. second region. Sci. Pract. Conf. “Problems of protection and rational use of biological resources of Kamchatka”), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2000, pp. 137–138.

Lysenko, V.N. and Kharlamenko, V.I., Current state of commercial crabs on the Western Kamchatka shelf, in *Tezisy dokl. 7 Vseros. konf. po promysl. bespozvon. (pamyati B.G. Ivanova)* (Proc. 7th All-Russ. Conf. Commer. Invertebr. (Commem. B.G. Ivanov)), Moscow: VNIRO, 2006, pp. 85–88.

Mikhailova, O.G., On reproductive biology of tanner crab *Chionoecetes bairdi* Rathbun, 1924 (Crustacea, Decapoda) females at southeastern Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 4, pp. 884–894, doi 10.26428/1606-9919-2020-200-884-894

Mikhailova, O.G., Current state of stock for tanner crab *Chionoecetes bairdi* Rathbun, 1924 (Crustacea, Decapoda) at the south-eastern coast of Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 197, pp. 127–142, doi 10.26428/1606-9919-2019-197-127-142

Mikhailova, O.G. and Ivanov, P.Yu., Potential impact of harvesting on Tanner crab (*Chionoecetes bairdi*) on state of its commercial stock off the coast of Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 1, pp. 112–123. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-112-123

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.

Ogorodnikov, V.S., Changes in the fishing characteristics of Baird's snow crab (*Chionoecetes bairdi*) off the southwestern coast of Kamchatka, in *Mater. 2 mezhdunar. konf. "Morskie pribrezhnye ekosistemy: Vodorosli, bespozvonochnye i produkty ikh pererabotki"* (Proc. 2nd Int. Conf. "Marine Coastal Ecosystems: Algae, Invertebrates and Products of Their Processing"), Moscow: VNIRO, 2005, pp. 73–74.

Ogorodnikov, V.S., To fertility of *Chionoecetes bairdi* in South-West Kamchatka, in *Mater. 2 nauchn. konf. "Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i privileyushchikh morei"* (Proc. 2nd Sci. Conf. "Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamshat, 2001, pp. 183–184.

Ogorodnikov, V.S., Some features of the seasonal distribution and size structure of the snowbird in the area of the Northern Kuril Islands and southwestern Kamchatka in 1997, in *Severo-Vostok Rossii: problemy ekonomiki i narodonaseleniya: rasshirennyye tezisy dokl. region. nauch. konf. «Severo-Vostok Rossii: proshloye, nastoyashcheye, budushcheye»* (North-East of Russia: problems of economy and population: extended tez. report region. scientific. conf. "North-East of Russia: past, present, future"), Magadan: Severovostokzoloto, 1998, vol. 1, pp. 129–130.

Ogorodnikov, V.S. and Dubrovsky, S.V., Features of distribution and biology of *Chionoecetes bairdi* near southwestern Kamchatka in 1999, in *Mater. of the 2nd Sci. Conf. «Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters»*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamshat, 2001, pp. 185–186.

Pokrovsky, B.I., Slizkin, A.G., Malahov, I.V., and Kayzer, K.A., Development of software for snow crabs survey data separation into the arrays based on the criteria of functional maturity, *Rybn. Khoz.*, 2015, no. 4, pp. 82–85.

Rodin, V.E. and Slizkin, A.G., Changes in the distribution and abundance of commercial crabs in Bristol Bay, 1965–1974, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1977, no. 5, pp. 84–89.

Slizkin, A.G. and Dolzhenkov, V.N., On the issue of changing and establishing a fishing limit for some types of crabs in the Far Eastern seas, *Rybn. Khoz.*, 1997, no. 2, pp. 43–44.

Slizkin, A.G. and Koblikov, V.N., Biological approach to an estimation of commercial stocks and exploitation rate of deep-water Tanner crab off the western Kamchatka and Primorsky Pegijn, in *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters: Materials of X scientific conference, is dedicated to 300th anniversary of the birth of G.V. Steller*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2009, pp. 251–254.

Slizkin, A.G. and Koblikov, V.N., Dynamics of biological parameters, distribution, and some problems of forecasting the state of resources for snow crab *Chionoecetes opilio* in the southern part of the subzone Primorye, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 175, pp. 26–41.

Slizkin, A.G. and Koblikov, V.N., Morphometric criterion of sexual and functional maturity; forecasting of stocks and recruitment for snow crab *Chionoecetes opilio* in the southern part of the Primorye subarea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 178, pp. 124–134. doi 10.26428/1606-9919-2014-178-124-134

Slizkin, A.G. and Koblikov, V.N., Some features of biology and feature of extraction of benizuwai crab (*Chionoecetes japonicus*): the substantiation of fishing measure, *Vopr. Rybolov.*, 2010, vol. 11, no. 3(43), pp. 428–441.

Slizkin, A.G. and Koblikov, V.N., The practice of research and forecasting stocks of the opilio snow crab *Chionoecetes opilio* in the southern part of the Primorye subzone, *Vopr. Rybolov.*, 2019, vol. 20, no. 1, pp. 59–72.

Slizkin, A.G., Koblikov, V.N., and Fedotov, P.A., To technique of the stocks estimation and the shares of withdrawal definition for deep-water crabs of genus *Chionoecetes* on the base of crab-pots catches data, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 160, pp. 24–43.

Slizkin, A.G., Koblikov, V.N., and Fedotov, P.A., On the commercial catch of snow crab *Chionoecetes bairdi* from Russian waters of the Far Eastern seas, in *Tezisy dokl. 4 Vseross. Nauchno-Pract. Conf. "Prirodnye resursy, ikh sovremennoe sostoyanie, okhrana, promyslovoe i tekhnicheskoe*

ispol'zovanie” (Proc. 4th All-Russ. Sci. Pract. Conf. “Natural Resources, Their Current State, Conservation, and Commercial and Technical Use”), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskii Gos. Tekh. Univ., 2013, pp. 208–211.

Slizkin, A.G., Koblikov, V.N., and Shaginyan, E.R., Baird’s snow crab of the northwestern Pacific Ocean: population dynamics, size composition and reproduction characteristics, in *Issledovaniya biologii promyslovykh rakoobraznykh i vodorosley morey Rossii* (Studies of the biology of commercial crustaceans and algae of the seas of Russia), Moscow: VNIRO, 2001, pp. 75–91.

Slizkin, A.G. and Safronov, S.G., *Promyslovye kraby prikamchatskikh vod* (Commercial Crabs of Kamchatkan Coastal Waters), Petropavlovsk-Kamchatsky: Severnaya Patsifika, 2000.

Sostoyaniye biologicheskikh resursov severo-zapadnoy Patsifiki (The state of the biological resources of the northwestern Pacific), Sinyakov, S.A., ed., Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchat-NIRO, 2003.

Stolyarenko, D.A. and Ivanov, B.G., Spline approximation method of stock density with reference to multiple species surveys, in *Tezisy dokl. Vsesoyuz. Soveshch. “Syr'yevyye resursy i biologicheskiye osnovy ratsional'nogo ispol'zovaniya promyslovykh bespozvonochnykh*” (Proc. Rep. All-Union Meet. “Raw materials and biological bases of rational use of commercial invertebrates”), Vladivostok: TINRO, 1988, pp. 10–11.

Fedotov, P.A., Summer distribution and some features of the biology of commercial crab species in the northwestern Bering Sea in 2012, in *Tezisy dokl. 4 Vseross. Nauchno-Pract. Conf. “Prirodnye resursy, ikh sovremennoe sostoyanie, okhrana, promyslovoe i tekhnicheskoe ispol'zovanie*” (Proc. 4th All-Russ. Sci. Pract. Conf. “Natural Resources, Their Current State, Conservation, and Commercial and Technical Use”), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskii Gos. Tekh. Univ., 2013, pp. 221–225.

Fedotov, P.A., Summer distribution and some biological features of shelf species crabs Chionoecetes and Hair crab in gulfs of Eastern Kamchatka in 2005, in *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters: Materials of VIII scientific conference, is dedicated to The 275th anniversary of the start of the Second Kamchatka Expedition (1732–1733)*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007, pp. 281–284.

Fedotov, P.A., Summer distribution of snow crab *Chionoecetes bairdi* in the Russian sector of the Bering Sea in 2017, in *Mater. 19 mezhdunar. nauchn. konf. posvyashch. 70-letiyu so dnya rozhdeniya chlena-korrespondenta RAN I.A. Chereshneva “Sokhraneniye bioraznoobraziya Kamchatki i privilegayushchikh morei*” (Proc. 19th Int. Sci. Conf. dedicated to the 70th anniversary of I.A. Chereshnev’s birthday “Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters”), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2018, pp. 263–266.

Fedotov, P.A., Interannual dynamics of the maturity sizes of males and females of the snow crab *Chionoecetes bairdi* in the northwestern Bering Sea, 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. 219–223.

Fedotov, P.A., Some features of the biology of shelf and deepwater crab species in the western Bering Sea, in *Tezisy dokl. 4 Mezhdunar. nauchn. konf. “Morskie pribrezhnyye ekosistemy. Vodorosli, bespozvonochnyye i produkty ikh pererabotki*” (Proc. 4th Int. Sci. Conf. “Marine Coastal Ecosystems: Algae, Invertebrates, and Products of Their Processing”), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2011, pp. 110–111.

Fedotov, P.A., Distribution, stock status and some biological characteristics of the snow crab *Chionoecetes bairdi* in the northwestern Bering Sea during the period 2005–2015, in *Mater. 7 Vseross. Nauch.-Prakt. Conf. “Prirodnye resursy, ikh sovremennoye sostoyaniye, okhrana, promyslovoe i tekhnicheskoye ispol'zovaniye*” (Proc. 7th All-Russ. Sci. Pract. Conf. “Natural resources, their current state, protection, commercial and technical use”), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskii Gos. Tekh. Univ., 2016, pp. 165–169.

Fedotov, P.A., Seasonal distribution of males of commercial crab *Chionoecetes bairdi* in the bays of the Eastern Kamchatka, in *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters: Materials of XI scientific conference, is dedicated to The 100th anniversary of the outstanding Russian ichthyologists A.P. Andriyashev and A.Ya. Taranez*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2010, pp. 240–243.

Fedotov, P.A., State of stocks and distribution of shelf species of crabs in the bays of Petropavlovsk-Komandor and Karaginsk subzones based on the results of a trawl survey in 2002, in *Mater. 5 nauchn. konf. “Sokhraneniye bioraznoobraziya Kamchatki i privilegayushchikh morei*” (Proc. 5th Int. Sci. Conf. “Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas”), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2004, pp. 253–256.

Fedotov, P.A., The current state of stocks of the snow crab *Birdi* and the immediate prospects of its fishing in the West Bering Sea zone, in *Mater. 8 Vseross. nauchno-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, Conservation, and Commercial and Technical Use"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskii Gos. Tekh. Univ., 2017, part 1, pp. 181–185.

Shaginyan, E.R., On the issue about fecundity of bairdi tanner crab in Kamchatka-Kuril subzone, the Okhotsk Sea, in *Vodnyye bioresursy, akvakul'tura i ekologiya vodoyemov* (Aquatic bioresources, aquaculture and ecology of reservoirs: tr. All-Russian scientific-practical conf., 5th Baltic Maritime Forum), Kaliningrad: KGTU, 2017, pp. 86–90.

Shaginyan, E.R., Female Bairdi snow crab *Chionoecetes bairdi* maturation size on the south-west coast of Kamchatka, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2009, vol. 12, pp. 97–100.

Collie, J.S. and Kruse, G.H., Estimating king crab (*Paralithodes camtschaticus*) abundance from commercial catch and research survey data, *Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management: Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 1998, vol. 125, pp. 73–83.

Collie, J.S. and Sissenwine, M.P., Estimating population size from relative abundance data measured with error, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1983, vol. 40, no. 11, pp. 1871–1879. doi 10.1139/f83-217

Jadamec, L.S., Donaldson, W.E., and Cullenberg, P., *Biological field techniques for Chionoecetes crabs*, Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program, 1999. doi 10.1139/f86-214

Stock Assessment and Fishery Evaluation Report for the Tanner Crab Fisheries of the Bering Sea and Aleutian Islands Regions, Alaska Fisheries Science Center, 2021.

Kraby—2009–2014, 2020–2023 (putinnyy prognoz) (Crabs—2009–2014, 2020–2023 (preseason forecast)). Vladivostok: TINRO, 2009–2014, 2020–2023; *Kraby-striguny — 2015–2019 (putinnyy prognoz)* (Snow crabs — 2015–2019 (preseason forecast)). Vladivostok: TINRO, 2015–2019.

Sostoyaniye promyslovykh resursov Dal'nevostochnogo rybokhozyaystvennogo basseyna — 2021 g. (State of commercial resources of the Far Eastern fishery basin — 2021). Vladivostok: TINRO, 2021; *Sostoyaniye promyslovykh resursov Dal'nevostochnogo rybokhozyaystvennogo basseyna — 2022 g.* (State of commercial resources of the Far Eastern fishery basin — 2022). Vladivostok: TINRO, 2022.

Stock assessment and fishery evaluation report for the King and Tanner crab fisheries of the gulf of Alaska and Bering sea/Aleutian Islands area: Economic Status of the BSAI King and Tanner crab fisheries off Alaska (2022), 2023.

Поступила в редакцию 13.12.2023 г.

После доработки 19.01.2024 г.

Принята к публикации 1.03.2024 г.

The article was submitted 13.12.2023; approved after reviewing 19.01.2024; accepted for publication 1.03.2024

Научная статья

УДК 597.555.5

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-69-85

EDN: APYTQU



ДИНАМИКА ПРОМЫСЛА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СКОПЛЕНИЙ ТИХООКЕАНСКОЙ НАВАГИ *ELEGINUS GRACILIS* (TILESIVS) У СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

О.В. Новикова*Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

Аннотация. Промысел тихоокеанской наваги в районе северных Курильских островов ведется в течение всего года с разной интенсивностью и базируется в основном на ее зимне-весенних скоплениях. В 2003–2022 гг. общий вылов наваги колебался в пределах 1,8–167,4 т и в среднем составил 40,8 т в год. В промысловых уловах снурревода встречаются рыбы длиной от 24 до 56 см. В зависимости от сезона промысла средняя длина рыб в уловах изменяется от 35,4 см в летний до 43,2 см в зимний. Основная промысловая нагрузка приходится на особей размером от 36 до 48 см. Показано, что в зимний период с увеличением глубины промысла прослеживается тенденция к увеличению среднего размера рыб. Основные промысловые скопления отмечаются между о-вами Парамушир и Шумшу и в районе Первого Курильского пролива. В тихоокеанских и охотоморских водах северных Курильских островов навага высокой численностью не обладает.

Ключевые слова: тихоокеанская навага, северные Курильские острова, динамика промысла, встречаемость, размерный состав, распределение

Для цитирования: Новикова О.В. Динамика промысла и распределение скоплений тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* (Tilesius) у северных Курильских островов // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 69–85. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-69-85. EDN: APYTQU.

Original article

Dynamics of fishery and distribution of aggregations for saffron cod *Eleginus gracilis* (Tilesius) at northern Kuril Islands

Olga V. NovikovaKamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO),
18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia
Ph.D., leading researcher, Novikova.o.v@kamniro.ru, ORCID 0009-0001-1381-7509

Abstract. The fishery on winter-spring accumulations of saffron cod in the area of northern Kuril Islands has a long history with varying intensity, though this species is not abundant both in the Pacific and Okhotsk Sea waters of this area. The annual catch ranged from 1.8 to 167.4 t in 2003–2022, on average 40.8 t/yr. The fish with length of 24–56 cm were presented in

* Новикова Ольга Владимировна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Novikova.o.v@kamniro.ru, ORCID 0009-0001-1381-7509.

commercial catches of Danish seine, with prevalence of the 36–48 cm size group. The average length of saffron cod in the catches was changed from 35.4 cm in summer to 43.2 cm in winter that coincided with the fishing depth increasing in winter. The main commercial concentrations of the species had formed between the islands of Paramushir and Shumshu and in the area of the First Kuril Strait.

Keywords: saffron cod, northern Kuril Islands, fishery dynamics, fish occurrence, size composition, spatial distribution

For citation: Novikova O.V. Dynamics of fishery and distribution of aggregations for saffron cod *Eleginus gracilis* (Tilesius) at northern Kuril Islands, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 69–85. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-69-85. EDN: APYTQU.

Введение

Первые регулярные исследования сырьевых ресурсов шельфа прикамчатских вод были начаты в 1960-е гг. в рамках программы изучения ресурсов Охотского моря, выполнявшейся специалистами ТИНРО [Борец, 1997]. Однако если летне-осенние учетные траловые съемки проводились на западнокамчатском шельфе практически ежегодно, то сбор материалов в зимний период был не столь регулярным. Кроме того, эти работы почти не затрагивали самый южный участок, примыкающий к юго-западной оконечности п-ова Камчатка и о-вам Шумшу и Парамушир. С 1992 г. по совместной научно-исследовательской программе ВНИРО–СахНИРО–КамчатНИРО стали проводиться комплексные исследования недоиспользуемых и малоизученных рыб нижней части шельфа и материкового склона тихоокеанского побережья северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. Результаты этих работ свидетельствовали о наличии в этом районе довольно плотных концентраций трески, камбал, минтая и других рыб, среди которых отмечалась и навага. В современный период донные траловые съемки в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов, в отличие от Охотского моря, проводятся нерегулярно, и как альтернатива в этом районе организовывались снюрреводные съемки, которые также носили эпизодический характер. Тем не менее полученный в результате учетных и мониторинговых работ у северных Курильских островов биостатистический материал позволит расширить представление о тихоокеанской наваге, обитающей в этом районе.

Литературные сведения о динамике промысла и пространственном распределении наваги у северных Курильских островов весьма ограничены [Тарасюк и др., 2002; Орлов, Токранов, 2009; Орлов и др., 2011; Новикова, 2014].

Целью настоящей работы является оценка динамики вылова и распределения тихоокеанской наваги у северных Курильских островов, для чего необходимо охарактеризовать пространственно-батиметрическое распределение, размерный состав, а также сезонную и многолетнюю динамику встречаемости наваги в уловах в данном районе.

Материалы и методы

Район исследований включает акваторию Северо-Курильской (Тихоокеанской) и Северо-Курильской (Охотоморской) подзон Северо-Курильской зоны.

Источником сведений о промысле за период с 2003 по 2022 г. и сезонной изменчивости распределения наваги в течение года в 2013–2022 гг. являются материалы судовых суточных донесений и оперативной отчетности предприятий из отраслевой системы мониторинга водных биологических ресурсов, наблюдения и контроля за деятельностью промысловых судов, содержащих информацию соответственно по 1697 и 1514 судо-суткам снюрреводного лова в тихоокеанском районе. Для доступа к отраслевой системе мониторинга и первичной обработки данных применяли программу «FMS analyst» [Vasilets, 2015]. В охотоморских водах северных Курильских островов (Северо-Курильская (Охотоморская) подзона) промысловая статистика вылова наваги отсутствует. Для описания распределения скоплений наваги в течение года был выбран

период с 2013 по 2022 г., характеризующийся наибольшим количеством судов-суток лова. Использование улова снюрревода на судно-сутки лова судна в качестве показателя промыслового усилия является наиболее репрезентативным, поскольку количество промысловых операций (заметов) в течение суток существенно различается, а в судовых суточных донесениях обычно не указывают нерезультативные заметы.

Для исследования динамики обилия и встречаемости наваги использовали материалы, собранные во время учетных донных траловых съемок в 2001 г. (март-май), в 2009 (март-май) и в 2021 г. (апрель-май). Исследования проводили по стандартным методикам [Борец, 1997]. Траления, продолжительностью 30 мин, выполняли в светлое время суток донными тралами на глубинах от 50 до 1380 м. Коэффициент уловистости принимали равным 0,4. Данные по уловам наваги пересчитаны для трала на час траления. В работе были также использованы результаты снюрреводных работ, проведенных в январе-марте 2007 г. и в марте-апреле 2016 г. (табл. 1).

Таблица 1

Материалы донных траловых и снюрреводных уловов, выполненных в районе северных Курильских островов

Table 1

Parameters of bottom trawl and Danish seine surveys in the area of northern Kuril Islands

Период проведения съемок		Судно	Кол-во операций	Тип орудия лова	Н, м	S, км ²
2001	Март-май	СРТМ «Томи-Мару № 53»	152	ДТ, раскрытие 20–25 м	130–495	Н.д
2009	Март-май	НИС «Профессор Леванидов»	68	ДТ, раскрытие 27,1 м	104–1380	5399
2021	Апрель-май	НИС «Дмитрий Песков»	70	ДТ, раскрытие 27,1 м	50–480	Н.д
2007	Январь-март	РС-600 «Пик Фусса»	118	Снюрревод 90,0/23,4 м	100–500	9331
2016	Март-апрель	РС-300 «Анапка», СТР «Ветровой»	377	Снюрревод 40,3/39,36 м	89–275	Н.д

Примечание. Здесь и далее: Н — диапазон глубин, S — обследованная площадь.

Для биологической характеристики наваги северных Курильских островов были использованы биостатистические данные, собранные в марте-июле и октябре-декабре в 1994, 1996, 1997, 1999, 2001, 2004, 2005, 2007 и 2009 гг. во время промысловых операций (674 экз.). Промысел осуществлялся тресково-камбальными снюрреводами на глубинах от 119 до 306 м.

При сравнении размерного состава наваги в различные сезоны и на разных глубинах промысла рассчитывали коэффициент вариации по формуле $CV = 100 \times \delta / M$, где CV — коэффициент вариации (если $CV < 10\%$, то биологический материал однороден), δ — стандартное отклонение, M — среднее значение признака [Рокицкий, 1973].

Результаты и их обсуждение

Динамика уловов и встречаемость

Район промысла наваги охватывает акваторию тихоокеанских и охотоморских вод северных Курильских островов от мыса Лопатка до Четвертого Курильского пролива. В 2003–2022 гг. ежегодный вылов наваги при снюрреводном промысле колебался в пределах 1,8–167,4 т и в среднем составил 40,8 т в год (рис. 1).

Низкий уровень вылова наваги в районе северных Курильских островов, особенно в 2003–2012 гг., обусловлен как невысокой ее численностью, так и небольшой заинтересованностью рыбопромышленников в добыче данного вида сырья [Тарасюк и др., 2002; Новикова, 2014]. Однако, учитывая, что навага добывается большей частью

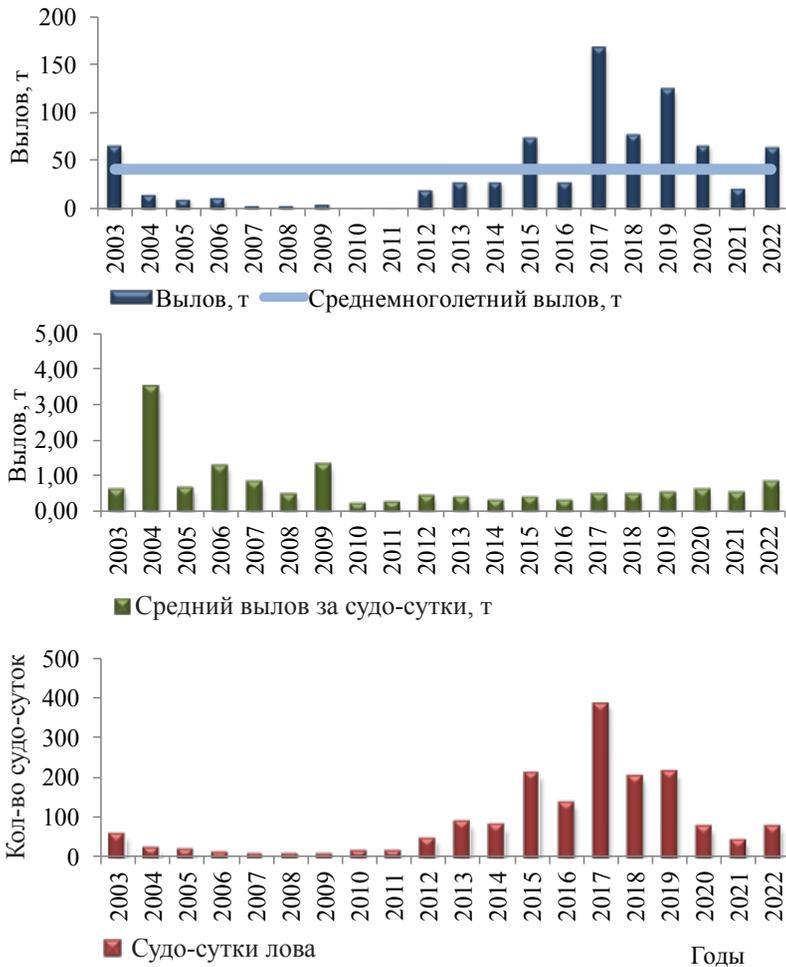


Рис. 1. Общий вылов (среднегодовое значение — 40,8 т), средний вылов за судо-сутки и количество судо-суток лова наваги в районе северных Курильских островов в 2003–2022 гг.

Fig. 1. Dynamics of annual catch (the average value of 40.8 ton is shown by light-blue bar), mean catch per vessel-day, and annual number of vessel-days on the fishery of saffron cod at northern Kuril Islands in 2003–2022

снюрреводами в основном в зимне-весенний период, когда происходит промысел таких важных промысловых объектов, как минтай, треска и камбалы (рис. 2), следует отметить значительный рост ее вылова в последние годы. Так, если в 2003–2012 гг. среднегодовой вылов составил 13,8 т, то в 2013–2022 гг. по сравнению с прошлым десятилетием увеличился почти в 5 раз, составив в среднем 67,8 т, с максимальным значением в 2017 г. — 167,4 т (см. рис. 1). В период с 2015 по 2019 г. вылов наваги достиг максимума при максимальном количестве затраченного на промысел времени и минимальном среднем улове за судо-сутки. При этом наибольшие уловы за судо-сутки в 2003–2009 гг. характеризовались минимальными уловами и количеством судо-суток (рис. 1). Этот факт может косвенно свидетельствовать о сокращении плотности и величины промысловых скоплений данного вида рыб и снижении уровня его биомассы в исследуемом районе в настоящее время.

Промысел наваги ведется в течение всего года с разной интенсивностью и основывается как на нерестовых, так и на нагульных скоплениях. Минимальный средний улов за месяц, равный 0,6 % от общего годового, отмечается в октябре, а максимальные уловы — 18,6 % — в феврале-марте (рис. 2).

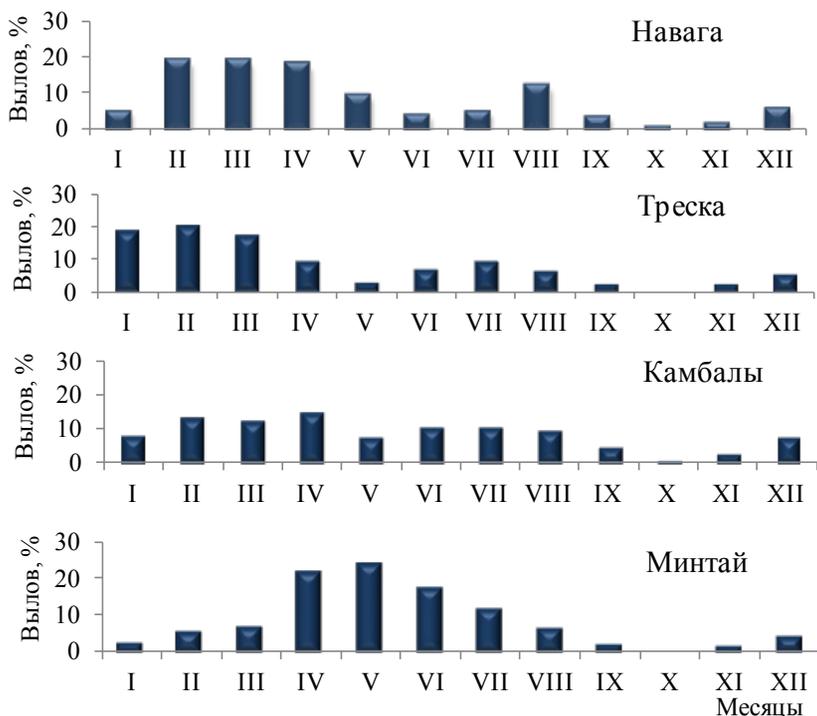


Рис. 2. Среднегодовое распределение промысловых уловов снюрреводом наваги, трески, камбал и минтая в течение года в районе северных Курильских островов в 2013–2022 гг.

Fig. 2. Month percentage for Danish seine catches of saffron cod, pacific cod, flounders, and walleye pollock at northern Kuril Islands averaged for 2013–2022

С января по декабрь снюрреводный промысел наваги у северных Курильских островов осуществлялся главным образом судами РС-300 и СТР типа «Надежный» (средние) в режиме прилова.

В зимне-весенние месяцы навага добывалась маломерным флотом, который составлял около 70 % от всех судов, добывавших этот вид. На этот период приходилась основная доля годового улова (до 70 %). Как видно на рис. 2, наиболее результативный промысел проводился с февраля по апрель. Далее до конца года интенсивность промысла значительно падала, и вылов наваги не превышал 5,5 % от общего улова за год.

В целом среднегодовое распределение промысловых уловов наваги в течение года у северных Курильских островов повторяет динамику промысла трески и камбал и схожа с таковым в районе юго-восточной Камчатки [Новикова, 2020].

Выполненная в марте-мае 2001 г. донная траловая съемка на глубине 130–495 м показала: при специализированном лове как минтая, так и трески и двухлинейной камбалы облавливались достаточно крупные особи наваги*. Длина рыб варьировала от 27,1 до 46,0 см со средними массами соответственно 0,434 и 0,453 кг, т.е. достигала

* Винников А.В., Варкентин А.И. Отчёт о работе по плану научно-исследовательских и научно-поисковых морских экспедиций по изучению и освоению биоресурсов дальневосточных морей и контрольному лову на 2001 г. в целях выполнения программы российско-японских комплексных исследований резервных и недоиспользуемых объектов на скалистых, задеветых грунтах материкового и островного склонов северных Курильских островов и юго-восточного побережья Камчатки на 2001 г. (совместная научно-исследовательская программа ВНИРО–СахНИРО–КамчатНИРО) на траулере «Томи-Мару № 53» в районе юго-востока Камчатки и тихоокеанской стороны Северных Курил с 21 марта по 4 июня 2001 г. / КамчатНИРО. № 6609. Петропавловск-Камчатский, 2001. 82 с.

вполне промысловых величин. Однако такие параметры, как частота встречаемости, улов на час траления, доля в уловах как по массе, так и по численности, были выше при промысле трески и двухлинейной камбалы (табл. 2).

Таблица 2
Основные характеристики тралений за период проведения донных траловых съемок в районе северных Курильских островов

Table 2
Main parameters of bottom trawl surveys (in 2009 and 2021) and commercial trawl catches of saffron cod (in 2001) in the area of the northern Kuril Islands

Период	Длина, см	Масса, кг	F, %	Улов, кг/час. трал.	Улов, экз./час. трал.	Доля в улове (по массе), %	Доля в улове (по численности), %	N, тыс. экз.	B, т	P, экз./км ²	P, кг/км ²
2001 г., март-май*	27,1–46,0	0,434	16,2	0–3,20 (0,28)	0–9 (1)	0,0041	0,0061				
2001 г., март-май**	27,1–46,0	0,453	25,0	0–2,59 (0,37)	0–7 (1)	0,0072	0,0115				
2009 г., март-май						0,0100	0,0200	210	85,3	185	56
2021 г., апрель-май			2,9								

Примечание. Здесь и далее: F — частота встречаемости; N — численность; B — биомасса; P — плотность распределения.

* При специализированном лове минтая.

** При специализированном лове трески и двухлинейной камбалы.

По данным донной траловой съемки на НИС «Профессор Леванидов» с тихоокеанской стороны северных Курильских островов в марте-мае 2009 г. доли наваги в уловах по массе и по численности относительно выполненных работ в 2001 г. увеличились соответственно в 1,4 и 1,8 раза. Общая биомасса наваги на обследованном участке площадью 5399 км² оценена в 85,3 т, а численность — в 210 тыс. экз.

При проведении траловой съемки в апреле-мае 2021 г. на глубинах 50–480 м частота встречаемости наваги в уловах значительно сократилась и составила лишь 2,9 % (табл. 2).

Снюрреводная съемка в 2007 г. выполнялась с 20 января по 3 марта в диапазоне глубин от 100 до 500 м на шельфе и верхней части материкового склона тихоокеанского и охотоморского побережья о-вов Парамушир и Шумшу*. При этом некоторые районы шельфа, попадающие в батиметрический диапазон 100–400 м, не были обследованы по причине «тяжелых грунтов» и районов, закрытых для промысла из-за расположенных там лежбищ морских зверей (рис. 3).

По данным проведенных снюрреводных работ навага была относительно многочисленна только при работе с охотоморского побережья северных Курильских островов, при этом ее доля в снюрреводных уловах по численности достигала 13,6 %, а по биомассе не превышала 3,0 % (табл. 3). Наиболее плотные концентрации наваги были приурочены к изобатам 100–200 м в проливе между о-вами Атласова и Парамушир, а также к участку шельфа, прилегающему к северной границе района исследований (табл. 4).

* Винников А.В., Золотов А.О. Отчёт о работе по исследованию биологии трески, минтая и видов прилова на РС-600 «Пик Фусса» ООО «Морепродукт Ко. Лтд.» в районе тихоокеанского и охотоморского побережий Курильских островов с 12 января по 29 марта 2007 г. / КамчатНИРО. № 7681. Петропавловск-Камчатский, 2007. 46 с.

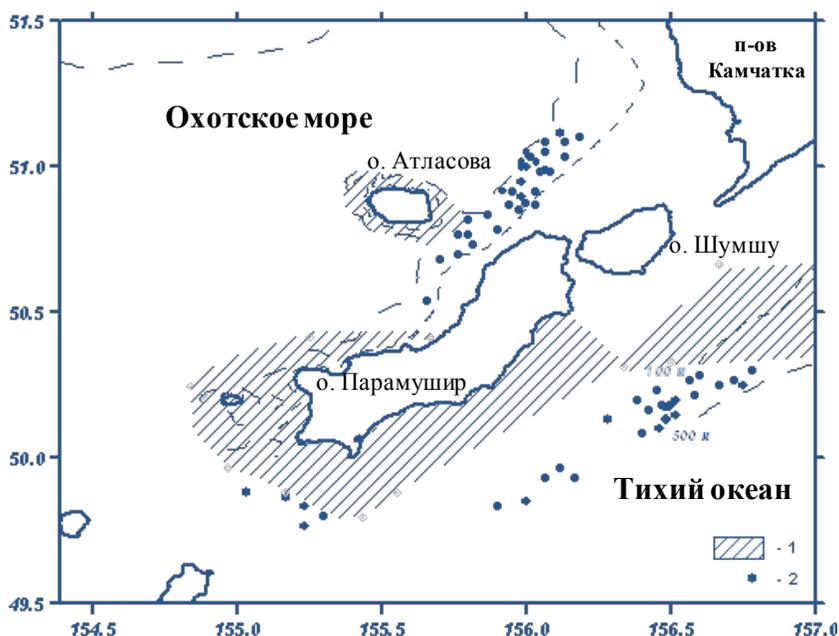


Рис. 3. Район работ РС-600 «Пик Фусса» в январе-марте 2007 г. у северных Курильских островов: 1 — участки, недоступные для промысла снюрреводом, 2 — станции учетной съемки*

Fig. 3. Scheme of RS-600 Peak Fuss survey at northern Kuril Islands in January-March 2007: 1 — the areas unsuitable for fishing by Danish seine, 2 — catches of Danish seine

Таблица 3

Характеристики уловов наваги по данным снюрреводной съемки у тихоокеанского и охотоморского побережий северных Курильских островов в январе-марте 2007 г.

Table 3

Parameters of saffron cod catches in the Danish seine survey at the Pacific and Okhotsk Sea coasts of northern Kuril Islands in January-March 2007

Район	F, %	Средний улов/км ²		Масса, кг	Доля в улове, %	
		шт.	кг		В	Н
Охотоморское побережье	81,8	333,5	91,92	0,28	2,91	13,57
Тихоокеанское побережье	6,5	0,15	0,11	0,73	+	0,01

* Менее 0,01 %.

Таблица 4

Численность и биомасса наваги, оцененные по данным снюрреводной съемки у тихоокеанского и охотоморского побережий северных Курильских островов в январе-марте 2007 г.

Table 4

Abundance and biomass of saffron cod estimated on the data of Danish seine survey at the Pacific and Okhotsk Sea coasts of northern Kuril Islands in January-March 2007

Показатель	Охотоморское побережье				Тихоокеанское побережье	
	101–200	201–300	301–400	401–500	101–200	201–300
H, м	101–200	201–300	301–400	401–500	101–200	201–300
S, км ²	442	5 100	5 100	304	5 100	2 035
N, тыс. шт.	159,14	1,000	1,000	106,19	1,000	0
B, т	48,0	0,7	0,7	27,6	0,7	0,0

В районе тихоокеанского побережья северных Курильских островов общая численность учетной наваги в диапазоне глубин 100–200 м составила 1,000 тыс. экз., а биомасса — 0,7 т (табл. 4).

* Винников А.В., Золотов А.О. Отчет... (2007).

При проведении снюрреводных мониторинговых работ по биологии и популяционной организации минтая и сопутствующих видов Охотского моря в марте-апреле 2016 г. были обследованы участки шельфа тихоокеанского побережья северных Курильских островов на глубинах от 89 до 275 м*. Навага отмечалась практически повсеместно, однако в небольшом количестве. Наибольшие концентрации рыб наблюдались в районе Четвертого Курильского пролива, где ее встречаемость в уловах составляла 7,58 % по численности и 7,69 % по биомассе (табл. 5). Отдельные уловы отмечались в верхней части материкового склона. В целом средняя доля наваги в уловах исследованного района составила около 4,0 %. Длина рыб в уловах в среднем — 40,5 см при минимуме 27 см и максимуме 48 см. Доминировала довольно широкая размерная группа 39–43 см (61,0 %). Масса рыб варьировала в пределах от 193 до 995 г, а ее среднее значение составило 0,522 кг.

Таблица 5

Встречаемость наваги в уловах снюрревода по биомассе и численности в разных районах промысла в марте-апреле у северных Курильских островов (тихоокеанское побережье) в 2016 г., %

Table 5

Percentage of saffron cod, by number and biomass, in Danish seine catches at northern Kuril Islands in March-April 2016, separately for the 4th Kuril Strait and the Pacific side of continental slope, %

Район	Встречаемость	
	по численности	по биомассе
Четвертый Курильский пролив	7,58	7,69
Океанский свал	0,24	0,32

Информация о количественных показателях наваги при траловом промысле минтая позволяет определить до некоторой степени ее сезонную динамику численности у северных Курильских островов. Так, уловы наваги достигают существенных величин в октябре-ноябре (преднерестовая навага) и минимальных в апреле (посленерестовая навага) и в сентябре (нагульная навага) (табл. 6).

Таблица 6

Сезонная динамика некоторых количественных показателей наваги в траловых уловах в районе северных Курильских островов в 1996–1998 и 2016 гг.

Table 6

Seasonal dynamics of some quantitative indices of saffron cod and trawl catches of this species at northern Kuril Islands in 1996–1998 and 2016

Месяц	Длина, см	Масса, кг	Улов, экз.	Улов, кг	Н, м
Апрель	32–45	<u>0,480–0,650</u> 0,610	<u>23–32</u> 27	<u>14,8–18,4</u> 16,6	<u>134–181</u> 157
Сентябрь	24–52	<u>0,330–1,100</u> 0,680	<u>2–188</u> 52	<u>1,0–206,0</u> 54,7	<u>110–151</u> 129
Октябрь	39–52	<u>0,550–1,350</u> 0,880	<u>10–573</u> 195	<u>11,0–430,0</u> 151,0	<u>106–274</u> 165
Ноябрь	34–46	<u>0,600–0,870</u> 0,670	<u>80–120</u> 107	<u>48,0–96,0</u> 71,5	<u>104–124</u> 116

Примечание. Над чертой — минимальное и максимальное значения; под чертой — средняя величина.

* Митенков Ю.А., Митенкова Л.В. Отчет о научно-исследовательской работе о проведении мониторинговых работ по биологии и популяционной организации минтая и сопутствующих видов Охотского моря на судах Северо-Курильских предприятий РС-300 «Анапка» и СТР «Ветровой» в период с 24 февраля по 10 мая 2016 г. в районе тихоокеанского и охотоморского побережий северных Курильских островов / ВНИРО. М., 2016. 59 с.

Таким образом, несмотря на то что проведенными в разные годы и периоды траловыми и снурреводными работами был охвачен не весь исследуемый район, так как остались необследованными глубины до 50 м, можно заключить, что встречаемость и уловы наваги в районе исследований характеризуются незначительными величинами, увеличиваясь в холодный период года.

Размерный состав уловов

Характеризуя размерный состав наваги в уловах снурревода, отметим, что ее вылов в различные сезоны базируется на рыбах промысловой длины. В уловах встречались особи длиной от 24 до 56 см (табл. 7). Разница в динамике средних размеров рыб по сезонам была довольно значительна. В весенне-летний период средняя длина рыб в уловах изменялась от 37,4 до 35,4 см, а в осенне-зимний — от 39,8 до 43,2 см. Такой характер изменения средних величин является следствием того, что весной и летом промысел базируется на облове нагульной наваги. Ее основные скопления находятся вблизи берега, где, к примеру, в июне-июле молодые рыбы длиной от 28–32 см составляли около 50 % улова (рис. 4). В осенний и зимний периоды облавливались преимущественно особи длиной 38–42 и 42–50 см, составляющие 48,8 и 54,2 % от пойманных рыб (рис. 4).

Таблица 7

Статистические показатели длины (АС) наваги в уловах снурревода в районе северных Курильских островов в 1994–2012 гг.

Table 7

Statistical indicators of the length (AC) of saffron cod from Danish seine catches at northern Kuril Islands in 1994–2012, by seasons

Месяц	min	max	M	m	δ	CV	N, экз.
Март-май	24,0	50,0	37,4	0,28	4,28	11,11	229
Июнь-июль	26,0	45,0	35,4	0,52	6,10	17,23	135
Октябрь-ноябрь	31,5	54,0	39,8	0,80	5,13	12,89	41
Декабрь	29,0	56,0	43,2	0,38	6,27	14,51	269

Примечание. Здесь и далее: min — минимальное значение; max — максимальное значение; M — среднее значение; m — стандартная ошибка; δ — среднеквадратичное отклонение; CV — коэффициент вариации, %.

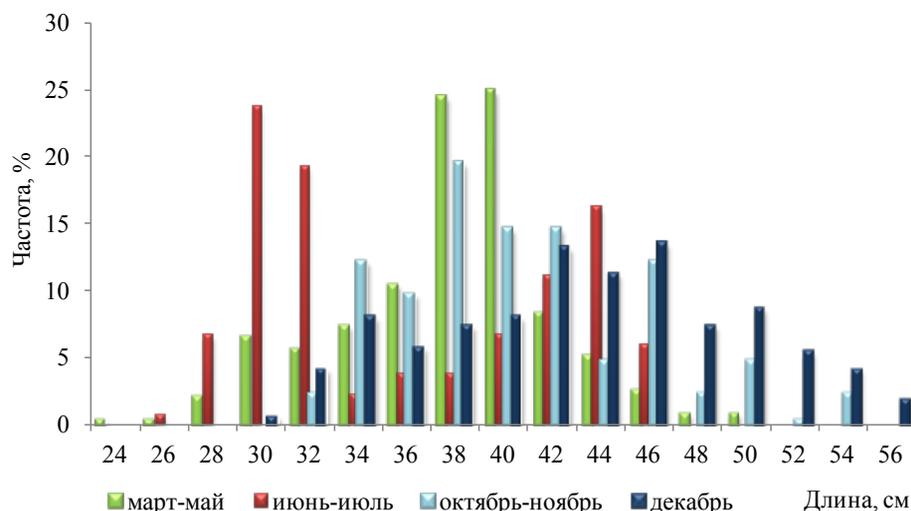


Рис. 4. Размерный состав наваги в разные сезоны в снурреводных уловах у северных Курильских островов

Fig. 4. Mean size composition of saffron cod in Danish seine catches at northern Kuril Islands, by seasons

Размерный состав наваги в марте-мае по сравнению с другими периодами имел более однородную структуру, так как в уловах отмечались большей частью рыбы длиной 36–42 см, составившие около 70 % улова. При этом коэффициент вариации длины наваги в нагульный период в июне-июле был достаточно высок, так как наравне с молодыми рыбами в уловах присутствовала значительная группа взрослых особей (около 35 %). В целом, поскольку у северных Курильских островов в течение года скопления формируют особи достаточно широкого ряда размерных групп, в уловах во всех исследуемых сезонах скопления рыб были неоднородны (табл. 7, рис. 4). Отсутствие в уловах молодых особей наваги длиной менее 24 см связано с их нахождением в прибрежных водах островов, недоступных для промысла.

Имеющиеся в нашем распоряжении материалы, собранные в зимний период, позволяют проследить характер изменения линейных показателей наваги в зависимости от глубины промысла. В декабрьских уловах прослеживается тенденция к возрастанию среднего размера рыб с увеличением глубины. Так, средняя длина выловленных рыб на глубине 101–200 м составляла 41,1 см, а 201–300 м — 47,5 см (табл. 8).

Таблица 8

Статистические показатели длины (АС) наваги в уловах снюрревода на разных диапазонах глубин в районе северных Курильских островов в декабре в 1996 и 1999 гг.

Table 8

Statistical indicators of the length (AC) of saffron cod from Danish seine catches at northern Kuril Islands in December of 1996 and 1999, by depth range

Н, м	min	max	М	m	δ	CV	N, экз.
101–200	29,0	56,0	41,1	0,64	6,37	15,49	118
201–300	38,0	56,0	47,5	0,45	4,48	9,43	151

Основу уловов в диапазоне 101–200 м формировали особи длиной 32–38 см, составившие 50 % пойманных рыб. Значительную долю имели рыбы размерами от 42 до 46 см (около 27 %). Навага длиной от 48 см в уловах не превышала 15 %. Глубже 200 м эта группа рыб составляла уже 43 % (рис. 5). Основная промысловая нагрузка на глубине 201–300 м пришлась на рыб длиной 42–50 см (около 72 %), что и отразилось на коэффициенте вариации (табл. 8, рис. 5), т.е. на этих изобатах обитают преимущественно особи старших поколений, образующие более однородные скопления. Как видно на рис. 5, наибольшей миграционной активностью характеризуются рыбы длиной 40–46 см, встречающиеся в значительном количестве в обоих диапазонах исследуемых глубин.

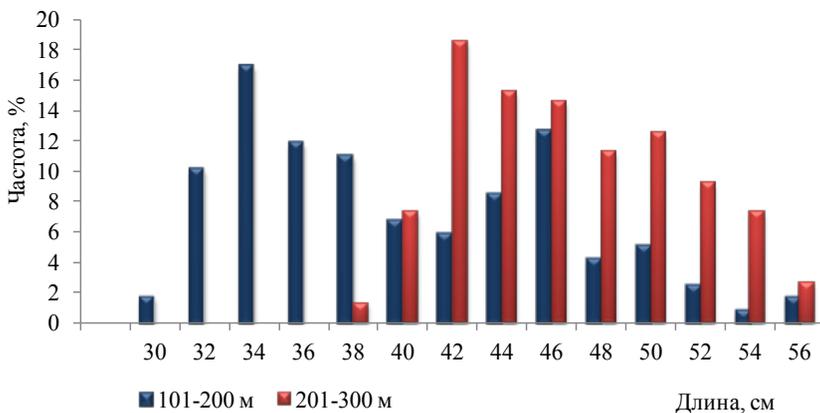


Рис. 5. Размерный состав наваги по диапазонам глубин в снюрреводных уловах у северных Курильских островов (декабрь)

Fig. 5. Mean size compositions of saffron cod in Danish seine catches at northern Kuril Islands in December of 1996 and 1999, by depth range

Батиметрическое и пространственное распределение скоплений наваги

У северных Курильских островов навага облавливалась на глубинах от 28 до 347 м (в среднем 108 м). В период нагула в апреле-сентябре она встречалась в пределах 28–220 м при среднем значении 70 м. Однако наиболее плотные промысловые скопления формировались в диапазоне от 31 до 95 м (рис. 6). В этот период более 85 % уловов не превышало 0,5 т/судо-сутки и только единичные достигали 2,5–3,0 т/судо-сутки. Средняя величина уловов на судо-сутки во время нагула составила 0,36 т.

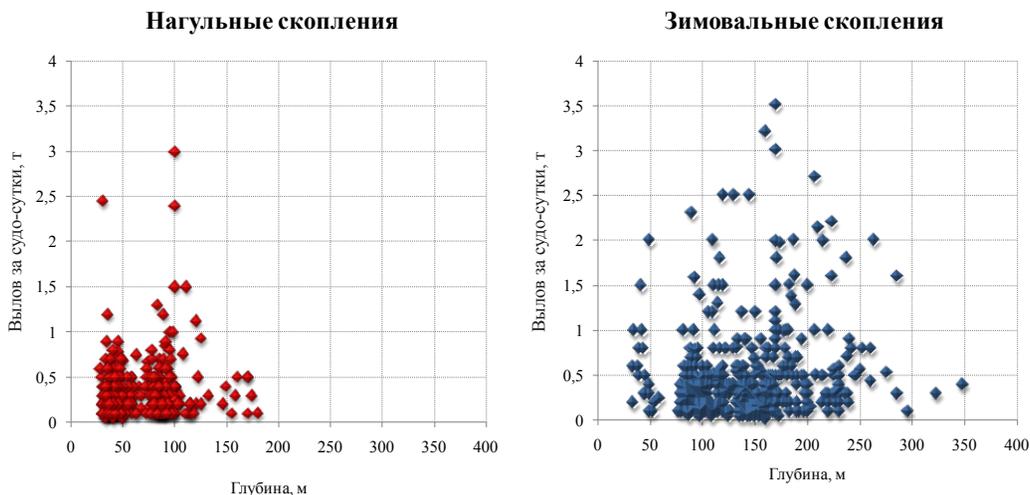


Рис. 6. Распределение скоплений нагульной и зимующей наваги в зависимости от глубины в районе северных Курильских островов в 2013–2022 гг., т/судо-сутки

Fig. 6. Catch of saffron cod from the feeding and wintering aggregations in dependence on depth in the area of northern Kuril Islands in 2013–2022, ton per vessel-day

В зимовальный период (октябрь-март) промысел наваги проходил на схожих изобатах от 34 до 347 м, а средняя глубина лова увеличилась до 152 м. Вылов на судо-сутки вырос и составил в среднем 0,50 т (рис. 6). Основные скопления навага образовывала в диапазоне 81–239 м, где большая часть уловов находилась в пределах 0,06–0,50 т за судо-сутки. Однако в этот период заметно увеличилось количество промысловых операций, превышающих 1 т/судо-сутки, преимущественно на этих же изобатах с наибольшим уловом 3,2 т/судо-сутки на глубине 160 м.

С февраля по июнь глубина обитания наваги последовательно уменьшалась. При этом в летний период (с июня по сентябрь) она распределялась в достаточно узком диапазоне средних глубин — от 49 до 69 м. К февралю особи наваги вновь были отмечены в более широком интервале глубин (34–347 м) (табл. 9).

В целом характер вертикального распределения наваги в районе исследований схож с таковым в других частях ареала [Сафронов, 1986; Антонов, Новикова, 2003; Орлов и др., 2011; Новикова, 2017].

Пространственное распределение промысловых скоплений наваги также подвержено сезонной изменчивости. При проведении снюрреводного лова в первые три месяца года картина промысловых скоплений представляет собой небольшие локальные образования, преимущественно в восточной части о. Парамушир и в районе Второго Курильского пролива. Средняя глубина лова в эти месяцы колебалась в пределах 160-метровой изобаты с максимумом (171 м) в феврале (табл. 9, рис. 7).

В январе основные промысловые скопления формировались в диапазоне от 140 до 190 м со средним уловом на судо-сутки 0,36 т. Максимальный вылов составил 0,90 т на глубине 142 м. В феврале-марте сравнительно высокие промысловые скопления, до 3,2 т/судо-сутки, были заметны южнее о. Шумшу, вплоть до 49°50' с.ш. В эти месяцы

Среднемноголетняя динамика уловов наваги в районе северных Курильских островов
в 2013–2022 гг., т/судо-сутки

Seasonal dynamics of saffron cod catches in the area of northern Kuril Islands averaged
for 2013–2022

Месяц	Улов на судо-сутки, т			Глубина, м		
	min	max	М	min	max	М
1	0,10	0,90	0,36	80	285	158
2	0,10	3,20	0,72	34	347	171
3	0,10	2,50	0,69	34	285	156
4	0,05	3,50	0,51	39	220	114
5	0,10	2,40	0,37	29	170	82
6	0,05	0,90	0,26	32	82	49
7	0,05	2,45	0,38	28	160	54
8	0,10	3,00	0,37	30	149	52
9	0,10	1,20	0,26	31	180	69
10	0,20	1,30	0,63	75	120	91
11	0,05	0,70	0,28	53	295	121
12	0,03	1,20	0,29	50	230	142

отмечались наибольшие средние уловы, которые составили соответственно 0,72 и 0,69 т (табл. 9, рис. 7).

В апреле и мае прослеживается тенденция к постепенному увеличению промысловых площадей лова наваги. В этот период ее промысел осуществлялся вдоль всей тихоокеанской стороны о. Парамушир в пределах глубин 29–220 м (табл. 9, рис. 7). При этом необходимо отметить, что Северо-Курильская (Тихоокеанская) рыбопромысловая подзона — традиционный район промысла минтая, как специализированного, так и прибрежного. Наиболее результативный его лов снюрреводом приходится на эти месяцы (см. рис. 2), что и отразилось на повышении интенсивности промысла наваги.

Несмотря на то что в июне сохраняется значительный пресс на минтая, количество уловов наваги заметно сокращается. В этот период характер распространения промысловых концентраций наваги начинает меняться. Скопления ее практически исчезают из района, лежащего севернее 50°50' с.ш., и в июне-сентябре картина распределения наваги представляет собой небольшие локальные образования с тихоокеанской стороны о. Шумшу до Первого Курильского пролива. Отдельные уловы отмечались от восточной части о. Парамушир до Четвертого Курильского пролива и о. Онекотан с охотоморской стороны (рис. 7). В июле происходит отход крупных особей от берегов [Сафронов, 1986; Борец, 1997; Антонов, Новикова, 2003; Новикова, 2007]. Вероятно, этим фактом обусловлен рост ее уловов в августе (рис. 2). В июле и августе наибольшие уловы были отмечены в южной части о. Шумшу — до 3 т/судо-сутки на глубине 100 м, а в сентябре — в северной части острова на глубине 35 м с максимальным уловом 1,2 т (табл. 9, рис. 7). Таким образом, в это время года повышенных скоплений навага не образует.

В следующие месяцы (октябрь-ноябрь) указанная тенденция сохраняется. В октябре и ноябре разреженные скопления наваги встречаются в основном в районе Второго Курильского пролива и в южной части о. Парамушир с максимальными уловами соответственно 1,3 и 0,7 т/судо-сутки.

В декабре навага начинает концентрироваться между о-вами Парамушир и Шумшу (район Второго Курильского пролива) в диапазоне 90–160 м и в океанической части подзоны (рис. 7). Средний улов на судо-сутки в этом месяце составил 0,29 т с максимальным уловом 1,2 т на глубине 151 м.

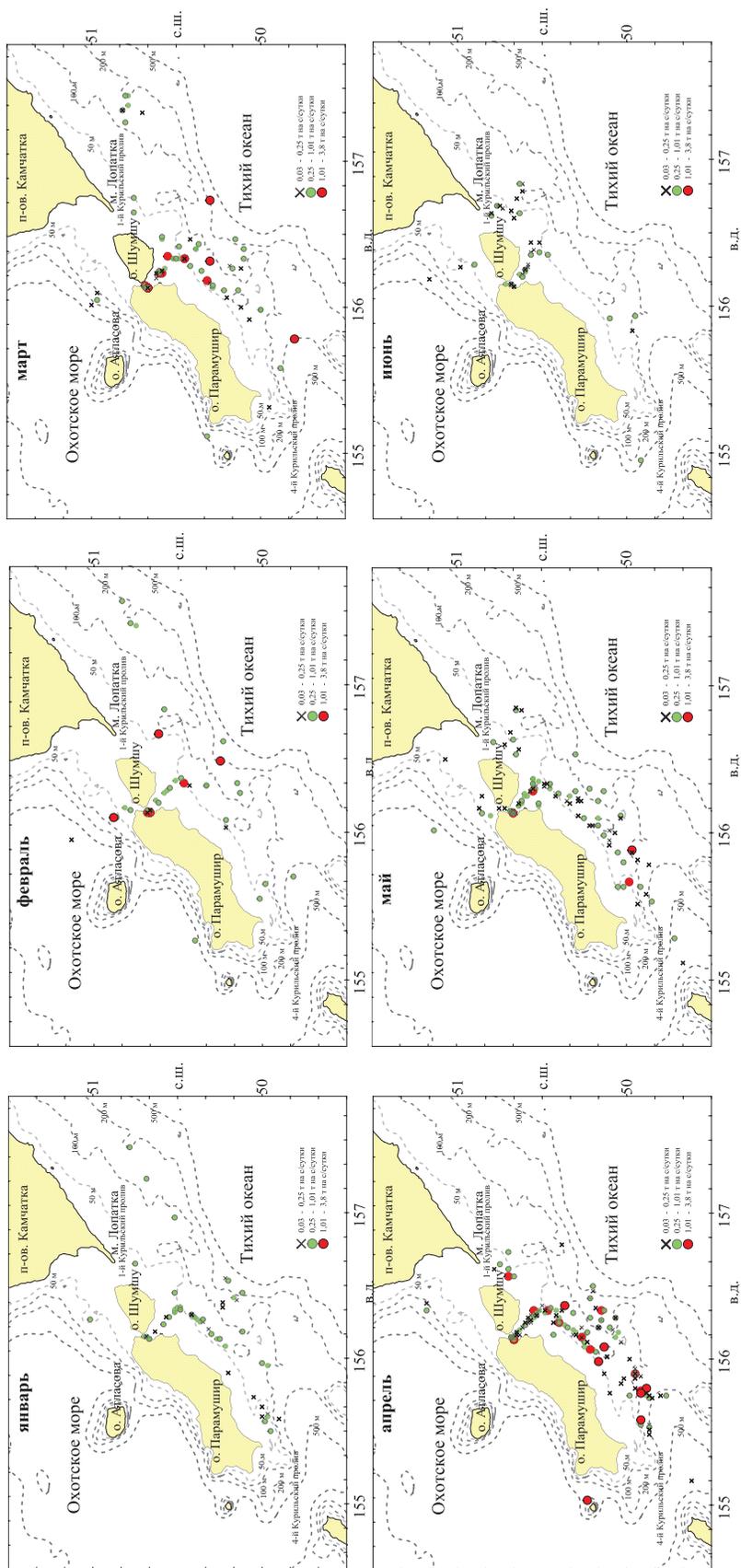


Рис. 7.
Fig. 7.

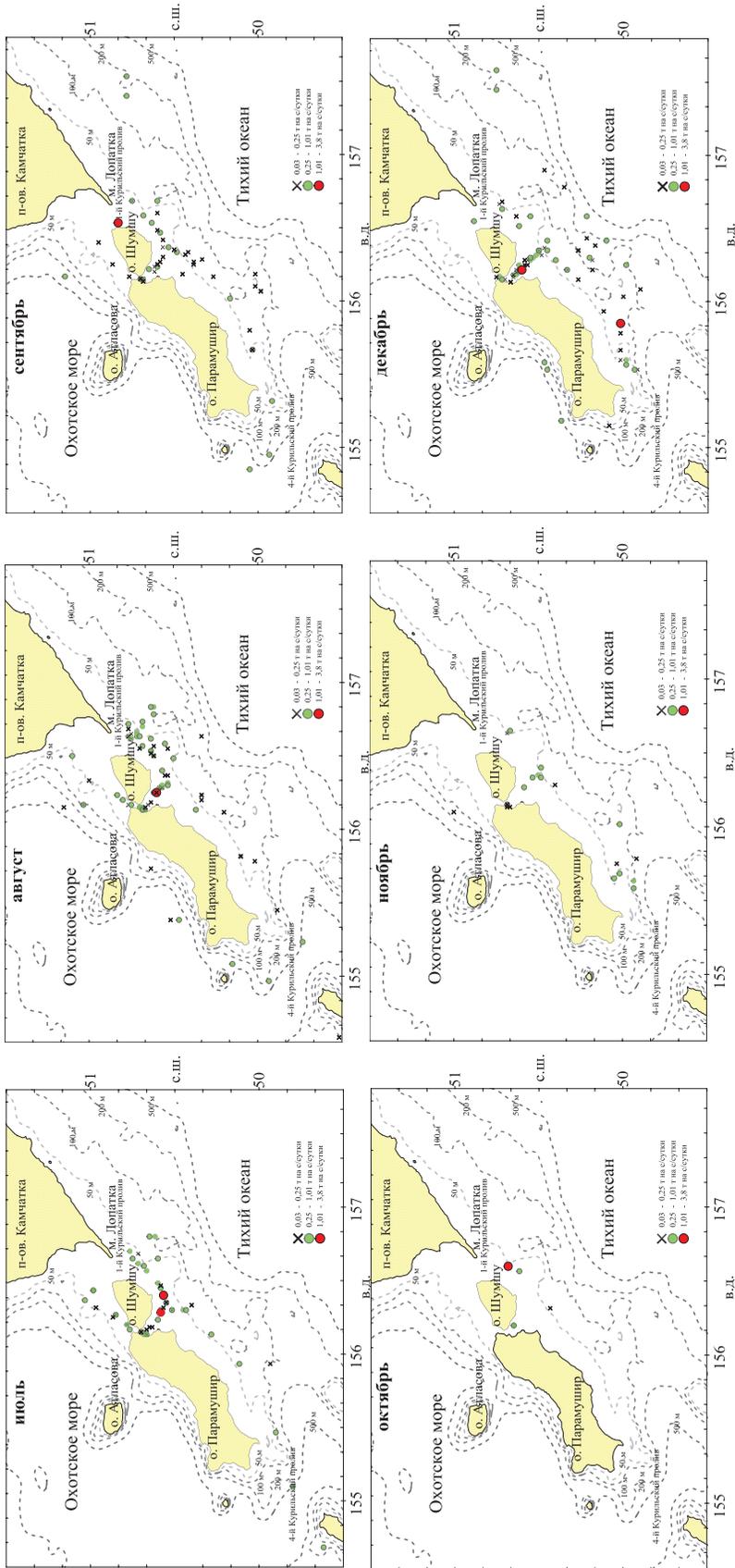


Рис. 7. Среднемесячное распределение промысловых скоплений наваги в течение года в районе северных Курильских островов при проведении снюрреводного лова в 2013–2022 гг.

Fig. 7. Spatial distribution for the Danish seine commercial catches of saffron cod in the area of northern Kuril Islands in 2013–2022, by month

Выводы

Вылов наваги в районе северных Курильских островов осуществляется снюрреводами в течение всего года, однако наиболее успешно она облавливается в феврале-апреле, когда образует нерестовые и посленерестовые скопления. Запасы, встречаемость и уловы наваги в районе исследований характеризуются незначительными величинами, увеличиваясь в холодный период года. В 2003–2022 гг. ее ежегодный вылов при снюрреводном промысле колебался в пределах 1,8–167,4 т и в среднем составил 40,8 т в год.

В уловах снюрреводов навага встречается длиной от 24 до 56 см. В зависимости от сезона промысла средние размеры особей в уловах изменяются от 35,4 до 43,2 см. Основу промысловых уловов в зимние месяцы, как правило, формируют половозрелые рыбы длиной 42–48 см, а в весенне-летние — 36–44 см. Рыбы крупнее 42 см встречаются на всех глубинах, но наиболее характерны для глубины свыше 200 м.

В период нагула в апреле-сентябре навага отмечается в пределах 28–220 м, формируя наиболее плотные промысловые скопления в диапазоне от 31 до 95 м. Средняя величина уловов на судо-сутки составляет 0,36 т. В зимовальный период (октябрь-март) промысел наваги проходит на глубинах от 34 до 347 м. Основные скопления навага образует в пределах 81–239 м. Улов на судо-сутки составляет в среднем 0,50 т.

Пространственное распределение промысловых скоплений наваги подвержено сезонной изменчивости. В преднерестовый период и во время массового нереста ее скопления представляют собой небольшие локальные образования, преимущественно в восточной части о. Парамушир и в районе Второго Курильского пролива. В посленерестовый период она широко распространяется вдоль всей тихоокеанской стороны о. Парамушир на глубине от 29 до 220 м. В июне-сентябре навага отмечается с тихоокеанской стороны о. Шумшу до Первого Курильского пролива.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает признательность всем коллегам, участвовавшим в экспедициях в районе северных Курильских островов.

The author is grateful to all colleagues collected the data for this study in marine expeditions to the area of northern Kuril Islands.

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. 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 she has no conflict of interest.

Список литературы

Антонов Н.П., Новикова О.В. Тихоокеанская навага // Состояние биологических ресурсов северо-западной Пацифики. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2003. — С. 51–57.

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

ки 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. Распределение уловов и размерный состав наваги (*Eleginus gracilis* (Til.)) при ведении снуроводного промысла у западного побережья Камчатки в 1995–2015 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2017. — Вып. 45. — С. 24–33. DOI: 10.15853/2072-8212.2017.45.24-33.

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.

Орлов А.М., Токранов А.М. Некоторые особенности распределения и биологии наваги, желтоперой и четырехбугорчатой камбал в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // 10-й съезд Гидробиол. о-ва при РАН : тез. докл. — Владивосток : Дальнаука, 2009. — С. 299.

Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика : учеб. пособие. — Минск : Вышэйш. шк., 1973. — 320 с.

Сафронов С.Н. Экология дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* Tilesius (Gadidae) шельфа Сахалина и Южных Курильских островов : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1986. — 24 с.

Тарасюк С.Н., Бирюков И.А., Кочнев Ю.Р. и др. Перспективы развития прибрежного рыболовства в районе Северных Курильских островов // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Тр. СахНИРО. — 2002. — Т. 4. — С. 93–115.

Vasilets P.M. FMS analyst — computer program for processing data from Russian Fishery Monitoring System. 2015. DOI: 10.13140/RG.2.1.5186.0962.

References

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.

Borets, L.A., *Donnye ikhtiotseny rossiiskogo shel'fa dal'nevostochnykh morei: sostav, struktura, elementy funkcionirovaniya 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.

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, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 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, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2014, vol. 33, pp. 38–48.

Novikova, O.V., The distribution of the catches and the size composition of saffron cod (*Eleginus gracilis* (Til.)) in the danish seine catches on the west coast of Kamchatka in 1995–2015, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2017, vol. 45, pp. 24–33. doi 10.15853/2072-8212.2017.45.24-33

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 Estestvennyye Nauki*, 2011, vol. 153, no. 2, pp. 274–291.

Orlov, A.M. and Tokranov, A.M., Some features of the distribution and biology of navaga, yellowfin and four-tubed flounder in the Pacific waters of the Northern Kuril Islands and South-Eastern Kamchatka, in *Tezisy dokl. 10-go s'ezda Gidrobiol. o-va pri RAN* (Proc. 10th Congress of Hidrobiol. Islands at the Russian Academy of Sciences), Vladivostok : Dal'nauka, 2009, pp. 299.

Rokitsky, P.F., *Biologicheskaya statistika* (Biological statistica), Minsk: Higher. School, 1973.

Safronov, S.N., Ecology of the Far Eastern navaga *Eleginus gracilis* Tilesius (Gadidae) on the Sakhalin shelf and the Southern Kuril Islands, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 1986.

Tarasyuk, S.N., Biryukov, I.A., Kochnev, Yu.R., Ogorodnikov, V.S., Orlov, A.M., Selyutin, A.P., and Leontiev, S.Yu., Prospects of coastal fishery development in the North Kuriles Region, *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.*, 2002, vol. 4, pp. 93–115.

Vasilets, P.M., *FMS analyst — computer program for processing data from Russian Fishery Monitoring System*, 2015. doi 10.13140/RG.2.1.5186.0962

Vinnikov, A.V. and Varkentin, A.I., *Otchot o rabote po planu nauchno-issledovatel'skikh i nauchno-poiskovykh morskikh ekspeditsiy po izucheniyu i osvoyeniyu bioresursov dal'nevostochnykh morey i kontrol'nomu lovu na 2001 g. v tselyakh vypolneniya programmy rossiysko-yaponskikh kompleksnykh issledovaniy rezervnykh i nedoispol'zuyemykh ob'yektov na skalistykh, zavedistykh gruntakh materikovogo i ostrovnogo sklonov severnykh Kuril'skikh ostrovov i yugo-vostochnogo poberezh'ya Kamchatki na 2001 g. (sovmestnaya nauchno-issledovatel'skaya programma VNIRO-SakhNIRO-KamchatNIRO) na traulere «Tomi-Maru № 53» v rayone yugo-vostoka Kamchatki i tikhookeanskoy storony Severnykh Kuril s 21 marta po 4 iyunya 2001 g.* (Report on the work according to the plan of research and scientific-search sea expeditions for the study and development of biological resources of the Far Eastern seas and control fishing for 2001 in order to implement the program of Russian-Japanese comprehensive research of reserve and underutilized objects on rocky, shallow soils of the mainland and island slopes of the northern Kuril Islands and the south-eastern coast of Kamchatka for 2001 (joint research program VNIRO-SakhNIRO-KamchatNIRO) on the trawler “Tomi-Maru No. 53” in the area of the south-east of Kamchatka and the Pacific side of the Northern Kuril Islands from March 21 to June 4, 2001), Available from KamchatNIRO, 2001, Petropavlovsk-Kamchatsky, no. 6609.

Vinnikov, A.V. and Zolotov, A.O., *Otchot o rabote po issledovaniyu biologii treski, mintaya i vidov prilova na RS-600 «Pik Fussa» OOO «Moreprodukt Ko. Ltd.» v rayone tikhookeanskogo i okhotomorskogo poberezh'ya severnykh Kuril'skikh ostrovov s 12 yanvarya po 29 marta 2007 g.* (Report on the study of the biology of cod, pollock and bycatch species on the PC-600 “Fuss Peak” LLC “Seafood Co. Ltd.” in the area of the Pacific and Sea of Okhotsk coasts of the northern Kuril Islands from January 12 to March 29, 2007), Available from KamchatNIRO, 2007, Petropavlovsk-Kamchatsky, no. 7681.

Mitenkov, Yu.A. and Mitenkova, L.V., *Otchet o nauchno-issledovatel'skoy rabote o provedenii monitoringovykh работ po biologii i populyatsionnoy organizatsii mintaya i soputstvuyushchikh vidov Okhotskogo morya na sudakh Severo-Kuril'skikh predpriyatiy RS-300 «Anapka» i STR «Vetrovoy» v period s 24 fevralya po 10 maya 2016 g. v rayone tikhookeanskogo i okhotomorskogo poberezh'ya severnykh Kuril'skikh ostrovov* (Report on research work on the conduct of monitoring work on the biology and population organization of pollock and related species of the Sea of Okhotsk on the ships of the North Kuril enterprises RS-300 “Anapka” and STR “Vetrovoy” in the period from February 24 to May 10, 2016 in the area of the Pacific and Sea of Okhotsk coasts of the northern Kuril Islands), Available from VNIRO, 2016, Moscow.

Поступила в редакцию 25.01.2024 г.

После доработки 31.01.2024 г.

Принята к публикации 1.03.2024 г.

The article was submitted 25.01.2024; approved after reviewing 31.01.2024; accepted for publication 1.03.2024

Научная статья

УДК 597.555.5(265.54)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-86-111

EDN: BQFVZK



**РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТИХООКЕАНСКОЙ ТРЕСКИ
GADUS MACROCEPHALUS (GADIDAE)
И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ЕЕ АРЕАЛА
В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ
И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ РЕГУЛИРОВАНИЯ ЕЕ ПРОМЫСЛА**

А.О. Золотов*

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

Аннотация. На основании данных донных траловых съемок, выполненных в 1980–2023 гг., проанализировано сезонное и батиметрическое распределение основных возрастных групп тихоокеанской трески в северной части Японского моря. Уточнены основные районы концентрации ее зимовальных и нерестовых скоплений и летнего нагула. Определены основные направления и сроки сезонных миграций. Показано, что относительно мелководный участок шельфа в северной части Татарского пролива в период с июня по сентябрь является районом формирования смешанных скоплений трески двух популяций. Обсуждено влияние данного фактора на точность оценок запасов тихоокеанской трески и предложены возможные рекомендации по регулированию ее промысла.

Ключевые слова: северная часть Японского моря, тихоокеанская треска, распределение, сезонные миграции, нагул, нерест, промысел

Для цитирования: Золотов А.О. Распределение тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) и функциональная структура ее ареала в северной части Японского моря и некоторые вопросы регулирования ее промысла // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 86–111. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-86-111. EDN: BQFVZK.

Original article

Distribution of pacific cod *Gadus macrocephalus* (Gadidae) and functional structure of the habitat in the northern Japan Sea and some issues on regulation of the fishery

Alexander O. Zolotov

Pacific branch of VNIRO (TINRO), Shevchenko Alley, 4, Vladivostok, 690091, Russia
Ph.D., leading researcher, Alk-90@yandex.ru, ORCID 0000-0002-7438-2991

Abstract. Seasonal and bathymetric distribution of the main age groups of pacific cod in the northern Japan Sea are considered on the data of bottom trawl surveys in 1980–2023. The main wintering and spawning accumulations, where the fish concentrate from December to January and then spawn in February-March, are formed on the external shelf and the upper

* Золотов Александр Олегович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Alk-90@yandex.ru, ORCID 0000-0002-7438-2991.

© Золотов А.О., 2024

continental slope along the western coast approximately between Peter the Great Bay and 47°N and along the eastern coast between Cape Krillon and 47°30'N. The juveniles have feeding migrations from April to May, while older age groups complete the migrations a month later. They migrate in three main directions: from the areas at the mainland coast – southwestward and northeastward and from the areas at western Sakhalin — southward. The juveniles feed on shallows in Peter the Great Bay, northern Tatar Strait, and on southwestern shelf of Sakhalin between the Nevelsky Bay and Cape Krillon, whereas the feeding grounds for older groups occupy two vast areas including Peter the Great Bay with the adjacent southeastern shelf of Primorye and the shelf of northern Primorye in the Tatar Strait (to the north from 47°N) with the whole shelf of Sakhalin. In the northern Tatar Strait (northward from 48°N), the cod belonged to the Primorye and Sakhalin stocks can feed together. The feeding season lasts from June to September. The older cod feed usually deeper than the juveniles. Back migrations of cod for wintering occur from October to November. Because of a joint feeding area where the mainland and Sakhalin stocks are able to mix, the bottom trawl surveys at Primorye coast cannot be used for correct assessment of the total available catch (TAC) in this fishing district. To improve quality of the cod fishery forecasts, the methods of cohort or production analyses should be used, with the control by bottom trawl surveys data, as alternative information about the state of cod stocks, taking into account the abovementioned patterns of seasonal distribution and migrations.

Keywords: northern Japan Sea, pacific cod, fish distribution, seasonal migration, feeding, spawning, fishery

For citation: Zolotov A.O. Distribution of pacific cod *Gadus macrocephalus* (Gadidae) and functional structure of the habitat in the northern Japan Sea and some issues on regulation of the fishery, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 86–111. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-86-111. EDN: BQFVZK.

Введение

Несмотря на то что основу годовых уловов на Дальнем Востоке традиционно составляют минтай и лососевые рыбы, на современном этапе развития российской рыбной промышленности тихоокеанская треска остается значимым объектом промысла. В 2010–2020-е гг. при годовых уловах всех видов водных биологических ресурсов (ВБР) по Дальневосточному рыбохозяйственному бассейну на уровне 3–4 млн т доля трески в среднем оценивалась величиной 2,6 %, или около 90 тыс. т в год [Золотов и др., 2020].

Основной промысел тихоокеанской трески в российских водах Северной Пацифики сосредоточен в западной части Берингова моря, в Охотском море и на тихоокеанском шельфе восточной Камчатки и Курильских островов. Наименее развит ее лов в северной части Японского моря: в водах Приморья и западного Сахалина, где добывают чуть более 1 % ее годовых уловов по Дальневосточному бассейну. В последнее десятилетие суммарный среднегодовой вылов в этих двух районах оценивался на уровне 2,2 тыс. т.

Большая часть ареала северояпономорской трески приходится на российские воды. Согласно опубликованным результатам генетических исследований [Смирнова и др., 2018] треска северной части Японского моря неоднородна. Результаты микросателлитного анализа ДНК свидетельствуют о достоверных различиях особей двух выборок, что позволяет предполагать существование двух популяций.

К одной из них с большой вероятностью могут быть отнесены рыбы, обитающие в Татарском проливе вдоль западного побережья о. Сахалин, а также к востоку и юго-востоку, через прол. Лаперуза, вдоль северного побережья о. Хоккайдо вплоть до тихоокеанских и охотоморских вод о. Кунашир. Ко второй относятся особи, населяющие акваторию, прилегающую к зал. Петра Великого, и распределяющиеся вплоть до восточного (япономорского) побережья Южной Кореи. С определенной долей условности в рамках настоящего исследования первая популяция именуется «западносахалинской», а вторая — «приморской».

Наличие в одном рыбопромысловом регионе двух группировок трески, особи которых совместно обитают в пределах одной акватории и в течение года могут образовывать смешанные скопления, — явление в дальневосточных морях нехарактерное.

Как правило, напротив, почти в каждом из крупных районов (зоне, подзоне) Дальневосточного бассейна промысел трески основан на эксплуатации особой одной популяции: западноберинговоморской [Вершинин, 1984; Савин, 2023] и карагинской [Золотов, 2010] — в Беринговом море; восточнокамчатской, северо- и южнокурильской — в тихоокеанских водах Камчатки и Курильских островов [Полтев, 2003; Золотов, 2010; Терентьев и др., 2010; Золотов и др., 2020]; западнокамчатской — на шельфе западной Камчатки [Винников, 2008].

Существование двух популяций трески в северной части Японского моря предполагает повышенное внимание к изучению таких аспектов биологии, как особенности сезонного распределения и миграций в ходе годового цикла, поскольку они могут влиять на точность оценки запасов как напрямую, в ходе учетных съемок, так и косвенно, через модельные расчеты, которые основываются на промысловых данных. В конечном итоге от этой точности зависят ежегодные рекомендации, касающиеся уровня годового изъятия и величины общего допустимого улова (ОДУ).

В общих чертах схемы миграций тихоокеанской трески, как приморской, так и западносахалинской популяций, к настоящему времени известны. На разных исторических этапах исследований этому вопросу уделял внимание целый ряд отечественных специалистов [Моисеев, 1953; Ким Сен Ток, 1998; Калчугин и др., 2004; Савин, Калчугин, 2011; Савин, 2016]. Однако постепенное накопление данных учетных съемок, организация детального сбора первичных материалов для оценки возрастного состава уловов трески в ходе исследований в 2022 г. на НИС «Владимир Сафонов» и «Дмитрий Песков», расхождение между оценками ОДУ трески подзоны Приморье (61.06.1) по данным прямых учетов и по модельным оценкам, а также видимое несоответствие этих оценок фактическим результатам промысла последних лет вынуждают вновь обращаться к этому вопросу.

Таким образом, целью настоящего исследования являлось уточнение особенностей сезонного распределения основных возрастных групп тихоокеанской трески и ее миграций в ходе годового цикла в северной части Японского моря и разработка рекомендаций по использованию полученных результатов применительно к оценке ее запасов и регулированию промысла.

Материалы и методы

В основу работы положены материалы многолетних донных траловых съемок, выполненных специалистами отраслевых рыбохозяйственных научно-исследовательских институтов в 1980–2023 гг. в северной части Японского моря (подзоны Приморье (61.06.1) и Западно-Сахалинская (61.06.2)). Сбор биостатистических материалов в период съемок осуществлялся по стандартным ихтиологическим методикам [Борец, 1997; Атлас..., 2004]. Оценку биомассы и построение схем распределения по данным съемок осуществляли с помощью ГИС «Картмастер» [Бизиков и др., 2007]. Всего в работе использованы результаты научно-исследовательских рейсов и около 10,3 тыс. тралений.

Принцип обработки данных съемок для анализа распределения трески по возрастным группам можно пояснить на примере исследований 2022 г. на НИС «Владимир Сафонов» и «Дмитрий Песков». Первое судно осуществляло исследования в подзоне Приморье, второе — в Западно-Сахалинской (рис. 1). Разделение подзоны Приморье на отдельные районы по мысу Золотому было сделано, что в историческом плане эта условная граница существовала до 2020 г. и многие исследования планировались с ее учетом.

Особенностью сбора материалов для оценки возраста трески в ходе съемки 2022 г. было то, что практически все ее пойманные особи (за исключением трех массовых уловов молоди) подвергались процедуре полного биологического анализа (ПБА) с отбором регистрирующих возраст структур (отолитов).

Определение возраста трески и измерение ширины годовых приростов производили в отраженном свете по поперечным обожженным сломам отолитов [Буслов, 2009]. Таким образом, после камеральной обработки возрастных препаратов по результатам исследований 2022 г. для каждой станции с уловом трески был получен набор численностей ее особей по возрастным группам в экземплярах, что давало возможность для построения соответствующих схем распределения. Для всех остальных лет наблюдений оценка численности рыб по возрастным группам на станциях съемок производилась с использованием размерно-возрастного ключа, сформированного по итогам сборов в период донной траловой съемки 2022 г.

Поскольку объемы выборки для определения возраста в 2022 г. были невелики (~820 экз.), для формирования размерно-возрастных ключей использовали данные обратных расчислений длины рыб в зависимости от возраста.

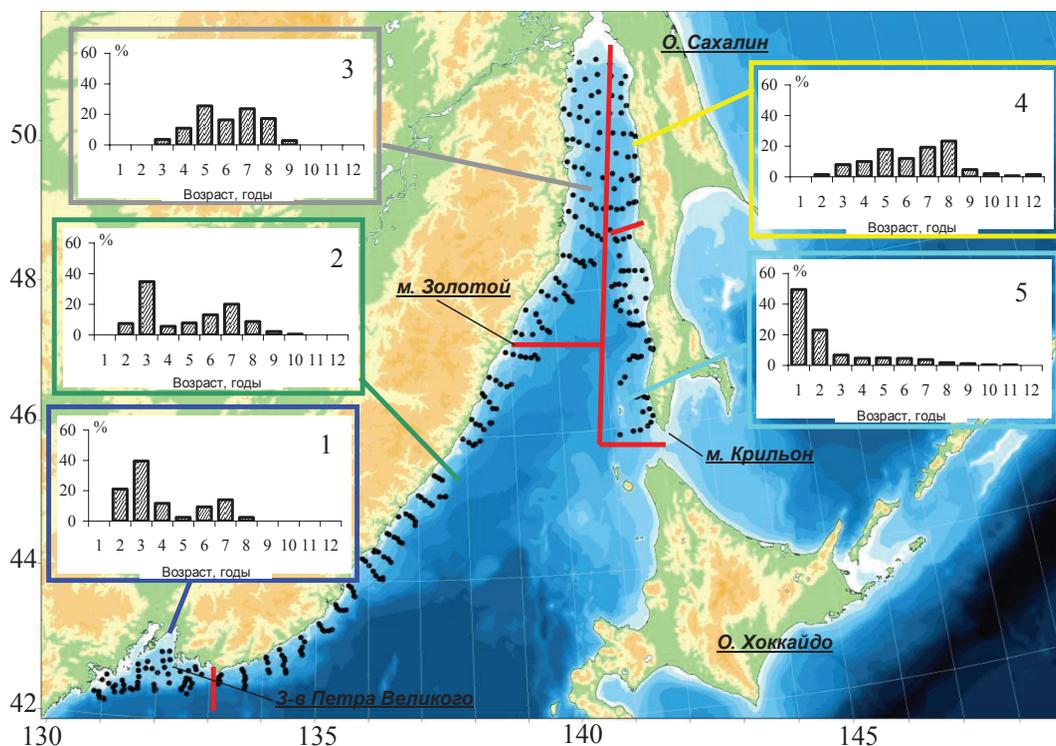


Рис. 1. Схема станций донной траловой съемки в апреле-мае 2022 г. на НИС «Дмитрий Песков» и «Владимир Сафонов» и возрастной состав тихоокеанской трески по подзонам и условным районам: 1 — зал. Петра Великого; 2 — подзона Приморье «Центр» (от зал. Петра Великого до мыса Золотого); 3 — подзона Приморье «Север»; 4 — подзона Западно-Сахалинская «Север»; 5 — подзона Западно-Сахалинская «Юг»

Fig. 1. Scheme of bottom trawl survey in April-May 2022 (RV Dmitry Peskov and RV Vladimir Safonov) and age composition of pacific cod, by areas: 1 — Peter the Great Bay; 2 — central part of the Primorye fishing subzone (from Cape Povorotny to Cape Zolotoy); 3 — northern part of the Primorye fishing subzone; 4 — northern part of the West Sakhalin fishing subzone; 5 — southern part of the West Sakhalin fishing subzone

Если бы формирование ключей выполнялось традиционным способом [Чугунова, 1959], эквивалентное число определений возраста составило бы ~3,6 тыс. экз. Аналогичную методику уже применяли ранее при оценке запасов желтоперой камбалы, обитающей на восточном и западном шельфе о. Сахалин [Золотов и др., 2014], северной двухлинейной камбалы западной части Берингова моря [Золотов и др., 2023], южной двухлинейной камбалы и трески южных Курильских островов [Золотов, Дубинина, 2017; Золотов и др., 2020].

Построение схем распределения трески выполнено с использованием ГИС «КартМастер» согласно методике, использовавшейся нами ранее [Золотов, 2011, 2021; Золотов и др., 2012, 2018]. Акватория района исследований, от 42° до 52° с.ш. и от 132°00' до 144°20' в.д., была разбита на полигоны со стороной, равной 12', в пределах которых производилось предварительное осреднение учтенной численности трески по возрастным группам на траление по всем годам наблюдений и выполненным рейсам. Для этого предварительно фактические уловы на траление пересчитывались к стандартному: продолжительность траления — 30 мин, скорость судна на тралении 2,5 уз, тип трала — 27,1 м. А затем осуществлялась нормировка полученных величин по всем полигонам на максимальное значение.

Осреднение производилось по всем съемкам в рамках следующих периодов года, соответствующих определенным этапам в жизненном цикле трески: февраль-март (нерест); апрель-май (миграции к местам нагула); июнь-сентябрь (нагул); октябрь-ноябрь (обратные миграции); декабрь-январь (формирование зимовальных скоплений).

Первоначально распределение в течение года анализировали для каждого возраста дискретно, но после получения предварительных результатов, с учетом опубликованной информации о половом созревании трески в северной части Японского моря [Вдовин, 2019], данные скомпоновали, и в дальнейшем расчеты проводили для следующих функциональных групп: годовики; 2–3-годовики («рекруты» — рыбы до наступления возраста массового полового созревания, составляющие основное пополнение промыслового и нерестового запаса); 4–7-годовики (рыбы, составляющие основу запаса); 8–12-годовики (крупноразмерные старшевозрастные рыбы, представляющие остаток группировки).

Результаты и их обсуждение

Линейный рост. Поскольку предыдущими исследователями [Смирнова и др., 2018] генетическая неоднородность трески северной части Японского моря была показана, на начальном этапе исследований был выполнен сравнительный анализ скорости линейного роста самцов и самок, принадлежащих приморской и западносахалинской популяциям. Для снижения вероятности использования образцов из смешанных скоплений исследовали только отолиты, взятые от рыб, выловленных в районах № 1, 2 и 5 (рис. 1). Результаты исследования представлены на рис. 2.

Выяснено, что для обоих полов и для всех возрастных групп межпопуляционные различия в годовых приростах недостоверны на высоком уровне значимости ($t_{st} = 2,62$; $p < 0,01$). Таким образом, скорость линейного роста трески приморской и западносахалинской популяций в течение жизни сопоставима и возможность разделения их в уловах на основе этого показателя отсутствует. Возможно, изменения этого параметра у тихоокеанской трески в большей степени обусловлены реализацией потенциала к росту в связи с условиями обитания, в первую очередь трофическими, которые для особей приморской и западносахалинской популяций должны быть примерно одинаковы.

Наоборот, показательным в этом смысле является тот факт, что по сравнению с треской, обитающей на шельфе южных Курильских островов (рис. 2), которая при микросателлитном анализе ДНК попадала в один кластер с западносахалинской [Смирнова и др., 2018], самцы и самки обеих популяций северной части Японского моря первые три года растут достоверно медленнее на том же уровне значимости. Это, возможно, свидетельствует о том, что условия обитания молоди трески на южнокурильском шельфе благоприятнее. Впоследствии, к старшим возрастам, благодаря механизмам компенсации линейный рост выравнивается и начиная с возраста массового полового созревания различия в годовых приростах недостоверны.

Видимым практическим результатом этой части исследований явилось то, что отсутствие различий в скорости роста между двумя популяциями трески северной части Японского моря позволило сформировать единый размерно-возрастной ключ, использованный для дальнейшей обработки данных.

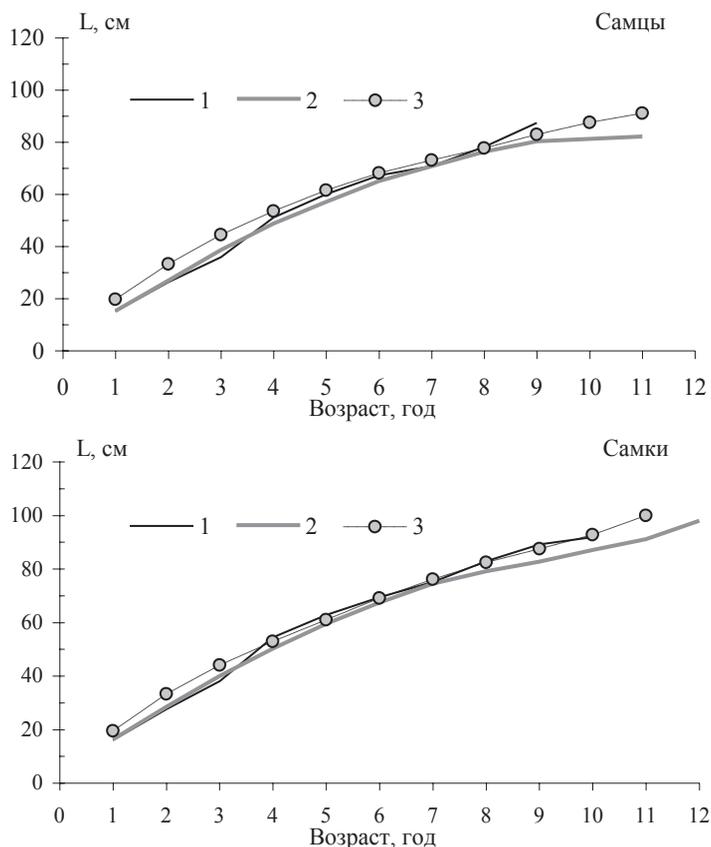


Рис. 2. Линейный рост тихоокеанской трески в северной части Японского моря и у южных Курильских островов: 1 — зал. Петра Великого и южное Приморье (до мыса Золотого); 2 — западный Сахалин; 3 — южнокурильский шельф

Fig. 2. Linear growth of pacific cod in the northern Japan Sea and at southern Kuril Islands: 1 — Primorye fishing subzone southward from Cape Zolotoy, including Peter the Great Bay; 2 — West Sakhalin fishing subzone; 3 — South Kuril fishing zone

Распределение годовиков. В целом распространение трески и ее миграции в течение жизни подчиняются общим для многих рыб закономерностям: приуроченность молоди к основным участкам размножения; выраженные вертикальные сезонные перемещения, связанные с нерестом и нагулом, что проявляется в формировании максимально агрегированных концентраций в зимний сезон близко к внешней границе материкового склона и, напротив, разреженных скоплений на мелководье в летне-осенние месяцы; расширение латеральных миграций и нагульного ареала в целом по мере взросления рыб.

Исходя из этого распределение годовиков трески в северной части Японского моря тесно связано с локализацией ее основных нерестилищ. Размножение трески в этой части моря проходит в основном с февраля по март [Моисеев, 1953; Элькина, 1963; Ким Сен Ток, 1998; Савин, Калчугин, 2011], и расположение участков нереста устанавливалось обычно по местам поимок нерестовых особей в ходе научно-исследовательских или промысловых рейсов.

Довольно подробный обзор выявленных к настоящему времени районов размножения тихоокеанской трески в северной части Японского моря представлен в сводке А.Б. Савина [2016]. Из него, в частности, следует, что основной нерест у западного Сахалина происходит у верхней кромки материкового склона заливов Делангля и Невельского и у о. Монерон. Сходная информация приводится и в работе Ким Сен Тока

[1998], по его данным основные концентрации производителей отмечались в районе от 46°40' до 47°20' с.ш. и юго-западнее о. Монерон на глубинах 300–550 м.

Оконтуренные участки поимок нерестовых особей у берегов северного Приморья, по литературным данным, простирались от мыса Поворотного в северо-восточном направлении вплоть до 48°21' с.ш. на глубинах от 95 до 400 м. Основные скопления производителей наблюдались к востоку от зал. Петра Великого, и их плотность заметно снижалась в северо-восточном направлении, а распределение носило выраженный мозаичный характер. По всей видимости, весь этот участок дна в той или иной степени может использоваться треской для размножения.

Анализ зимнего распространения трески по данным донных траловых съемок, вне зависимости от возраста рыб, максимально затруднен вследствие того, что в холодный период года ее скопления наиболее агрегированы и компактны и распределяются на максимальных глубинах, что даже при детальной сетке станций снижает вероятность их полного охвата. Тем не менее полученные результаты свидетельствуют о том, что в феврале-марте основные концентрации годовиков действительно располагались на участках, близких к районам воспроизводства (рис. 3).

В Приморье эти локации отмечены к востоку от зал. Петра Великого, от 132°10' до 134°00' в.д., и у материкового побережья Татарского пролива в координатах 47°00' с.ш. 139°25' в.д. У западного Сахалина аналогичный участок располагался на свале глубин в восточной оконечности глубоководного каньона, подходящего близко к береговой линии, в координатах 47°20' с.ш. 141°25' в.д. Как уже отмечалось выше, для холодного периода года характерны наибольшие глубины, на которых концентрации особей максимальны. Для годовиков, согласно нашим оценкам, эта величина составляла около 240 м в феврале и около 420 м в марте (рис. 4).

Как можно видеть на рис. 3 (В), в апреле картина пространственного и батиметрического распределения годовиков резко изменялась. Это выражалось в значительном латеральном распространении скоплений, снижении их агрегированности и выраженной тенденцией к вертикальному смещению основной массы рыб от верхней кромки материкового склона на шельф. Средневзвешенная глубина максимальных концентраций годовиков (см. рис. 4) уменьшалась примерно до 200 м в апреле и до 60 м в мае.

Очевидно, этот период может быть ассоциирован с началом и развитием нагульных миграций трески. Скопления годовиков распространялись в широком диапазоне: от акватории южнее и юго-восточнее зал. Петра Великого и далее в северо-восточном направлении к Татарскому проливу вплоть до мыса Золотого. При этом отдельные особи встречались в траловых уловах и у материкового побережья, примерно до 48°30' с.ш.

У западного Сахалина основные концентрации годовиков в апреле-мае обнаруживались у самой юго-западной оконечности острова, примерно от 45°50' до 46°35' с.ш. Такой характер распределения может свидетельствовать о том, что их часть в зимний период обитает у северо-западной оконечности о. Хоккайдо и смещается из этого района на нагул на шельф у юго-западного побережья о. Сахалин.

Описанные выше особенности распределения годовиков приморской популяции в период с декабря по май позволяют предполагать следующий характер их нагульных миграций. По окончании периода зимовки, в конце марта, вначале начинаются вертикальные перемещения со склона на шельф, а затем постепенно рыбы распределяются в горизонтальном направлении. При этом часть рыб с материкового шельфа Приморья, примерно от 136–137° с.ш., начинает смещаться к юго-западу, к зал. Петра Великого, а другая — на шельф северного Приморья и в северную часть Татарского пролива.

В подтверждение данного предположения можно привести диаграмму, характеризующую отклонения от среднего улова годовиков на стандартное траление в ходе проведения донных траловых съемок (в процентах), для каждого из пяти выделенных для анализа районов (рис. 5). На всех участках шельфа северной части Японского моря максимальные уловы годовиков наблюдались с июня по сентябрь, за исключением части подзоны Приморье, включающей акваторию к востоку от зал. Петра Великого до

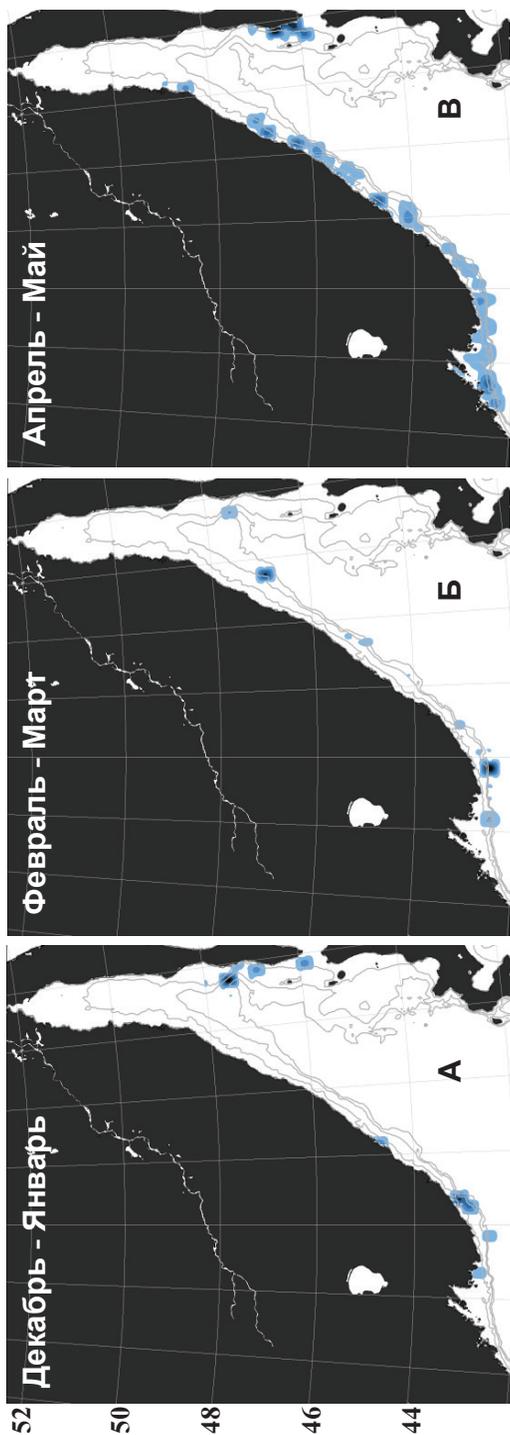


Рис. 3. Распределение годовиков тихоокеанской трески в северной части Японского моря, % от максимального значения

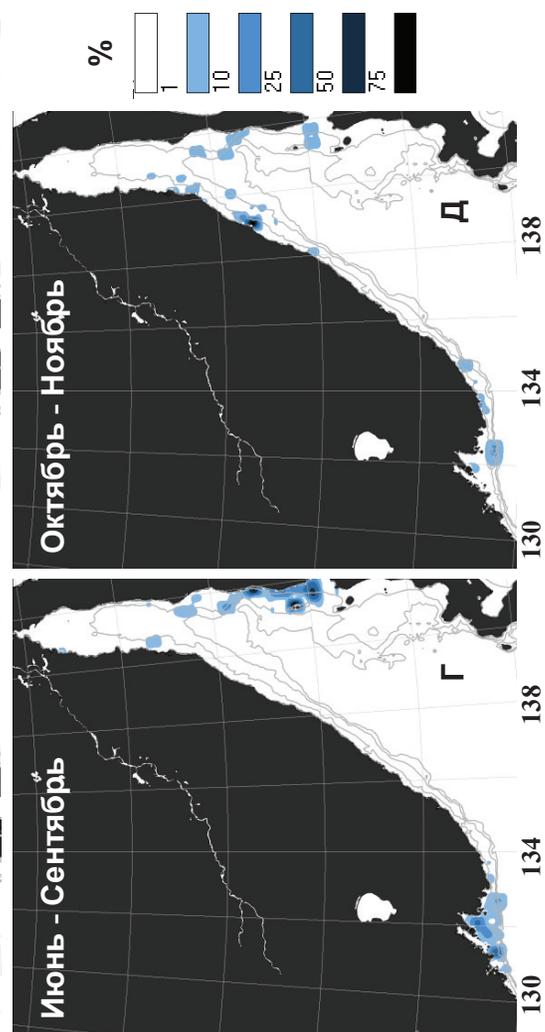


Fig. 3. Spatial distribution of the Pacific cod yearlings in the northern Japan Sea, % of the maximum catch

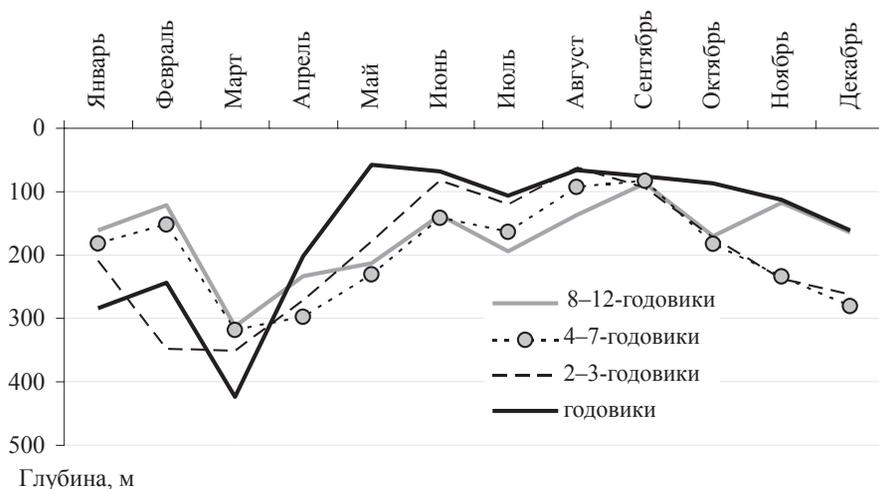


Рис. 4. Изменение средневзвешенной глубины распределения скоплений тихоокеанской трески в северной части Японского моря в течение года по данным донных траловых съемок

Fig. 4. Seasonal changes in the depth of pacific cod accumulations in the northern Japan Sea by the bottom trawl surveys data

мыса Золотого, где этот показатель был наибольшим в период с апреля по май (рис. 5, Б). А затем уловы годовиков в этом районе снижались, и их концентрация в нагульный сезон была невелика.

С декабря по март на участке дна у побережья о. Сахалин в период осуществления траловых съемок годовики тихоокеанской трески не облавливались (рис. 5, Г). Их присутствие в уловах намечалось в апреле-мае, а максимум приходился на летний сезон. Поэтому можно также предположить, что часть годовиков от мест зимовки со свала глубин в восточной оконечности каньона у побережья западного Сахалина может смещаться на нагул в северную часть Татарского пролива как с островной, так и с материковой стороны.

Период с июня по сентябрь для годовиков трески является сезоном откорма. Их скопления в северной части Японского моря в эти месяцы компактно локализованы, что позволяет выделить два основных района их нагула. Первый включает в себя акваторию зал. Петра Великого и шельфовую зону к югу и юго-западу от него (см. рис. 3, Г). Это подтверждает мнение А.Б. Савина и П.В. Калчугина [2011] о том, что данная акватория является основным районом летнего обитания годовиков приморской популяции трески.

Вторым районом, где нагуливаются годовики западносахалинской популяции, является так называемое «ильинское мелководье», участок, включающий в себя шельфовую зону зал. Невельского и далее вдоль юго-западного побережья о. Сахалин вплоть до мыса Крильон. Учитывая, что донные траловые исследования охватывали лишь российские воды, можно ожидать, что нагульные скопления годовиков распространялись и южнее, по направлению к северо-западной оконечности о. Хоккайдо.

Менее значимым районом нагула годовиков, судя по незначительным концентрациям, является, по всей видимости, северная, самая мелководная, часть Татарского пролива (рис. 3, Г, 5, В, Г). На этот участок могут мигрировать особи как от материкового побережья пролива, так и с западносахалинского шельфа. Плотность таких скоплений была невелика, и распространялись они мозаично.

В октябре-ноябре, с началом охлаждения прибрежных вод, наблюдается постепенный отток годовиков с наиболее мелководных участков по направлению к районам зимовки (рис. 3, Д). Глубины, где их концентрации максимальны, постепенно увеличиваются от 76 м в сентябре до 87 м в октябре и 113 м в ноябре (см. рис. 4).

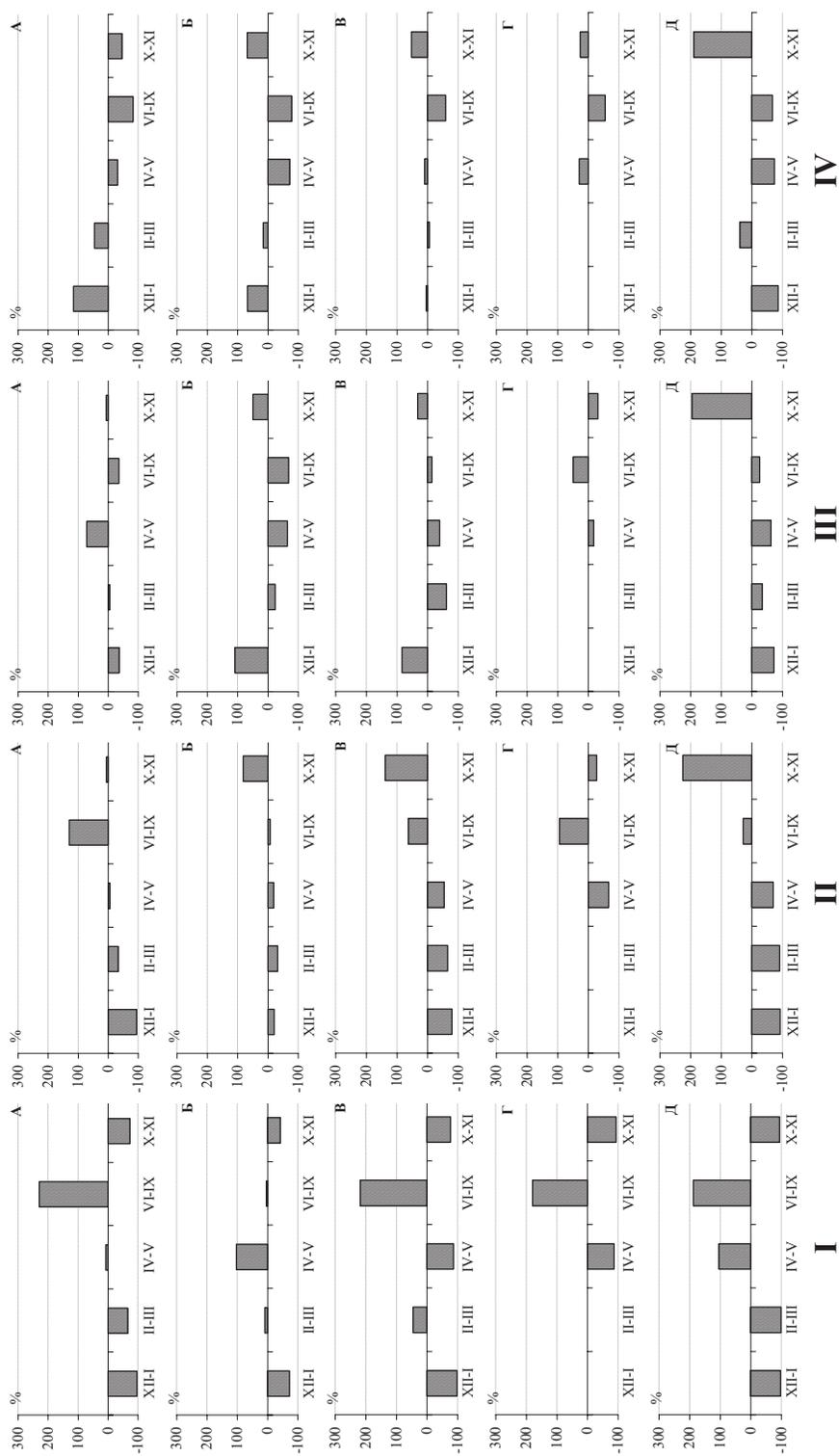


Рис. 5. Отклонения (%) от среднего улова тихоокеанской трески на стандартное траление по районам северной части Японского моря: А — зал. Петра Великого; В — подзона Приморье «Центр»; С — подзона Приморье «Север»; Д — подзона Западно-Сахалинская «Север»; Г — подзона Западно-Сахалинская «Юг» (см. рис. 1); I — годовики, II — 2-3-годовики, III — 4-7-годовики, IV — 8-12-годовики. По горизонтальной оси — месяцы года

Fig. 5. Seasonal dynamics of deviations (%) from the average CPUE of Pacific cod in the northern Japan Sea: I — Peter the Great Bay; 2 — central Primorye subzone; 3 — northern Primorye subzone; 4 — northern West Sakhalin subzone; 5 — southern West Sakhalin subzone (see the areas arrangement at Fig. 1); I — 1-year age group; II — 2-3-years age group; III — 4-7-years age group; IV — 8-12-years age group

В пространственном распределении явно намечалось два миграционных потока из северной части Татарского пролива (см. рис. 3). Один — в юго-западном направлении к материковому побережью пролива, второй — в южном, на шельф о. Сахалин (см. рис. 3, Д). Обширное скопление годовиков у юго-западной оконечности постепенно разделялось, и часть годовиков начинала смещаться к близлежащим районам зимовки, а вторая, по-видимому, откочевывала на зимовку по направлению к свалу глубин у северо-западной оконечности о. Хоккайдо. Наконец, из зал. Петра Великого основной поток годовиков начинал мигрировать в восточном, северо-восточном направлении к шельфу и склону материковой части Татарского пролива.

Отмеченные процессы продолжались в ноябре и завершались в декабре-январе в районах зимовки (рис. 3, А), когда характер распределения во многом напоминал рассмотренный выше для периода с февраля по март, с той лишь разницей, что батиметрический диапазон обитания годовиков в эти месяцы несколько меньше и их основные концентрации в декабре приурочены к глубинам около 160 м, а в январе — 285 м (см. рис. 4).

Распределение 2–3-годовиков. Описанная выше схема сезонного распределения и миграций для годовиков характерна и для остальных возрастных групп трески, хотя и в несколько трансформированном виде, с учетом физиологических изменений, происходящих по мере роста и созревания рыб.

В уловах 2–3-годовики составляют одну из наиболее многочисленных групп, поэтому анализировать особенности их пространственного распределения несколько проще. Данная часть группировки представляет собой ближайшее пополнение промыслового и нерестового запаса (рекруты), поскольку к окончанию третьего года жизни около 44 % рыб достигают промысловой длины и почти 49 % становятся половозрелыми [Вдовин, 2019]. По мере роста и созревания пищевые потребности трески увеличиваются, что потенциально должно отражаться в увеличении продолжительности нагульного периода. Однако такой важный этап в жизненном цикле рыб, как нерест, у 2–3-годовиков еще отсутствует.

Основные участки концентрации рекрутов в северной части Японского моря в феврале-марте в целом совпадают с таковыми для годовиков (рис. 6, Б). Распределение мозаичное, и в Приморье скопления трески распространяются на обширном участке от акватории южнее зал. Петра Великого примерно до 47° с.ш. в северной части Татарского пролива, а у западного Сахалина — на свале глубин, прилегающих к ильинскому мелководью. Глубины, на которых плотность скоплений рыб максимальна, в этот период составляют около 350 м (см. рис. 4).

В апреле начинаются миграции рыб в шельфовую зону для откорма. Однако по сравнению с годовиками у 2–3-годовиков этот процесс более растянут (см. рис. 6, В).

Если первые уже к концу мая смещаются на минимальные глубины и остаются в этом батиметрическом диапазоне до начала осени, то для рекрутов средневзвешенные глубины, на которых фиксировались скопления, в апреле составляли около 270 м, в мае — 170 м, и лишь к июню этот показатель приближался к минимальным значениям на уровне 80 м. Таким образом, процесс весенних миграций у рекрутов к местам нагула занимает примерно на месяц больше времени, чем у годовиков.

Что касается направления миграционных потоков и локализации основных районов распределения 2–3-годовиков в период откорма, то они идентичны таковым для годовиков (рис. 6, Г). От мест зимовки у материкового побережья Приморья одна часть трески смещается к юго-западу, к зал. Петра Великого, а другая — к северо-востоку, в северную, относительно мелководную часть Татарского пролива. Рекруты западносахалинской популяции нагуливаются на островном шельфе Татарского пролива, причем их скопления распределяются практически повсеместно от мыса Крильон на юге до 50° с.ш. на севере.

В октябре-ноябре начинаются обратные перемещения 2–3-годовиков к местам зимовки (рис. 6, Д). И по сравнению с годовиками можно выделить два отличительных

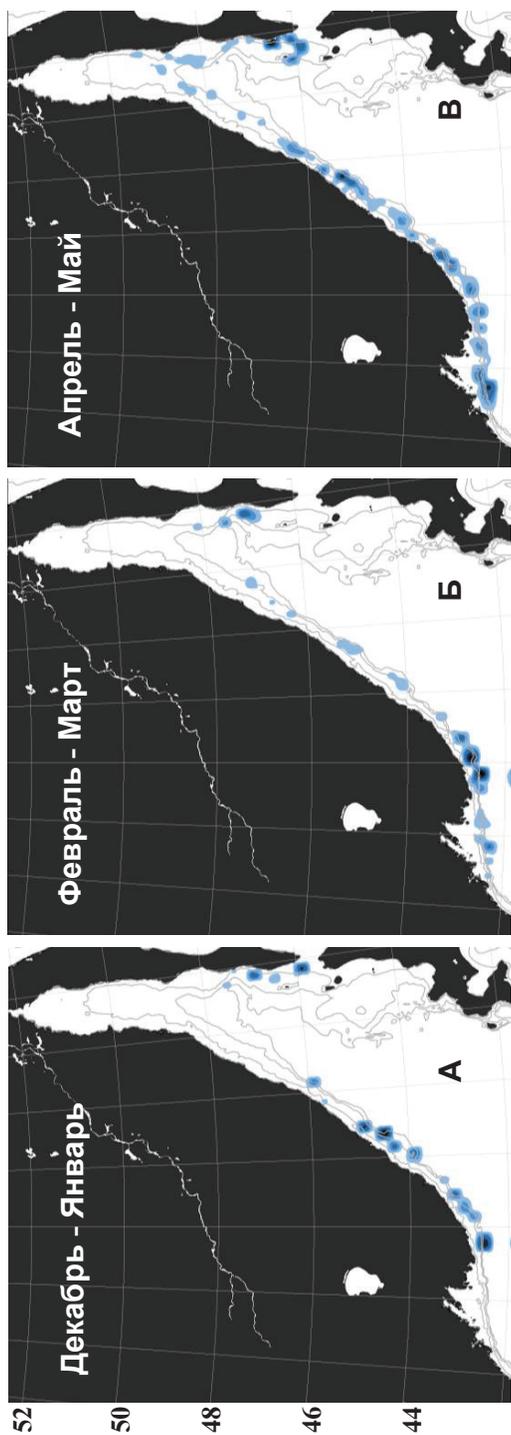


Рис. 6. Распределение 2-3-годовалых тихоокеанской трески в северной части Японского моря, % от максимального значения

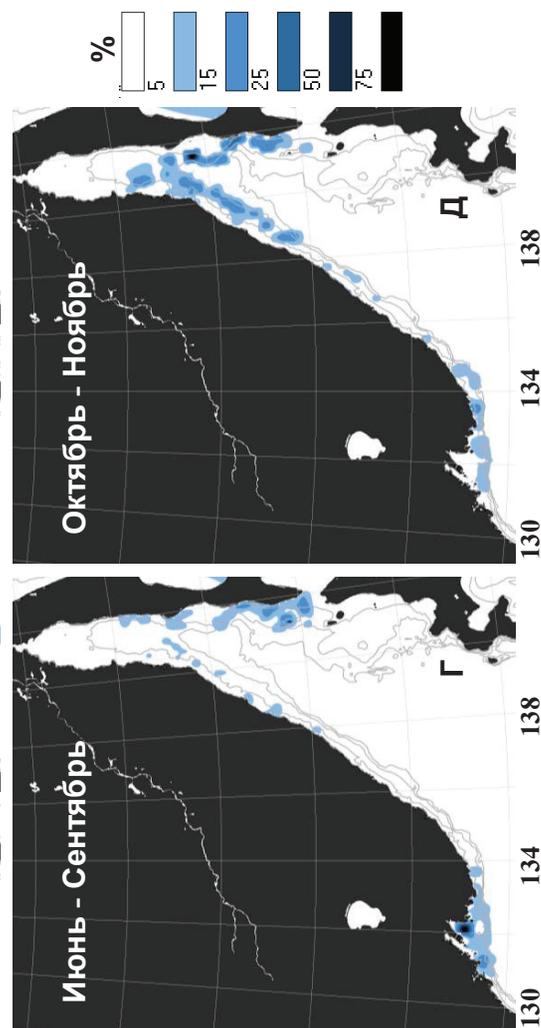


Fig. 6. Spatial distribution of the 2-3-years age group of pacific cod in the northern Japan Sea, % of the maximum catch

момента. Во-первых, такие миграции проходят на существенно больших глубинах. Если в сентябре основные скопления рекрутов приурочены к участкам дна около 95 м, то в октябре этот показатель возрастает до 170 м, а в ноябре — до 240 м. Годовики, для сравнения, концентрируются в ноябре в придонных горизонтах на глубинах около 115 м.

Во-вторых, основные пространственные направления миграций 2–3-годовиков в эти месяцы следующие: из северной части Татарского пролива поток разбивается надвое, и часть трески, относящейся, видимо, к приморской популяции, смещается к юго-западу к материковой части пролива, оставшиеся особи, вероятно, представляющие западносахалинскую группировку, мигрируют к свалу глубин у юго-западного побережья о. Сахалин. При этом значительно возрастает агрегированность скоплений трески. Как можно видеть, в трех из пяти анализируемых районов величины уловов на стандартное траление достигают максимальных значений за год (см. рис. 5).

К декабрю основная масса 2–3-годовиков достигает районов зимовки, где и остается вплоть до начала нового цикла весенних миграций в апреле (см. рис. 6, А).

Распределение 4–7-годовиков. Следующая возрастная группа, особи возрастом от 4 до 7 полных лет, составляет основу промыслового и нерестового запасов в обеих популяциях трески северной части Японского моря. В годовом цикле рыб добавляется период размножения.

Как уже отмечалось выше, нерест тихоокеанской трески в этой части ареала происходит с февраля по март. Сроки массового нереста в зависимости от гидрологических условий в конкретном году могут варьировать, но сам период размножения скоротечен, а коэффициенты зрелости самцов и самок по данным предыдущих исследований [Куличенко, 1954; Элькина, 1963] максимальны в феврале и минимальны в марте. Поэтому можно считать, что массовый нерест трески приморской и западносахалинской популяций в марте завершается, и рыбы начинают мигрировать на откорм.

Характер пространственного распределения 4–7-годовиков в феврале-марте мало отличается от такового для возрастных групп, рассмотренных ранее (рис. 7, Б). Для приморской популяции ее отдельные скопления распространялись от зал. Петра Великого в северо-восточном направлении примерно до 138° в.д. Для западносахалинской популяции основным районом формирования преднерестовых и нерестовых скоплений оставался свал глубин у юго-западного побережья о. Сахалин.

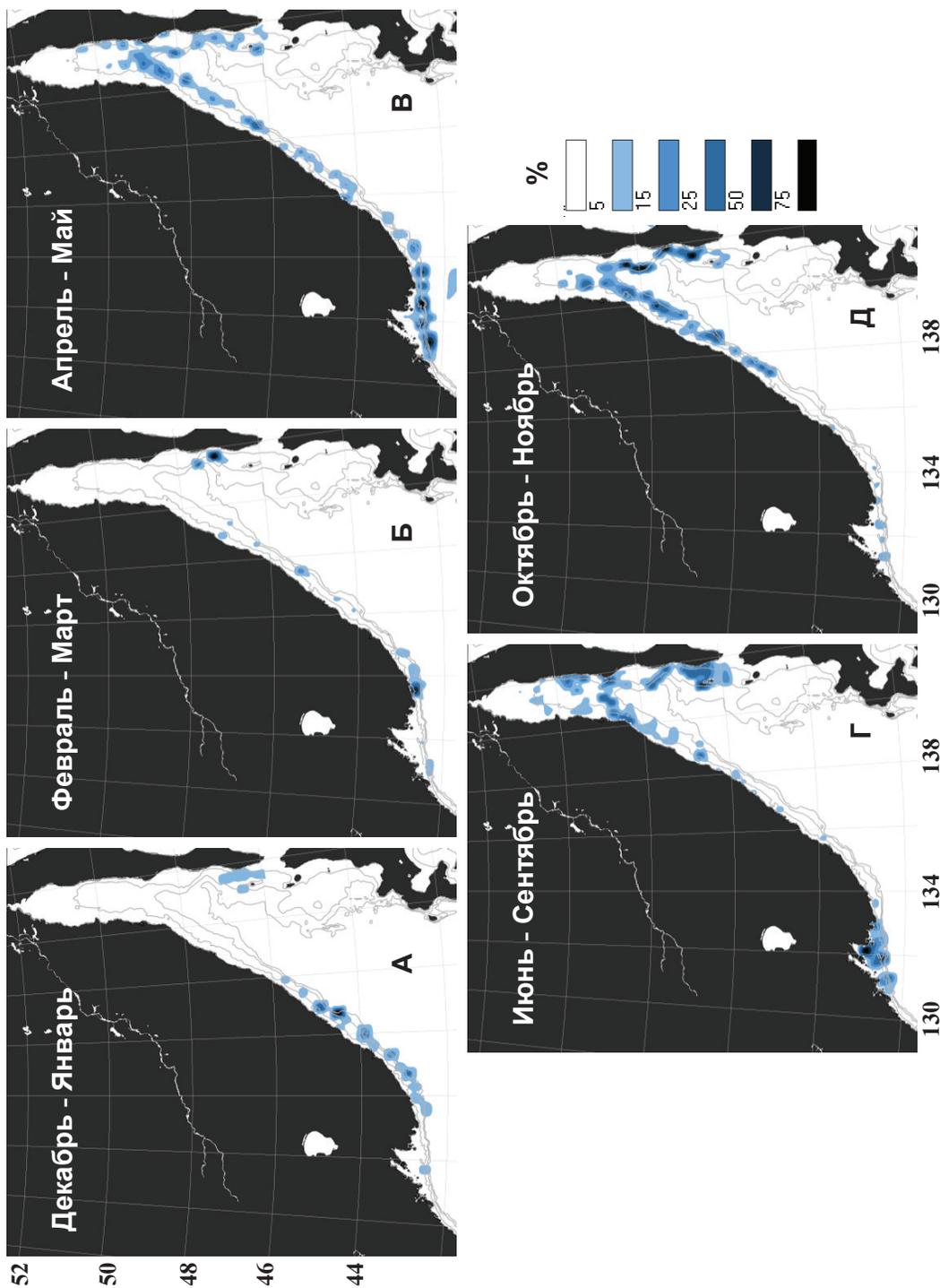
Привлекает внимание тот факт, что средневзвешенные глубины, на которых концентрации половозрелых рыб были повышенными, оказались меньше, чем для годовиков и рекрутов (см. рис. 4), и в феврале оценивались на уровне 150 м, а в марте — на уровне 320 м. Возможно, это связано с приуроченностью скоплений к участкам дна с определенным температурным режимом.

В апреле-мае в ходе донных траловых съемок взрослые особи трески облавливались практически повсеместно (см. рис. 7, В). По-прежнему довольно отчетливо проявляются три основных направления нагульных миграций. От районов размножения у материкового побережья в Приморском крае отнерестившиеся особи смещаются на юго-запад к зал. Петра Великого и на северо-восток, на мелководный участок шельфа в северной части Татарского пролива. Сюда же смещается основная часть рыб западносахалинской популяции от юго-западного побережья о. Сахалин, отдельные особи которой проникали севернее 50° с.ш., что соответствует данным, опубликованным ранее [Элькина, 1963].

Так же как и для рекрутов, и в отличие от годовиков, батиметрические перемещения со свала глубин на шельф у 4–7-годовиков происходили заметно медленнее и постепенно (см. рис. 4), и по существу миграции на нагул завершались не в мае, а в июне. Так, в апреле средневзвешенная глубина формирования их скоплений оценивалась на уровне 300 м, в мае — 230, а в июне — 140 м. Вероятно, такой характер миграций обусловлен трофическим фактором, а именно — постепенным смещением за массовыми пищевыми объектами, к которым в северной части Японского моря прежде всего относятся минтай, сельдь и кальмары [Куличенко, 1954; Элькина, 1963]. Поэтому

Рис. 7. Распределение 4–7-годовых тихоокеанской трески в северной части Японского моря, % от максимального значения

Fig. 7. Spatial distribution of the 4–7-years age group of pacific cod in the northern Japan Sea, % of the maximum catch



для трески приморской популяции вероятным объектом питания может служить, например, минтай, мигрирующий в апреле-мае для размножения в зал. Петра Великого [Буслов и др., 2022].

В летний период (см. рис. 7, Г) явно выделяются два района нагула 4–7-годовиков. Один — в зал. Петра Великого и на прилегающем с юга участке шельфа, где концентрируются особи приморской популяции. Второй, протянувшийся в виде большой «подковы» (47°00' с.ш), — у материкового шельфа Татарского пролива, через его северную, самую мелководную часть и далее, вдоль западного побережья о. Сахалин, вплоть до мыса Крильон.

При этом на участке севернее 48° с.ш. могут одновременно нагуливаться особи обеих популяций. Глубины формирования скоплений наибольшей плотности варьируют в пределах 80–160 м, что заметно больше, чем для годовиков и рекрутов (см. рис. 4).

В октябре-ноябре, так же как и у возрастных групп, рассмотренных ранее, начинаются обратные перемещения рыб к местам зимовки. Особи приморской популяции из северной части Татарского пролива и из зал. Петра Великого смещаются к свалу глубин у материкового побережья (рис. 7, Д), а треска, относящаяся к западносахалинской группировке, постепенно концентрируется у свала глубин в юго-западной оконечности о. Сахалин и у о. Монерон. Глубины формирования скоплений в этот период увеличиваются с 80 м в сентябре до 180 м в октябре и до 230 м в ноябре.

В декабре-январе основные концентрации трески (рис. 7, А) отмечаются на традиционных участках, которые впоследствии, в феврале-марте, будут использоваться для нереста.

Распределение 8–12-годовиков. Последняя рассматриваемая возрастная группа объединяет наиболее взрослых рыб. Это крупные половозрелые особи, суммарный вклад которых в общую численность по данным съемок редко превышает 5–7 %.

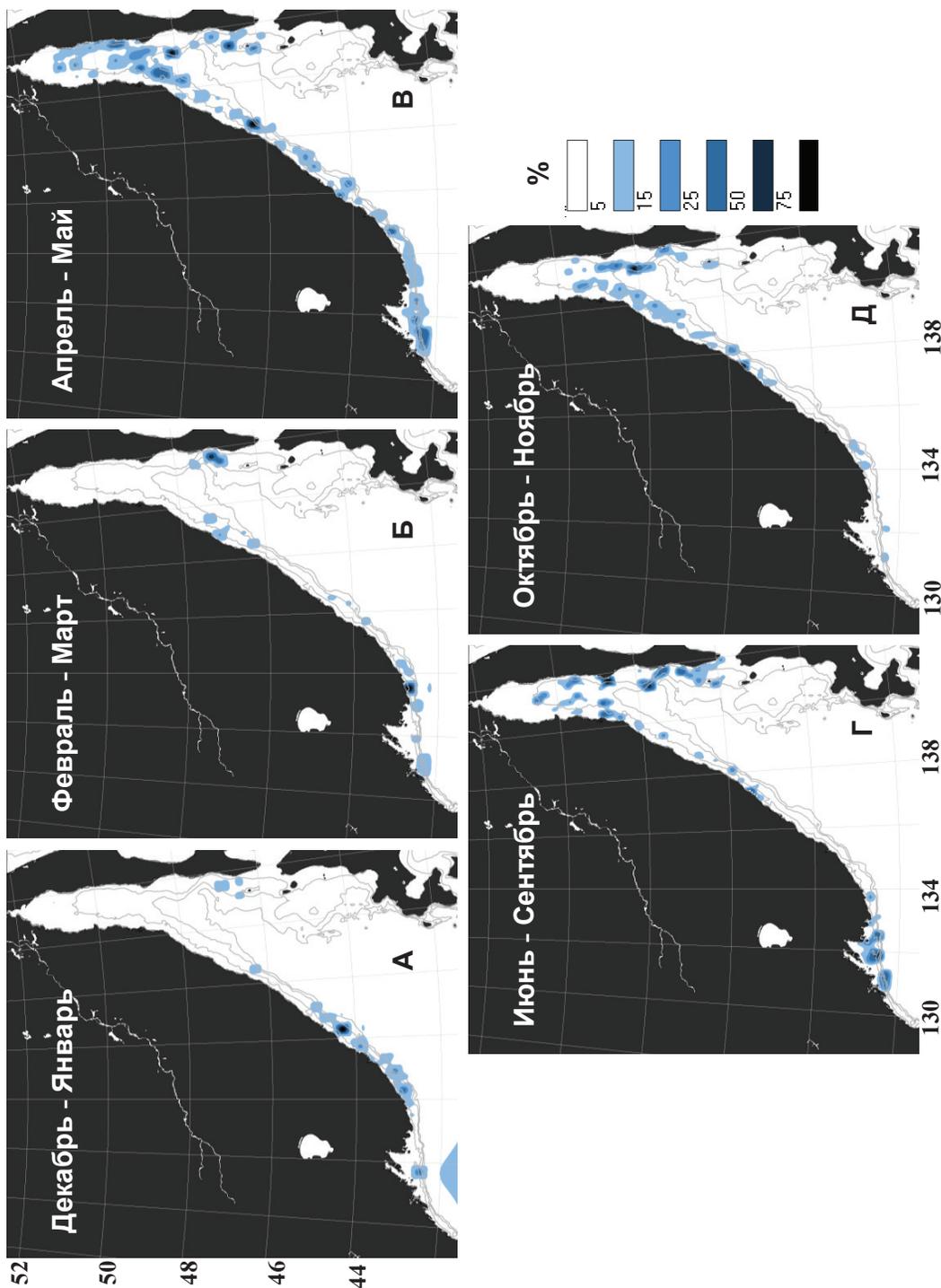
Особенности пространственного распределения 8–12-годовиков как приморской, так и западносахалинской популяций мало отличаются от распределения 4–7-годовиков, поэтому здесь отдельно не рассматриваются. Необходимо лишь отметить ряд отличительных деталей.

Взрослые особи трески данной возрастной группы во время нагульных миграций и непосредственно в период летнего откорма дальше всех проникают на мелководный шельф Татарского пролива, распространяясь в северном направлении примерно до 51°20' с.ш. (рис. 8). Причем участок пролива со стороны о. Сахалин используется треской только для нагула, поскольку ее зимовальные и нерестовые концентрации здесь не формируются, о чем свидетельствуют нулевые значения уловов на стандартное траление для 4–7- и 8–12-годовиков в этом районе в период с декабря по март (см. рис. 5, Г, 8, Г).

Сезон обратных миграций с октября по ноябрь характеризуется наибольшими значениями уловов на стандартное траление в четырех из пяти выделенных для анализа районов, что, видимо, свидетельствует о постепенной концентрации трески в крупные предзимовальные скопления (рис. 5, Б–Д). В зал. Петра Великого этот период сдвигается на декабрь-январь (рис. 5, А).

В среднем в период летнего нагула (см. рис. 4), с июня по сентябрь, 8–12-годовики держатся глубже остальных возрастных групп трески, а в ноябре-декабре, напротив, образуют скопления почти на тех же глубинах, что и годовики.

Функциональная структура ареала. Коротко резюмируя итоги анализа распределения и сезонных миграций трески в северной части Японского моря, следует отметить, что на большом объеме материала удалось подтвердить ряд результатов, опубликованных предыдущими исследователями [Моисеев, 1953; Элькина, 1963; Ким, 1998; Савин, Калчугин, 2011; Савин, 2016]. В частности то, что основными районами формирования зимовальных и преднерестовых скоплений являются участки на внешнем шельфе и в верхней части материкового склона от зал. Петра Великого приблизительно до 47°00' с.ш. в северном Приморье и у западного Сахалина — от мыса Крильон на север примерно до 47°30' с.ш., включая акваторию, прилегающую к о. Монерон.



Одним из направлений нагульных миграций трески приморской популяции в весенний период от мест зимовки действительно является северная часть Татарского пролива. Залив Петра Великого остается основным районом нагула годовиков трески приморской популяции в летне-осенний период.

Однако имеется и ряд уточнений. Так, основным районом нагула годовиков западносахалинской популяции является участок, включающий в себя шельфовую зону зал. Невельского и далее вдоль юго-западного побережья о. Сахалин вплоть до мыса Крильон. Судя по характеру распределения, можно предполагать, что нагульные скопления годовиков распространялись и южнее, по направлению к северо-западной оконечности о. Хоккайдо и, возможно, восточнее — в зал. Анива.

Кроме того, имеется и второстепенный участок нагула годовиков трески, расположенный в северной мелководной части Татарского пролива, простирающийся примерно до 49° с.ш.

Нагульные миграции годовиков в северной части Японского моря продолжаются с апреля по май, а у остальных возрастных групп миграционные процессы завершаются примерно на месяц позже. При этом в летний период отчетливо проявляется следующая тенденция: чем старше особи, тем более глубоких участков дна они придерживаются.

У трески приморской популяции, судя по полученным результатам, выделяются два направления нагульных миграций от мест воспроизводства и зимовки у материкового побережья и, соответственно, два района нагула: шельфовая зона зал. Петра Великого и обширный, относительно мелководный участок в северной части Татарского пролива севернее 48° с.ш. Причем последний участок является вероятным районом образования смешанных скоплений и совместного откорма особей обеих популяций.

Период обратных (зимовальных) миграций трески в северной части Японского моря — с октября по ноябрь. В декабре-январе большая часть трески концентрируется в районах зимовки и последующего нереста. Вероятная схема распределения трески в ходе годового цикла представлена на рис. 9.

Интересно рассмотреть, каким образом сезонные миграционные процессы отражаются на возрастном составе уловов трески, отмечаемом в ходе донных траловых съемок (рис. 10). В декабре-январе практически во всех районах основу уловов составляют крупные половозрелые рыбы возрастом от 4 до 7 полных лет. А в период нагульных миграций в апреле-мае и в сезон нагула в уловах в зал. Петра Великого (рис. 10, А) и у юго-западного Сахалина (рис. 10, Д), т.е. в районах, близких к участкам воспроизводства, резко увеличивается доля годовиков и рекрутов.

В северной части Татарского пролива со стороны о. Сахалин (рис. 10, Г) зимовальные и нерестовые скопления не формируются, и этот район используется только для нагула, что подтверждается отсутствием данных по возрастному составу уловов в период с декабря по март.

Влияние особенностей распределения трески на оценку запасов и результативность промысла. В заключительной части работы обсудим ряд вопросов, связанных с оценкой промысловых ресурсов трески и регулированием ее промысла в северной части Японского моря, возникающих в связи с особенностями ее сезонных миграций и распределения. Напомним, что согласно действующим нормативным документам акватория этой части моря разделена на две рыбопромысловые подзоны — Приморье (61.06.1) и Западно-Сахалинскую (61.06.2). На схеме района исследования (рис. 1) первая объединяет условно выделяемые районы 1, 2 и 3, а вторая — 4 и 5.

На протяжении длительного периода, вплоть до 2022 г., оценка биомассы трески приморской популяции осуществлялась на основе данных донных траловых съемок. Эта методика традиционна [Борец, 1997] и достаточно успешно используется для решения целого ряда прикладных задач отраслевой рыбохозяйственной науки, в том числе в целях прогнозирования состояния запасов и оценки ОДУ различных видов ВБР дальневосточных морей.

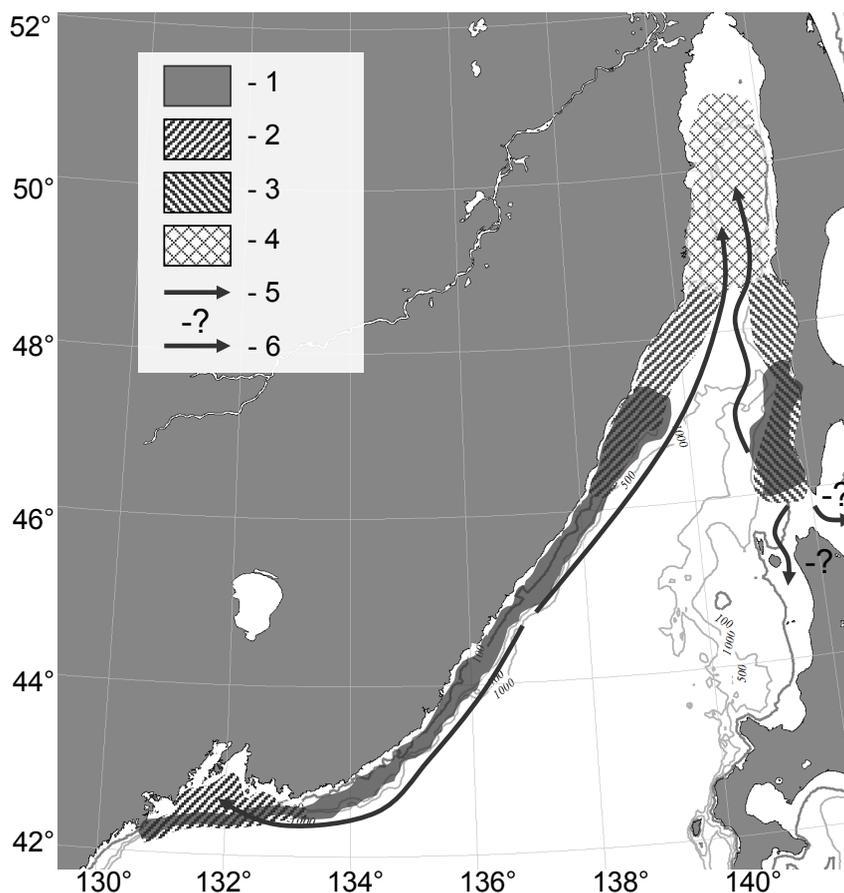


Рис. 9. Схема распределения тихоокеанской трески в северной части Японского моря в ходе годового цикла: 1 — районы формирования зимовальных, преднерестовых и нерестовых скоплений; 2 — основные районы нагула особей приморской популяции; 3 — основные районы нагула особей западносахалинской популяции; 4 — район образования смешанных нагульных скоплений в летне-осенний период; 5 — основные направления нагульных миграций (направление зимовальных миграций обратно нагульным); 6 — предполагаемые направления нагульных миграций

Fig. 9. Scheme of the pacific cod distribution in the northern Japan Sea during the annual cycle: 1 — areas of wintering, pre-spawning and spawning aggregations; 2 — the main feeding grounds for the stock of Primorye coast; 3 — the main feeding grounds for the stock of West Sakhalin coast; 4 — the area of mixed feeding aggregations in summer-autumn; 5 — the main directions of feeding migrations and wintering migrations (wintering migrations are directed opposite to feeding ones); 6 — expected directions of feeding migrations

Как и любой метод, оценка численности и биомассы по данным донных траловых съемок имеет целый ряд источников неопределенности, связанных с организацией сбора материала, техническими параметрами используемых судов и орудий лова, способов обработки полученных данных и т.п., в том числе и с особенностями биологии объектов, запасы которых оцениваются [Золотов, 2009]. Последний аспект рассмотрим применительно к треске приморской популяции.

На рис. 11 представлен среднееголетний долевым вклад трех районов подзоны Приморье в оценку общей биомассы тихоокеанской трески. Как можно видеть, лишь около 11,2 % от этой величины приходилось на зал. Петра Великого, еще 19,0 % — на участок шельфа и материкового склона от зал. Петра Великого до мыса Золотого, а основная часть — 69,8 % — учитывалась в районе, расположенном севернее мыса Золотого.

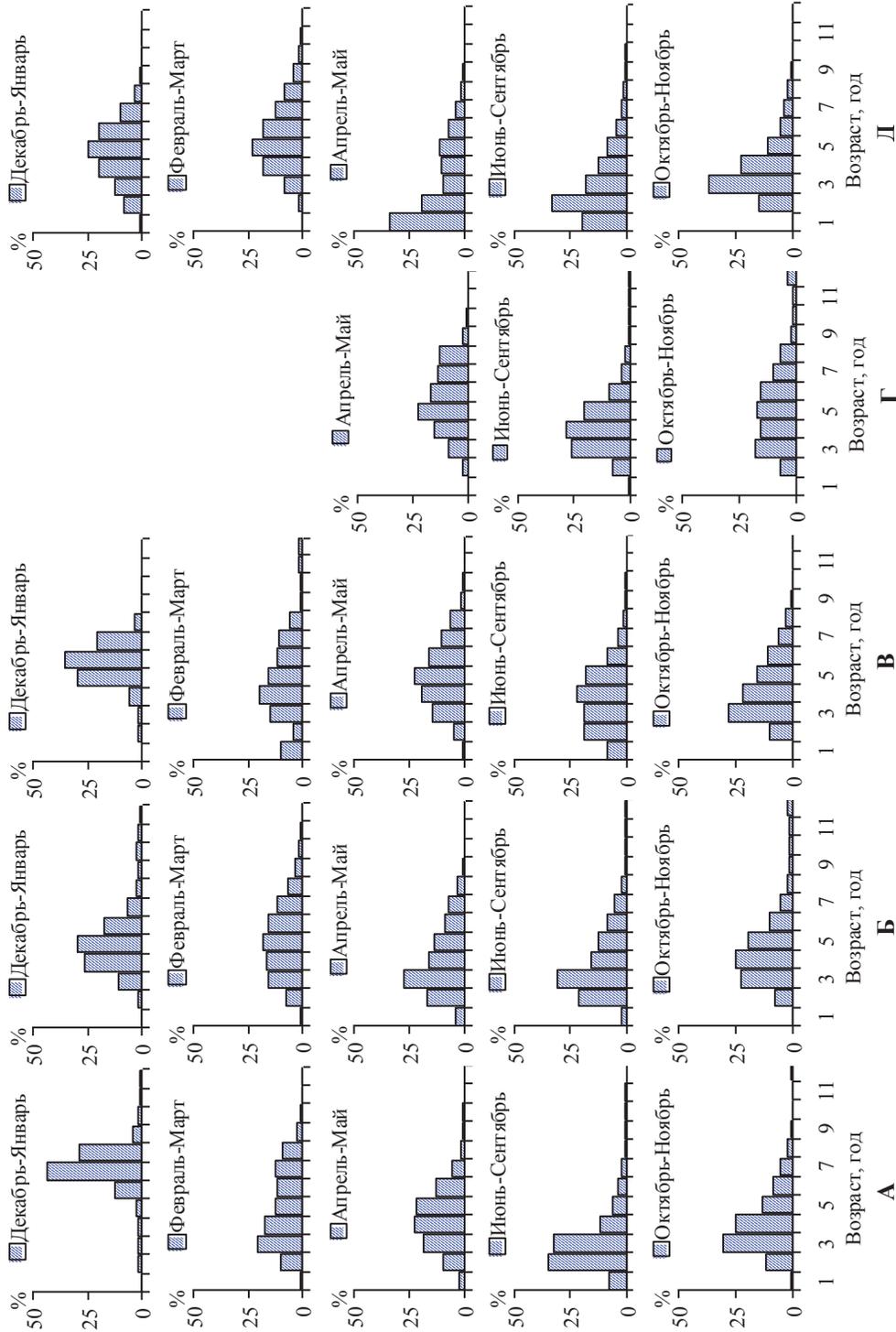


Рис. 10. Возрастной состав уловов трески по данным донных траловых съемок: А — зал. Петра Великого; Б — подзона Приморья «Центр»; В — подзона Приморья «Север»; Г — подзона Западно-Сахалинская «Север»; Д — подзона Западно-Сахалинская «Юг» (см. рис. 1)

Fig. 10. Age composition of Pacific cod in catches of bottom trawl surveys, by areas: А — Peter the Great Bay; Б — central Primorye subzone; В — northern Primorye subzone; Г — northern West Sakhalin subzone; Д — southern West Sakhalin subzone (see the areas arrangement at Fig. 1)

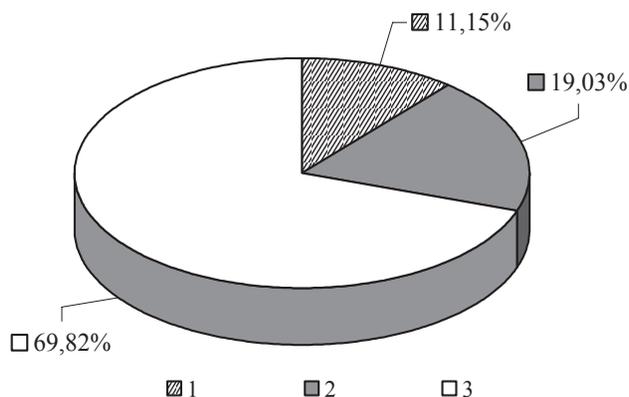


Рис. 11. Среднеголетний вклад районов подзоны Приморье в общую учтенную биомассу трески по данным донных траловых съемок: 1 — зал. Петра Великого; 2 — подзона Приморье «Центр»; 3 — подзона Приморье «Север» (см. рис. 1)

Fig. 11. Average long-term contribution of the Primorye subzone areas to the total biomass of pacific cod counted by bottom trawl surveys: 1 — Peter the Great Bay; 2 — central part; 3 — northern part (see the areas arrangement at Fig. 1)

Как было показано ранее, участок в северной части Татарского пролива севернее 48° с.ш., с большой долей вероятности, является районом образования смешанных скоплений и совместного откорма особей приморской и западносахалинской популяций. Учитывая, что в многолетнем аспекте в северной части Японского моря соотношение общей биомассы трески этих двух группировок по данным донных траловых съемок оценивается нами как 1 : 2 (рис. 12), можно предполагать, что доля особей западносахалинской популяции в смешанных скоплениях заметно выше. Поэтому можно ожидать, что расчетные оценки биомассы трески подзоны Приморье, которые в дальнейшем использовались для определения ОДУ, могли систематически завышаться, а для Западно-Сахалинской — занижаться.

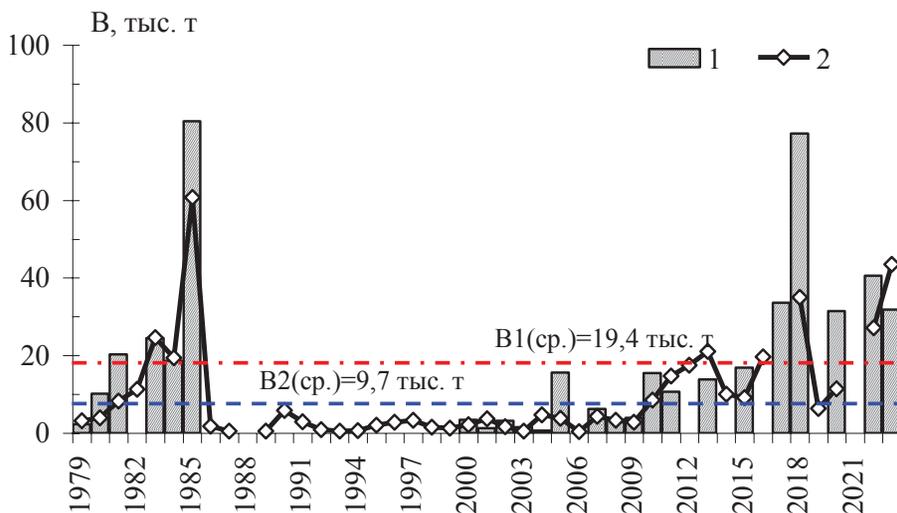
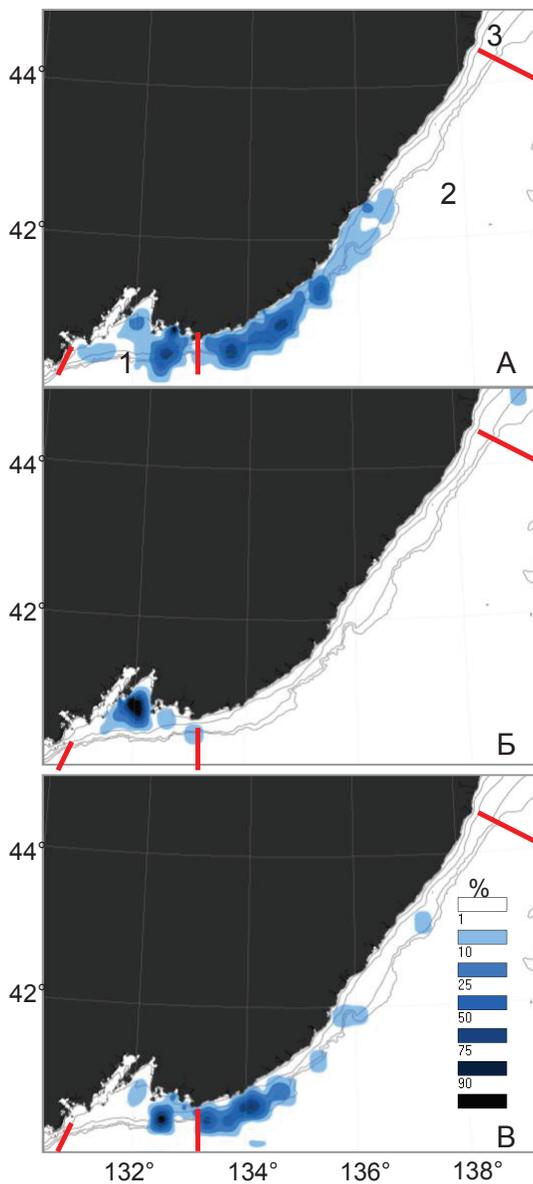


Рис. 12. Многолетняя динамика общей биомассы тихоокеанской трески северной части Японского моря по данным донных траловых съемок: 1 — Западно-Сахалинская подзона; 2 — подзона Приморье. Указаны среднеголетние оценки биомассы по районам

Fig. 12. Dynamics of total biomass of pacific cod in the northern Japan Sea assessed by bottom trawl surveys: 1 — West Sakhalin subzone; 2 — Primorye subzone. Mean values are shown

Однако исторические условия формирования рыбной промышленности в Приморском крае были таковы, что основная часть перерабатывающих предприятий

сосредоточена в прибрежной зоне, преимущественно прилегающей к акватории зал. Петра Великого. Ярусный лов в подзоне Приморье не развит, а подавляющее большинство судов, осуществляющих снюрреводный и траловый промысел, не оборудованы мощностями для автономной переработки улова, что фактически «привязывает» добывающий флот к районам береговой переработки. Именно поэтому основные районы современного снюрреводного и тралового промысла трески в подзоне Приморье приурочены к акватории залива и участку шельфа в северо-восточном направлении от него примерно до 45° с.ш. (рис. 13).



Исходя из сезонной динамики промысла трески можно заключить, что наиболее результативный ее лов протекает в период с октября по март, т.е. от начала зимовальных миграций до окончания нереста. Поэтому можно сделать вывод, что район летне-осеннего нагула трески приморской популяции на участке севернее мыса Золотого, в котором в многолетнем аспекте учитывалось более двух третей от ее общего запаса, промыслом совершенно не используется.

Рис. 13. Распределение промысловых уловов трески подзоны Приморье в 2011–2020 гг. по данным судовых суточных донесений (% от максимальных значений): А — снюрреводы; Б — донные тралы; В — разноглубинные тралы. Обозначения районов см. на рис. 1

Fig. 13. Spatial distribution for commercial catches of pacific cod in the Primorye fishing subzone in 2011–2020 by daily reports (% of the maximum catches), by fishing gears: А — Danish seine; Б — bottom trawl; В — midwater trawl. See the areas arrangement at Fig. 1

По всей видимости, комбинация этих двух факторов: завышенных оценок биомассы трески по данным донных траловых съемок за счет захвата участка совместного нагула особей двух популяций и приуроченность промыслового флота к району, где в многолетнем аспекте распределяется не более трети от биомассы, и являлась основной причиной систематического недоосвоения допустимых объемов изъятия трески в подзоне Приморье. Например, в среднем, в 2011–2022 гг. ОДУ этого объекта осваивался на уровне 21 %.

Представляется, что в современных условиях резкая интенсификация вылова трески в северной части подзоны Приморье в летне-осенний сезон маловероятна. Поэтому оперативная оптимизация подходов к регулированию промысла данного объекта возможна лишь через повышение точности оценки промыслового запаса приморской популяции. Видимым решением является использование общепринятых методов математического моделирования — производственных или когортных [Бабаян и др., 2018].

Это тем более логично: в настоящее время районы промысла и образования смешанных скоплений географически разобщены, что исключает из расчетов источник дополнительной неопределенности за счет возможного прилова особей трески западносахалинской популяции. Поэтому использование промысловой статистики и материалов о возрастном составе уловов для когортных расчетов или данных об уловах на усилие — для производственных позволит получить оценки биомассы реально эксплуатируемой части запаса трески, что неизбежно должно привести к повышению точности определения ОДУ.

Обоснование конкретной методики модельных расчетов, наиболее приемлемой для оценки промысловых ресурсов трески подзоны Приморье на современном этапе, выходит за рамки настоящей работы и задает направление дальнейших исследований. Оценки же биомассы трески по данным траловых съемок по-прежнему могут использоваться в качестве независимого источника информации о состоянии запасов с учетом результатов анализа, представленных в настоящем исследовании.

Заключение

В результате проведенных исследований установлено, что основными районами формирования зимовальных и преднерестовых скоплений являются участки на внешнем шельфе и в верхней части материкового склона от зал. Петра Великого приблизительно до 47°00' с.ш. в северном Приморье и у западного Сахалина — от мыса Крильон на север примерно до 47°30' с.ш., включая акваторию, прилегающую к о. Монерон. Сроки зимовки — с декабря по январь, размножение протекает в феврале-марте.

Нагульные миграции годовиков в северной части Японского моря продолжаются с апреля по май, а у остальных возрастных групп миграционные процессы завершаются примерно на месяц позже. Выделяются три основных направления нагульных миграций. От районов размножения и зимовки у материкового побережья в Приморском крае особи смещаются на юго-запад к зал. Петра Великого и на северо-восток, на мелководный участок шельфа в северной части Татарского пролива. В этом же направлении перемещается часть рыб западносахалинской популяции от юго-западного побережья о. Сахалин.

Период летнего откорма трески в северной части Японского моря продолжается с июня по сентябрь. Основным районом нагула годовиков западносахалинской популяции является участок, включающий в себя шельфовую зону зал. Невельского и далее вдоль юго-западного побережья о. Сахалин вплоть до мыса Крильон. Годовики трески приморской популяции в летне-осенний период в основном распределяются в зал. Петра Великого. Кроме того, имеется второстепенный участок нагула, локализующийся в северной мелководной части Татарского пролива со стороны материкового побережья, примерно до 49° с.ш.

У остальных возрастных групп выделяются два района нагула. Один — в зал. Петра Великого и на прилегающем с юга участке шельфа, где концентрируются особи приморской популяции. Второй протянулся в виде большой «подковы» от 47° с.ш. у материкового шельфа Татарского пролива, через его северную, самую мелководную часть и далее вдоль западного побережья о. Сахалин вплоть до мыса Крильон. При этом на участке севернее 48° с.ш. могут одновременно нагуливаться особи обеих популяций.

Взрослые особи трески возрастом 8–12 лет во время нагульных миграций и непосредственно в период летнего откорма дальше всех проникают на мелководный шельф Татарского пролива, распространяясь в северном направлении примерно до 51°20' с.ш.

При этом участок пролива со стороны о. Сахалин используется треской только для нагула, поскольку ее зимовальные и нерестовые концентрации здесь не формируются.

В летний период отчетливо проявляется следующая тенденция: чем старше особи, тем более глубоких участков дна они придерживаются.

Период обратных (зимовальных) миграций трески в северной части Японского моря — с октября по ноябрь. В декабре-январе большая часть трески концентрируется в районах зимовки и последующего нереста.

Предполагается, что из-за наличия участка совместного нагула приморской и западносахалинской популяций в летний период расчетные величины биомассы трески подзоны Приморье, использовавшиеся для оценки ОДУ, могли систематически завышаться, а для Западно-Сахалинской — занижаться.

Принимая во внимание особенности организации современного промысла трески в подзоне Приморье, при котором районы ее лова и образования смешанных нагульных скоплений в летний период географически разобщены, оптимальным для повышения качества прогнозирования состояния ее ресурсов и оценки ОДУ является переход на модельные когортные или продукционные методы расчетов. Результаты донных траловых съемок по-прежнему могут использоваться в качестве независимого источника информации о состоянии запасов трески, с учетом выявленных особенностей ее сезонного распределения и миграций.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам Тихоокеанского филиала ВНИРО И.И. Глебову и И.В. Мальцеву за организацию тотального сбора материалов для определения возраста тихоокеанской трески в период донных траловых съемок на НИС «Владимир Сафонов» и «Дмитрий Песков» в 2022 г. Без этих данных настоящее исследование не могло бы состояться.

The author is sincerely grateful to I.I. Glebov and I.V. Maltsev (Pacific branch of VNIRO (TINRO)) for conducting a total collection of materials to determine the age of pacific cod during the bottom trawling survey aboard RV Vladimir Safonov and RV Dmitry Peskov in 2022 — the study would not be able without these data.

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, что у него нет конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented. The author declares that he has no conflict of interest.

Список литературы

Атлас количественного распределения nekтона в северо-западной части Японского моря / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2004. — 988 с.

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

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

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

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

Буслов А.В., Байгалок А.А., Овсянников Е.Е., Смирнов А.В. Воспроизводство, ресурсы и промысел минтая в заливе Петра Великого в современный период // Тр. ВНИРО. — 2022. — Т. 189. — С. 145–161. DOI: 10.36038/2307-3497-2022-189-145-161.

Вдовин А.Н. Половое созревание и соотношение полов у тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) в водах Приморья (Японское море) // Вопр. ихтиол. — 2019. — Т. 59, № 6. — С. 737–740. DOI: 10.1134/S0042875219060183.

Вершинин В.Г. Биология и промысел трески северо-западной части Тихого океана : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1984. — 21 с.

Винников А.В. Тихоокеанская треска западной Камчатки: биология, динамика численности, промысел : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 2008. — 23 с.

Золотов А.О. Использование траловых съемок для оценки численности камбал Карагинского и Олюторского заливов: методика и результаты // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2009. — Вып. 13. — С. 51–58.

Золотов А.О. Оценка запасов тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Tilesius, 1810) восточного побережья Камчатки // Вопр. рыб.-ва. — 2010. — Т. 10, № 1(41). — С. 112–124.

Золотов А.О. Распределение и сезонные миграции камбал Карагинского и Олюторского заливов // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2011. — Вып. 21. — С. 73–100.

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

Золотов А.О., Антонов Н.П., Мазникова О.А. Ресурсы трески Курильских островов: запасы и современный промысел // Рыб. хоз.-во. — 2020. — № 4. — С. 44–51. DOI: 10.37663/0131-6184-2020-4-44-51.

Золотов А.О., Глубоков А.И., Варкентин А.И. Разработка подходов к регулированию промысла камбал Западно-Берингоморской зоны // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2023. — Вып. 68. — С. 70–89. DOI: 10.15853/2072-8212.2023.68.70-89.

Золотов А.О., Дубинина А.Ю. Многолетняя динамика запасов и современный промысел камбал Южных Курильских островов // Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление : сб. мат.-лов Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 85-летию Камчат. науч.-исслед. ин-та рыб. хоз.-ва и океаногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2017. — С. 62–73.

Золотов А.О., Дубинина А.Ю., Мельник Д.Я. Распределение и сезонные миграции северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* Orr et Matarese (2000) на тихоокеанском шельфе Камчатки и Северных Курил // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2012. — Вып. 26. — С. 53–68.

Золотов А.О., Мазникова О.А., Дубинина А.Ю. Многолетняя динамика запасов черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* в Беринговом море и тихоокеанских водах Камчатки и Курильских островов // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 195. — С. 28–47. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-195-28-47.

Золотов А.О., Смирнов А.В., Баранчук-Червоный Л.Н., Дубинина А.Ю. Многолетняя динамика и современное состояние запасов желтоперой камбалы *Limanda aspera* в водах о. Сахалин // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 178. — С. 25–57. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-178-25-57.

Калчугин П.В., Зуенко Ю.И., Нуждин В.А. Об особенностях распределения молоди трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) в заливе Петра Великого // Вопр. ихтиол. — 2004. — Т. 44, вып. 6. — С. 805–810.

Ким Сен Ток. Особенности биологии и численность тихоокеанской трески в водах западного побережья Сахалина и южных Курильских островов // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 212–235.

Куличенко Н.И. Треска западного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 277–293.

Моисеев П.А. Треска и камбалы дальневосточных морей : Изв. ТИНРО. — 1953. — Т. 40. — 288 с.

Полтвев Ю.Н. Особенности биологии трески *Gadus macrocephalus* тихоокеанских вод северных Курильских островов и южной части Камчатки : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2003. — 22 с.

Савин А.Б. Запасы и промысел трески (*Gadus macrocephalus*, Gadidae) северо-западной части Берингова моря в 1965–2022 гг. // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 3. — С. 465–489. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-465-489.

Савин А.Б. Нерестилища тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в северо-западной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 187. — С. 48–71. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-187-48-71.

Савин А.Б., Калчугин П.В. Сезонное распределение и миграции тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) в северо-западной части Японского моря и прилегающих акваториях // Вопр. ихтиол. — 2011. — Т. 51, вып. 3. — С. 326–340.

Смирнова М.А., Орлова С.Ю., Калчугин П.В. и др. Особенности популяционной структуры тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* южной части ареала на основе микросателлитного анализа // Генетика. — 2018. — Т. 54, № 6. — С. 661–670. DOI: 10.7868/S0016675818060073.

Терентьев Д.А., Винников А.В., Золотов А.О., Сергеева Н.П. Промысел и многолетняя динамика запасов тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в прикамчатских водах // Исслед. водн. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2010. — Вып. 16. — С. 107–116.

Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по ихтиологии). — М.: АН СССР, 1959. — 164 с.

Элькина Б.Н. Материалы по биологии трески из восточной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 1963. — Т. 49. — С. 95–114.

References

Atlas kolichestvennogo raspredeleniya nektona v severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya (Atlas of Nekton Species Quantitative Distribution in the North-Western Part of the Japan Sea), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Moscow: Natsionalnye Rybnye Resursy, 2004.

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

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

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

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

Buslov, A.V., Baytalyuk, A.A., Ovsyannikov, E.E., and Smirnov, A.V., Reproduction, stock status and fishery for walleye pollock in Peter the Great Bay in the modern period, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 189, pp. 145–161. doi 10.36038/2307-3497-2022-189-145-161

Vdovin, A.N., Sexual maturation and sex ratio in pacific cod *Gadus macrocephalus* (Gadidae) in waters of Primorye (Sea of Japan), *Vopr. Ikhtiol.*, 2019, vol. 59, no. 6, pp. 962–965. doi 10.1134/S0042875219060183

Vershinin, V.G., Biology and fishery of cod in the northwestern part of the Pacific Ocean, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.)*, Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1984.

Vinnikov, A.V., Pacific cod of western Kamchatka: biology, population dynamics, fishing, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2008.

Zolotov, A.O., Using the bottom trawl surveys for estimation of flatfish numbering the Karaginski and Olutorski Gulfs: methodical approach and the results, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2009, vol. 13, pp. 51–58.

Zolotov, A.O., Estimation of stocks of Pacific cod *Gadus macrocephalus* (Tilesius, 1810) from the East coast of Kamchatka, *Vopr. Rybolov.*, 2010, vol. 10, no. 1(41), pp. 112–124.

Zolotov, A.O., Distribution and seasonal migrations of flounders in Karaginsky and Olutorsky gulfs, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2011, no. 21, pp. 73–100.

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

Zolotov, A.O., Antonov, N.P., and Maznikova, O.A., Pacific cod of the Kuril Islands: stock and contemporary fishing, *Rybn. Khoz.*, 2020, no. 4, pp. 44–51. doi 10.37663/0131-6184-2020-4-44-51

Zolotov, A.O., Glubokov, A.I., and Varkentin, A.I., Development of approaches to regulation of flatfish fishery in the West Bering Sea zone, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2023, vol. 68, pp. 70–89. doi 10.15853/2072-8212.2023.68.70-89

Zolotov, A.O. and Dubinina, A.Yu., Long-term stock dynamics and current fishery of flatfishes of the southern Kurile Islands, in *Sb. mater. Vseross. nauchn. konf. mezhdunar. uchastiem, posvyashch. 85-letiyu Kamchatskogo nauchno-issled. inst. rybn. khoz. okeanogr. "Vodnye biologicheskie resursy Rossii: sostoyanie, monitoring, upravlenie"* (Proc. All-Russ. Sci. Conf. Int. Participation, Commem. 85th Anniv. Kamchatka Res. Inst. Fish. Oceanogr. "Aquatic Biological Resources of Russia: State, Monitoring, and Management"), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2017, pp. 62–73.

Zolotov, A.O., Dubinina, A.Y., and Melnik, D.Ya., Distribution and seasonal migrations of the rock sole *Lepidopsetta polyxystra* Orr et Matareze (2000) on the Pacific shelf of Kamchatka and Northern Kuril, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2012, vol. 26, pp. 53–68.

Zolotov, A.O., Maznikova, O.A., and Dubinina, A.Yu., Long-term dynamics of stocks of greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* in the Bering Sea and Pacific waters at Kamchatka and Kuril Islands, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 195, pp. 28–47. doi 10.26428/1606-9919-2018-195-28-47

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

Kalchugin, P.V., Zuyenko, Yu.I., and Nuzhdin, V.A., Characteristics of the distribution of the cod *Gadus macrocephalus* (Gadidae) in the Peter the Great Bay, *Vopr. Ikhtiolog.*, 2004, vol. 44, no. 6, pp. 805–810.

Kim Sen Tok, Peculiarities of biology and abundance of pacific cod (*Gadus macrocephalus*) off the western Sakhalin and south Kuril Islands, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1998, vol. 124, pp. 212–235.

Kulichenko, N.I., Cod of the western coast of Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1954, vol. 41, pp. 277–293.

Moiseev, P.A., Cod and flounders of the Far Eastern seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1953, vol. 40.

Poltev, Yu.N., Peculiarities of biology of cod *Gadus macrocephalus* in the Pacific waters of the northern Kuril Islands and southern Kamchatka, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2003.

Savin, A.B., Stocks and fishery of cod (*Gadus macrocephalus*, Gadidae) in the northwestern Bering Sea in 1965–2022, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 3, pp. 465–489. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-465-489

Savin, A.B., Spawning grounds of pacific cod *Gadus macrocephalus* in the North-West Pacific, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 187, pp. 48–71. doi 10.26428/1606-9919-2016-187-48-71

Savin, A.B. and Kalchugin, P.V., Seasonal distribution and migrations of pacific cod *Gadus macrocephalus* (Gadidae) in the northwestern part of the Sea of Japan and adjacent water areas, *Vopr. Ikhtiolog.*, 2011, vol. 51, no. 4, pp. 291–305.

Smirnova, M.A., Orlova, S.Y., Kalchugin, P.V., Bojko, M.I., Park, J.H., and Orlov, A.M., Population structure of pacific cod *Gadus macrocephalus* in the southern part of the range based on the microsatellite analyses, *Russ. J. Genet.*, 2018, vol. 54, no. 6, pp. 670–679. doi 10.1134/S1022795418060108

Terentiev, D.A., Vinnikov, A.V., Zolotov, A.O., and Sergeeva, N.P., Fishery and longterm dynamic stock of pacific cod *Gadus macrocephalus* in waters of Kamchatka, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2010, vol. 16, pp. 107–116.

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

Elkina, B.N., Materials on the biology of cod from the eastern part of the Tartary Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1963, vol. 49, pp. 95–114.

Поступила в редакцию 2.02.2024 г.

После доработки 13.02.2024 г.

Принята к публикации 1.03.2024 г.

The article was submitted 2.02.2024; approved after reviewing 13.02.2024; accepted for publication 1.03.2024

Научная статья

УДК 599.745.3(282.256.341)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-112-133

EDN: AVYNQW



ЗАПАДНОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ ОЗ. БАЙКАЛ КАК МЕСТО ОБИТАНИЯ БАЙКАЛЬСКОЙ НЕРПЫ *PUSA SIBIRICA* В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

Е.А. Петров, А.Б. Купчинский*

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

Аннотация. Оценена интенсивность использования известных лежбищ байкальской нерпы *Pusa sibirica* на западном побережье оз. Байкал (включая о. Ольхон и острова прол. Малое море) в условиях современной антропогенной нагрузки, а также отмечены локации, которые по своим геоморфологическим и литологическим параметрам могут использоваться нерпой для образования лежбищ (залежек). Кроме обзора имеющихся литературных сведений, использованы данные, полученные при обследовании указанных берегов как визуально (бинокль, с судна), так и с применением малых БПЛА. Особое внимание уделено локациям исторически известных береговых лежбищ. Показано, что локаций, потенциально пригодных для формирования залежек, достаточно много. Однако фактор беспокойства оказывает существенное влияние на поведение зверей при использовании указанного побережья: большинство известных лежбищ если и посещаются немногочисленными нерпами, то только в период от исчезновения плавающих льдов до начала туристического «высокого сезона» и спорадически. Эти лежбища отнесены к категории «отмирающих». При возникновении острой потребности (такие условия сложились в начале лета в 2020 г.) звери выходят на берег, используя другие локации, в частности на о. Ольхон, но они вряд ли создают новые (не существовавшие ранее) лежбища. Возможно, угроза потери берега как места летнего обитания значительной части популяции недооценена.

Ключевые слова: Байкал, байкальская нерпа, береговые лежбища, залежки, оценка использования лежбищ, малые БПЛА

Для цитирования: Петров Е.А., Купчинский А.Б. Западное побережье оз. Байкал как место обитания байкальской нерпы *Pusa sibirica* в летний период // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 112–133. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-112-133. EDN: AVYNQW.

Original article

West coast of Lake Baikal as a habitat for baikal seal *Pusa sibirica* in summer season

Evgeny A. Petrov*, Alexander B. Kupchinsky**

*, ** Baikal Museum of the 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

** Ph.D., director, albor67@mail.ru, ORCID 0000-0001-8884-8636

* Петров Евгений Аполлонович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, evgen-p@yandex.ru, ORCID 0000-0001-8976-8291; Купчинский Александр Борисович, кандидат биологических наук, директор, albor67@mail.ru, ORCID 0000-0001-8884-8636.

© Петров Е.А., Купчинский А.Б., 2024

Abstract. Using of the known rookeries on the western coast of Lake Baikal (including Olkhon Island and the isles in the Small Sea Strait) by baikal seal *Pusa sibirica* is assessed for modern conditions of anthropogenic pressure. All locations with geomorphological and lithological patterns suitable for rookeries are examined. For these purposes, the data from scientific literature were reviewed and the shores were researched visually with binoculars (from research boats) and from small UAVs, with particular attention to the historically known rookeries. Many new locations potentially suitable for haulouts and rookeries were found. However, the disturbance factor is significant for using these locations by seals — the most of known rookeries are visited sporadically by few seals in the short time between the floating ice disappearance and the beginning of the tourist high season. These rookeries were considered as «endangered» ones. When there is an urgent need (as in early summer 2020), seals come ashore in many locations, particularly on Olkhon Island, but don't form new (not existed previously) rookeries. The threat of loss of the coast as a summer habitat for a significant part of the baikal seal population is possibly underestimated.

Keywords: Lake Baikal, baikal seal, rookery, haulout, feeling of rookery, aerial survey

For citation: Petrov E.A., Kupchinsky A.B. West coast of Lake Baikal as a habitat for baikal seal *Pusa sibirica* in summer season, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 112–133. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-112-133. EDN: AVYNQW.

Введение

Байкальская нерпа *Pusa sibirica* Gm. — льдолюбивая форма, и ее благополучие как вида определяется ледовым режимом водоема [Пастухов, 1993]. Однако нерпа не порвала связи с сушей и использует берег в теплое время года, образуя на нем более или менее многочисленные залежки, возникающие в определенных географических точках, называемых береговыми лежбищами. Таким образом, у нерп есть физиологическая потребность проводить какое-то время вне воды. Вплоть до 1930-х гг. исследователи считали, что распределение нерпы в летнее время* зависит от локаций береговых лежбищ, поскольку они необходимы животным для спаривания [по: Пастухов, 1993]. Последнее оказалось неверным: летние береговые лежбища рассматривали как продолжение весенних ледовых лежбищ [Иванов, 1938]. Позже летние лежбища, на наш взгляд, безосновательно связывали с нагулом и полагали, что в формировании лежбищ роль линьки сведена к минимуму [Пастухов, 1993]. Однако потепление климата привело к негативным для нерп изменениям ледового режима на оз. Байкал. В связи с этим значение летних береговых лежбищ возросло [Petrov et al., 2021], а их основной функцией вновь стали считать необходимость завершения весенней линьки [Петров, Купчинский, 2023а].

Недавно проведены исследования северо-восточного побережья озера и островов архипелага Ушканьи острова с целью оценки интенсивности использования исторически известных и существующих лежбищ и определения локаций потенциальных лежбищ [Иванов и др., 2022; Петров и др., 2023а, б]. Однако по малочисленным литературным источникам известно, что лежбища имелись и в других местах, в частности на западном побережье Байкала, хотя сведения эти очень скудны и относятся к достаточно далекому прошлому. Какова картина в настоящее время, неизвестно. С учетом нынешней антропогенной нагрузки на берега озера, принимая во внимание, что байкальская нерпа при выборе мест залегания проявляет себя как вид-стенобионт, целью нашего исследования были оценка использования нерпами исторически известных лежбищ и попытка определить локации, которые по геоморфологическим и литологическим параметрам пригодны для использования нерпами в качестве потенциальных лежбищ.

* Т.М. Иванов [1938] летним временем считал период с июня по август, В.Д. Пастухов [1993] — с конца июня по сентябрь.

Материалы и методы

Путем обследования береговой линии на маршруте следования экспедиционного судна была оценена интенсивность использования материковых и островных береговых лежбищ, известных на западном побережье оз. Байкал, включая берега и острова прол. Малое море и о. Ольхон. Материалы для данного сообщения собирались в течение 2020–2023 гг. Полевые наблюдения проводили в экспедиционных рейсах на НИС «Профессор А.А. Тресков». Работы осуществлены в основном в летнее время: в 2020 г. — с 28 по 31 июля, в 2021 г. — с 26 августа по 5 сентября и в 2023 г. — с 25 мая по 6 июня. Маршруты рейсов охватили практически все западное побережье. В южной части озера обследован западный берег от пос. Култук до мыса Толстого и далее от пос. Листвянка до северной оконечности о. Ольхон (мыс Хобой) и островов прол. Малое море. В северной части западное побережье обследовано начиная от мыса Арал (Малое море) до р. Тья (г. Северобайкальск).

В 2022 и 2023 гг. применяли беспилотные летательные аппараты (БПЛА), что исключает вмешательство наблюдателей в процессы, происходящие на лежбищах*, и позволяет оперативно получать информацию с больших площадей обследования. По маршруту следования береговую линию изучали визуально (12-кратный бинокль) и с БПЛА. Судно шло в непосредственной близости от берега, определяемой условиями навигации (главным образом на удалении не далее 200–300 м). По ходу судна места и события, вызывающие интерес, документировали и фотографировали; также вели наблюдение за акваторией, охватывая примерно 1,5–2,0 км побережья. Для съемок использовали квадрокоптеры фирмы «DJI» Mavic 2 Zoom (взлетная масса 905 г) и Air 2 S (взлетная масса 595 г). Снимали в основном видео, характеристики получаемых видео: 4К, 25 кадров/с. В отсутствие залежек нерп съемку проводили с высоты от 30 до 60 м (редко выше) в дневные часы в хорошую погоду при скорости ветра не более 10–12 м/с. Всего обследовано, включая острова Малого моря, 595 км береговой линии (с разной степенью детализации), проанализировано 95,2 Гб видеозаписей продолжительностью 122 мин и 5,1 Гб фотоматериалов (1068 кадров). При описании берегов использовали общую гранулометрическую классификацию структур осадочных пород и классификацию обломков по их размеру [Справочник... , 1983]. В частности, гальку и гравий мы не дифференцировали, валуны имеют в поперечнике размеры 1–100 см, малая глыба — 1,0–2,5 м, средняя — 2,5–5,0 и крупная глыба — 5,0–10,0 м. В тексте приводятся координаты локаций, которые имеют отношение к теме работы (даны в десятичном формате).

Поскольку сезонные колебания уровня воды в Байкале существенно влияют на доступную площадь субстрата для нерп, а амплитуда колебаний в условиях зарегулированного стока превышает 1 м, мы учитывали этот фактор как дополнительную информацию. Например, уровень воды во время двух съемок в 2022 г. различался в среднем на 50 см: 20 мая он составлял 456,36, а 20 августа — 456,82 м над у.м. Данные об уровне воды заимствованы с сайта www.rushydro.ru.

При обработке полученных материалов выявляли локации, которые по литологическим условиям могут быть использованы байкальской нерпой для формирования береговых лежбищ. Байкальская нерпа предпочитает формировать свои залежки не на коренном берегу, а на камнях, пригодных для лежания хотя бы 1–2 особей, выбирая камни большего размера [Петров и др., 2021]. Камни обычно лежат либо в урезе, либо в прибрежной литорали, и тогда доступность некоторых из них определяется уровнем воды. По такому же принципу формируются и лежбища. Для решения поставленных задач мы условно выделили три «типа» берегов (три биотопа) — «нерпичьи», условно «нерпичьи» и берега, на которые звери практически никогда не выходят (или не на-

* Willoughby J. Seal count conducted by drone on the Farne Islands, Press. 2019. <https://www.suasnews.com/2019/01/seal-count-conducted-by-drone-on-the-farne-islands/>.

блюдались). К последним отнесены песчаные, галечные или гравийные пляжи (или их сочетание, на видео они не всегда различимы), мелкокаменистые пляжи (рис. 1, А), а также конусы выноса на северо-западном побережье.

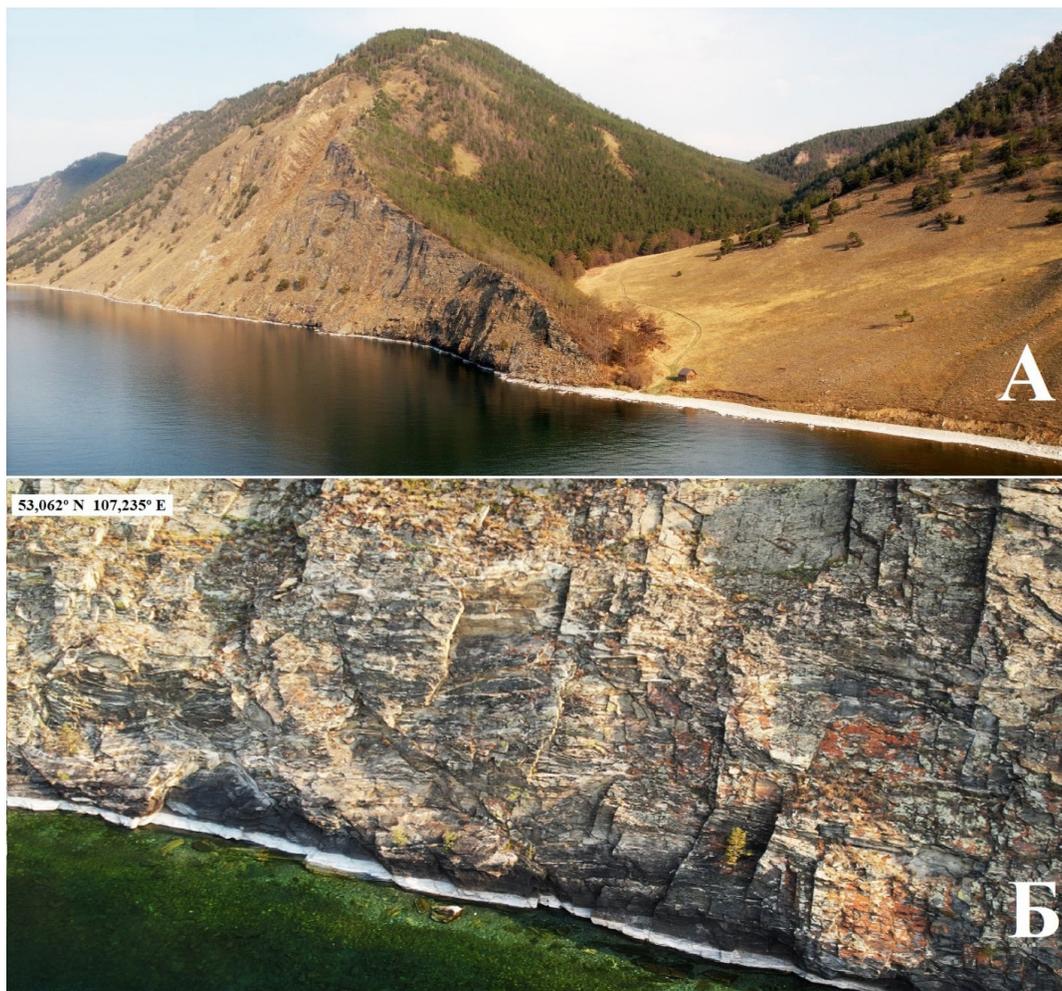


Рис. 1. Два типа не «нерпичьего» берега: А — характерный вид береговой линии в южной части о. Ольхон, *справа* — мелкокаменистый пляж, в воде видны отдельные камни, *слева* — крутой склон горы (падь Идибэ); Б — фрагмент скалистого берега без пляжа («нависающий» тип) (стоп-кадры видеосъемок БПЛА май 2022 г.)

Fig. 1. Two types of shores unsuitable for seals (still frames of UAV video, May 2022): А — pebble beach and steep slope near Idibe Pad (southern Olkhon); Б — rocky coast without beach

Но и на таких берегах могут лежать отдельные валуны и глыбы как в урезе, так и на удалении от кромки воды. К не «нерпичьим» также отнесены скалистые берега «нависающего» типа, когда высокие, вертикально спадающие утесы уходят в воду и часто не имеют никаких пляжей (рис. 1, Б), а также скальные берега (утесы) «с коренной бровкой» в виде очень узкого пляжа*.

К «нерпичьим» отнесены берега, на которых преобладают крупнокаменистые участки, включающие многочисленные глыбы разного размера (рис. 2, А). Глыбы могут лежать в урезе и прибрежной литорали и быть полузатопленными, более или менее выступая над водой (рис. 2, Б).

* Термины заимствованы из книги «Люция и физико-географический очерк озера Байкал» (СПб.: Товарищество Р. Голике и А. Вильборг, 1908. 443 с.).

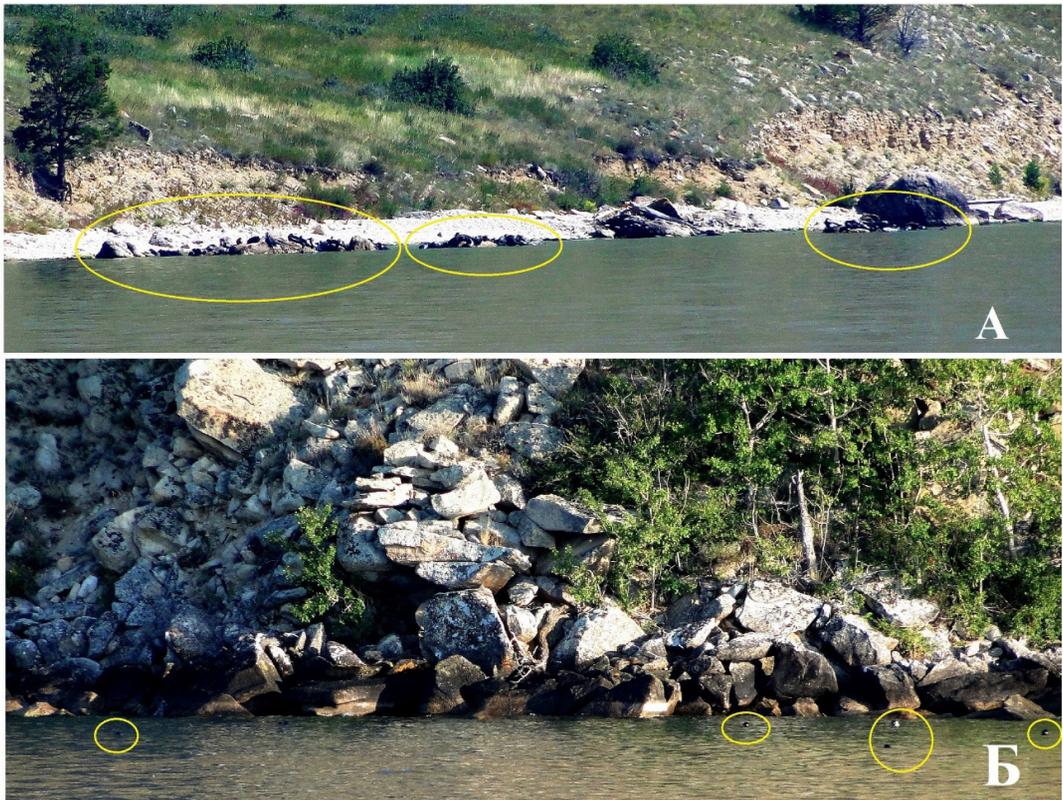


Рис. 2. Два вида «нерпичьего» берега: А — крупнокаменистый участок с глыбами разного размера; Б — хаос, образованный глыбами, лежащими в урезе воды (июль 2020 г., фото Е.А. Петрова)

Fig. 2. Two types of shores suitable for seals (photo by E.A. Petrov, July 2020): А — rocky coast with boulders of different sizes; Б — stone chaos with blocks at the water edge

К условно «нерпичьему» типу отнесены берега, на которых есть условия для образования береговых лежбищ, т.е. на них теоретически нерпы могут выходить для образования залежек, но на практике такое пока не наблюдалось. Это каменистые берега или даже пляжи в губах, на которых основным субстратом для залежек являются камни глыбового типа, лежащие в прибрежной литорали. Они могут дать пристанище небольшому количеству нерп (отдельным залежкам), но вряд ли могут выступать в качестве полноценных лежбищ, т.е. их отличие от не «нерпичьих» берегов только в количестве глыбового материала (т.е. оценка достаточно субъективная). Многие участки могут использоваться нерпой только при отсутствии прибойной волны, или если они достаточно хорошо защищены от волнового воздействия.

Под береговой зоной мы имеем в виду береговую аккумулятивную террасу (или в случае абразивного берега — клиф), пляж, линию уреза, подводный вал или бенч (все вместе — берег) и подводный склон [Береговые процессы..., 2018]. Для уточнения, подводный склон в лимнологии соответствует прибрежной водной толще, литоральной зоне (в океанологии литораль — это участок суши, периодически заливаемый приливно-отливной волной).

Для оценки уровня антропогенной нагрузки на западное побережье оз. Байкал и ее возможного влияния на летнее распределение нерп на пути следования судна мы отмечали все факты присутствия людей и водного транспорта.

Основные геоморфологические единицы исследуемой территории — горные сооружения. От юго-западной оконечности озера до долины р. Бугульдейка тянется возвышенность — Олхинско-Голоустинское плато, которое со стороны Байкала круто

обрывается тектогенными уступами в озеро. В долине р. Бугульдейка начинается Приморский хребет, протянувшийся до верховьев р. Чан-чур (за прол. Малое море), его юго-восточные склоны, обращенные к Байкалу, обрезаны обрывами (разломная зона) и интенсивно расчленены долинами притоков озера. Далее у истоков р. Лены начинается Байкальский хребет, тянущийся до северной оконечности озера [Мац, Ефимова, 2010]. В силу особенностей геоморфологии байкальской впадины, во-первых, почти все мысы на северо-западном берегу не каменистые (как на юго-западном берегу), а являются конусами выноса рек, стекающих в Байкал. Во-вторых, западный борт байкальского рифта отличается от восточного слабым развитием шельфа (прибрежной отмели) и, соответственно, быстрым нарастанием глубин, чему способствуют высокие, крутые горные образования, идущие вдоль берега и часто подходящие непосредственно к береговой линии озера. В результате этого обломочный материал, служащий субстратом для залежек нерп, попадает в озеро в виде горного аллювия с окружающих хребтов или поступает в него путем обрушения со скалистых берегов. Крупнообломочные образования (валуны и глыбы) на берегах Байкала залегают в основном среди песков или на песчано-валунных пляжах отдельными «пятнами», а также в прибрежье на небольших глубинах [Лут, 1964; Голдырев, Выхристюк, 1968]. Поэтому при оценке потенциальных биотопов залегания нерп такие участки часто невозможно выделить в самостоятельную зону.

Результаты и их обсуждение

Юго-западный берег от мыса Толстого до пос. Култук на всем протяжении участка (≈ 57 км) относится к типу прямого берега с некоторой извилистостью в виде углублений в берег небольших губ [Уфимцев и др., 2009]. Озеро обрамлено возвышенностями, представляющими классический Обручевский сброс: прибрежные утесы почти отвесно спускаются к водной поверхности, не оставляя места для пляжей [Кузьмин и др., 2004]. При обследовании береговой линии (в июле) мы не отметили ни одной береговой залежки и не наблюдали нерп на воде. Однако протяженность берегов, представленных каменным хаосом или крупными валунами и глыбами, в том числе лежащими в прибрежной зоне, не менее 9000 м (считали только относительно удаленные от людей локации). Несомненно, что мест, которые могли служить в прошлом субстратом для залежек и/или лежбищ байкальской нерпы, достаточно много.

К примеру, на северо-восточной стороне мыса Толстого ($51,79^{\circ}\text{N } 104,61^{\circ}\text{E}$) в береговой зоне огромные глыбы (обломки скал) лежат на протяжении ≈ 1100 м, с северо-западной стороны также имеется полоса крупных валунов и накатника; к западу от остановочной платформы 94-й км 1500-метровый участок можно отнести к условно «нерпичьему» берегу. По нашей оценке, наиболее подходящими для нерп являются скалистые мысы Ангасольский, Шаражалгай, Бакланий, Половинный ($51,79^{\circ}\text{N } 104,36^{\circ}\text{E}$), выдающийся в озеро на 1 км, Ивановский и др.*

Насколько интенсивно нерпы использовали юго-западное побережье Байкала в прошлом, мы практически не знаем. Из источников известно, что изучавший нерп Б. Дыбовский, несколько лет проживший в с. Култук, ни разу не видел зверей на берегу [Кузнецов, 1891] и что здесь якобы существовала только одна локация (мыс Колокольный), куда наряду с лежбищами на Ушканьих островах к концу июня нерпа собиралась со всего Байкала; в июле она лежала на берегу и камнях, а небольшие стада встречались там в августе и даже в сентябре** [Витковский, 1890]. Упоминается, что летом тюлени посещали юго-западный берег от пос. Култук до истока р. Ангары [Коротнев, 1901], что, судя по характеру берегов, похоже на правду. Позже указывали мыс Столбы ($51,76^{\circ}\text{N } 104,07^{\circ}\text{E}$) как место дислокации береговых лежбищ [Иванов, 1938].

* Лочия и физико-географический очерк озера Байкал (1908).

** На современных картах такой мыс, якобы расположенный на половине расстояния от Листвянки до Култука, не обозначен, а одноименный мыс Колокольный в бухте Песчаной находится намного севернее.

Западный берег от пос. Листвянка до о. Ольхон протяженностью 189 км обследован в мае-июне, июле и в августе-сентябре 2000–2023 гг. Побережье до о. Ольхон представлено абразионными берегами, и только небольшие участки в районе рек Голоустная и Бугульдейка, а также мысов Малый и Большой Кадильный, Нижние, Средние и Верхние Хомуты имеют берега аккумулятивного типа [Лут, 1964]. На таких берегах имеются локации, которые можно отнести к «нерпичьим», например участок с каменистым хаосом южнее мыса Соболев, но их немного.

На протяжении всего маршрута в июле мы один раз наблюдали плавающих нерп в 30–40 м от берега севернее мыса Большой Кадильный и зафиксировали две залежки нерп \approx в 600 м одна от другой в 6–7 км южнее бухты Песчаной (рис. 3). Эти залежки нельзя считать лежбищами: на камнях, выступающих из воды вблизи берега, лежали по 2–3 особи. Подчеркнем, что в 2020 г. необычно рано пропали плавающие льды, на что звери отреагировали массовыми выходами на берег, в том числе в необычных местах [Петров, Купчинский, 2023б]. В 2021 и 2023 гг. лед продержался дольше, и в конце мая, начале июня и в конце августа на маршруте не обнаружено ни одной локации нерп, лишь несколько особей замечены на плаву в 1,0–1,5 км от берега.

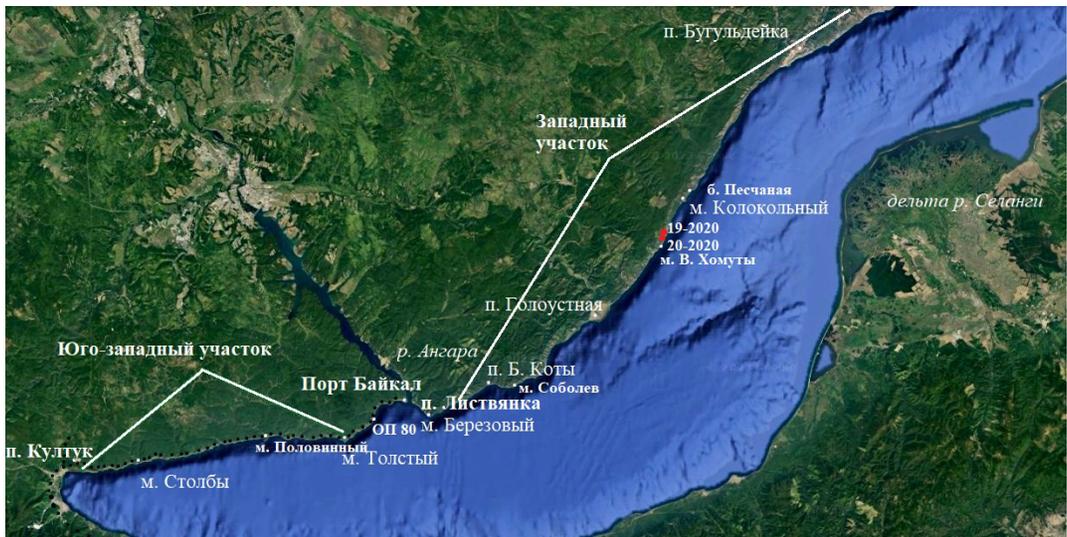


Рис. 3. Южная часть оз. Байкал, юго-западный участок и часть западного участка обследованного берега. Черными точками вдоль побережья обозначена Кругобайкальская железная дорога (КБЖД); красными — локация двух залежек (№ 20 — 52,20°N 105,66°E и № 19 — 52,21°N 105,66°E), обнаруженных в июле 2020 г. (картографическая основа Google Earth Pro)

Fig. 3. Scheme of the southern part of Lake Baikal: black dots — Circum-Baikal Railway; red dots — locations of two haulouts (No. 20 at 52.20°N 105.66°E and No. 19 at 52.21°N 105.66°E) discovered in July 2020. Cartographic basis of Google Earth Pro

В районе мыса Колокольного (52,26°N 105,70°E) и бухты Песчаной (рис. 3) некогда существовали береговые лежбища байкальской нерпы [Сватош, 1925; Иванов, 1938], но с возникновением в бухте в 1970-е гг. крупной туристической базы нерпы перестали их посещать, хотя единичных зверей в 1960–1970-е гг. на камнях замечали [Пастухов, 1993]. Мы полагаем, что эти лежбища следует считать «отмирающими»*, что не исключает возможности наблюдения одиночных зверей на прибрежных камнях.

Восточный (морской) берег о. Ольхон представлен преимущественно абразионным берегом, который в виде относительно высоких горных структур подходит непосредственно к береговой линии, на отдельных участках — в виде отвесных скальных

* Т.М. Иванов [1938] к «промежуточным» относил лежбища, которые нерпы изредка посещали, но залежек не образовывали, а к «отмирающим» — лежбища, к которым звери почти не подходят.

утесов [Лут, 1964]. По результатам видеосъемок с БПЛА и визуальных наблюдений на южном 32-километровом участке острова (от мыса Крест, 52,99°N 106,92°E, до мыса Ухан, 53,08°N 107,41°E) к «нерпичьему» и условно «нерпичьему» типам берегов отнесены 44 % береговой линии. На среднем 30-километровом участке от мыса Ухан до мыса Ижимей (53,23°N 107,73°E) к таким берегам отнесены 54 % береговой линии, а на северном 23-километровом участке (до мыса Хобой, 53,41°N 107,79°E) — только 9 %.

Обследовав 29 и 30 июля 2020 г. восточный («морской») берег острова, мы обнаружили 18 локаций залегания нерп (рис. 4, табл. 1)*. Распределение залежек (лежбищ) по берегу острова соответствовало указанным типам берегов: 8 локаций обнаружены на южном участке острова и 10 — на среднем, в то время как на северном участке нерпы не замечены.



Рис. 4. Локации скопления байкальской нерпы (красные точки) на восточном берегу о. Ольхон 29 и 30 июля 2020 г. Номера как в табл. 1

Fig. 4. Locations of concentrations of Baikal seals (red dots) on the eastern coast of Olkhon Island on July 29 and 30, 2020. The numbers correspond to the table 1

Большинство залежек были приурочены к небольшим мысам, выступающим в море, а звери в основном залегали на прибойных камнях (см. рис. 2) или на крупных отдельных глыбах (рис. 5). Почти каждый раз нерпы, лежащие на них (в отличие от лежащих на пляжах), первыми замечали судно и первыми начинали сходиться в воду.

Звери, лежащие на берегу в локации № 6, вели себя очень спокойно (вероятно, их никто до нас не беспокоил), и многие оставались на своих местах, пока не оказывались на траверзе левого борта судна. Как правило, сошедшие с субстрата нерпы довольно долго оставались на плаву около лежбища. Численность отдельных залежек варьировала от десятка до сотен особей, а численность нерп на берегу и сошедших в воду при приближении судна визуально оценена \approx в 1100 особей. Похоже, что в июне, т.е. после исчезновения льдов в средней части Байкала, береговые залежки на острове были многочисленнее, а звери были менее насторожены. Севернее мыса Ижимей «нерпичьих» берегов почти нет, соответственно, и залежек зверей обнаружено не было (к тому же там увеличивается присутствие людей, особенно ближе к пос. Узур).

В мае 2021 г. нерпы у берегов острова не обнаружены, но их наблюдали на остатках плавающего льда в 3 км от мыса Хобой: звери продолжали линять на льдах. В 2022 г.

* Во время обследования южной части острова между катером и берегом прошла резиновая лодка под мотором (с севера на юг), которая могла повлиять на количество нерп, отмеченных нами через 1,0–1,5 ч в локациях № 3–5.

нерп на острове также не наблюдали (28 августа и 3 сентября), и только 3 нерпы плавали у берега в районе локации № 18. В мае-июне 2023 г. никаких лежбищ мы также не обнаружили, как и плавающих у берега нерп.

Таблица 1

Координаты и привязка к местности локаций, на которых обнаружены залежки байкальской нерпы на о. Ольхон в июле 2020 г.

Table 1

Coordinates and georeferencing of locations where Baikal seal haulouts were discovered on Olkhon Island in July 2020

№ локации (с юга на север)	N	E	Привязка к местности
14	53,04°	107,08°	6,5 км от мыса Уншуй (севернее пади Халзын)
13	53,03°	107,04°	≈ 3 км от № 14, севернее бухты Хара-Амын
1	53,04°	107,09°	≈ 700 м от № 13
16	53,04°	107,09°	≈ 100 м от № 1
2	53,04°	107,10°	≈ 700 м от № 16
15	53,05°	107,14°	≈ 2,5 км от № 2
17	53,05°	107,20°	≈ 4 км от № 15, ≈ 3 км южнее пади Идибэ
18	53,07°	107,33°	≈ 5,3 км южнее мыса Ухан, за падьо Ташкиней
3	53,09°	107,42°	≈ 1,6 км севернее мыса Ухан
4	53,11°	107,45°	≈ 4,6 км севернее мыса Ухан
5	53,11°	107,45°	≈ 350 м от № 4
6	53,15°	107,51°	≈ 6 км от № 5
7	53,16°	107,53°	≈ 1,6 км от № 6
8	53,17°	107,55°	≈ 1,8 км от № 7, Будыская губа
9	53,20°	107,59°	≈ 4,3 км от № 8
10	53,20°	107,61°	≈ 1,7 км от № 9, ≈ 9 км южнее мыса Ижимей
11	53,22°	107,68°	≈ 5,3 км от № 10, ≈ 3,5 км южнее мыса Ижимей
12	53,23°	107,71°	≈ 2 км от № 11, ≈ 1,6 км южнее мыса Ижимей



Рис. 5. Пример залежки байкальской нерпы на восточной стороне о. Ольхон в июле 2020 г. (фото авторов)

Fig. 5. Example of the baikal seal haulout on the eastern side of Olkhon Island in July 2020 (photo by the authors)

Нерп на ольхонских берегах наблюдал еще Г. Радде в 1855 г. [Мичи, 1868]. В конце XIX в. нерпы встречались на северной оконечности о. Ольхон, а также на п-ове Святой Нос и на Ушканьих островах [Коротнев, 1901]. В 1930-е гг. береговые лежбища на мысах Красный (мыс с таким названием неизвестен), Саган, Хобой, Шара-Хажагай были отнесены к промежуточной группе (между действующими и «отмирающими»)

— к ним ежегодно подходили нерпы, но не выходили на лежку [Иванов, 1938]. Позже нерп видели на трех последних мысах [Пастухов, 1993]. В настоящее время небольшие залежки нерп (максимум до двух десятков особей) время от времени наблюдают с западной стороны мыса Хобой, т.е. со стороны Малого моря, где имеются подходящие локации.

Мы полагаем, что обнаруженные в июле 2020 г. локации нерп на о. Ольхон не новые лежбища, а используемые нерпами прежде, о которых «вспомнили», когда возникла потребность в твердом субстрате в связи с ранним исчезновением льда [Петров, Купчинский, 2023б]. Эти лежбища следует расценивать как временные, а возникли они, очевидно, еще в июне (если не в мае)*. Таким образом, отмеченное обилие нерпы на восточном берегу о. Ольхон — довольно редкое явление.

В целом 38 % восточной береговой линии о. Ольхон отнесены к берегам, на которых или вдоль которых могут формироваться временные залежки и возникать лежбища, а фактор беспокойства, обусловленный главным образом местными рыбаками и немногочисленными туристами, относительно небольшой. Несомненно, о. Ольхон потенциально может служить относительно спокойным пристанищем для тысяч байкальских нерп, если в этом возникнет необходимость.

Острова прол. Малое море. Считается, что нерпа летом избегает хорошо прогреваемых участков [Пастухов, 1993], к каким, несомненно, относится, по меньшей мере мелководная южная часть прол. Малое море, где сосредоточена большая часть из 14 «маломорских» островов. По сообщениям гидов и капитанов судов, в июне-июле 2017 и 2018 гг. многочисленные залежки нерп видели в Малом море на нешироком и довольно пологом о. Замогой и на обрывистом скалистом о. Огой, а также на северной оконечности о. Ольхон. Эта информация послужила поводом для проведения обследования этих островов.

В конце июля 2020 г. в прол. Малое море визуально были обследованы 8 из 14 островов, и не было обнаружено ни одной нерпы не только на берегах, но и на плаву. Температура воды не была критически высокой: в открытых частях пролива — $\approx 15^\circ\text{C}$, в заливах и на мелководьях — $\approx 20^\circ\text{C}$, и отсутствие зверей в проливе, вероятно, было обусловлено другой причиной. В августе 2022 г. и в мае 2023 г. провели съемку островов с помощью БПЛА.

Остров Замогой ($53,18^\circ\text{N}$ $107,11^\circ\text{E}$). На самом северном, большом скалистом острове представлены все типы берегов — от пляжей до отвесных скальных обрывов. Протяженность береговой линии острова составляет ≈ 3100 м, из них 66 % (≈ 2050 м) отнесены к «нерпичьим» и условно «нерпичьим» берегам.

Остров Ольтрек (Борокчин) ($53,16^\circ\text{N}$ $106,99^\circ\text{E}$) имеет неправильную форму, вытянутую с северо-востока на юго-запад, его береговая линия протяженностью ≈ 2250 м сильно изрезана (рис. 6). На острове обычны колонии бакланов и чаек. К «нерпичьим» и условно «нерпичьим» берегам отнесены 39 % береговой линии (890 м), причем на этих берегах могут разместиться не одна сотня животных. Это единственный остров, на котором при его обследовании БПЛА 5 июня 2023 г. была зафиксирована залежка байкальских нерп (рис. 6, Б), а также одна нерпа на воде.

Рядом с о. Ольтрек находятся два маленьких островка — в 350 м к северо-востоку о. *Борга-Даган* ($53,16^\circ\text{N}$ $106,99^\circ\text{E}$) и в 1150 м к юго-западу о. *Шарга-Даган* ($53,15^\circ\text{N}$ $106,97^\circ\text{E}$). Оба островка являются скальными останцами; протяженность их береговых линий соответственно около 175 и 240 м. На первом острове все берега очень крутые, вертикально уходят под воду, пляжей нет. Имеются всего 2 локации, по литологическим характеристикам подходящие для залегания до трех-четырех десятков нерп, но на острове присутствуют многочисленные монгольские чайки и бакланы, которые могут

* Плавающие льды в южном и среднем Байкале полностью исчезли уже к 7 мая (<http://sputnik.irk.ru>).



Рис. 6. Остров Ольтрек (Борокчин): А — вид с западной стороны (фото Е.А. Петрова); Б — залежка из 14 особей на крупной глыбе у берега острова (стоп-кадр видео БПЛА 5.06.2023 г., увеличено)

Fig. 6. Oltrek Isle (Borokchin): А — view from the western side (photo by Е.А. Petrov); Б — haulout of 14 seals on a large block off the coast (magnified still frame of UAV video, June 5, 2023)

быть помехой для залежек нерп. На о. Борга-Даган (обследован визуально) на не менее чем 70 % береговой линии имеются глыбовые локации, подходящие для залегания нерп. Лежащий почти в 3 км от материкового западного берега о. *Ижилхей* (53,26°N 107,19°E) настолько скалистый, что нерпы в принципе не могут его использовать (только при высокой воде может возникнуть небольшая залежка на камне, лежащем отдельно в воде).

Остров Огой (53,13°N 107,00°E) — самый длинный и узкий остров в Малом море, его протяженность с северо-востока на юго-запад почти 3 км, а длина умеренно изрезанной береговой линии составляет 6650 м. На острове, несомненно, есть локации, подходящие для залегания байкальской нерпы, однако он является востребованным рекреационным объектом, что практически исключает возможность присутствия нерп на его берегах какое-то продолжительное время.

Остров Хубын (53,10°N 106,94°E) — небольшой, почти прямоугольной формы останец, длина береговой линии \approx 1200 м. Мелкокаменистый пляж с примесью небольшого количества глыбового материала (135 м) и отвесные скалы, лишённые пляжей (515 м), но также обрамленные глыбами, лежащими, однако, нечасто (т.е. в целом не «нерпичий» берег), составляют 56 % береговой линии. Несмотря на то что 46 % береговой линии пригодны для залегания нерп, сведений о посещении острова нерпами нет.

В северной части Малого моря находятся три острова-останца у западного берега о. Ольхон: *Харанцы* (53,23°N 107,41°E), *Модоте* (53,24°N 107,44°E) и *Едор* (53,24°N 107,44°E). Они очень маленькие, расположены недалеко от западного берега о. Ольхон. Визуальное обследование островов не выявило «нерпичьих» локаций. В юго-западной части Малого моря расположены еще четыре острова. *Остров Хунук* (53,09°N 107,86°E) при длине \approx 185 м имеет ширину 20 м и по сути является окончанием подводной косы, частично опоясывающей дельту р. Сарма. Скалистые о-ва *Большой* (53,08°N 106,87°E) и *Малый Тойнак* (53,07°N 106,83°E), служащие пристанищем тысячам птиц, а также

о. Тойнак (53,04°N 106,77°E) расположены в очень хорошо прогреваемом мелководном зал. Мухор недалеко от материкового берега. Нерпы, скорее всего, не посещают эти острова (во всяком случае нет никаких свидетельств обратного).

Обширное **северо-западное побережье** северной части оз. Байкал (рис. 7), обследованное от р. Тья (г. Северобайкальск) до мыса Арул (северная граница Малого моря), мы рассмотрим с акцентом на локации исторически известных береговых лежбищ. На северной оконечности Байкала ось Байкальского хребта удалена от берега озера на десятки километров, и к югу на протяжении 45–50 км до мыса Лударь простирается береговая уступ [Уфимцев и др., 2009], что обуславливает морфологию и литологический вид берега. От устья р. Тья до устья р. Слюдянка (≈ 38 км) извилистость берега увеличивается за счет заливов, возникших между мысами.



Рис. 7. Западный берег северной части оз. Байкал с указанием основных локаций. На вкладке несколько типичных мысов — конусов выноса. Красными точками отмечены локации, где существовали лежбища байкальской нерпы

Fig. 7. Scheme of the western shore of the northern Lake Baikal: red dots — locations of formerly existed rookeries of baikal seal. Insert — several typical capes formed by alluvial cones

Берега заливов низкие мелкокаменистые, явно не «нерпичьего» типа. От мыса Красный Яр берег выпрямляется, появляются участки крупнокаменистого берега, а во-

круг мыса Лударь тянется почти 2-километровый берег с подобием хаоса, однако здесь начинается большой пос. Байкальское, стоящее в устье р. Рель. Южнее на протяжении ≈ 40 км мысы перемежаются распадками с мелкокаменистыми пляжами, но у мыса Толстого отроги Байкальского хребта спускаются к самому берегу. В виде высоких и обрывистых холмов они тянутся до мыса Котельниковского, в районе которого и сам хребет возвращается к озерным берегам [Уфимцев и др., 2009].

Еще в 1930-е гг. в районе мыса Котельниковского ($55,04^{\circ}\text{N } 108,11^{\circ}\text{E}$) существовали нерпичьи лежбища [Иванов, 1938]*, но уже в 1970–1980-е гг. звери не посещали его, скорее всего, уже из-за чрезмерного фактора беспокойства антропогенной природы, и в дальнейшем оно даже не упоминается [Пастухов, 1993]. Мы нерп также не видели, но в интернете можно найти упоминания о встречах туристов с плавающими животными, что, однако, не свидетельствует о выходе нерп на берег. С южной стороны мыса после устья горной р. Куркула геоморфология берега определяется близостью Байкальского хребта к береговой линии озера. Преимущественно абразивные берега в основном выработаны в валунно-галечных отложениях предгорного откоса в виде слившихся конусов выноса. Конусы выноса далеко выступают в акваторию, образуя низкие аккумулятивные мысы в устьях долин рек, стекающих с хребта. Крупные мысовые конусы выноса являются основной формой рельефа северо-западного берега начиная от мыса Болсодей (Молокон) до мыса Рытого (≈ 135 км) [Уфимцев и др., 2009]. Все они, как правило, окаймлены валунно-галечными валами, а на самих мысах обычны озерные водоемы. Между мысами преобладают ровные мелкокаменистые берега с небольшой извилистостью, они обычно приглубые, оформлены скальными абразивными уступами, имеющими подводные основания или клифы валунно-галечной отмостки. Участки с включениями крупных каменных структур глыбового типа довольно редки, но именно эти структуры (а не мысы) на рассматриваемом участке и являются потенциальными биотопами для залегания небольших групп нерп. Однако ни в настоящее время, ни в прошлом байкальские нерпы не образовывали на этих берегах постоянных лежбищ (возможно, из-за обилия бурых медведей), но отдельных нерп, лежащих на литоральных камнях, мы наблюдали в конце 1970-х гг., например, на мысе Елохин.

Начиная от мыса Елохин дальше к югу ось Байкальского хребта максимально приближается к озеру, местами на 1,0–1,5 км, и берега все чаще становятся крупнокаменистыми, отдельные участки слагаются валунно-глыбовым материалом, иногда в виде хаоса, а хорошо выраженных мелкокаменистых пляжей почти нет. Особенно много таких берегов при подходе к устью р. Ледяной (\approx в 7 км южнее мыса Елохин) (рис. 8) и далее до мыса Северный Кедровый.



Рис. 8. Северо-западный берег оз. Байкал, устье горной р. Ледяной и «нерпичий» берег протяженностью ≈ 1700 м. Кружками отмечены предположительные локации залегания нерп (стоп-кадры видео с БПЛА, август 2022 г.)

Fig. 8. Scheme of the northwestern shore of Lake Baikal with the mouth of Ledyanaya mountain river and the coast suitable for seals of ≈ 1700 m. Circles — supposed locations of the seals (still frames of UAV video, August 2022)

* Где именно — неизвестно, но судя по литологии береговой линии, лежбища могли быть с северной стороны мыса.

Береговые лежбища на побережье между устьем р. Ледяной (54,50°N 108,59°E) и мысом Северный Кедровый (54,45°N 108,55°E) упоминаются в литературе не раз, и в 1960–1980-е гг. они, наряду с лежбищами на Ушканьих островах, в губе Ая и на мысах Понгонье и Хобой, были отнесены к главнейшим: на каждом из них ежегодно наблюдали от нескольких десятков до нескольких сотен зверей, в исключительных случаях — тысячи животных [Пастухов, 1993], впрочем, регулярность наблюдений вызывает сомнения. В июле 1995 г. на лежбище у р. Ледяной за 3 нед только в течение 3 дней наблюдали залежки нерп из 15–20 особей [Петров, 1997]. Но потенциальные возможности описываемого района большие. Непосредственно около устья реки на протяжении около 2 км тянется крупнокаменистый берег со множеством глыб, в том числе лежащих в урзе и непосредственно в воде, способный дать пристанище нескольким сотням байкальских нерп. Однако мы не наблюдали нерп ни на воде, ни на берегу, и, возможно, в настоящее время нерпы лежбища не посещают или посещают спорадически. На изрезанной береговой линии от р. Ледяной до мыса Северный Кедровый (≈ 7 км) на отдельных участках имеются каменистые пляжи с отдельными глыбами, пригодными для залегания нерп. Этот участок берега упоминается в качестве локаций «нерпичьих» залежек (не лежбищ) [Пастухов, 1993], но в 2021–2023 гг. во время наших кратковременных посещений этого района мы не обнаружили ни одной нерпы ни на суше, ни на прилегающей акватории.

Южнее мыса Северный Кедровый до мыса Саган-Морян (45 км) геоморфологический облик берега остается прежним: низкие конусы выноса (мысы) чередуются с протяженными валунно-галечными пляжами, на которых нечасто встречаются глыбовые камни. Невысокий каменистый мыс Саган-Морян обращен в сторону озера 2-километровой мореной с окатанными глыбами размером 3–4 м в поперечнике. Многие из них лежат непосредственно на береговой линии и могут служить субстратом для залегания нерп*. Мыс Саган-Морян как место нахождения на нем береговых лежбищ в литературе не указывается, но есть упоминание, что нерп на мысу видели [Пастухов, 1993].

Это последняя локация на северо-западном берегу, упоминаемая в литературных источниках в качестве места обитания байкальской нерпы. Южнее чередование конусов выноса (мысов) и каменистых берегов между ними продолжается вплоть до мыса Рытого. На отдельных участках отроги гор удалены от озера, и на берегу явных локаций, пригодных для залегания нерп, нет (район мыса Покойники), на других — горные массивы снова вплотную подходят к озеру, создавая потенциально «нерпичьи» локации главным образом в виде многочисленных камней-глыб (например, на участке у мыса Шартлай много огромных глыб, хорошо заметных даже на карте Google Earth Pro).

После мыса Рытого на протяжении более 30 км тянется относительно ровный берег (конусов выноса нет), представленный как длинными участками каменистых пляжей, так и скальными высокими абразивными берегами (нередко без пляжа). На всех этих берегах, кроме отдельных глыбовых структур, лежащих на берегу или в прибрежье, других пригодных для нерп локаций нет. Так, между мысами Хардо и Кулгана около 28 % берега (из 13 км) представлено высокими отвесными скалами (включая сами мысы), но они практически лишены пляжей и их с натяжкой можно отнести к условно «нерпичьим». Южнее тянется 6-километровый горный массив, также не имеющий пляжа. Благодаря множеству валунов и глыб разного размера на подошве массива этот берег может считаться условно «нерпичьим», но в целом на многочисленных берегах, отнесенных нами к условно «нерпичьему» типу, насколько нам известно, зверей никогда не наблюдали, что не исключает встреч нерп в прибрежной акватории. Исследование северо-западного берега завершилось мысом Арал. Линия, соединяющая мыс Арал с мысом Хобой на о. Ольхон, является северной границей

* Мыс известен своей «пещерой», имеющей связь с водой, куда якобы заплывают нерпы, царапают красно-охристые стены пещеры и сами окрашиваются. Это проверить не удалось, но «рыжие» нерпы встречаются (см. рис. 6, Б).

Малого моря, и обследование его западного берега не входило в нашу задачу ввиду крайне интенсивного его освоения человеком.

Антропогенный фактор. После постройки на юго-западном побережье ветки Кругобайкальской железной дороги не только нерпы перестали выходить на берег, но и их численность в южной части Байкала сократилась настолько, что местные нерповщики вынуждены были отправляться на промысел в северную часть озера [Иванов, 1938]. Эта дорога действует и в наши дни, чему в немалой степени способствует развитие туризма. Вдоль дороги возникло не менее 20 туристических объектов. В такой обстановке трудно ожидать возникновения береговых лежбищ, и уже много лет сведений о залегании нерп на исследуемом берегу нет, однако единичные нерпы подходят к берегу и могут образовывать малочисленные и кратковременные залежки на камнях, лежащих в прибрежной литорали, но это, конечно, не полноценные лежбища.

На западном берегу южного Байкала находятся несколько населенных пунктов, являющихся туристическими центрами, а также крупные туристические базы. Благодаря большому количеству рекреационных природных объектов берег пользуется популярностью, а из-за относительно легкой доступности за сезон его посещают тысячи туристов. Интенсивность антропогенной нагрузки в течение года увеличивается от мая-июня к июлю-августу в разы, главным образом за счет неконтролируемого потока туристов. Основными факторами беспокойства являются транспортные средства (маломерные суда и автомобили), десятки коммерческих туристических судов, навигационные пути которых, как правило, проходят недалеко от берегов, и собственно рекреационная деятельность людей.

На фоне описанной антропогенной нагрузки можно утверждать, что интенсивность фактора беспокойства исключает возможность использования нерпами рассматриваемого побережья для формирования постоянных береговых лежбищ независимо от литологической характеристики берегов. По этой причине мы сочли излишним применять БПЛА для выявления потенциальных локаций, пригодных для образования лежбищ нерпы.

Как упоминалось выше, в мае и июне на Байкале туристов еще немного, что справедливо и для прол. Малое море, а также восточного берега о. Ольхон. Например, 21 мая 2022 г. при обследовании восточной стороны о. Ольхон (на нем, кроме метеостанции и пос. Узур, жилья нет) с 6 до 11 час мы наблюдали только один катамаран туристов и 6 браконьерских лодок, загруженных сетями и уловом. Однако в теплое время года фактор беспокойства зашкаливает, и основным его источником является водный транспорт. Этому способствует расположение многих островов на навигационных путях судов.

Конечно, отсутствие нерп на воде в августе в южной части пролива можно связать и с температурным фактором, но, на наш взгляд, это связано с постоянным фактором беспокойства. На относительно спокойной восточной стороне о. Ольхон все обнаруженные в 2020 г. локации животных находились вдали от мест, используемых для рекреационных целей, большинство — в средней части острова, от мыса Ухан до мыса Ижимей.

На северо-западном берегу оз. Байкал расположены крупные населенные пункты с десятками тысяч жителей. Ввиду отсутствия сухопутных дорог к югу от пос. Байкальское практически единственным фактором беспокойства является водный транспорт. Суда зачастую не только проходят невдалеке от берегов, но и подходят к берегу.

Южнее р. Ледяной крупным источником антропогенного влияния на байкальскую нерпу является губа Заворотная, в которой с 1960-х гг. располагались геологическая экспедиция и поселок (рис. 9).

Начиная от мыса Кочериковского (см. рис. 7) на берегу появляются небольшие поселения, а в Онгуренской низменности — дороги, и присутствие людей становится повсеместным. По нашему мнению, существующая интенсивность антропогенного фактора на протяжении 165 км северо-западного берега исключает существование или



Рис. 9. Губа Заворотная (фото Е.А. Петрова)
Fig. 9. Zavorotnaya Guba Bay (photo by E.A. Petrov)

появление постоянных лежбищ. Только от побережья в районе р. Ледяной и вплоть до мыса Арал (около 138 км береговой линии) существование единичных лежбищ еще возможно, но вряд ли они могут функционировать продолжительное время. Например, служащий ФГБУ «Заповедное Прибайкалье» С.Л. Шабуров (личное сообщение) наблюдал крупную залежку из 2–3 сотен особей в районе мыса Саган-Морян в начале лета 2012 (?) г., но она быстро исчезла.

В табл. 2 приведена информация об интенсивности разных видов антропогенной нагрузки на различных участках западного берега оз. Байкал в летнее время, оцененной по пятибалльной шкале.

Таблица 2

Интенсивность антропогенной нагрузки и лежбища байкальской нерпы на различных участках западного берега оз. Байкал в летнее время

Table 2

The intensity of anthropogenic pressure and the rookery of the Baikal seal in various areas of the western shore of the lake. Baikal in summer

Вид антропогенной нагрузки	Участки западного берега и их протяженность, км				
	Юго-западный, 60	Западный, 190	О. Ольхон (восточная сторона), 85	Малое море	Северо-западный, 255
Населенные пункты	2	4	1	3	3
Железная дорога	4	–	–	–	1
Автомобильные дороги	1	2	1	3	2
Маломерный флот	1	4	1	4	2
Другие суда	–	4	1	2	1
Фермерские хозяйства	–	3	2	2	1
Рекреационные объекты (природные, культовые и др.)	2	3	2	4	2
Турбазы, гостевые дома	3	4	1	4	3
Присутствие людей на берегах (туристы, отдыхающие и т.п.)	2	4	1	4	2
Рыболовство, в том числе незаконное	2	2	2	3	1
Лежбища					
Исторически известные	1	1	3	2	2
Ныне существующие	–	–	1	1	–

Примечание. «–» — нагрузка отсутствует, 1 — очень мало, 2 — средняя, 3 — большая, 4 — очень большая.

Очевидно, что в целом наибольший фактор беспокойства создают различные плавательные средства и непосредственно люди. Как уже отмечено, байкальская нерпа в теплое время года, если использует берег, то делает это в строго конкретных местах, обязательно удаленных от людей. Если некоторые виды ластоногих, например балтийская кольчатая нерпа *Pusa hispida botnica*, обитающая в Финском заливе Балтийского моря, может залегать вблизи населенных пунктов и даже в городской черте г. Выборга, и это трактуется как поведенческие изменения в ответ на высокий уровень

антропогенной нагрузки [Лосева, Сагитов, 2015], то у байкальской нерпы толерантность по отношению к человеку не выработалась. Следует отметить также, что в 1970–1980-е гг. посещаемость нерпами береговых лежбищ увеличивалась от июля до сентября включительно [Пастухов, 1993], а в настоящее время сезонная динамика численности зверей на лежбищах прямо противоположная [Купчинский и др., 2021].

О степени воздействия на нерп фактора беспокойства свидетельствует пример лежбищ на Ушканьих островах. Длительный период (до конца 1930-х гг.) эти лежбища являлись местом убийства сотен нерп, которых добывали всеми возможными способами [Иванов, 1938], тем не менее звери не покинули лежбища, которые и в настоящее время являются основными. Но существовавшее на Большом Ушканьем острове большое лежбище (на мысе Тонком) перестало функционировать после появления там метеостанции с большим штатом [Пастухов, 1993]. Похоже, что наличие максимально интенсивного, но периодического воздействия на нерпу не имело такого эффекта, как постоянный фактор беспокойства со стороны людей.

Однако фактор беспокойства не единственная причина отсутствия байкальской нерпы на западных берегах. Как показало обследование берегов, локаций, которые по своим геоморфологическим и литологическим характеристикам практически не отличаются от ныне действующих лежбищ (сравнение с лежбищами Ушканьих островов) и, следовательно, могли бы использоваться нерпами, достаточно много. Большинство из них находятся в местах, пока относительно мало освоенных человеком, но береговых лежбищ на них нет и было крайне мало в прежние времена. Почему? Аргументированного ответа на этот вопрос мы не имеем. Но можно вспомнить, что согласно литературным сведениям лежбища у разных видов настоящих тюленей: а) всегда расположены в определенных географических точках; б) существуют десятки и сотни лет; в) новые, до этого не существовавшие лежбища возникают крайне редко; г) многие виды тюленей демонстрируют высокую степень привязанности к местам линьки, используя одни и те же лежбища из года в год [Kunnasranta et al., 2002; Неведомская, 2004; Агафонова и др., 2008; Агафонова, Соколовская, 2018; Biard et al., 2022; Niemi et al., 2022]. Похоже, байкальская нерпа поступает точно так же, но это не объясняет, чем руководствуются тюлени при выборе мест для устройства лежбищ. Существование феномена возрождения давно «умерших» лежбищ имеет подтверждение. Несколько лет назад, когда присутствие людей на метеостанции на Большом Ушканьем острове было сведено к минимуму (1–2 чел.), на лежбище, расположенном в 300–350 м от построек, после многих лет отсутствия вновь стали появляться нерпы [Купчинский и др., 2023].

Заключение

Как мы показали ранее, в условиях изменения байкальского ледового режима в сторону его «смягчения» у байкальской нерпы возрастает потребность в береговых лежбищах. При этом очевидно, что физические условия постоянных береговых лежбищ по меньшей мере должны удовлетворять физиологическим потребностям байкальских нерп и обеспечивать достаточный уровень безопасности. Этим требованиям идеально отвечают островные лежбища на о. Ольхон и на некоторых островах Малого моря, и они остаются востребованными. В настоящее время использование байкальской нерпой этих локаций происходит только от момента исчезновения дрейфующих льдов до начала пика туристического сезона и не каждый год. Однако обследование западного берега, охватившее около 263 км в южной части озера, до о. Ольхон, 82 км — островной берег и 303 км в северной части, и анализ литературных источников показали, что локаций, по физическим (литологическим) характеристикам пригодных для формирования береговых залежек, много и на некоторых из них в отдельные годы могут возникать немногочисленные временные залежки нерп, которые, однако, нельзя расценивать как полноценные лежбища.

Антропогенный фактор (фактор беспокойства), на наш взгляд, достиг высокого уровня на значительной части исследованного берега (за исключением восточного берега о. Ольхон), и почти все исторически известные лежбища находятся в лучшем случае на стадии «отмирания». Отмеченное изменение сезонной динамики посещаемости береговых лежбищ можно также связать с возросшим фактором беспокойства на лежбищах, особенно в середине лета и ранней осенью. По этой же причине может существенно усугубиться и всегда существующий феномен нестабильного присутствия зверей на лежбищах, хотя лежбища могут пустовать и по причине неблагоприятных метеорологических условий, и по неким «внутренним», неизвестным нам причинам. Имеются в виду случаи, когда все звери без видимого повода в хорошую погоду неожиданно покидают лежбище, иногда на несколько дней.

По вине человека на юго-западном и северо-западном берегах Байкала байкальская нерпа уже потеряла свои лежбища. По мере развития в стране внутреннего туризма в ближайшем будущем влияние антропогенного фактора будет только усиливаться, а значит, будет возрастать вероятность утраты летних мест обитаний байкальской нерпы.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы благодарят команду теплохода «Профессор А.А. Тресков», которая обеспечила выполнение экспедиционных работ в полном объеме. Особая благодарность А.А. Сыроватскому — руководителю группы пилотов (Иркутский филиал Московского технического государственного университета гражданской авиации), а также Д.Е. Шабанову, В.В. Быковец и Д.Ф. Куроедову — студентам этого института.

The authors are thankful to the crew of RV Professor A.A. Treskov for fully ensured implementation of expeditionary work and especially grateful to colleagues from the Irkutsk branch of Moscow Technical State University of Civil Aviation: A.A. Syrovatsky (head of pilots group) and the students D.E. Shabanov, V.V. Bykovets, and D.F. Kuroyedov.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки. В работе использовано оборудование Центра коллективного пользования «Научно-экспедиционный центр Байкал» (<https://ckp-rg.ru/catalog/ckp/3213559>).

The study was not sponsored. Equipment of the Center for Collective Use «Scientific Expedition Center Baikal» was used in the study.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов экспериментальных исследований. Библиографические ссылки на все использованные источники оформлены в соответствии с правилами данного издания.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Humans or animals were not subjected to experiments in the study. Bibliographic references to all used sources are formatted in accordance with the rules of this edition.

The authors state that they have no conflict of interest.

Вклад авторов (AUTHORS' CONTRIBUTIONS)

Оба автора — идея, постановка задачи, обсуждение метода и результатов. Е.А. Петров — сбор информации, основной текст; А.Б. Купчинский — организация экспедиции.

E.A. Petrov — idea and concept of the study, methodology, data collection, and text writing; A.B. Kupchinsky — idea and concept of the study, methodology, and organizing the expedition.

Список литературы

- Агафонова Е.В., Казакова А.А., Соколовская М.В., Шахназарова В.Ю.** Характер размещения ладожской кольчатой нерпы (*Phoca hispida ladogensis*) на местах летних релаксационных залежек // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по мат-лам 5-й Междунар. конф. — Одесса, 2008. — С. 30–33.
- Агафонова Е.В., Соколовская М.В.** Особенности размещения летних залежек ладожской кольчатой нерпы (*Pusa hispida ladogensis*) и численность животных на них в шхерном районе и на островах Валаамского архипелага // Динамика популяций охотничьих животных северной Европы : тез. докл. VII Междунар. симпоз. — Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2018. — С. 6–7.
- Береговые процессы: мониторинг и инновационные комплексные исследования** : учеб. пособие / В.С. Исаев, А.В. Кошурников, Е.И. Игнатов и др. — Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2018. — 246 с.
- Витковский Н.** Заметки к вопросу о байкальской нерпе // Изв. Вост.-Сиб. отд. Императорского русского географического общества. — 1890. — Т. 21, вып. 3. — С. 33–48.
- Голдырев Г.С., Выхристюк Л.А.** Донные отложения Среднего и Северного Байкала // Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. — М., 1968. — С. 98–124.
- Иванов К.М., Купчинский А.Б., Овдин М.Е. и др.** Опыт применения БПЛА в экологических исследованиях популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в период начала формирования береговых лежбищ // Междунар. науч.-исслед. журн. — 2022. — № 8(122). — С. 1–12. DOI: 10.23670/IRJ.2022.122.106.
- Иванов Т.М.** Байкальская нерпа, ее биология и промысел // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Вост.-Сиб. гос. ун-те. — 1938. — Т. 8, вып. 1–2. — С. 5–119.
- Коротнев А.А.** Отчет по исследованию озера Байкала летом 1900 года // Юбилейный сборник к пятидесятилетию Восточно-Сибирского отдела Императорского Русского Географического общества. — Киев, 1901. — С. 13–28. <https://www.magicbaikal.ru/history/baikal-korotnev.htm>
- Кузнецов И.** О тюленьем промысле на Байкале // Вестник рыбопромышленности. — 1891. — № 11. — С. 347–359. <https://www.magicbaikal.ru/history/nerpa-kuznetsov.htm>
- Кузьмин М.И., Лут Б.Ф., Шерстянки П.П.** Обручевский сброс в Байкальской впадине как объект исследования наук о Земле // География и природные ресурсы. — 2004. — № 2. — С. 35–40.
- Купчинский А.Б., Овдин М.Е., Петров Е.А.** Антропогенное влияние на байкальскую нерпу (*Pusa sibirica* Gm.) в береговой период ее жизни (по материалам 2022 года) // Биосфера. — 2023. — Т. 15, № 3. — С. 56–60. DOI: 10.24855/biosfera.v15i3.826.
- 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.
- Лосева А.В., Сагитов Р.А.** Новые данные о распределении весенне-осенних залежек балтийской кольчатой нерпы (*Pusa hispida botnica*) в Финском заливе // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. — 2015. — Вып. 1. — С. 15–40.
- Лут Б.Ф.** Геоморфология дна Байкала // Геоморфология дна Байкала и его берегов. — М. : Наука, 1964. — С. 3–123.
- Мац В.Д., Ефимова И.М.** Морфоструктура западного поднятого плеча байкальского рифта // Геоморфология и палеогеография. — 2010. — № 1. — С. 67–76. DOI: 10.15356/0435-4281-2010-1-67-76.
- Мичи А.** Путешествіе по Амуру и Восточной Сибири. Съ прибавленіемъ статей изъ путешествій Г. Радде, Р. Маака и др. : пер. с немец. П. Ольхина. — СПб. ; М. : Изданіе книгопродавца-типографа М.О. Вольфа, 1868. — 351 с. https://rusneb.ru/catalog/000199_000009_003600832/
- Неведомская И.А.** Локализация лежбищ морских млекопитающих на Курильских островах // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по мат-лам третьей междунар. конф. — М. : КМК, 2004. — С. 422–425.
- Пастухов В.Д.** Нерпа Байкала. Биологические основы рационального использования и охраны ресурсов : моногр. — Новосибирск : ВО Наука, Сибирская издательская фирма, 1993. — 262 с.
- Петров Е.А.** Распределение байкальской нерпы *Pusa sibirica* (Pinnipedia, Phocidae) // Зоол. журн. — 1997. — Т. 76, № 10. — С. 1208–1209.
- Петров Е.А., Купчинский А.Б.** Растянутая линька на фоне потепления климата — основная причина выхода байкальской нерпы (*Pusa sibirica*, Pinnipedia) на береговые лежбища // Зоол. журн. — 2023а. — Т. 102, № 2. — С. 201–214. DOI: 10.31857/S0044513423010087.

Петров Е.А., Купчинский А.Б. Влияние раннего разрушения ледяного покрова и высокого уровня воды на функционирование берегового лежбища байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) на о. Долгом (оз. Байкал) по материалам 2020 г. // Изв. ТИНРО. — 2023б. — Т. 203, вып. 1. — С.163–178. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-163-178.

Петров Е.А., Купчинский А.Б., Овдин М.Е. Северо-восточное побережье оз. Байкал как место обитания байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm., 1778) в летний период // Изв. ТИНРО. — 2023а. — Т. 203, вып. 2. — С. 371–391. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-371-391.

Петров Е.А., Купчинский А.Б., Сыроватский А.А. Ушканьи острова (оз. Байкал), их роль и значение в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788, Pinnipedia) в современных условиях // Зоол. журн. — 2023б. — Т. 102, № 12. — С. 1421–1438. DOI: 10.31857/S0044513423120103.

Петров Е.А., Купчинский А.Б., Фиалков В.А., Бадардинов А.А. Значение береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788 Pinnipedia). 1. Обзор // Зоол. журн. — 2021. — Т. 100, № 5. — С. 590–600. DOI: 10.31857/S0044513421050111.

Сватош З.Ф. Байкальский тюлень (*Phoca baicalensis*) и промысел его // Природа и охота / ред. Н. Шарлемань. — Харьков : Изд-во ВУСОР, 1925. — С. 28–49.

Справочник по литологии / под ред. Н.Б. Вассоевича и др. — М. : Недра, 1983. — 509 с.

Уфимцев Г.Ф., Потемкина Т.Г., Сквитгина Т.М. и др. Геометрический рисунок берегов озера Байкал // География и природные ресурсы. — 2009. — № 4. — С. 56–61.

Biard V., Nykanen M., Niemi M., Kunnasranta M. Extreme moulting site fidelity of the Saimaa ringed seal // Mammalian Biology. — 2022. — Vol. 102. — P. 1483–1495. DOI: 10.1007/s42991-021-00209-z.

Kunnasranta M., Hyvärinen H., Häkkinen J., Koskela J.T. Dive types and circadian behaviour patterns of Saimaa ringed seals *Phoca hispida saimensis* during the open-water season // Acta Theriologica. — 2002. — Vol. 47, № 1. — P. 63–72. DOI: 10.1007/BF03193567.

Niemi M., Nykanen M., Biard V. et al. Molting phenology of a lacustrine ringed seal, *Pusa hispida saimensis* // Ecology and Evolution. — 2022. — Vol.12, Iss. 8. e9248. DOI: 10.1002/ece3.9248.

Petrov E.A., Kupchinsky A.B., Fialkov V.A. Summer coastal rookeries and perspectives of the Baikal seal (*Pusa sibirica*) population in the conditions of the global warming // Biosyst. Divers. — 2021. — Vol. 29(4). — P. 387–392. DOI: 10.15421/012149.

References

Agafonova, E.V., Kazakova, A.A., Sokolovskaya, M.V., and Shakhnazarova V.Yu., The distribution pattern of the Ladoga ringed seal (*Phoca hispida ladogensis*) in summer relaxation haulouts, in *Marine Mammals of the Holarctic*, Collection of Scientific Papers after the fifth International Conference, Odessa, 2008, pp. 30–33.

Agafonova, E.V. and Sokolovskaya, M.V., Location of summer haul-outs of Ladoga ringed seals (*Pusa hispida ladogensis*) and amount of resting animals in the skerry area and on the islands of Valaam archipelago, in *Dynamics of the game animals populations in Northern Europe*: Book of abstracts. The 7th International symposium, Petrozavodsk: KRC RAS, 2018, pp. 6–7.

Isaev, V.S., Koshurnikov, A.V., Ignatov, E.I., Kashirina, E.S., Novikov, A.A., Gushchin, A.I., Komarov, O.I., Pushkarev, P.Yu., Vladov, M.L., Kotov, P.I., Verbovsky, V.V., Amanzhurov, R.M., and Gorshkov, E.I., *Beregovyye protsessy: monitoring i innovatsionnyye kompleksnyye issledovaniya* (Coastal processes: monitoring and innovative comprehensive research: textbook. Allowance), Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2018.

Vitkovsky, N., Notes on the issue of the Baikal seal, *Izvestiya Vostochno-Sibirskogo otdela Imperatorskogo Russkogo Geograficheskogo obshchestva*, 1890, vol. 21, no. 3, pp. 33–48.

Goldyrev, G.S. and Vykhristyuk, L.A., Bottom sediments of Middle and Northern Baikal, in *Mezozoyskiye i kaynozoyyskiye ozera Sibiri* (Mesozoic and Cenozoic lakes of Siberia), Moscow, 1968, pp. 98–124.

Ivanov, K.M., Kupchinsky, A.B., Ovdin, M.Y., Petrov, Y.A., Syrovatsky, A.A., and Shabanov, D.Y., Experience in application of UAV in ecological studies of the baikal seal (*Pusa sibirica* Gm.) population at the beginning of shore rookeries formation, *Mezhdunar. nauch.-issled. Zhurn.*, 2022, no. 8(122), pp. 1–12. doi 10.23670/IRJ.2022.122.106

Ivanov, T.M., On Baikal seal *Phoca sibirica* Gmelin, its biology and fishing, *Izv. biol.-geogr. Nauchno-Issled. Inst. pri Vostochnosib. Gos. Univ.*, 1938, vol. 8, no. 1–2, pp. 5–119.

Korotnev, A.A., Report on the study of Lake Baikal in the summer of 1900, in *Yubileynyy sbornik k pyatidesyatiletiiyu Vostochno-Sibirskogo otdela Imperatorskogo Russkogo Geograficheskogo obshchestva*

(Anniversary collection for the fiftieth anniversary of the East Siberian Department of the Imperial Russian Geographical Society), Kiev, 1901, pp. 13–28. <https://www.magicbaikal.ru/history/baikal-korotnev.htm>

Kuznetsov, I., About the seal fishery on Lake Baikal, *Vestnik rybopromyshlennosti*, 1891, no. 11, pp. 347–359. <https://www.magicbaikal.ru/history/nerpa-kuznetsov.htm>

Kuzmin, M.I., Lut, B.F., and Sherstyanki, P.P., Obruchevsky fault in the Baikal depression as an object of study of Earth sciences, *Geografiya i prirodnyye resursy*, 2004, no. 2, pp. 35–40.

Kupchinsky, A.B., Ovdin, M.E., and Petrov, E.A., Anthropogenic impacts on the coastal life period of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gm.) revealed during field studies in 2022, *Biosfera*, 2023, vol. 15, no. 3, pp. 56–60. doi 10.24855/biosfera.v15i3.826

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

Loseva, A.V. and Sagitov, R.A., New data on distribution of spring and autumn haul-out sites of the Baltic ringed seals (*Pusa hispida botnica*) in the Gulf of Finland, *Vestn. S.-Peterb. Univ., Ser. 3: Biol.*, 2015, vol. 1, pp. 15–40.

Lut, B.F., Geomorphology of the bottom of Baikal, in *Geomorfologiya dna Baykala i yego beregov* (Geomorphology of the bottom of Baikal and its shores), Moscow: Nauka, 1964, pp. 3–123.

Mats, V.D. and Yefimova, I.M., Morphostructure of the west shoulder of the Baikal rift, *Geomorfologiya*, 2010, no. 1, pp. 67–76. doi 10.15356/0435-4281-2010-1-67-76

Michi, A., *Puteshestvie po Amuru i Vostochnoy Sibiri. S pribavleniem statey iz puteshestviy G. Radde, P. Maaka i dr.* (Traveling around the Amur and Eastern Siberia. With the addition of articles from the travels of G. Radde, R. Maack and others), translation from German by P. Olkhin, St. Petersburg; Moscow: Published by bookseller-typographer M.O. Wolf, 1868. https://rusneb.ru/catalog/000199_000009_003600832/

Nevedomskaya, I.A., Localization of rookeries and haul-outs of marine mammals on the Kuril Islands, in *Marine Mammals of the Holarctic*, Collection of Scientific Papers after the third International Conference, Moscow: KMK, 2004, pp. 422–425.

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.

Petrov, E.A., Current distribution of Baikal Seal *Pusa sibirica* (Pinnipedia, Phocidae), *Zool. Zh.*, 1997, vol. 76, no. 10, pp. 1208–1209.

Petrov, E.A. and Kupchinsky, A.B., Influence of early destruction of the ice cover and high water levels on functioning of the coastal rookery for baikal seal (*Pusa sibirica* Gm.) on Dolgiy Island (Lake Baikal), on materials of 2020, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 1, pp.163–178. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-163-178

Petrov, E.A. and Kupchinsky, A.B., Extended molting against the background of climate warming is the main reason for the emergence of the Baikal seal (*Pusa sibirica*, Pinnipedia) to coastal rookeries, *Zool. Zh.*, 2023, vol. 102, no. 2, pp. 201–214. doi 10.31857/S0044513423010087

Petrov, E.A., Kupchinsky, A.B., and Ovdin, M.E., Northeastern coast of Lake Baikal as a habitat of baikal seal *Pusa sibirica* in the summer period, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 371–391. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-371-391

Petrov, E.A., Kupchinsky, A.B., and Syrovatsky, A.A., The Ushkan'y Islands, Lake Baikal, and their role and significance in the life of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia) in modern conditions, *Zool. Zh.*, 2023, vol. 102, no. 12, pp. 1421–1438. doi 10.31857/S0044513423120103

Svatosh, Z.F., Baikal seal (*Phoca baicalensis*) and its fishing, in *Priroda i okhota* (Nature and hunting), N. Charlemagne, ed., Kharkiv: Publishing house VUSOR, 1925, pp. 28–49.

Spravochnik po litologii (Handbook of lithology), Vassoevich, N.V., Librovich, V.L., Logvinenko, N.V., and Marchenko, V.I., eds, Moscow: Nedra, 1983.

Ufimtsev, G.F., Skovitina, T.M., Filinov, I.A., Shchetnikov, A.A., and Potemkina, T.G., The geometric pattern of Lake Baikal's shores, *Geography and Natural Resources*, 2009, vol. 30, no. 4, pp. 350–354. doi 10.1016/j.gnr.2009.11.008

Biard, V., Nykanen, M., Niemi, M., and Kunnasranta, M., Extreme moulting site fidelity of the Saimaa ringed seal, *Mammalian Biology*, 2022, vol. 102, pp. 1483–1495. doi 10.1007/s42991-021-00209-z

Kunnasranta, M., Hyvärinen, H., Häkkinen, J., and Koskela, J.T., Dive types and circadian behaviour patterns of Saimaa ringed seals *Phoca hispida saimensis* during the open-water season, *Acta Theriologica*, 2002, vol. 47, no. 1, pp. 63–72. doi 10.1007/BF03193567

Niemi, M., Nykanen, M., Biard, V., Kurkilahti, M., and Kunnasranta, M., Molting phenology of a lacustrine ringed seal, *Pusa hispida saimensis*, *Ecology and Evolution*, 2022, vol. 12, no. 8, e9248. doi 10.1002/ece3.9248

Petrov, E.A., Kupchinsky, A.B., and Fialkov, V.A., Summer coastal rookeries and perspectives of the Baikal seal (*Pusa sibirica*) population in the conditions of the global warming, *Biosyst. Divers.*, 2021, vol. 29, no. 4, pp. 387–392. doi 10.15421/012149

Willoughby, J., Seal count conducted by drone on the Farne Islands, Press. 2019. <https://www.suasnews.com/2019/01/seal-count-conducted-by-drone-on-the-farne-islands/>. Cited June 15, 2020. www.rushydro.ru

Lotsiya i fiziko-geograficheskiy ocherk ozera Baykal (Sailing directions and physical-geographical outline of Lake Baikal), St. Petersburg: Partnership of R. Golike and A. Vilborg, 1908. http://www.rusbibliophile.ru/Book/Lociya_i_fizikogeograficheskiy. Cited October 15, 2023. <http://sputnik.irk.ru>

Поступила в редакцию 17.11.2023 г.

После доработки 29.01.2024 г.

Принята к публикации 1.03.2024 г.

The article was submitted 17.11.2023; approved after reviewing 29.01.2024; accepted for publication 1.03.2024

Научная статья

УДК 595.384.12(265.546)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-134-145

EDN: BSVNYW



ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА
ГРЕБЕНЧАТОЙ КРЕВЕТКИ *PANDALUS HYP SINOTUS*
(DECAPODA, PANDALIDAE) В ТАТАРСКОМ ПРОЛИВЕ

Д.Н. Юрьев*

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

Аннотация. По данным траловых и ловушечных сборов 2010–2022 гг. проведен модальный анализ размерно-возрастного состава гребенчатой креветки из Татарского пролива. Анализ выполнялся с учетом сезонных изменений биологического состояния популяции, динамики двухлетнего репродуктивно-линочного цикла самок и данных о росте урожайного поколения 2010 г. Модальные размеры самцов в возрасте 1–6 лет составляли 11–12, 20–22, 26–27, 29–30, 32–33 и 35–37 мм по длине карапакса, интерсексов — в среднем 38 мм. Смена пола происходит в возрасте 5+...6+ лет. Большая часть самок размножается три раза за жизнь, что занимает 6 лет. Продолжительность жизни гребенчатой креветки в Татарском проливе составляет 12 лет, особи, живущие дольше, малочисленны или редки. В период размножения репродуктивная часть популяции представлена четырьмя генерациями самцов, возраст от 2+ до 5+, и семью генерациями самок (включая интерсексов), возраст от 6+ до 12+.

Ключевые слова: гребенчатая креветка, размерно-возрастной состав, возраст смены пола, продолжительность жизни, Татарский пролив

Для цитирования: Юрьев Д.Н. Об особенностях жизненного цикла гребенчатой креветки *Pandalus hypsinotus* (Decapoda, Pandalidae) в Татарском проливе // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 134–145. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-134-145. EDN: BSVNYW.

Original article

On features of the life cycle of humpback shrimp *Pandalus hypsinotus*
(Decapoda, Pandalidae) in the Tatar Strait

Dmitry N. Yuriev

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

Ph.D., leading researcher, dmyuriev@rambler.ru, ORCID 0009-0002-8246-0483

Abstract. The study is based on biological analyses of > 80,000 ind. of *Pandalus hypsinotus* collected in trawl surveys and trap fishery in the Tatar Strait in 2010–2022. Due to the lack of age-recording structures, the size-age structure of shrimp is usually determined

* Юрьев Дмитрий Николаевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, dmyuriev@rambler.ru, ORCID 0009-0002-8246-0483.

by various statistical methods, each of which has some limitations and drawbacks. The modal analysis of size-sex composition dynamics is used in this study, including tracing the growth of strong year-classes. The analysis takes into account the dynamics of major seasonal events such as group molting, spawning, and larval hatching. The reproductive cycle of females is assumed to be 2 years. Based on results of the analysis, the life cycle of humpback shrimp in the Tatar Strait is as follows. After the larvae hatch from eggs in April-May, immature shrimp spend the first year of their life at the depths < 70 m, where they reach the carapace length of 9–15 mm, with a modal size of 11–12 mm. In the second year, they grow to the length of 20–22 mm, on average, then become males and migrate to deeper layer where join the adults. Further growth is described on the data for the strong year-class of 2010: the modal size of males reaches 26–27 mm at age 3 years, 29–30 mm — at age 4, 32–33 mm — at age 5, and 35–36 mm — at age 6. Gender transition of shrimp begins at age 5+, but most males become hermaphroditic at the age 6+. The modal size of intersex hermaphrodites ranges from 37 to 39 mm. At the age of 6 years and 9 months, the intersexes spawn *en masse* and transform into females. The first larval hatching of new females occurs after 15 months, i.e. at exactly 8 years of age. At least three cycles of spawning (larvae release) are assumed for females, taking into account their polymodal size composition and dynamics of their size increments per molt by age. In assumption of 2-year reproductive cycle, the female stage lasts 6 years. Thus, the total life span for the most of humpback shrimps is estimated to be 12 years (6 years before gender transition and 6 years after). Apparently, a small number of them live 14 years and spawn four times, and some can live up to 16 years and spawn five times.

Keywords: *Pandalus hypsinotus*, size-age composition, age of sex change, life span, Tatar Strait

For citation: Yuriev D.N. On features of the life cycle of humpback shrimp *Pandalus hypsinotus* (Decapoda, Pandalidae) in the Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 134–145. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-134-145. EDN: BSVNYW.

Введение

В северо-западной части Японского моря гребенчатая креветка *Pandalus hypsinotus* Brandt, 1851 — самый крупный и ценный представитель промысловых пандалид. В Татарском проливе ее добыча ведется креветочными ловушками с 1979 г. в основном в центральной и северной частях пролива между 48°00' и 50°30' с.ш. Специализированный траловый лов запрещен.

Разумная эксплуатация и прогноз поведения запаса любого вида основываются, кроме прочего, на представлениях о возрастной структуре и темпах роста объекта добычи. Применительно к гребенчатой креветке Татарского пролива эти вопросы рассматривались в довольно давних публикациях [Табунков, 1982; Соколов, 2000; Буяновский, 2001, 2004; Букин, Юрьев, 2006], в которых продолжительность ее жизни оценивалась в 6–10 лет.

Анализ данных, собранных во время траловых съемок и научного мониторинга на промысле начиная с 2010 г., позволил более полно описать сезонные изменения биологического состояния гребенчатой креветки в Татарском проливе, включая подекадный анализ линочных и репродуктивных процессов в популяции [Юрьев, Жуковская, 2021]. Было установлено, что в течение двухлетнего цикла размножения (от нереста до нереста или от выклева до выклева) самки этого вида претерпевают только одну, а не две, как у близкородственного *Pandalus borealis* [Юрьев, Корнейчук, 2019], ростовую линьку. Данные наблюдений указывают и на явно большую, чем сообщалось ранее, продолжительность жизни гребенчатой креветки в стадии самки. Уточнение представлений о жизненном цикле гребенчатой креветки в Татарском проливе на основе новых данных и явилось целью настоящей работы.

Материалы и методы

В работе использованы материалы за период с 2010 по 2022 г., собранные в Татарском проливе от 46°00' до 51°40' с.ш. и от 138°13' до 142°04' в.д. при проведе-

нии учетных траловых съемок и на ловушечном промысле гребенчатой креветки. В качестве орудий лова во время учетных съемок использовался стандартный донный трал (ДТ/ТВ 27,1/24,4) с горизонтальным раскрытием 16 м, оснащенный 10-метровой мелкоячейной вставкой (10 мм от узла до узла), на промысле — конические ловушки японского образца, обтянутые делью с ячейей 24 мм между узлами и собранные в порядки в среднем по 600 ловушек в каждом.

Биологический анализ креветки проводили по стандартным методикам [Иванов, 2004; Низяев и др., 2006]. Было проанализировано более 80 тыс. особей. Измеряли длину карапакса (ДК) до десятых долей миллиметра электронным штангенциркулем. Линяющие особи из анализа исключались.

В качестве основного метода использовали модальный анализ размерного состава популяции в том виде, как он описан Б.Г. Ивановым [1978], при котором возрастная когорта маркируется модальным размерным классом. Дополнительную верификацию выделенных классов проводили по динамике модальных размеров высокоурожайного поколения. Модальный анализ выполняли, сверяясь со схемой сезонных изменений биологического состояния гребенчатой креветки (рис. 1) и с динамикой двухлетнего репродуктивного цикла самок, включающего 9 мес. вителлогенеза (роста гонад), нерест, 15 мес. эмбриогенеза и выклев личинок [Юрьев, Жуковская, 2021].

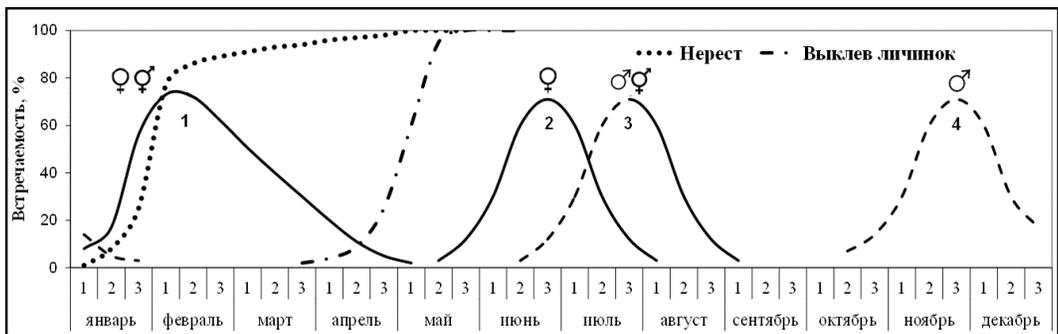


Рис. 1. Схема годового биологического цикла гребенчатой креветки в Татарском проливе (по: Д.Н. Юрьев, Г.В. Жуковская [2021]): 1 — преднерестовая линька; 2 — линька самок, выпустивших личинок; 3 — летняя линька самцов, смена пола; 4 — осенне-зимняя линька самцов

Fig. 1. Scheme of annual biological cycle for humpback shrimp *Panadalus hypsinotus* in the Tatar Strait according to Yuriev, Zhukovskaya [2021]: 1 — prespawning molting; 2 — molting of females who laid eggs; 3 — summer molting of males, with gender transition; 4 — fall-winter molting of males

Так, для анализа размерно-возрастного состава использовали материал, собранный в периоды отсутствия массовых ростовых линек — это апрель-май и сентябрь-октябрь. Для выявления числа поколений в общем пуле самок их выборку делили согласно стадии двухлетнего цикла развития на две разновозрастные группы — совокупности генераций условно четных и нечетных лет, поочередно обеспечивающих в популяции ежегодный нерест и выклев личинок, — и анализировали их отдельно. В нагульный период это были самки с интерсексами в стадии вителлогенеза — группа I — и яйценосные самки (стадия эмбриогенеза) — группа II. В период размножения отдельно анализировали выборки особей, участвующих в нересте, — группа «нерест» (преднерестовые особи с развитыми гонадами + недавно отнерестившиеся самки с яйцами на плеоподах) и самок, выпускающих личинок, — группа «выклев» (самки с яйцами на последних стадиях развития + самки, уже выпустившие личинок, но еще не линявшие). Также учитывались давность прохождения последней ростовой линьки в этих группах самок и тот факт, что инкубация яиц у гребенчатой креветки в Татарском проливе длится более года, вследствие чего в зимне-весенний период в популяции многочисленны самки с яйцами как в начальной, так и в конечной стадии развития, т.е. самки четных и нечетных лет [Юрьев, Жуковская, 2021].

Для определения младших размерно-возрастных классов использовали данные учетных траловых съемок, охватывавших прибрежную зону до глубины 15 м.

От применения методов расщепления размерного ряда на нормальные распределения отказались, поскольку практически всегда остаются сомнения в правильности расшифровки размерной структуры популяции и выделенных на этой основе возрастных классов [Алехнович, 2015].

Результаты и их обсуждение

Самые мелкие креветки (ДК 9,3–14,0 мм) были пойманы тралом на глубине 30–70 м (рис. 2). Поскольку поимки молоди гребенчатой креветки малочисленны, для анализа объединили выборки самцов из этого диапазона глубин за все годы, сгруппировав их по сезонам, и дополнительно выделили данные съемки 2015 г., представленные наибольшей по объему выборкой (рис. 3). В оба сезона, весенний и осенний,

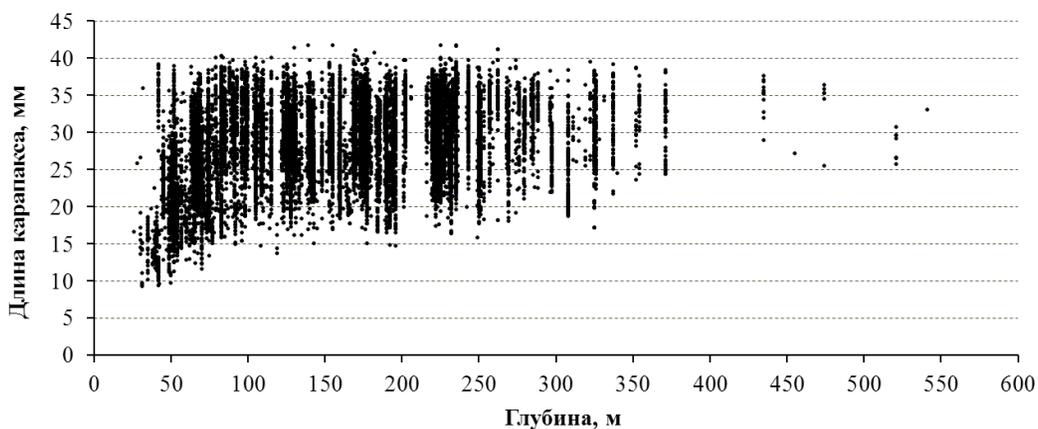


Рис. 2. Батиметрическое распределение самцов гребенчатой креветки в Татарском проливе по данным учетных траловых съемок 2010–2022 гг. (n = 18262)

Fig. 2. Bathymetric distribution of male humpback shrimp in the Tatar Strait on the data of trawl surveys in 2010–2022 (n = 18262)

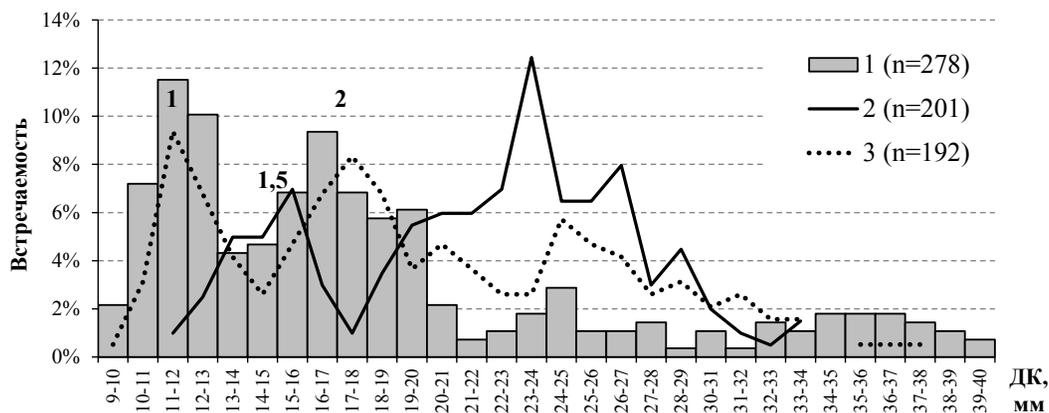


Рис. 3. Размерный состав самцов гребенчатой креветки, пойманных тралом на глубине 30–70 м при выполнении донных съемок в Татарском проливе: 1 — в апреле-июне 2010, 2015, 2018, 2020 и 2022 гг., глубины ≤ 50 м; 2 — в сентябре-октябре 2011–2014 и 2016 гг., глубины ≤ 50 м; 3 — в мае-июне 2015 г., глубины ≤ 60 м. Здесь и далее цифрами возле частотных пиков обозначен соответствующий размеру возраст (годы)

Fig. 3. Size composition of male humpback shrimp caught at the depths of 30–70 m in the bottom trawl surveys in the Tatar Strait: 1 — in April-June of 2010, 2015, 2018, 2020, and 2022, depths ≤ 50 m; 2 — in September-October of 2011–2014 and 2016, depths ≤ 50 m; 3 — in May-June 2015, depths ≤ 60 m. Hereinafter, the numbers at peaks of frequency indicate the age in years corresponded to the size

сроки проведения учетных работ удачно легли в промежутки между двумя массовыми линьками самцов, что положительно сказалось на выявлении потенциально разных размерно-возрастных групп особей.

Так, в весенних выборках четко проявились две обособленные группы самцов — 9–14 и 14–20 мм с модами 11–12 и 16–18 мм. Поскольку сборы проходили в период выклева личинок (апрель–май), эти моды можно отнести к возрасту 1 и 2 года ровно. Тогда хорошо различимая в осенней выборке когорта с модой 15–16 мм будет соответствовать возрасту 1,5 года: в сентябре–октябре эти самцы уже окрепли после летней линьки и стали больше годовиков, но еще не претерпели осенне-зимнюю линьку, поэтому они меньше двухлеток.

Учетные траловые съемки в Татарском проливе проводились в разные сезоны с 2010 по 2016 г. ежегодно, затем через год. Почти на всех диаграммах, построенных по данным весенне-летних съемок (рис. 4), в левой части отмечались небольшие размерные пики годовиков 11–13 мм. Двухлетнему возрасту, вероятно, соответствуют пики, которые наблюдались в диапазоне 17–22 мм. Если принять, как было показано выше, что в октябре креветки размером около 15–16 мм имеют возраст полтора года, то модальные классы 23–25 мм в 2012 г., 28–29 мм в 2013 г. и 31–32 мм в 2014 г. можно соотнести с возрастом соответственно 2,5, 3,5 и 4,5 года (рис. 4, справа). Судя по высоте и характеру смещения вправо этих пиков, все они представлены самцами одного урожайного поколения 2010 г.

Многочисленная когорта самцов с модальным классом 31–32 мм и малое число интерсексов близких размеров осенью 2014 г. (рис. 4, и) показывают, что летом этого года в возрасте 4+ самцы гребенчатой креветки пол не меняли. В мае–июле 2015 г. перед летней линькой в возрасте 5+ они также формировали самый высокий пик 33–34 мм (рис. 4, б). К осени 2016 г. данная когорта самцов полностью пропала из виду (рис. 4, к), из чего следует, что после летней линьки этого же года смена пола у них закончилась. Также можно предположить, что в возрасте 5+ смена пола у самцов 2010 г. началась, но наиболее интенсивно она протекала в 2016 г. в возрасте 6+. Об этом можно было бы судить более определенно, располагая осенними данными 2015 г. и весенними 2016 г., но, к сожалению, траловые съемки в это время не проводились. Тем не менее это предположение было подтверждено данными по размерному составу ловушечных уловов, полученных на промысле.

В размерном составе самок часто выделялись одна мода и ряд неявных пиков (рис. 4). При разделении их выборки на две разные по своему биологическому и возрастному статусу группы («нерест» и «выклев» в весенне-летний период, I и II — в осенний) полимодальность размерно-возрастного состава проявлялась лучше, что допускало наличие пяти (и более) поколений в каждой группе (рис. 5).

Многолетние наблюдения на ловушечном промысле гребенчатой креветки дают возможность проследить динамику ее размерного состава в одни и те же сроки (конец марта — начало мая), в ограниченном районе Татарского пролива (49–50° с.ш.), в узком диапазоне глубин (130–280, в среднем около 180 м) (рис. 6). В это время самки группы «выклев» выпускали личинок в прибрежной зоне на глубинах менее 100 м, поэтому в данном случае облавливались нерестовые скопления, совершавшие нагульные миграции и состоявшие из недавно отнерестившихся самок и половозрелых самцов.

На этом материале тоже хорошо прослеживался рост самцов урожайного поколения 2010 г., рассмотренный выше по траловым данным. Сопоставление размерных пиков с их возрастом (см. рис. 3, 4 и 6, таблицу) показало, что если в первые два года жизни креветок их годовой прирост составлял 6–12 мм, то перед сменой пола у самцов — около 3 мм.

При сравнении размерного состава самцов до и после осенне-зимней линьки можно видеть, что их прирост за линьку с увеличением размеров замедлялся и в правой

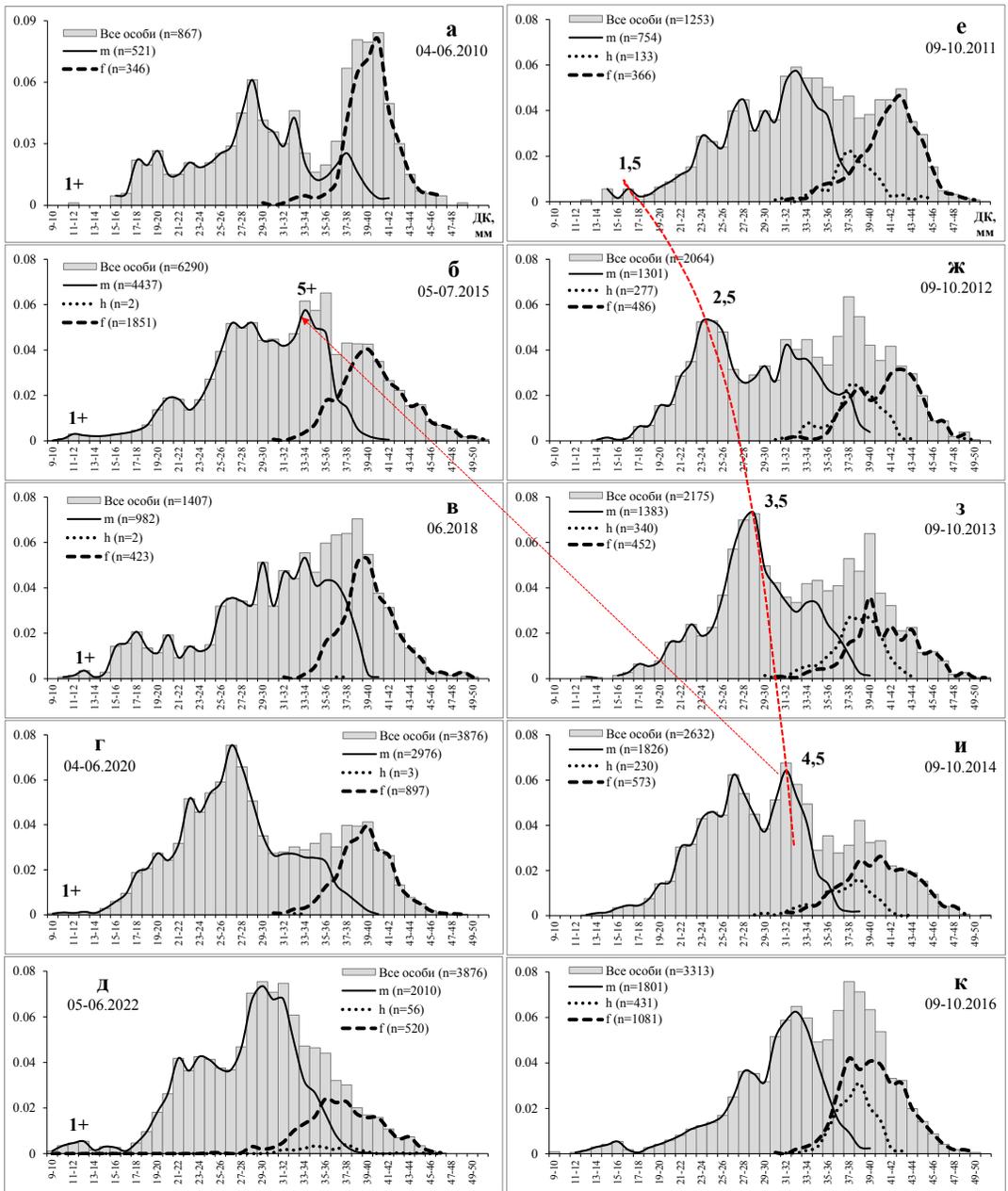


Рис. 4. Размерно-половой и возрастной состав гребенчатой креветки в Татарском проливе по данным весенне-летних (слева) и осенних (справа) учетных траловых съемок 2010–2022 гг. Здесь и далее: красные линии — смещение вправо размерных мод креветок одного поколения; *m* — самцы; *h* — интерсексы; *f* — самки

Fig. 4. Size-sex and age composition of humpback shrimp in the Tatar Strait on the data of bottom trawl surveys in spring-summer (left panel) and fall (right panel) of 2010–2022. Hereinafter: red lines — rightward shift of the size modes for shrimp of same year-classes; *m* — males; *h* — intersex hermaphrodites; *f* — females

части диаграммы также составлял около 2–3 мм (рис. 7). Кроме того, число синхронно смещавшихся во время линек размерно-возрастных мод свидетельствует о наличии в популяции гребенчатой креветки шести генераций самцов (возрастной класс 1+ на рис. 7 не представлен, поскольку в ловушечных уловах он отсутствовал).

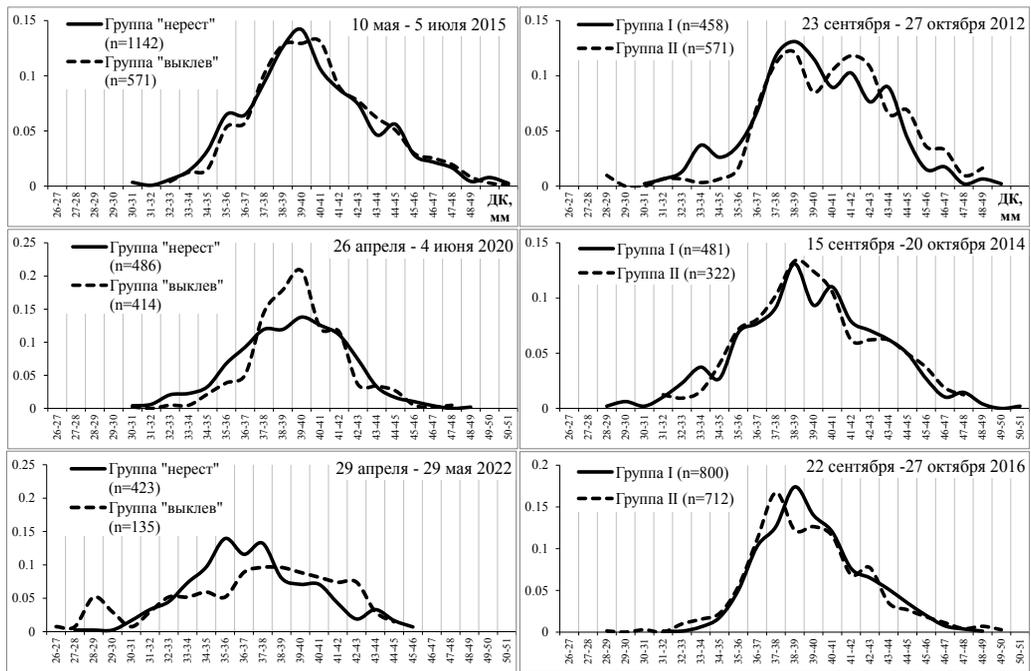


Рис. 5. Размерный состав самок гребенчатой креветки условно четных и нечетных поколений по данным траловых съемок

Fig. 5. Size composition of humpback shrimp females belonged to even and odd year-classes on the data of bottom trawl surveys

Соответствие возраста и модальных размеров самцов (ДК, мм) гребенчатой креветки в Татарском проливе по данным наблюдений за ростом урожайного поколения 2010 г.

на ловушечном промысле весной и при проведении осенних траловых съемок

Correspondence of age and modal size (carapace length, mm) for males of humpback shrimp belonged to the strong year-class of 2010 in the samples collected from trap catches in spring and bottom trawl catches in fall surveys in the Tatar Strait

Год	Возраст, годы	Ловушки, апрель-май	Трал, сентябрь-октябрь
2011	1,5		15–17
2012	2,0	21–22	
	2,5		23–25
2013	3,0	26–27	
	3,5		28–29
2014	4,0	29–30	
	4,5		31–32
2015	5,0	32–33	

Возвращаясь к возрасту смены пола, можно отметить, что в апреле 2016 г. самцы урожайного поколения 2010 г. все еще были многочисленными (класс 35–36 на рис. 6, е), а в апреле 2017 г. их мода уже не просматривалась (рис. 6, ж). Это указывает на то, что в июне 2016 г. самцы данного поколения в возрасте 6+ в массе меняли пол.

Модальные размеры интерсексов варьировали в разные годы независимо от орудия лова в узких границах — 37–39 мм, что соответствует результату прироста 6-летних самцов за летнюю линьку (35–36 мм) на 2–3 мм. По данным В.И. Соколова [2000] они составляли у гребенчатой креветки из Татарского пролива 37,5 мм в ловушечных сборах и 36,5 мм — в траловых.

В составе самок группы «нерест» насчитывалось от одного до 4–5 размерных пиков (см. рис. 6). После смены пола рост поколения 2010 г. уже не прослеживался. Кроме того, можно видеть (см. рис. 5), что размерные моды самок разновозрастных

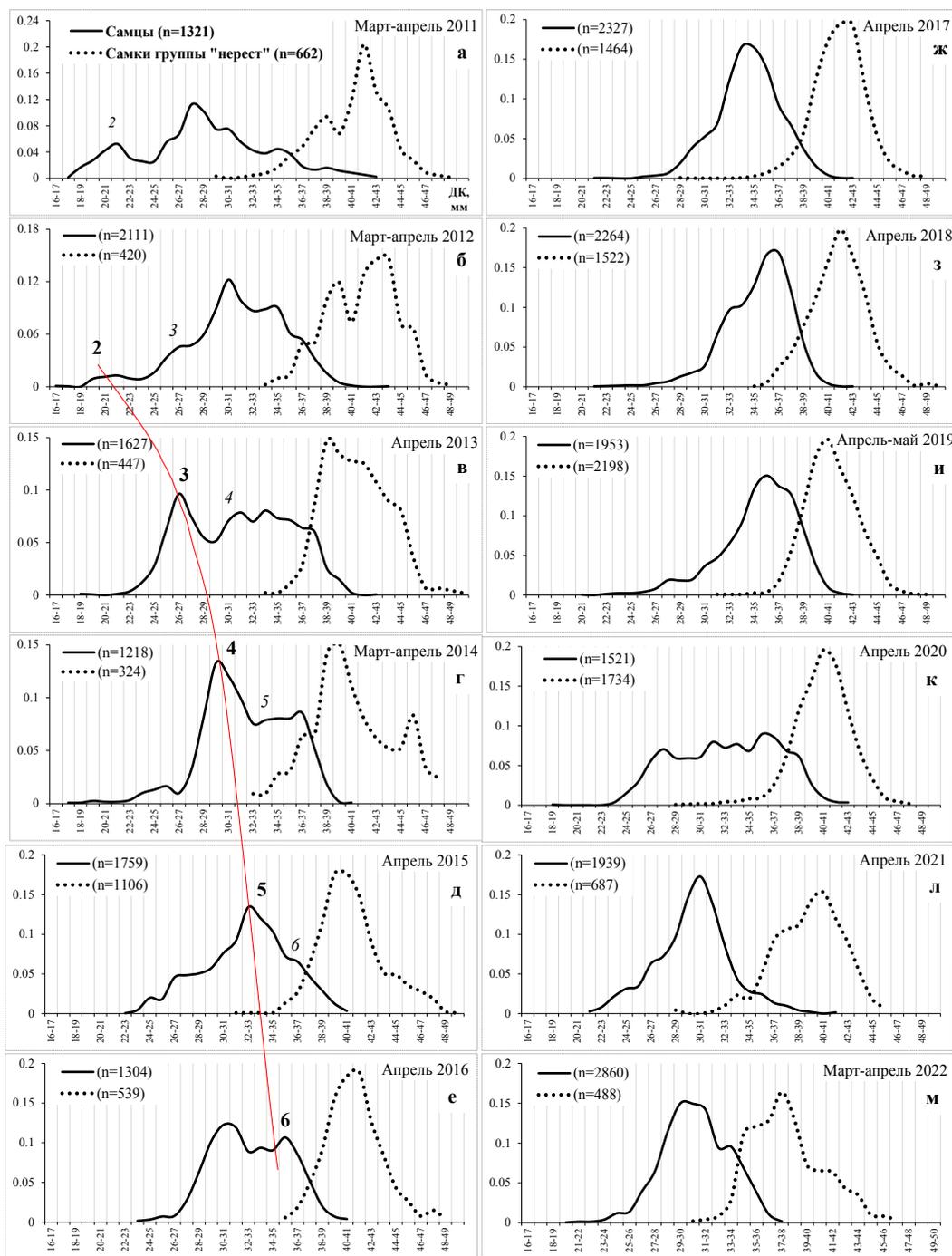


Рис. 6. Динамика размерно-возрастного состава самцов и самок группы «нерест» гребенчатой креветки, пойманных ловушками в северной части Татарского пролива (49–50° с.ш.) весной 2011–2022 гг. Выборка каждой половой группы принята за единицу

Fig. 6. Dynamics of size and age composition for males and females of spawning humpback shrimp caught by traps in the northern Tatar Strait (49–50°N) in spring of 2011–2022 (relative to the total number of shrimp in each sex group)

групп четных и нечетных лет часто совпадают или различаются всего на 1 мм. Это связано с тем, что, например, у самок группы I из осенних сборов последняя линька была летней ростовой 3–4 мес. назад, а у самок группы II — зимней преднерестовой,

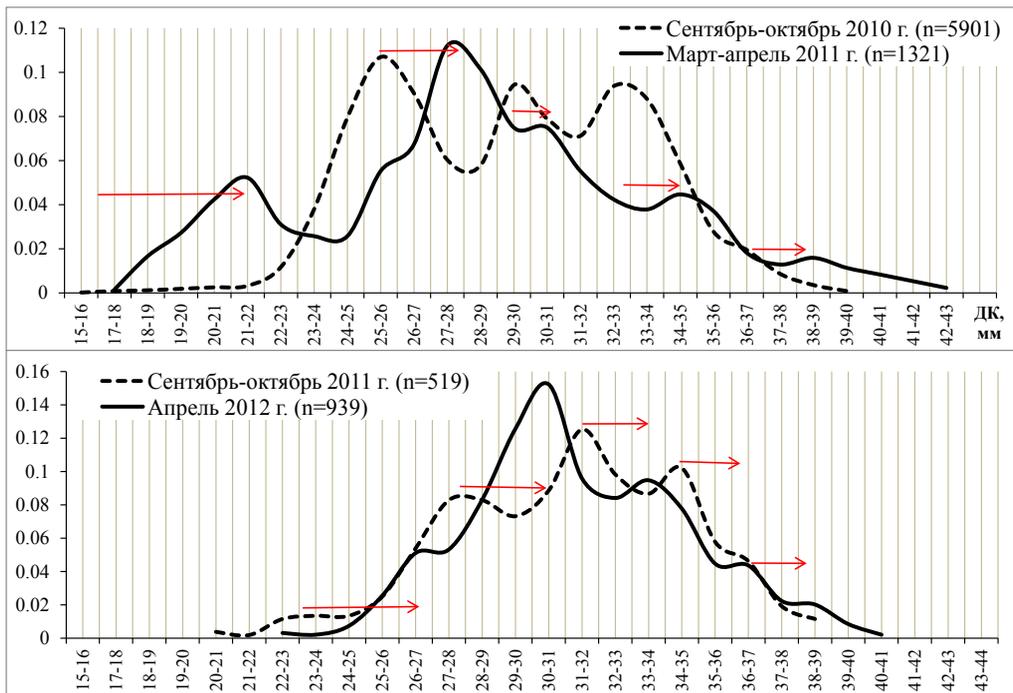


Рис. 7. Изменения в размерном составе самцов гребенчатой креветки в ловушках на промысле в Татарском проливе после осенне-зимней линьки 2010 и 2011 гг.

Fig. 7. Changes in size composition of humpback shrimp males in trap catches in the Tatar Strait after the fall-winter molt in 2010 and 2011

которая прироста не дает. Последняя же ростовая линька у них была примерно 16 мес. назад. В результате младшие по возрасту самки (из группы I) сравнялись в размерах с самками, которые старше их на год (из группы II). Все это затрудняет анализ размерно-возрастного состава самок.

Однако в рамках данной публикации важнее оценить наиболее вероятное число циклов размножения, ростовых линек, продолжительность жизни и возрастной состав самок. Учитывая полимодальный характер размерного состава самок (рис. 5), можно предположить, что кратность нереста и выпуска личинок для большинства самок составляет не менее трех. С учетом двухлетнего цикла размножения на это у самок уходит 6 лет.

Кроме того, число поколений самок, одномоментно присутствующих в популяции, можно приблизительно оценить по приведенным выше данным о приростах за линьку и за год (рис. 4–7, см. таблицу). Согласно этим данным и в силу снижения темпов роста гребенчатой креветки с возрастом, особенно после смены пола [Букин, 2001*; Букин, Юрьев, 2006], прирост самок не должен превышать в среднем 2,5 мм по ДК за двухлетний цикл размножения, включающий одну ростовую линьку. Тогда, чтобы новая самка (интерсекс) возраста 6+ и среднего размера 38 мм доросла до 45–46 мм (класс самок с численной среднемноголетней долей в размерном составе популяции, равной 1%), ей надо пройти 3 ростовых линьки, прожив те же 6 лет. Поэтому в популяции одновременно должны функционировать 6 численно значимых поколений самок (не считая интерсексов) — 3 четных лет и 3 — нечетных.

Вышесказанное позволяет представить жизненный цикл гребенчатой креветки следующим образом. В первый год жизни, после выклева личинок из яиц в апреле-мае, неполовозрелые особи, оставаясь на глубинах менее 70 м, достигают 9–15 мм по ДК при модальных размерах 11–12 мм. За второй год они вырастают в среднем до 20–22 мм,

* Букин С.Д. Распределение и основные биологические характеристики гребенчатого чилима Сахалина : отчет о НИР (промежуточный) / СахНИРО. № 8628. Южно-Сахалинск, 2001. 51 с.

становятся половозрелыми самцами и мигрируют вглубь, присоединяясь к взрослым особям. Возрасту 3 года соответствуют модальные размеры около 26–27 мм, 4 года — 29–30 мм, 5 лет — 32–33 мм, возрасту 6 лет — 35–36 мм. Смена пола, по-видимому, начинается в возрасте 5+, но по большей части самцы превращаются в интерсексов в 6+ лет. Последние в возрасте 6 лет и 9 мес. отнерестятся, став самками, а первый выклев личинок у них произойдет еще через 15 мес., т.е. в возрасте 8 лет (у первых — в 7 лет). Далее большинство самок проходит еще два повторных цикла нереста–выклева, достигая возраста 12 лет. С учетом максимального размера гребенчатой креветки в Татарском проливе, равного 52 мм по ДК, в популяции должны присутствовать самки, дожившие до 14 лет после четырех циклов размножения и даже до 16 лет после пяти циклов. Однако они малочисленны и редки.

Добавим к вышесказанному несколько уточняющих замечаний.

Рост урожайного поколения 2010 г. отчетливо прослеживался у самцов как по весенним ловушечным сборам, так и по осенним траловым, которые дополнили друг друга, показав хорошую сходимость (рис. 4 и 6, см. таблицу). Поэтому соотношение размер–возраст можно считать достаточно надежно установленным для самцов данного поколения в возрасте от 2,5 до 5,0 года, представленных в обоих случаях самыми высокими модальными пиками.

Модальные размеры самцов возраста 2+ варьировали по разным данным от 16–18 (см. рис. 3) до 21–22 мм (см. рис. 6). Здесь более вероятно второе, большее, значение. Во-первых, потому что оно относится непосредственно к поколению 2010 г., а не получено по многолетним данным. Во-вторых, рис. 3 содержит данные только с малых глубин, где более крупные двухлетки, мигрирующие вглубь, были представлены как минимум неполно.

Средняя ДК сеголеток гребенчатой креветки, собранных в октябре–декабре 1998 г. в возрасте 6–7 мес. (см. рис. 1) на мелководье (0,2–55,0 м) у г. Невельск ручным сачком и из ловушек, поставленных на волосатого краба, составляла 10 мм [Соколов, 2000]. Это почти совпадает с установленным выше модальным размером годовиков — 11–12 мм. Данное несоответствие в оценках возраст–размер снимается, если учесть, что сборы в 1998 г. проводились на пике массовой осенне-зимней линьки самцов, когда половина из них уже перелиняла и подросла. Кроме того, самые мелкие креветки, очевидно, легче других покидали крабовые ловушки через ячею, что могло привести к завышению средней ДК сеголеток. Вероятно, в сентябре–октябре средняя ДК еще не перелинявших 6-месячных сеголеток должна составлять не более 7–8 мм.

Предполагалось, что процесс смены пола у гребенчатой креветки в Японском море сильно растянут по времени [Соколов, 2000; Букин, 2001*]. У самцов урожайного поколения 2010 г. он занял не более двух лет. В возрасте 4+ смена пола у гребенчатой креветки Татарского пролива если и идет [Табунков, 1982; Буяновский, 2001], то вряд ли носит массовый характер (см. рис. 4, б, и). Отмеченное согласуется с результатами расчетов возраста 50 %-ной половозрелости самок гребенчатой креветки из Татарского пролива — 5,2 года и зал. Анива — 5,8 года*.

Что касается продолжительности жизни гребенчатой креветки в Татарском проливе, то ее оценка, предполагающая дожитие максимум до 10 лет (там же), кажется нам несколько заниженной. Так, в среднем за 12 лет наблюдений в возрастном составе этой креветки доля особей возраста 10+ составляла всего лишь 0,1 % (чаще всего — 0), 9+ — 1,0, 7+ — 2,3, 8+ — 6,3 %. При таком составе популяции первый выклев личинок, который происходит у новых самок в возрасте 7–8 лет, окажется единственным относительно массовым, поскольку для второго цикла размножения 9–10-летних самок уже почти не остается.

Выводы

Первый год жизни неполовозрелые особи гребенчатой креветки держатся на глубинах менее 70 м и достигают 9–15 мм по ДК при модальном размере 11–12 мм. На

* Букин С.Д. Распределение и основные биологические характеристики гребенчатого чилима Сахалина : отчет о НИР (промежуточный) / СахНИРО. № 8628. Южно-Сахалинск, 2001. 51 с.

втором году они становятся самцами и мигрируют вглубь, присоединяясь к взрослым особям. Модальные размеры самцов урожайного поколения 2010 г. в возрасте 2, 3, 4, 5 и 6 лет были близки соответственно к 20–22, 26–27, 29–30, 32–33 и 35–37 мм.

По многолетним данным модальный размер интерсексов варьировал в пределах 37–39 мм. Смена пола у самцов начинается в возрасте 5+, но наиболее интенсивно протекает в 6+. Соответственно, в возрасте 6 лет и 9 мес. интерсексы нерестятся, а первый выклев личинок у новых самок происходит в возрасте 8 лет.

Большая, численно значимая, часть самок нерестится и выпускает личинок, по-видимому, три раз за жизнь, доживая таким образом до 12 лет. Самки, осуществляющие четыре репродуктивно-личинных цикла и доживающие до 14 лет, малочисленны, достигающие 16-летнего возраста после пяти циклов размножения, редки.

В период размножения (январь–май) репродуктивная часть популяции гребенчатой креветки в Татарском проливе представлена четырьмя генерациями самцов, возраст от 2+ до 5+, и семью генерациями самок (включая интерсексов), возраст от 6+ до 12+.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Помимо собственных данных, автор с благодарностью использовал в работе сборы В.С. Лукьянова (ХабаровскНИРО), И.А. Корнейчука (ТИНРО), А.Ю. Андропова (ВНИРО). Автор выражает искреннюю признательность д-ру биол. наук А.И. Буяновскому (ВНИРО), канд. биол. наук Н.И. Селину (ННЦМБ ДВО РАН) за ценные замечания при подготовке рукописи, а также благодарит экипаж промыслового судна СРТМ-К «Залив Находка» (ООО «Оплот Мира»), на котором была получена значительная часть материала, за содействие при сборе данных в море.

The author is thankful to the crew of fishing vessel Zaliv Nakhodka (Oplot Mira Ltd.) for assistance in collecting a significant part of the data for the study. In addition to the author's data, the collections of V.S. Lukyanova (KhabarovskNIRO), I.A. Korneychuk (TINRO), and A.Yu. Andronov (VNIRO) were used for the study, with thanks to. The author is sincerely grateful to A.I. Buyanovsky (VNIRO) and N.I. Selin (NSCMB FEB RAS) for their valuable comments to the manuscript draft.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование проведено на бюджетные средства.

Budget funding was used for the study.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Сбор материалов к статье не сопровождался нанесением ущерба природе.

All materials for the study were collected without harm to the nature.

Список литературы

Алехнович А.В. Особенности группового роста особей в популяциях длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* // Гидробиол. журн. — 2015. — Т. 51, 5(305). — С. 3–16.

Букин С.Д., Юрьев Д.Н. Динамика состояния запасов и перспективы промысла гребенчатой креветки в Татарском проливе // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 144. — С. 112–121.

Буяновский А.И. К оценке возрастной структуры популяции гребенчатой креветки, *Pandalus hypsinotus* (Decapoda, Pandalidae), в Татарском проливе (Японское море) // Зоол. журн. — 2001. — Т. 80, № 4. — С. 398–402.

Буяновский А.И. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных : моногр. — М. : ВНИРО, 2004. — 306 с.

Иванов Б.Г. Методическое пособие по промыслово-биологическим исследованиям морских креветок (съемки запасов и полевые анализы) : Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. — М. : ВНИРО, 2004. — Вып. 2. — 109 с.

Иванов Б.Г. О возможности разделения одного возрастного класса у ракообразных на две размерные группы на примере *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda) // Зоол. журн. — 1978. — Т. 57, № 5. — С. 673–681.

Низяев С.А., Букин С.Д., Клитин А.К. и др. Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России. — Южно-Сахалинск : СakhНИРО, 2006. — 114 с.

Соколов В.И. Замечания по биологии северной, гребенчатой и японской креветок (Decapoda, Pandalidae) в дальневосточных морях // Зоол. журн. — 2000. — Т. 79, № 7. — С. 787–799.

Табунков В.Д. Экология, репродуктивный цикл и условия воспроизводства трех видов креветок рода *Pandalus* в Татарском проливе // Изв. ТИНРО. — 1982. — Т. 106. — С. 42–53.

Юрьев Д.Н., Жуковская Г.В. Сезонные изменения биологического состояния и репродуктивный цикл гребенчатой креветки *Pandalus hypsinotus* (Caridea, Pandalidae) в Татарском проливе // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 3. — С. 547–560. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-547-560.

Юрьев Д.Н., Корнейчук И.А. Репродуктивно-линочный цикл северной креветки *Pandalus eous* (Caridea, Pandalidae) в северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 199. — С. 98–116. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-199-98-116.

References

Alekhovich, A.V., Features of group growth of individuals in populations of the long-fingered crayfish *Astacus leptodactylus*, *Gidrobiol. Zh.*, 2015, vol. 51, no. 5(305), pp. 3–16.

Bukin, S.D. and Yuriev, D.N., Dynamics of the humpback shrimp *Pandalus hypsinotus* stocks and the perspectives of its catch in the Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 144, pp. 112–121.

Buyanovsky, A.I., Estimating the age structure of the humpback shrimp, *Pandalus hypsinotus* (Decapoda, Pandalidae), population in the Tartar Strait, *Zool. Zh.*, 2001, vol. 80, no. 4. pp. 398–402.

Buyanovsky, A.I., *Prostranstvenno-vremennaya izmenchivost' razmernogo sostava v populyatsiyakh dvustvorchatykh mollyuskov, morskikh ezhei i desyatynogikh rakoobraznykh* (Spatio-temporal Variability of Size Structure in Populations of Bivalve Mollusks, Sea Urchins, and Decapod Crustaceans), Moscow: VNIRO, 2004.

Ivanov, B.G., Methodological manual for commercial biological research of marine shrimp (stock surveys and field analyses), *Izucheniye ekosistem rybokhozyaystvennykh vodoyemov, sbor i obrabotka dannykh o vodnykh biologicheskikh resursakh, tekhnika i tekhnologiya ikh dobychi i pererabotki* (Study of ecosystems of fishery reservoirs, collection and processing of data on aquatic biological resources, equipment and technology for their extraction and processing), Moscow: VNIRO, 2004, no. 2.

Ivanov, B.G., On possibility of the division of one age class into two size groups, with special reference to *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda), *Zool. Zh.*, 1978, vol. 57, no. 5. pp. 673–681.

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.

Sokolov, V.I., The biology of *Pandalus borealis*, *P. hypsinotus*, and *Pandalopsis japonica* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) in the far east seas, *Zool. Zh.*, 2000, vol. 79, no. 7, pp. 787–799.

Tabunkov, V.D., Ecology, reproductive cycle and conditions of three species of shrimp of *Pandalus* gen. in Tatarsky Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1982, vol. 106, pp. 42–53.

Yuriev, D.N. and Zhukovskaya, G.V., Seasonal changes of biological condition and reproductive cycle of humpback shrimp *Pandalus hypsinotus* (Caridea, Pandalidae) in the Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 3, pp. 547–560. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-547-560

Yuriev, D.N. and Korneychuk, I.A., Reproduction-molting cycle of northern shrimp *Pandalus eous* (Caridea, Pandalidae) in the northwestern Japan Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 199, pp. 98–116. doi 10.26428/1606-9919-2019-199-98-116

Bukin, S.D., *Raspredeleniye i osnovnyye biologicheskiye kharakteristiki grebenchatogo chilima Sakhalina : otchet o NIR (promezhutochnyy)* (Distribution and main biological characteristics of Sakhalin comb chillimr: interim report), Available from SakhNIRO, 2001, Yuzhno-Sakhalinsk, no. 8628.

Поступила в редакцию 19.10.2023 г.

После доработки 28.02.2024 г.

Принята к публикации 1.03.2024 г.

The article was submitted 19.10.2023; approved after reviewing 28.02.2024; accepted for publication 1.03.2024

Научная статья

УДК 639.2.081.117.22

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-146-155

EDN: WWSHOZ



О ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ СНЮРРЕВОДА ДЛЯ ОЦЕНКИ ЗАПАСОВ ПРОМЫСЛОВЫХ ВИДОВ РЫБ

П.В. Калчугин¹, С.Ф. Соломатов^{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. По результатам параллельных работ тралом и снюрреводом в Уссурийском заливе (Японское море) получены вполне сопоставимые материалы, также предпринята попытка использования уловов снюрревода для оценки состояния биологических ресурсов на исследуемой акватории.

Ключевые слова: трал, снюрревод, плотность концентраций, площадь облова, соотношение видов

Для цитирования: Калчугин П.В., Соломатов С.Ф. О возможности использования снюрревода для оценки запасов промысловых видов рыб // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 146–155. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-146-155. EDN: WWSHOZ.

Original article

On possibility of using Danish seine to assess the stocks of commercial fish species

Pavel V. Kalchugin*, Sergei F. Solomatov**

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

* chief specialist, pavel.kalchugin@vniro.tinro.ru, ORCID 0009-0003-9034-9344

** Ph.D., researcher, solosf@yandex.ru, ORCID 0009-0001-5350-7062

Abstract. In modern conditions of less number of research expeditions, more information is collected by fishing vessels, where Danish seine is used as a fishing gear. Biostatistical data obtained by bottom trawl and Danish seine were compared in the joint survey in the Ussuri Bay (Japan Sea) and showed good comparability. Availability of the Danish seine using for assessment of fish stocks in this area is concluded.

Keywords: bottom trawl, Danish seine, fish distribution density, catch area, species ratio

* Калчугин Павел Васильевич, главный специалист, pavel.kalchugin@vniro.tinro.ru, ORCID 0009-0003-9034-9344; Соломатов Сергей Федорович, кандидат биологических наук, научный сотрудник, solosf@yandex.ru, ORCID 0009-0001-5350-7062.

© Калчугин П.В., Соломатов С.Ф., 2024

For citation: Kalchugin P.V., Solomatov S.F. On possibility of using Danish seine to assess the stocks of commercial fish species, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 146–155. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-146-155. EDN: WWSHOZ.

Введение

Структура промыслов на Дальнем Востоке достаточно сложная. Она представлена разноглубинными, донными тралами, снюрреводом, ярусами и др. Степень значимости этих орудий лова в разных районах различается. Так, в Западно-Беринговоморской рыбопромысловой зоне по степени значимости на первом месте находится разноглубинный трал [Терентьев, Василец, 2005], на Камчатке — это донный траловый промысел, на втором — снюрреводный [Сошин, Адамов, 2007]. В Приморье по данным ССД (суточных судовых донесений) Отраслевой системы мониторинга Росрыболовства первое место занимает снюрреводный промысел [Бадаев и др., 2020], на северных Курильских островах — донные и разноглубинные тралы [Болдырев и др., 2023].

Анализ работы промыслового флота на Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне показал, что состав уловов трала и снюрревода при работе даже в одних районах значительно различается [Балыкин, Терентьев, 2004; Балыкин и др., 2007; Терентьев, Чернова, 2010; Ким, Измятинский, 2018], что объясняется разным принципом действия орудий лова.

Траловая съемка является одним из основных способов оценки состояния водных биологических ресурсов, и в разное время изучением методики проведения донной траловой съемки занималось большое количество исследователей [Шемина, 1977; Вдовин, Дударев, 2000; Тарасюк, 2000; и др.].

В настоящее время в связи со значительно возросшей стоимостью морских исследований не всегда возможно выполнение комплексных донных траловых съемок, и необходимый материал часто собирается на промысловых судах, где в качестве орудия лова служит снюрревод.

Целью нашей работы являлось сравнение видового икhtiологического состава уловов и оценки биомассы рыб, полученных в ходе параллельных работ на одной акватории с использованием донного трала и снюрревода.

Материалы и методы

Для сравнения работы донного трала и снюрревода были проведены совместные работы на двух судах в сентябре 2004 г. в центральной части Уссурийского залива на площади около 40 км² (рис. 1).

МРС-5005 (БИФ «ТИНРО-центр») выполнял стандартные 20-минутные траления тралом ДТ/ТВ 21,7 м (горизонтальное раскрытие — 13,0 м, вертикальное — 2,6 м), вооруженным мягким грунтропом, с ячеей в кутце 30 мм и мелкочечной вставкой 10 мм. Скорость траления составляла 2,0–2,2 уз.

СЧС-2134 (сейнер черноморский средний) (ООО «Новый мир») для лова рыбы использовал снюрревод 111,2/24 м, длина урезом — 1250 м, длина сетной части — 93 м, нижняя подбора вооружена цепью, ячей в мотенной части — 50 мм, в кутце — 30 мм. Вертикальное раскрытие — ориентировочно от 6 до 8 м. Скорость, при которой сбивали урезы и протягивали снюрревод, составляла 1,3–1,4 уз. Выметывался снюрревод в форме пятиугольника, основанием которого была сетная часть, остальное — урезы (рис. 2).

Особенностью лова снюрреводом является то, что рыба облавливается не только с той площади, которую проходят крылья снюрревода (зона облова), но и с той, где дно взмучивается урезами (зона охвата), еще одно название снюрревода «мутник» — по способу концентрации рыбы [Трещев, 1983].

Провисание урезом принималось равным 3h, где h — глубина. За один замет снюрревод проходил 0,7 мили (1296 м). Было выполнено пять парных заметов снюрревода и постановок трала в течение одного светового дня.

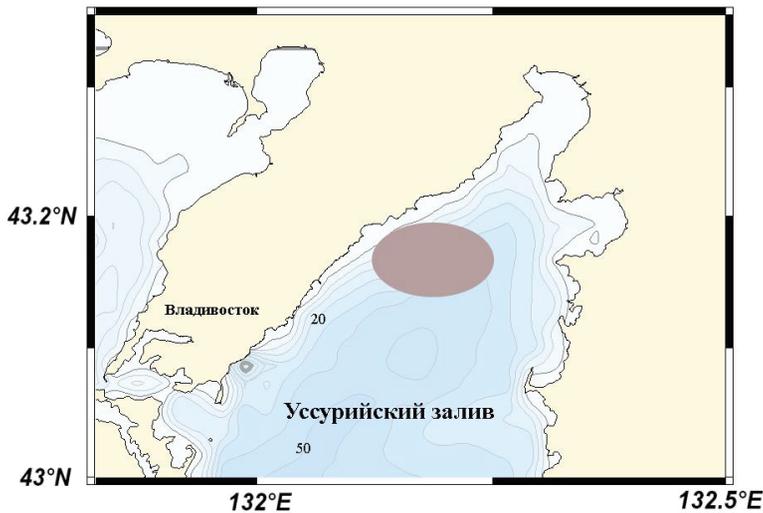


Рис. 1. Район совместных работ донного трала и снюрревода в сентябре 2004 г.
 Fig. 1. Scheme of the joint survey with bottom trawl and Danish seine in September 2004

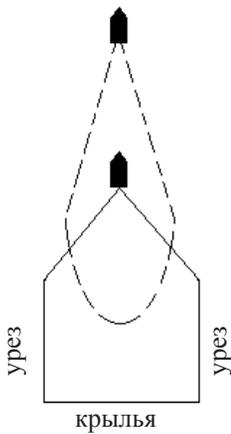


Рис. 2. Схема работы снюрревода: сплошной линией обозначено положение снюрревода на момент постановки, прерывистой — на момент выборки

Fig. 2. Scheme of operations with Danish seine: *solid line* — Danish seine position at the time of setting, *dashed line* — haul out position of Danish seine

Площадь облова снюрреводом принималась равной сумме двух фигур — трапеции и треугольника. Первое основание трапеции — горизонтальное раскрытие снюрревода (93 м) в момент постановки, второе основание за счет схождения урезов принимаем равным 56 м (горизонтальное раскрытие умножаем на 0,6), и высота — длина урезов без провисания. Учитывая среднюю глубину работ 30 м и принятую нами величину провисания 3h, высота полученной трапеции составляла ориентировочно 1160 м, исходя из этого обметываемая площадь может составлять около 0,086 км². Форму треугольника снюрревод принимает во время выборки. Основанием треугольника считаем верхнее основание трапеции, равное 0,056 км, высота этого треугольника равнялась среднему расстоянию, которое проходило судно, — 1,296 км. Средняя площадь треугольника — 0,072 км². Таким образом, общая средняя площадь облова снюрреводом составляла 0,15–0,16 км². Аналогичные цифры (0,167 км²) приводятся в статье Д.А. Терентьева и Н.В. Черновой [2010]. Средняя площадь облова тралом была 0,018 км², рассчитывалась из горизонтального раскрытия трала (0,013 км) и пройденного пути (1,419 км).

За средний улов принималась суммарная величина всех уловов, разделенная на количество тралений.

Съемка в северном Приморье выполнялась тремя среднетоннажными судами на глубине от 166 до 550 м. Заметы проводились однотипным снюрреводом с длиной крыльев 137 м и ячеей в кутце 38 мм. Работы осуществлялись за пределами 12-мильной экономической зоны между 44°00' и 45°30' с.ш. Сравнивались результаты донной тра-

ловой съемки, выполненной на НИС «Профессор Кагановский» в ноябре 1999 г. в тех же координатах, в которых использовался донный трал ДТ/35 с мелкоячейной вставкой.

Результаты и их обсуждение

По итогам проведенных работ в уловах трала и снюрревода отмечено соответственно 25 и 24 вида рыб, причем большая часть (19 видов) была общей (табл. 1).

Таблица 1
Видовой состав, фактический средний размер уловов (кг), плотность (кг/км²) и доля вида (%) для трала и снюрревода

Table 1
Species composition, factual average catch (kg), distribution density (kg/km²), and portion in catches (%) for bottom trawl and Danish seine

Вид	Улов		Плотность		Доля	
	Трал	Снюр-ревод	Трал	Снюр-ревод	Трал	Снюр-ревод
Желтоперая камбала <i>L. aspera</i>	8,882	127,200	505,7	864,2	21,17	33,01
Полосатая камбала <i>Liopsetta pinnifasciata</i>	5,375	29,200	317,7	198,4	13,30	7,58
Стреловидный люмпен <i>Lumpenus sagitta</i>	5,175	12,080	293,1	82,1	12,27	3,14
Керчак-яок <i>Myoxocephalus jaok</i>	4,970	90,420	282,3	614,3	11,81	23,48
Японская камбала <i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>	3,763	15,120	227,3	102,7	9,51	3,92
Навага <i>Eleginus gracilis</i>	2,582	10,960	147,0	74,5	6,15	2,85
Снежный керчак <i>Myoxocephalus brandti</i>	1,930	12,400	110,0	84,2	4,60	3,22
Сельдь <i>Clupea pallasii</i>	1,690	0,960	96,1	6,5	4,02	0,25
Желтополосая камбала <i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	1,288	9,200	76,5	62,5	3,20	2,39
Остроголовая камбала <i>Cleisthenes herzensteini</i>	1,305	6,820	73,9	46,3	3,09	1,77
Мелкочешуйная красноперка <i>Tribolodon brandti</i>	0,885	34,840	61,0	236,7	2,55	9,05
Длиннорылая камбала <i>Limanda punctatissima</i>	0,863	15,360	58,3	104,4	2,44	3,99
Звездчатая камбала <i>Platichthys stellatus</i>	1,025	3,120	58,1	21,2	2,43	0,81
Пятнистый терпуг <i>Hexagrammos stelleri</i>	0,585	4,500	33,4	30,6	1,40	1,17
Тихоокеанская зубастая корюшка <i>Osmerus dentex</i>	0,370	1,693	21,0	11,5	0,88	0,44
Колчужий люмпен <i>Acantholumpenus mackayi</i>	0,230	0,080	13,0	0,5	0,54	0,02
Бычок ворон <i>Hemitripterus villosus</i>	0,090	7,800	5,1	53,0	0,21	2,03
Длиннорылая лисичка <i>Brachyopsis segaliensis</i>	0,005	0,128	0,3	0,9	0,01	0,03
Нитчатый шлемоносец <i>Gymnocanthus pistilliger</i>	0,005	0,160	0,3	1,1	0,01	0,04
Двурогий бычок <i>Enophrys diceraus</i>	0,070	–	4,7	–	0,20	–
Липарис <i>Liparis</i> sp.	0,052	–	3,0	–	0,13	–
Промежуточный шлемоносец <i>Gymnocanthus intermedius</i>	0,013	–	0,7	–	0,03	–
Двенадцатигранная лисичка <i>Occella dodicaedron</i>	0,013	–	0,7	–	0,03	–
Японский анчоус <i>Engraulis japonicus</i>	0,005	–	0,3	–	0,01	–
Глазчатый опистоцентр <i>Opisthocentrus ocellatus</i>	0,005	–	0,3	–	0,01	–
Южный одноперый терпуг <i>Pleurogrammus azonus</i>	–	2,120	–	14,4	–	0,55
Мраморный керчак <i>Myoxocephalus stelleri</i>	–	0,800	–	5,4	–	0,21
Красная собачка Павленко <i>Ascoldia variegata</i>	–	0,100	–	0,7	–	0,03
Восьмилинейный терпуг <i>Hexagrammos octogrammus</i>	–	0,050	–	0,3	–	0,01
Пятнистый коносир <i>Konosirus punctatus</i>	–	0,030	–	0,2	–	0,01
Всего	41,18	385,14	2389,5	2616,6	100	100

Уловы снюрревода были выше за счет большей облавливаемой площади, плотность концентраций рыб была незначительно выше и составляла 2,6 т/км² для снюрревода и 2,4 т/км² для трала. Близким был и состав уловов. Соотношение видов несколько

различалось, но в обоих случаях основу уловов составляла желтоперая камбала *Limanda aspera*. Доля ее в уловах снюрревода составляла 33,0 %, в траловых уловах — 21,1 %. Необходимо отметить, что работы были приурочены к традиционным районам промысла желтоперой камбалы в Уссурийском заливе, по этой причине она и составляла основу уловов.

Сравнивая состав уловов снюрревода и трала (табл. 1), можно отметить общие закономерности в распределении доминирующих видов. Рыбы, отмеченные только в одном из орудий лова, больших корректировок в общую картину оценки запасов не внесли.

Наиболее заметные различия наблюдались в уловах мелкочешуйной красноперки, плотность концентраций которой на исследуемой акватории по данным трала составляла 61,0 кг/км², снюрревода — 236,7 кг/км², причиной столь значительных различий, на наш взгляд, может быть большее вертикальное раскрытие снюрревода. Высокая плотность таких видов, как навага, сельдь, стреловидный люмпен по данным траловых уловов может быть объяснена различной селективностью орудий лова и их скоростью. При тралении скорость выше, чем при замете и протягивании снюрревода, что, по-видимому, и объясняет некоторые различия в составе уловов. Большая доля мелкоразмерных рыб, в частности желтоперой камбалы *L. aspera* (рис. 3), обусловлена размерами используемой ячеи в сетной части.

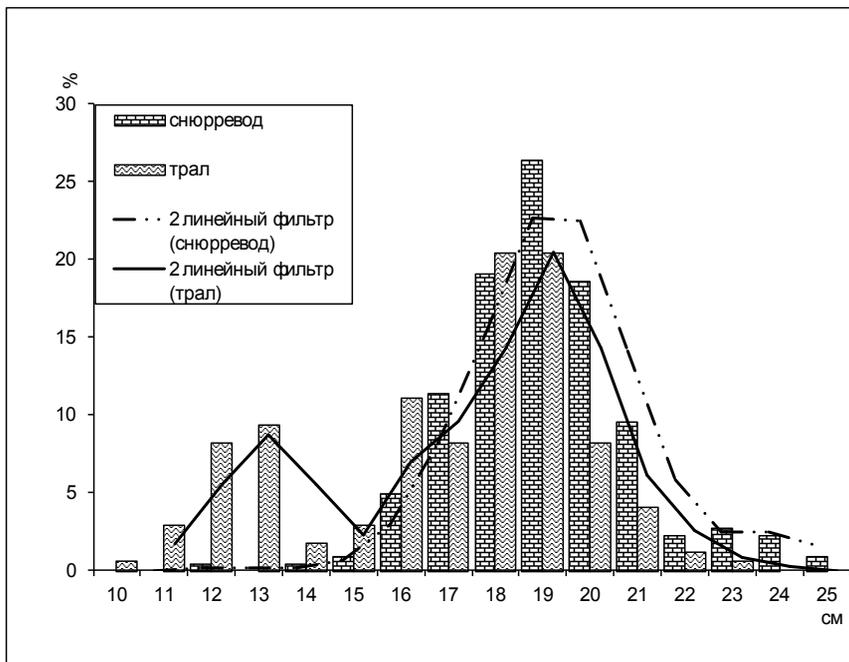


Рис. 3. Размерный состав желтоперой камбалы в уловах трала и снюрревода в Уссурийском заливе в сентябре 2004 г.

Fig. 3. Size composition of yellowfin sole in catches of bottom trawl and Danish seine in the Ussuri Bay in September 2004

Ранее уже поднимался вопрос о возможности использования результатов, полученных при работе других орудий лова, в частности снюрревода, для определения состояния запасов и структуры донных сообществ [Кручинин, Сафронов, 2009; Терентьев, Чернова, 2010; Золотов и др., 2012; Ким, Измятинский, 2018]. Причем в отдельных случаях использование материалов из различных орудий лова позволяет не только получить более достоверную информацию о состоянии запасов, но и уточнить размерно-возрастную структуру конкретного промыслового вида и его естественную убыль, что позволяет более обоснованно определять РВ и ОДУ [Балыкин, Буслов,

2010]. Результаты, полученные в тралово-снюрреводных съемках, выполненных в 2007–2009 гг. в прибрежных водах западной Камчатки [Терентьев, Чернова, 2010], были не однозначны. Точка в вопросе сравнимости оценок запасов тралом и снюрреводом поставлена не была, в целом исследователи [Терентьев, Чернова, 2010] считают возможным использовать донные снюрреводные съемки для оценки текущих и ретроспективных запасов и предлагают решить эту проблему с помощью применения коэффициентов уловистости. В то же время А.О. Золотов с соавторами [2012] пришли к выводу о невозможности применения снюрреводных съемок для прямой оценки запасов. Причины те же — неопределенность коэффициентов уловистости и значительные различия по составу уловов в траловых и снюрреводных съемках. В работе Л.Н. Ким и Д.В. Измятинского [2018] получены вполне сравнимые результаты при использовании разных орудий лова, однако они вызывают несколько вопросов. Не совсем понятна методика определения запасов. Использованы материалы снюрреводных уловов с 2013 по 2017 г. и материалы контрольного лова камбал снюрреводом в 1996–2001 гг. В основу расчетов положены данные 64 уловов снюрревода в период с февраля по ноябрь. В среднем на один год исследований приходится около 6 заметов снюрревода. Полученные определенные запасы сравниваются с результатами донных траловых съемок, которые проводились в заливе в летний период — июль-сентябрь [Соломатов, Калчугин, 2013]. Учитывая тот факт, что лов снюрреводом проводился с февраля по ноябрь, количество сравниваемых станций должно быть еще меньше. Траловые съемки в выделяемый период проводились регулярно, и непонятно, какие годы съемок использовались для сравнения. Большое сомнение вызывает введенный авторами коэффициент объемности, который составляет 3. Причина введения этого коэффициента — большая вертикальная зона облова снюрревода по сравнению с тралом, которая по мнению авторов составляет около 20 м (вертикальное раскрытие трала составляет 2–3 м). В работе А.В. Сошина с соавторами [2021] инструментально определено, что высота стенки снюрревода датского типа составляет 21 м в период постановки снюрревода, в рабочем состоянии величина вертикального раскрытия в начале траления 7–9 м и при дальнейшей работе снижается до 5 м. Необходимо отметить, что эти данные приведены для снюрревода датского типа с большим вертикальным раскрытием, который используют для промысла минтая. Дальневосточный снюрревод, обычно используемый при промысле камбал и других донных рыб, имеет большую длину крыльев и меньшее вертикальное раскрытие по сравнению со снюрреводом датского типа. Высота сетной части снюрревода составляет от 6 до 8 м [Хе и др., 2023], маловероятно, что при таком вертикальном раскрытии зона облова донных рыб составит около 20 м. Не совсем понятно допущение авторов, что биомасса рыб в трех придонных горизонтах (0–6, 6–12 и 12–18 м над дном) одинакова. Это можно было бы принять для придонно пелагических рыб (минтая, терпуга, сельди), но не для камбал и бычков. Сравнивая состав снюрреводных уловов с уловами донного трала, полученными в этих же районах с вышеперечисленными допущениями, авторы говорят о сходных оценках ресурсов гидробионтов, при этом выявленные различия, по их мнению, носят случайный характер.

Более интересны результаты исследований по сравнению уловов трала и снюрревода представленные в работе О.Н. Кручинина и В.А. Сафронова [2009]. К сожалению, при сравнении исследуемых орудий лова были только две общие точки работы трала и снюрревода, которые показали примерно одинаковый результат. Уловистость снюрревода больше по рыбам, а по беспозвоночным значительно выше уловистость трала. Плотность концентраций рыб при снюрреводном лове составила 1145 кг/км², при траловом — 923 кг/км², как видим, результаты довольно близки. К сожалению, авторы не приводят видовой состав уловов. Выделяют только две группы — рыбы и беспозвоночные — и признают, что необходимо провести спланированный эксперимент для сравнения характеристик снюрревода и трала с параллельной работой и минимальным

разрывом во времени. Но полученные материалы позволяют говорить о возможности использования альтернативных орудий лова для оценки запасов.

Анализ работы промыслового флота на Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне показал значительные различия в уловах трала и снюрревода, о чем написано выше. Структура уловов по данным контрольного лова (когда видовой состав учитывается научным сотрудником на борту судна) и официальной промысловой статистики также различалась, что, по мнению Д.А. Терентьева и П.М. Васильца [2005], объясняется двумя причинами. Во-первых, при проведении промысла некоторые виды рыб могут отсутствовать в разрешении, что приводит к сокрытию или занижению размеров уловов таких видов в отчетности. При проведении контрольного лова видовая структура уловов учитывается полностью. Во-вторых, промысел ведется на локальных промысловых скоплениях, а контрольный лов предполагает работу на более обширной акватории. Аналогичная картина характерна и для исследуемого района (зал. Петра Великого) [Калчугин, 2021].

Возвращаясь к теме возможности использования снюрревода в качестве альтернативного орудия лова для выполнения траловых съемок с целью оценки биомассы и определения состава донных сообществ, хочется привести результаты промысла и параллельно выполненной съемки в северном Приморье в ноябре 1996 г. и сравнить с результатами донной траловой съемки в этом районе в ноябре 1999 г. Состояние запасов комплекса донных рыб в этот период было достаточно стабильно [Вдовин и др., 2004]. В данном случае доля промысловых видов в уловах при выполнении съемки и при промысле значительно различалась. В промысловом режиме основу уловов составляла малоротая камбала, на которую и был ориентирован промысел, при проведении съемки преобладал южный одноперый терпуг, доля которого составляла более 50 %. Биомасса его в этот период в подзоне Приморья находилась на довольно высоком уровне [Калчугин, 2001].

Этот вывод достаточно хорошо показывают данные табл. 2, из которых видно, что результаты съемки, выполненной тралом и снюрреводом в разные годы, более сопоставимы, чем результаты промысла и съемки, выполненных в один и тот же период.

Таблица 2

Соотношение видов рыб в уловах снюрревода в съемке и при промысле камбал (по данным работ на японских рыбопромысловых судах в северном Приморье в ноябре 1994 г. (наши данные) и траловой съемки НИС «Профессор Кагановский» в ноябре 1999 г.)

Table 2

Ratio of fish species in catches of Danish seine (data of research survey in the Ussuri Bay and commercial fishery of Japanese fishing vessels at northern Primorye in November 1994) and bottom trawl (data of RV Professor Kaganovsky survey on the shelf of Primorye in November 1999)

Вид рыб	Снюрревод				Донный трал	
	Съемка		Промысел		Съемка	
	Средний улов, кг	Доля вида, %	Средний улов, кг	Доля вида, %	Средний улов, кг	Доля вида, %
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	233,3	8,0	350,6	35,0	37,2	11,1
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	161,4	5,5	104,7	10,5	64,5	19,4
Другие виды камбал	157,9	5,4	70,8	7,1	6,4	1,9
<i>Gadus chalcogramma</i>	164,6	5,6	211,0	21,1	21,7	6,5
<i>Pleurogrammus azonus</i>	1746,4	59,7	139,7	14,0	136,5	41,0
<i>Gadus macrocephalus</i>	272,6	9,3	55,4	5,5	3,7	1,1
<i>Bathyraja parmifera</i>	40,7	1,4	28,1	2,8	31,9	9,6
Прочие	148,9	5,1	40,1	4,0	31,4	9,4
Итого	2925,7	100	1000,3	100	333,293	100

К аналогичному выводу пришел и Л.А. Борец [1997], который доказал, что данные промысловых уловов несравнимы с результатами материалов донных траловых съемок. Выявленные различия в структуре уловов в значительной степени обусловлены не

объективными причинами, связанными с улавливающей способностью используемых орудий лова, а спецификой ведения промысла.

Заключение

На основе наших исследований, несмотря на короткий ряд наблюдений, можно сделать вывод о возможности использования для оценки состояния запасов водных биоресурсов не только трала как традиционного орудия лова, но и снюрревода. Существующие расхождения в оценке плотности концентраций, полученные разными орудиями лова (в данном случае тралом и снюрреводом), носят не критичный характер и позволяют использовать их для получения более достоверной информации о состоянии биологических ресурсов, а в некоторых случаях даже ее дополнения. Результаты сравнительных работ у разных исследователей различаются, что свидетельствует о необходимости продолжения работы в этом направлении.

Можно предположить, что при проведении параллельных работ тралом и снюрреводом с минимальным разрывом во времени, расширением района и глубин, а также увеличением числа станций распределение и оценки биомасс, полученные этими орудиями лова, будут более сопоставимы.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Выражаем благодарность Л.Н. Ким за помощь в организации проведения исследовательских работ и экипажам судов MPC-5005, СЧС-2134 за оказанное содействие.

The authors are thankful to Lora N. Kim for her assistance in organizing the joint survey and to the crews of fishing vessels MRS-5005 and SChS-2134 realized the experiment.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsorship.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

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

The authors state that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Обработка данных, обсуждение результатов исследования, подготовка статьи — совместно.

The data were collected and processed, the research results were discussed, and the manuscript was written and illustrated by two authors jointly.

Список литературы

Бадаев О.З., Болдырев В.З., Калчугин П.В. и др. Состояние водных биоресурсов и промысла в подзоне Приморье Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна // Рыб. хоз-во. — 2020. — № 3. — С. 56–63. DOI: 10.37663/0131-6184-2020-3-56-63.

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

Балыкин П.А., Буслов А.В., Терентьев Д.А., Бонк А.А. Распределение квот на вылов водных биоресурсов с учетом многовидового характера рыболовства // Вопр. рыб-ва. — 2007. — Т. 8, № 3(31). — С. 559–568.

- Балькин П.А., Терентьев Д.А.** Организация многовидового промысла рыб на примере Карагинской подзоны // Вопр. рыб-ва. — 2004. — Т. 5, № 3(19). — С. 489–499.
- Болдырев В.З., Бадаев О.З., Матросова И.В. и др.** Северо-Курильская зона: состояние ресурсов и промысла в 2000–2021 годы // Рыб. хоз-во. — 2023. — № 2. — С. 50–58. DOI: 10.37663/0131-6184-2023-2-50-58.
- Борец Л.А.** Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. — 217 с.
- Вдовин А.Н., Дударев В.А.** Сравнительная оценка количественных учетов рыбной сырьевой базы Приморья // Вопр. рыб-ва. — 2000. — Т. 1, № 4. — С. 46–57.
- Вдовин А.Н., Измятинский Д.В., Соломатов С.Ф.** Основные результаты исследований рыб морского прибрежного комплекса Приморья // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138. — С. 168–190.
- Золотов А.О., Терентьев Д.А., Малых К.М.** Использование снюрреводных съемок для исследований биоресурсов прибрежных вод Камчатки: методические подходы и предварительные результаты // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2012. — Вып. 27. — С. 99–106.
- Калчугин П.В.** Многолетняя динамика биомассы и доминирующие виды комплекса донных рыб в заливе Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, № 1. — С. 44–61. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-44-61.
- Калчугин П.В.** Современное состояние популяции южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в водах Приморья // Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем : тез. докл. Междунар. конф. — Апатиты : КНЦ РАН, 2001. — С. 100–101.
- Ким Л.Н., Измятинский Д.В.** Опыт оценки ресурсов рыб в заливе Петра Великого по данным снюрреводных уловов // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 194 — С. 205–214. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-194-205-214.
- Кручинин О.Н., Сафронов В.А.** Зона облова снюрреводом при различных траекториях замета // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 158. — С. 333–355.
- Соломатов С.Ф., Калчугин П.В.** Современное состояние ресурсов рыб в зал. Петра Великого (Японское море) // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Тр. СахНИРО. — 2013. — Т. 14. — С. 36–45.
- Сошин А.В., Адамов А.А.** Предварительные результаты исследований селективных свойств снюрревода на промысле минтая // Вопр. рыб-ва. — 2007. — Т. 8, № 3(31). — С. 569–575.
- Сошин А.В., Малых К.М., Лапшин О.М. и др.** Состояние техники и организации снюрреводного лова в прикамчатских водах // Тр. ВНИРО. — 2021. — Т. 184. — С. 46–60. DOI: 10.36038/2307-3497-2021-184-46-60.
- Тарасюк С.Н.** Использование результатов донных траловых съемок для оценки запасов гидробионтов // Рыб. хоз-во. — 2000. — № 1. — С. 38–40.
- Терентьев Д.А., Василец П.М.** Структура уловов на рыбных промыслах в северо-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 140. — С. 18–36.
- Терентьев Д.А., Чернова Н.В.** Сравнительные результаты траловых и снюрреводных съемок у западного побережья Камчатки в 2007–2009 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2010. — Вып. 18. — С. 82–94.
- Трещев А.И.** Интенсивность рыболовства : моногр. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. — 236 с.
- Хе П., Чопин Ф., Сууронен П. и др.** Иллюстрированный справочник: классификация и определения орудий лова. — Рим : ФАО, 2023. — № 672. — 96 с.
- Шемина Э.И.** Оценка запасов рыб и коэффициента уловистости // Рыб. хоз-во. — 1977. — № 4. — С. 22–23.

References

- Badaev, O.Z., Boldyrev, V.Z., Kalchugin, P.V., Shabelsky, D.L., and Izmyatinsky, D.V.**, The state of living resources stock and fishing in the Primorye subzone of the Far Eastern fisheries basin, *Rybn. Khoz.*, 2020, no. 3, pp. 56–63. doi 10.37663/0131-6184-2020-3-56-63
- Balykin, P.A. and Buslov, A.V.**, Size-age composition of walleye pollock and mortality assessment dependently the gears of fishing (the western Bering Sea instance), *Vopr. Rybolov.*, 2010, vol. 11, no. 1(41), pp. 191–198.
- Balykin, P.A., Buslov, A.V., Terent'ev, D.A., and Bonk, A.A.**, The allocation of the commercial quotas of aquatic bioresources in view of the multispecies character of fisheries, *Vopr. Rybolov.*, 2007, vol. 8, no. 3(31), pp. 559–568.

Balykin P.A., and Terentyev D.A., Organization of multi-species fisheries using the example of the Karaginskaya subzone, *Vopr. Rybolov.*, 2004, vol. 5, no. 3(19), pp. 489–499.

Boldyrev, V.Z., Badaev, O.Z., Matrosova, I.V., Solodovnikov, S.A., and Shchabelsky, D.L., North Kuril zone: the state of resources and fishery in 2000–2020, *Rybn. Khoz.*, 2023, no. 2, pp. 50–58. doi 10.37663/0131-6184-2023-2-50-58

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.

Vdovin, A.N. and Dudarev, V.A., Comparative estimation on the quantitative accounts of fish stock in Primorye, *Vopr. Rybolov.*, 2000, vol. 1, no. 4, pp. 46–57.

Vdovin, A.N., Izmyatinsky, D.V., and Solomatov, S.F., The main results of research of marine coastal complex of ichthyofauna in Primorye, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 138, pp. 168–190.

Zolotov, A.O., Terentyev, D.A., and Malykh, K.M., Danish seine, bottom trawl, bottom species of fishes, surveys, structure of species, distribution, Kamchatka, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2012, vol. 27, pp. 99–106.

Kalchugin, P.V., Long-term dynamics of biomass and dominant species of the bottom fish complex in Peter the Great Bay, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 1, pp. 44–61. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-44-61

Kalchugin, P.V., Current state of the population of the southern Atka mackerel (*Pleurogrammus azonus*) in the Primorsky District waters, in *Tezisy dokl. Mezhdunar. konf. "Biologicheskiye osnovy ustoychivogo razvitiya pribrezhnykh morskikh ekosistem"* (Proc. Int. Conf. "Biological grounding of the sustainable development of the coastal marine ecosystems"), Apatity: KNTs RAN, 2001, pp. 100–101.

Kim, L.N., and Izmyatinsky, D.V., Practice of assessing the resources of fish in Peter the Great Bay by data of danish seine catches, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 194, pp. 205–214. doi 10.26428/1606-9919-2018-194-205-214

Kruchinin, O.N. and Safronov, V.A., Catching zone for various trajectories of danish seining, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 158, pp. 333–355.

Solomatov, S.F. and Kalchugin P.V., The present state of fish resources in Peter the Great Bay (Japan Sea), *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.*, 2013, vol. 14, pp. 36–45.

Soshin, A.V. and Adamov, A.A., Preliminary results of studying selective features of danish seines in fisheries of the walleye pollack, *Vopr. Rybolov.*, 2007, vol. 8, no. 3(31), pp. 569–575.

Soshin, A.V., Malykh, K.M., Lapshin, O.M., Roy, I.V., and Kovalenko, M.N., State of technique and organization of danish seine fishery in kamchatka waters, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 184, pp. 46–60. doi 10.36038/2307-3497-2021-184-46-60

Tarasyuk, S.N., Using the results of bottom trawl surveys to assess aquatic life stocks, *Rybn. Khoz.*, 2000, no. 1, pp. 38–40.

Terentiev, D.A. and Vasilets, P.M., Catch structure by fishery gears in the north-western Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 140, pp. 18–36.

Terentyev, D.A. and Chernova, N.V., Comparative results of the trawl and Danish seine surveys on the west coast of Kamchatka in 2007–2009, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2010, vol. 18, pp. 82–94.

Treshchev, A.I., *Intensivnost' rybolovstva* (Intensity of Fishing), Moscow: Legkaya i Pishchevaya Promyshlennost', 1983.

He, P., Chopin, F., Suuronen, P., Ferro, R.S.T. and Lansley, D., *lyustrirovannoye rukovodstvo: Klassifikatsiya i identifikatsiya rybolovnykh snastey* (Illustrated Guide: Classification and Identification of Fishing Gear), Rome: FAO, 2023, no. 672.

Shemina, E.I., Assessment of fish stocks and catchability rates, *Rybn. Khoz.*, 1977, no. 4, pp. 22–23.

Поступила в редакцию 9.08.2023 г.

После доработки 20.11.2023 г.

Принята к публикации 1.03.2024 г.

The article was submitted 9.08.2023; approved after reviewing 20.11.2023;
accepted for publication 1.03.2024

Краткое сообщение

УДК 597.556.33(265.54)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-156-159

EDN: WHLTZM

**ПЕРВАЯ ПОИМКА ОСТРОКЛЮВОВОГО ТЕРАПОНА
RHYNCHOPELATES OXYRHYNCHUS (CENTRARCHIFORMES: TERAPONTIDAE)
В РОССИЙСКИХ ВОДАХ ЯПОНСКОГО МОРЯ****Е.И. Барабанщиков¹, П.А. Савельев², Д.Л. Питрук³**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;³ Приморский океанариум — филиал ННЦМБ ДВО РАН,
690992, г. Владивосток, ул. Академика Касьянова, 25

Аннотация. Приводятся данные о первой поимке остроклювого терапона *Rhynchopelates oxyrhynchus* в водах Российской Федерации. Ранее данный вид в северо-западной части Японского моря не отмечался.

Ключевые слова: остроклювый терапон, *Rhynchopelates oxyrhynchus*, Terapontidae, Японское море, залив Петра Великого, Уссурийский залив, река Суходол

Для цитирования: Барабанщиков Е.И., Савельев П.А., Питрук Д.Л. Первая поимка остроклювого терапона *Rhynchopelates oxyrhynchus* (Centrarchiformes: Terapontidae) в российских водах Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 156–159. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-156-159. EDN: WHLTZM.

Short message

**First record of sharpbeak terapon *Rhynchopelates oxyrhynchus*
(Centrarchiformes: Terapontidae) in the Russian waters of the Japan Sea****Evgeniy I. Barabanshchikov*, Pavel A. Saveliev**, Dmitry L. Pitruk*****

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

** Institute of Marine Biology, National Scientific Centre of Marine Biology. Far Eastern Branch. Russian Ac. Sci., 17, Palchevsky Str., Vladivostok, 690041, Russia

*** Primorsky Oceanarium, National Scientific Centre of Marine Biology. Far Eastern Branch. Russian Ac. Sci., 25, Akademik Kasyanov Str., Vladivostok, 690922, Russia

* Ph.D., head of laboratory, evgeniy.barabanshchikov@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-2609-7555

** Ph.D., senior researcher, tomthumb@mail.ru, ORCID 0000-0001-8005-8883

*** Ph.D., assistant director, pitruk@mail.ru, ORCID 0009-0003-4449-8453

* Барабанщиков Евгений Иванович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, evgeniy.barabanshchikov@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-2609-7555; Савельев Павел Александрович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, tomthumb@mail.ru, ORCID 0000-0001-8005-8883; Питрук Дмитрий Леонидович, кандидат биологических наук, помощник директора по биологическим вопросам, pitruk@mail.ru, ORCID 0009-0003-4449-8453.

© Барабанщиков Е.И., Савельев П.А., Питрук Д.Л., 2024

Abstract. The first record of sharpbeak terapon *Rhynchopelates oxyrhynchus* in the waters of the Russian Federation. This species was known at the coast of Japan, but was not recorded previously in the northwestern Japan Sea.

Keywords: sharpbeak terapon, *Rhynchopelates oxyrhynchus*, Terapontidae, Japan Sea, Ussuri Bay, Peter the Great Bay, Sukhodol River

For citation: Barabanshchikov E.I., Saveliev P.A., Pitruk D.L. First record of sharpbeak terapon *Rhynchopelates oxyrhynchus* (Centrarchiformes: Terapontidae) in the Russian waters of the Japan Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 156–159. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-156-159. EDN: WHLTZM.

Остроклювый терапон (в англоязычной литературе — sharpbeak terapon) *Rhynchopelates oxyrhynchus* (Temminck & Schlegel, 1843) обитает в прибрежных морских и солоноватых водах от северного Вьетнама, Филиппин и южного Китая до Тайваня, южной части Корейского полуострова и южной части Японии [Линдберг, Красюкова, 1969; Masuda et al., 1984; Okamura, Amaoka, 1997; Nakabo, 2002]. В водах Российской Федерации этот вид ранее не отмечался.

Rhynchopelates oxyrhynchus отловлен рыбаками-любителями при учебном лове в верхней части внутренней эстуарной зоны р. Суходол 17 ноября 2023 г. недалеко от деревни Речица Шкотовского муниципального округа Приморского края (рис. 1). Место поимки во внутренней эстуарии р. Суходол — $43^{\circ}13'15,3286''$ с.ш. $132^{\circ}23'35,0373''$ в.д. (по WGS-84). Экземпляр не сохранился. Это первая поимка представителя семейства терапонтовых Terapontidae в водах Российской Федерации. Рыба имела общую длину (TL) около 18 см (рис. 2).

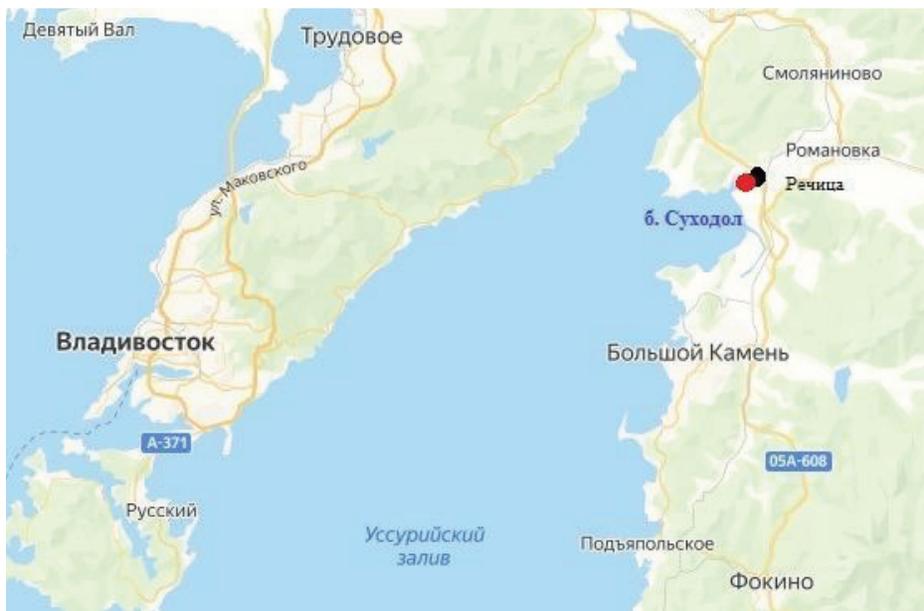


Рис. 1. Место поимки остроклювого терапона *Rhynchopelates oxyrhynchus* в р. Суходол 17 ноября 2023 г. (красная точка)

Fig. 1. Capture location of sharpbeak terapon *Rhynchopelates oxyrhynchus* in the Sukhodol River on November 17, 2023 (marked with red dot)

В южных частях ареала остроклювый терапон имеет промысловое значение, его мясо обладает высокими вкусовыми качествами [Линдберг, Красюкова, 1969]. В последние годы поимки южных видов, никогда не встречавшихся в российских водах, становятся все чаще [Земнухов и др., 2016; Барабанщиков, 2022; Долганов, Ким, 2023; и др.], увеличивается численность ранее единично отмечавшихся видов, некоторые рыбы (тунцы, сериола и др.) стали промысловыми [Барабанщиков и др., 2021; и др.] благодаря волне потепления, происходящей в последние годы [Nikitin et al., 2023].



Рис. 2. Пойманный в р. Суходол остроклювый терапон *Rhynchopelates oxyrhynchus*
Fig. 2. Sharpbeak terapon *Rhynchopelates oxyrhynchus* caught in the Sukhodol River

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы благодарят рыбаков-любителей, поймавших остроклювого терапона, и преподавателя биологии и химии Лазовской средней общеобразовательной школы № 1 Лазовского района Приморского края Г.Н. Вороную, предоставившую материал.

The authors are thankful to amateur fishermen who caught sharpbeak terapon and to G.N. Voronaya, the teacher of biology and chemistry from the secondary school No. 1 in Lazo, Primorsky Region, who provided materials for the publication.

Финансирование работы (FUNDING)

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

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

All applicable international, national and/or institutional guidelines for the use of animals were followed. Information about the caught fish specimen is presented in the article. Bibliographical references to all data from other authors used in the work are formatted in accordance with the rules of the journal.

Информация о вкладе авторов (AUTHORS CONTRIBUTIONS)

Е.И. Барабанщиков, П.А. Савельев, Д.Л. Питрук — систематизация материала, рисунки и подготовка статьи.

E.I. Barabanshchikov, P.A. Saveliev, D.L. Pitruk — systematization of the material, the text writing and illustrating.

Список литературы

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

Барабанщиков Е.И., Савельев П.А., Лысенко А.В. Новые поимки зеркального солнечника *Zenopsis nebulosa* (Zeidae) и восточного тунца *Thunnus orientalis* (Scombridae) в северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 2. — С. 385–389. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-385-389.

Долганов В.Н., Ким Л.Н. Alopiidae — новое для вод России семейство акул-лисиц // Биол. моря. — 2023. — Т. 49, № 3. — С. 215–216. DOI: 10.31857/S013434752303004X. EDN: SAZCPQ

Земнухов В.В., Барабанщиков Е.И., Туранов С.В. Synodontidae (Pisces: Aulopiformes) — новое семейство для фауны России // Биол. моря. — 2016. — Т. 42, № 3. — С. 244–245.

Линдберг Г.У., Краснокова М.И. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 3 : моногр. — Л. : Наука, 1969. — 479 с. (Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР, т. 99.)

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

Nakabo T. Fishes of Japan: with pictorial keys to the species. Part 2. — Japan : Tokai Univ. Press, 2002. — 1749 p.

Nikitin A.A., Tsypysheva I.L., Zuenko Yu.I. Spatial patterns of the Primorye Current in the northwestern East/Japan Sea on satellite images and standard sections // Ocean Science J. — 2023. — Vol. 58, Iss. 3. — Id. 22. DOI: 10.1007/s12601-023-00116-z.

Okamura O., Amaoka K. Sea fishes of Japan. — Yama-kei Publishers Co., Ltd., Tokyo. — 1997. — 783 p. (на яп.).

References

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

Barabanshchikov, E.I., Saveliev, P.A., and Lysenko, A.V., New captures of mirror dory *Zenopsis nebulosa* (Zeidae) and bluefin tuna *Thunnus orientalis* (Scombridae) in the northwestern Japan Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Oceanogr.*, 2021, vol. 201, no. 2, pp. 385–389. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-385-389

Dolganov, V.N. and Kim, L.N., Alopiidae — a new record of the thresher shark family for the fauna of Russia, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2023, vol. 49, no. 3, pp. 215–216. doi 10.31857/S013434752303004X

Zemnukhov, V.V., Barabanshchikov, E.I., and Turanov, S.V., Synodontidae (Pisces: Aulopiformes), a new family for fauna of Russia, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2016, vol. 42, no. 3, pp. 279–280. doi 10.1134/S1063074016030111

Lindberg, G.U. and Krasnyukova, Z.V., *Opredeliteli po faune, izdavaemye zoologicheskim institutom Rossiiskoi akademii nauk. T. 99. Ryby Yaponskogo morya i sopredel'nykh chastei Okhotskogo i Zheltogo morei* (Keys to Fauna Published by the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, vol. 99: Fishes of the Sea of Japan and Adjacent Waters of the Sea of Okhotsk and the Yellow Sea), Leningrad: Nauka, 1969, part 3.

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.

Nakabo, T., *Fishes of Japan with pictorial keys to the species*, part 2, Japan: Tokai Univ. Press, 2002.

Nikitin, A.A., Tsypysheva, I.L., and Zuenko, Yu.I., Spatial patterns of the Primorye Current in the northwestern East/Japan Sea on satellite images and standard sections, *Ocean Science J.*, 2023, vol. 58, no. 3, id. 22. doi 10.1007/s12601-023-00116-z

Okamura, O. and Amaoka, K., *Sea fishes of Japan*, Yama-kei Publishers Co., Ltd., Tokyo, 1997.

Поступила в редакцию 20.11.2023 г.

После доработки 12.12.2023 г.

Принята к публикации 1.03.2024 г.

The article was submitted 20.11.2023; approved after reviewing 12.12.2023; accepted for publication 1.03.2024

**УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ
ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES**

Научная статья

УДК [574.583:597.153](265.24)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-160-182

EDN: QNHDR

**ПЛАНКТОН ЗАЛИВА АЛЯСКА И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В ПИТАНИИ
ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ ВЕСНОЙ 2020 Г.**

Н.А. Кузнецова*

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

Аннотация. Представлены результаты гидробиологических исследований в марте-апреле 2020 г. на НИС «Pacific Legacy № 1», выполненных в зал Аляска, включая ИЭЗ Канады. Общая биомасса зоопланктона составила 301,9 мг/м³, фитопланктона — 41,9 мг/м³. Доминировала крупная фракция зоопланктона — 71 % от общего количества. Доли мелкого и среднеразмерного зоопланктона составили 16 и 13 %. Вследствие развития весенних процессов наблюдалось увеличение биомассы фито- и зоопланктона с севера на юг: на севере района — 3,2 и 188,3 мг/м³, в центральной области и на юге — до 87,9–305,4 и 34,6–397,7 мг/м³. Биомассы мелкой и средней фракций зоопланктона возросли за счет копепод р. *Pseudocalanus*, *Oithona similis*, науплий и копеподитов I–II стадии развития, молоди птеропод, гипериид и эвфаузиид, личинок сифонофор. Биомасса крупной фракции повысилась от 118,9 на севере до 293,6 мг/м³ на юге. Доминировали 2 группы зоопланктона: копеподы (49 %) и сагитты (36 %). Основу биомассы копепод определяли бореальные виды: *Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus*/*N. flemingeri*, *Eucalanus bungii*, *Metridia pacifica*. В марте-апреле 2020 г. общий запас фитопланктона и зоопланктона составил 5525 и 39798 тыс. т, а в феврале-марте 2019 г. был 679 и 25517 тыс. т. Произошло увеличение биомассы всех фракций зоопланктона, особенно мелкой и средней, в 2–5 раз (6318–2764 и 5190–1103 тыс. т). Запас зоопланктона крупной фракции, в основном копепод и сагитт, увеличился и составил 28920 тыс. т (в 2019 г. — 21650 тыс. т). Запас эвфаузиид в 2020 г. был ниже, чем в 2019 г., когда преобладали океанические виды эвфаузиид р. *Thysanoessa* (795 и 2982 тыс. т). И только запас наиболее распространенной *Euphasia pacifica* был на уровне 2019 г. (543 и 590 тыс. т). Рацион питания тихоокеанских лососей согласуется с особенностями структуры и биомассы крупной фракции зоопланктона: преобладающими компонентами были эвфаузииды, птероподы, медузы, гиперииды и ойкоплевры. Основными потребителями пищевых ресурсов были имеющие высокую биомассу кета 35–60 см и кижуч 30–50 см, которые встречались в центральной части района и на юге. Наблюдалась высокая степень потребления всеми лососями эвфаузиид, в частности *E. pacifica* (67–80 % массы пищи), кетой 35–60 см — медуз (24,1 %), птеропод (13,7 %), ойкоплевр (20,4 %) и кижучем — кальмаров (77,6 %). Количество зоопланктона, потребляемого лососями за месяц, составило 30,175 тыс. т, что значительно меньше запаса зоопланктона крупной фракции. Кормовые условия вполне благоприятные, лососи имели возможность питаться предпочитаемой пищей.

* Кузнецова Наталья Алексеевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, natalia.kuznetsova@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0005-8932-1744.

Ключевые слова: залив Аляска, зоопланктон, фракции, биомасса, распределение, запас, лососи, питание, рацион, потребление

Для цитирования: Кузнецова Н.А. Планктон залива Аляска и его значение в питании тихоокеанских лососей весной 2020 г. // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 160–182. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-160-182. EDN: QNHDR.L

Original article

Plankton in the Gulf of Alaska and its contribution to feeding of pacific salmons in spring of 2020

Natalia A. Kuznetsova

Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia
Ph.D., leading researcher, natalia.kuznetsova@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0005-8932-1744

Abstract. Results of the plankton survey conducted in the Gulf of Alaska, including EEZ of Canada, aboard RV Pacific Legacy No. 1 in March-April of 2020 are presented. The samples of plankton were collected in regular grid of stations and processed according to the methodologies adopted in TINRO. The mean total biomass of zooplankton was estimated as 301.9 mg/m³, of phytoplankton — as 41.9 mg/m³. The large-sized fraction of zooplankton dominated (on average 214.6 mg/m³, or 71 % of the total biomass), the portions of the small- and medium-sized fractions were 16 % and 13 %, respectively. Because of spring blooming development, both phyto- and zooplankton biomasses were increased southward from 3.2 and 188.3 mg/m³ in the northern area of the gulf to 87.9–34.6 and 305.4–397.7 mg/m³ in its central and southern areas, on average. The biomass of small- and medium-sized fractions (presented by copepods *Pseudocalanus*, *Oithona similis*, eggs and nauplii of copepods, copepodites, juvenile pteropods, hyperiids and euphausiids, and larvae of siphonophore) had slightly increased in the southern area to 50–60 and 35–38 mg/m³, respectively, whereas the biomass of large-sized fraction presented mainly by copepods (49 %) and arrowworms (36 %) had increased from 118.9 mg/m³ in the north to 293.6 mg/m³ in the south. Boreal species, as *Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus*/*N. flemingeri*, *Eucalanus bungii*, and *Metridia pacifica* dominated in the zooplankton biomass.

The total stock of zooplankton in the Gulf of Alaska in March-April of 2020 was amounted in 39798 · 10³ t that was higher than in February-March of 2019 (25517 · 10³ t), obviously because of the spring bloom beginning. Correspondingly, distribution density of phyto- and zooplankton was 8.5 and 61.4 t/km² in March-April of 2020 against 1.0 and 36.6 t/km² in February-March of 2019. The largest increasing was noted for the small-sized fraction (in 2 times, to 9.7 t/km²) and medium-sized fraction (in 4 times, to 8.0 t/km²), whereas the increasing for large-sized animals was moderate — from 31.0 t/km² in 2019 to 43.6 t/km² in 2020, and the density of euphausiids did not increase (0.8 t/km² in both years for *Euphasia pacifica*). The total stock of large-sized fraction had increased from 21650 · 10³ t in 2019 to 28920 · 10³ t in 2020.

The diet of pacific salmon corresponded with the species composition and biomass of the large-sized fraction of zooplankton, with predominance of euphausiids, pteropods, jellyfish, hyperiids, and oikopleura. The main consumers were the most abundant fish groups, as chum salmon with size of 35–60 cm and coho salmon of 30–50 cm found mainly in the central and southern areas of the gulf. *E. pacifica* were the favorite prey for all salmon species (67–80 % of food weight), except coho salmon — this species preferred squids (77.6 %). Monthly grazing of zooplankton by salmons in the Gulf of Alaska is estimated as 30.175 · 10³ tons that is an insignificant portion of its large-sized fraction stock, so the feeding conditions during the survey are considered as favorable for pacific salmons. However, the consumption is possibly underestimated because of low biomass of consumers in the winter-spring season. Spatial and temporal variations of fish aggregations driven by variability of water temperature and other abiotic factors should be accounted for adequate evaluation of the feeding conditions.

Keywords: Gulf of Alaska, zooplankton, size fraction, biomass, distribution density, stock, salmon, feeding, diet, consumption

For citation: Kuznetsova N.A. Plankton of the Gulf of Alaska and its contribution to feeding of pacific salmons in spring of 2020, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 160–182. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-160-182. EDN: QNHDR.L

Введение

В жизненном цикле тихоокеанских лососей период зимовки, который включает в себя и первые месяцы весны, считается одним из критических. Существуют разные точки зрения, одна из которых в том, что в зимне-весенний период наблюдаются неблагоприятные кормовые условия, «дефицит» пищи или питание менее калорийной пищей [Nagasava, 1999, 2000; Кловач, 2000; Gritsenko et al., 2000]. По мнению других исследователей, заниженная биомасса и продукция зоопланктона по методическим причинам не соответствует реальной картине [Шунтов, 2001; Шунтов, Темных, 2008]. В настоящее время признано, что в зимний период около трети всех тихоокеанских лососей обитает в зал. Аляска, однако факторы, влияющие на их выживание в критический зимний период, не изучены. В свете изменения экосистем океана есть острая необходимость исследования условий зимнего питания тихоокеанских лососей, особенно в северо-восточной части Тихого океана [Pakhomov et al., 2019; Somov et al., 2020]. В рамках программы «Международного года лосося» под эгидой северо тихоокеанской комиссии по анадромным рыбам (NPAFC) в 2019 г. в зал. Аляска с 21 февраля по 15 марта на НИС «Профессор Кагановский» была проведена первая международная комплексная экспедиция по изучению зимнего периода жизни, которая стала первым крупным исследованием зимней экологии лосося в зал. Аляска. Комплексная съемка в зал. Аляска, выполненная в 2020 г. с 11.03 по 07.04. на R/V «Pacific Legacy № 1», стала продолжением первой научной работы. Основные цели экспедиций заключались в сборе информации об экологии тихоокеанского лосося, включая оценки биомассы конкретных запасов, пространственного распределения, питания лососей, биологических (здоровье рыб, наличие пищи и взаимодействие видов) и океанографических условий в их первую зиму в море [Радченко и др., 2019; Pakhomov et al., 2019; Somov et al., 2020]. По материалам первой экспедиции 2019 г. были определены состав пищи лососей и доминирующие группы зоопланктона в их рационах в сравнении с данными питания лососей в других районах Тихого океана в зимний период [Сомов и др., 2019]. А.Ф. Волков и А.М. Слабинский [2019] определили биомассу и запасы зоопланктона, его фракций, групп крупной фракции и видов, объем потребления отдельных групп зоопланктона лососями. Они оценили ситуацию с пищей в глубоководной части зал. Аляска как благополучную. Ранее комплексные исследования в северо-западной и центральной частях Тихого океана, проведенные в феврале-марте 2009–2011 гг., также указывали на достаточность пищевых ресурсов в зимне-весенний период [Найденко и др., 2010; Кузнецова и др., 2011а; Найденко, 2022].

Целью настоящей работы является оценка состояния планктонного сообщества как кормовой базы тихоокеанских лососей и обеспеченности их пищей в зал. Аляска в весенний период 2020 г.

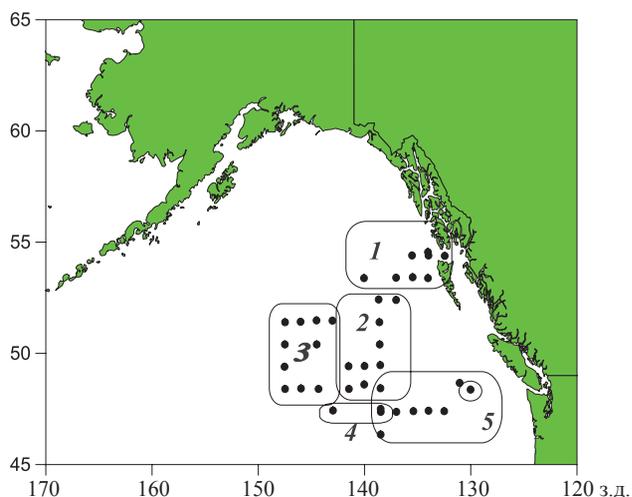
Материалы и методы

В марте-апреле 2020 г. район исследований в зал. Аляска, включая ИЭЗ Канады, находился в южной переходной зоне субарктического течения. В период съемки была обследована акватория площадью 648,5 тыс. км². В работе экспедиции на R/V «Pacific Legacy № 1» участвовали сотрудники Тихоокеанского филиала ВНИРО (ТИНРО) А.А. Сомов, А.Н. Канзепарова и сотрудник ВНИРО И.В. Григоров. Ими были проведены трофологические исследования и сбор проб зоопланктона (38 станций) (рис. 1).

Планктон облавливался сетями БСД (площадь входного отверстия 0,1 м², капроновое сито № 49, размер ячеек 0,168 мм) в слое 0–200 м. Скорость подъема сетей везде была одинаковой — 0,7–1,0 м/с. Обработка проб проведена в лаборатории мониторинга кормовой базы и питания рыб ТИНРО автором. Пробу зоопланктона разделяли на три размерные фракции: мелкая (от 0,2 до 1,2 мм), средняя (1,2–3,2 мм) и крупная (> 3,2 мм, но включали копепод р. *Neocalanus*, *Metridia*, *Calanus* на III–V ст. развития и половоз-

Рис. 1. Район работ и схема гидро-биологических станций в зал. Аляска в марте-апреле 2020 г.: 1 — северная область; 2 — центральная присвальная область; 3 — центральная океаническая область; 4 — южная область, март; 5 — южная область, апрель

Fig. 1. Scheme of the survey in the Gulf of Alaska in March-April, 2020: 1 — northern shelf area; 2 — central slope area; 3 — central deep-water area; 4 — southern deep-water area surveyed in March; 5 — southern deep-water area surveyed in April



релых более 2,5–3,0 мм). Численность мелкой и средней фракций подсчитывалась в камере Богорова, а крупной — тотально. В полученные результаты вводились поправки на недолов: для мелкой — 1,5; для средней — 2,0. Для планктона крупной фракции применялись группо-специфические поправки: для эвфаузиид, мизид и сагитт длиной до 10 мм — 2, 10–20 — 5, более 20 мм — 10; для гиперидов длиной до 5 мм — 1,5, 5–10 — 3,0, более 10 — 5,0; для копепод длиной до 5 мм — 2, более 5 мм — 3; для полихет, мелких медуз, птеропод и других малоподвижных животных — 1 [Рекомендации..., 1984; Борисов и др., 2004; Волков, 2008].

Пробы на питание тихоокеанских лососей отбирали из промыслового трала (52 траления) в количестве 20–25 экз. рыб каждой размерной группы. Обработку желудочно-кишечных трактов проводили без предварительной фиксации [Руководство..., 1986; Волков, 2008]. Всего за период съемки проанализировано содержимое желудков следующих видов лососей: горбуши — 24 желудка/4 пробы, кеты — соответственно 108/22, нерки — 50/14, кижуча — 49/10, чавычи — 25/4. Поскольку данных для расчета рационов лососей оказалось недостаточно, значения их суточных пищевых рационов в весенний период взяты из литературных источников и усреднены [Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008; Кузнецова, 2010; Найденко и др., 2010; Кузнецова и др., 2011а; Волков, Слабинский, 2019]. Пищевую обеспеченность оценивали по соотношению «биомассы макропланктона» и «объема его потребления» лососями [Шунтов, 2016].

Исследования в зал. Аляска в 2019–2020 гг. впервые проводились по методике принятой в ТИНРО: регулярная сетка станций, сбор проб зоопланктона сетью Джеди, а также обработка проб зоопланктона и материалов по питанию рыб. В 2019 г. работы выполнялись раньше на месяц — с 21 февраля по 15 марта, в 2020 г. с 11 марта по 7 апреля. Съемки существенно различались охватом акватории залива, в 2019 г. — от 47°40' до 56°40' с.ш., а в 2020 г. — от 46°30' до 55°00' с.ш. в прибрежье, в центральной части района съемки — до 54°00' с.ш. В 2020 г. в период съемки была обследована акватория площадью 648,5 тыс. км², в 2019 г. — 697,5 тыс. км². Кроме того, в 2020 г. все траловые работы в верхней эпипелагиали выполнялись разноглубинным тралом NPAFC 1142 (с мелкоячейной вставкой в кутце 4 мм), тогда как в 2019 г. был использован трал PT 80/396 (с мелкоячейной вставкой в кутце 10 мм) [Радченко и др., 2019; Pakhomov et al., 2019; Сомов и др., 2020; Somov et al., 2020].

Результаты и их обсуждение

В пределах обследованной акватории в зал. Аляска в слое 200–0 м биомасса зоопланктона оценена в 301,9 мг/м³, фитопланктона по уловам сетью Джеди — в 41,9 мг/м³. Основу зоопланктона формировала крупная фракция, составляющая 214,6 мг/м³, или 71 % от

общего количества зоопланктона, доминировали 2 группы — копеподы (49,3 %) и сагитты (35,9 %), третьими по значимости были кишечнорастворимые (4,7 %). Доля мелкого и среднеразмерного зоопланктона составила 16 и 13 % (47,9 и 39,4 мг/м³) (табл. 1).

В северной области (1) наблюдали незначительное развитие фитопланктона, средняя биомасса — 3,2 мг/м³, в центральной области наблюдалось «цветение» фитопланктона с максимальными биомассами 122,7–177,8 мг/м³ и биомасса возросла до 87,9 мг/м³. В основном встречались диатомовые водоросли рр. *Thalassiothrix*, *Rhizosolenia*, *Coscinodiscus* и *Ceratium*.

Неравномерное развитие фитопланктона показывает разный уровень весенних процессов в районе исследования, что в определенной степени сказывается и на развитии зоопланктона. Минимальные значения биомассы мелкой фракции зоопланктона наблюдались на севере (1) — 19,3 мг/м³, максимальные величины (71,8–98,3 мг/м³) — в центральной части района (рис. 2), а средние составляли в северной области 36,9 мг/м³ и на юге 49,1 мг/м³ (табл. 1). Для весеннего периода характерно появление яиц, науплий и копеподитов I–II стадии развития, молоди птеропод, гиперриид и эвфаузиид. Доминировали копеподы и аппендикулярии, в основном *Fritillaria borealis* (табл. 2). Из копепод преобладали *Oithona similis*, копеподы р. *Pseudocalanus*, копеподиты *Metridia pacifica* и *Neocalanus plumchrus/N. flemingeri*, причем их биомасса была выше и на юге (5) в апреле (табл. 2). Здесь же встречались теплолюбивые виды копепод р. *Calocalanus*, *Clausocalanus* и оболочники *Doliolum* sp.

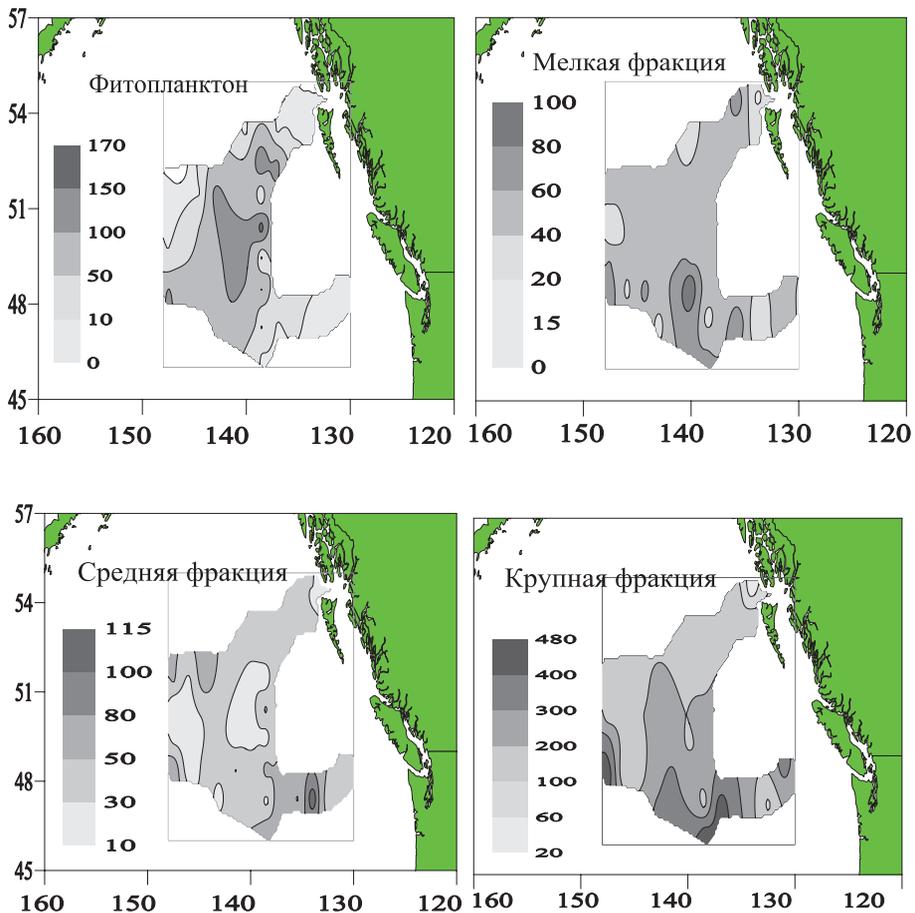


Рис. 2. Распределение фитопланктона и размерных фракций зоопланктона в зал. Аляска в марте-апреле 2020 г., мг/м³

Fig. 2. Distribution of phytoplankton and zooplankton (by size fractions) in the Gulf of Alaska in March-April, 2020, mg/m³

Таблица 1

Table 1

Состав планктона в эпипелагиали зал. Аляска в марте-апреле 2020 г.

Composition of plankton in the epipelagic layer in March-April, 2020

Состав планктона	Весь район	Северная область (1)	Центральная область		Южная область		Весь район	Северная область (1)	Центральная область		Южная область	
			Присвальная (2)	Океаническая (3)	Март (4)	Апрель (5)			Присвальная (2)	Океаническая (3)	Март (4)	Апрель (5)
Фитопланктон	41,9	3,2	87,9	44,0	18,6	34,9		1,7	28,1	14,4	6,1	8,8
Зоопланктон:	301,9	188,3	313,1	305,4	303,9	397,7	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Мелкая фракция	47,9	36,9	59,5	50,1	32,1	49,1	15,9	19,6	19,0	16,4	10,6	12,3
Средняя фракция	39,4	32,5	34,6	38,2	34,2	55,0	13,0	17,3	11,1	12,5	11,2	13,8
Крупная фракция, в том числе	214,6	118,9	219,1	217,1	237,7	293,6	71,1	63,1	69,9	71,1	78,2	73,9
Copepoda	105,8	68,6	104,6	111,5	84,4	145,5	49,3	57,7	47,8	51,4	35,5	49,5
Amphipoda	2,1	3,3	0,9	3,1	1,0	1,3	1,0	2,8	0,4	1,4	0,4	0,5
Euphausiacea	6,0	5,1	4,2	4,3	4,7	11,8	2,8	4,3	1,9	2,0	2,0	4,0
Decapoda	0,5	0,2	0,4	0,0	0,9	1,6	0,2	0,1	0,2	0,0	0,4	0,5
Chaetognatha	77,1	29,8	94,8	86,5	107,7	81,2	35,9	25,1	43,2	39,8	45,3	27,6
Pteropoda	1,5	3,5	0,7	0,4	0,9	1,9	0,7	2,9	0,3	0,2	0,4	0,6
Coelenterata	10,2	5,5	5,7	8,1	15,7	20,3	4,7	4,7	2,6	3,8	6,6	6,9
Tunicata	3,1	1,0	2,5	1,0	2,3	8,8	1,5	0,8	1,1	0,5	0,9	3,0
Polychaeta	2,8	1,4	2,5	1,0	6,0	5,5	1,3	1,2	1,2	0,4	2,5	1,9
Ostracoda	2,1	0,4	1,4	1,2	4,8	4,7	1,0	0,3	0,6	0,5	2,0	1,6
Heteropoda	2,3	-	0,9	-	6,5	7,5	1,1	-	0,4	-	2,8	2,6
Gastropoda (larvae)	0,01	-	0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cephalopoda larvae	0,5	-	0,01	0,01	1,5	1,8	0,2	-	-	-	0,6	0,7
Pisces (larvae, ova)	0,6	0,2	0,5	0,1	1,2	1,7	0,3	0,1	0,3	-	0,6	0,6

Состав мелкой фракции зоопланктона в эпипелагиали зал. Аляска
в марте-апреле 2020 г., мг/м³

Table 2

Species composition of the small-sized fraction of zooplankton in the epipelagic layer
in March-April, 2020, mg/m³

Вид и группа зоопланктона	Весь район	Северная область (1)	Центральная область		Южная область	
			Присвальной (2)	Океаническая (3)	Март (4)	Апрель (5)
Radiolaria	2,84	0,27	2,67	4,20	4,94	3,09
<i>Globigerina bulloides</i>	0,88	0,43	1,93	0,83	0,95	0,19
<i>Oithona similis</i>	15,55	17,09	14,29	21,72	5,67	11,43
<i>Metridia pacifica</i>	2,69	3,14	3,74	1,69	2,75	2,30
<i>Pseudocalanus</i> копеп.	4,28	3,10	5,34	3,71	3,55	5,27
<i>P. minutus</i>	1,23	2,67	0,68	0,59	0,96	1,32
<i>P. newmani</i>	1,49	1,20	1,19	1,06	0,78	2,93
Copepoda (nauplius)	1,43	1,05	1,90	2,31	0,54	0,54
<i>N. plumchrus</i>	1,17	1,32	0,70	1,52	0,86	1,26
Копеподиты Calanus	1,00	0,19	1,71	0,68	0,24	1,66
<i>Eucalanus bungii</i>	2,15	–	6,48	0,99	0,44	1,50
<i>Calocalanus styliremis</i>	0,94	–	0,62	0,77	1,68	2,19
<i>Microcalanus pygmaeus</i>	0,91	0,37	1,05	1,61	0,72	0,46
Копеподиты I–II стадии	1,18	0,80	1,44	1,22	1,27	1,19
Прочие копеподы (16 видов)	3,50	2,13	3,67	2,88	3,72	5,34
Копеподы всего	37,52	33,06	42,81	40,75	23,18	37,39
<i>Fritillaria borealis</i>	2,99	0,88	8,27	1,65	0,35	1,82
<i>Themisto</i> juv.	0,44	–	1,04	–	–	0,94
<i>Paraphronima</i> sp.	0,19	0,89	–	–	–	–
Euphausiacea (nauplius)	0,33	0,11	0,67	0,14	0,34	0,42
Euphausiacea ova	0,22	0,20	0,44	0,13	0,10	0,13
Euphausiacea (calyptopis)	0,27	0,21	0,13	0,18	0,29	0,61
<i>Parasagitta elegans</i>	0,24	–	0,16	0,29	1,13	0,19
<i>Doliolum</i> sp.	0,53	–	–	–	–	2,51
<i>Clione limacina</i> (larvae)	0,12	0,03	0,23	0,11	0,08	0,10
<i>Limacina helicina</i>	0,47	0,62	0,27	0,67	0,22	0,41
Прочие 10 видов	0,89	0,20	0,89	1,14	0,56	1,29
Всего мелкая фракция	47,93	36,90	59,51	50,09	32,14	49,09

Биомасса среднеразмерного зоопланктона изменялась от 32,5 на севере (1) до 55,0 мг/м³ на юге (5) (см. табл. 1, 3). В пространственном распределении максимальные значения биомассы средней фракции (116 мг/м³) были отмечены на юге района в апреле за счет копепоид и сифонофор (в основном личинок *Agalma elegans*) (рис. 2). Доминировали копепоиды *N. plumchrus*/*N. flemingeri*, *M. pacifica*, копепоиды р. *Pseudocalanus*.

Средняя биомасса зоопланктона крупной фракции была наименьшей в северной области (1) района — 118,9 мг/м³, в присвальной (2) и океанической (3) областях она составляла 217,1–219,1 мг/м³, в южной (5) в апреле — уже 293,6 мг/м³. Возросли биомассы всех групп крупной фракции, например копепоид, с 68,6 мг/м³ на севере (1) до 104,6–111,5 мг/м³ в центральном районе и до 145,5 мг/м³ в южном (5) (табл. 1, 4). При пространственном распределении зоопланктона крупной фракции максимальные значения биомассы (445–430 мг/м³) наблюдались на юге за счет копепоид (287–297 мг/м³) и сагитт (158–131 мг/м³) (рис. 2, 3). Биомассу копепоид в районе исследований определяли в основном бореальные виды: *Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus*/*N. flemingeri*, *E. bungii*, *M. pacifica*, которые составляли 45 % биомассы крупного зоопланктона (табл. 4). Среди копепоид *N. cristatus* и *N. plumchrus*/*N. flemingeri* доминировали рачки III–IV

Таблица 3

Состав средней фракции зоопланктона в эпипелагиали зал. Аляска
в марте-апреле 2020 г., мг/м³

Table 3

Species composition of the medium-sized fraction of zooplankton in the epipelagic layer
in March-April, 2020, mg/m³

Вид и группа зоопланктона	Весь район	Северная область (1)	Центральная область		Южная область	
			Присваловая (2)	Океаническая (3)	Март (4)	Апрель (5)
<i>Neocalanus plumchrus</i>	12,58	14,0	7,12	16,84	4,93	14,84
<i>N. cristatus</i>	0,77	0,79	0,26	1,35	2,36	—
<i>Metridia pacifica</i>	3,92	1,92	2,59	4,18	3,90	7,10
<i>Eucalanus bungii</i>	0,59	0	1,05	0,33	0,50	1,02
<i>Pseudocalanus minutus</i>	1,77	4,49	1,32	0,80	0,53	1,25
<i>P. newmani</i>	1,09	0,77	1,75	0,99	0,53	1,01
<i>Calanus pacificus</i>	0,74	0,09	0,58	0,18	0,39	2,41
<i>Mesocalanus tenuicornis</i>	1,09	0,17	1,85	1,16	2,45	0,55
Прочие копеподы (18 видов)	2,76	2,25	3,52	2,19	2,53	3,19
Копеподы всего	25,32	24,48	20,04	28,02	18,12	31,37
<i>Themisto pacifica</i>	0,90	0,64	0,01	0,25	6,21	0,99
Euphausiacea (furcilia)	0,45	0,09	0,88	0,18	0,29	0,73
<i>Clione limacina</i>	3,27	2,35	3,20	6,17	1,80	1,18
<i>Limacina helicina</i>	1,73	2,34	1,76	0,56	2,97	2,08
<i>Conchoecia</i> sp.	1,11	0,34	1,22	0,86	1,53	1,90
Siphonophora	4,15	1,46	4,53	0,73	1,95	11,53
<i>Doliolum</i> sp.	0,34	—	0,09	—	—	1,54
<i>Parasagitta elegans</i>	0,74	0,34	1,00	0,59	0,98	0,95
Прочие 8 видов	1,36	0,42	1,91	0,82	0,36	2,71
Всего средняя фракция	39,37	32,46	34,64	38,18	34,21	54,98

стадии, и лишь на юге единично были отмечены рачки на V стадии развития. Преобладание копепод III–IV стадии обусловлено биологией этого вида (зимняя генерация) [Бродский и др., 1983, Шебанова, 1997a]. Интерзональные виды копепод *N. cristatus*, *N. plumchrus*/*N. flemingeri* размножаются в мезопелагиали в осенне-зимний период, и их ранние стадии поднимаются в верхние слои весной [Шунтов, 2001]. У копепод *E. bungii* с наступлением весны и началом вегетации фитопланктона в верхние слои поднимаются старшие копеподиты, которые переходят во взрослую стадию и приступают к размножению [Гейнрих, 1961]. Размножение *M. pacifica* также приурочено к периоду вегетации фитопланктона [Шебанова, 1997б]. Только в северной области (1) были отмечены холодноводные копеподы *Calanus glacialis* и *Metridia longa*. А на юге района встречались виды, характерные для зоны смешения вод, теплолюбивые виды *Pleuromamma scutullata*, *P. xiphias* и *P. abdominalis*, *Calanus pacificus*, *Candacia columbiae*, *Heterorhabdus tanneri*, *Lophothrix* sp., *Eucalanus californicus* и *Eucalanus elongatus*. В пространственном распределении максимальные значения биомассы копепод наблюдались в океанической (3) — 143–286 мг/м³ — и южной (4, 5) областях — 143–286 и 250–297 мг/м³ (рис. 2, 3).

Сагитты в планктонном сообществе составляли по району исследований 36 % от общей биомассы крупной фракции (см. табл. 1). Доминировали сагитты *Parasagitta elegans* длиной 5–20 мм и *Flaccisagitta maxima* 20–45 мм (108 и 81 мг/м³). Максимальные значения биомассы сагитт наблюдались в океанической области (3), а также на юге района в марте и апреле (4, 5) (рис. 2, 3, табл. 4). Биомасса эвфаузиид изменялась по областям от 4 до 5 мг/м³ (см. табл. 1, 4). Максимальное значение биомассы эвфаузиид — 57 мг/м³ — наблюдалось в районе антициклонического вихря

Состав крупной фракции зоопланктона в эпипелагиали зал. Аляска
в марте-апреле 2020 г., мг/м³

Table 4

Species composition of the large-sized fraction of zooplankton in the epipelagic layer
in March-April, 2020, mg/m³

Вид и группа зоопланктона	Длина, мм	Весь район	Северная область (1)	Центральная область		Южная область	
				Присваловая (2)	Океаническая (3)	Март (4)	Апрель (5)
Copepoda		105,82	68,56	104,59	111,49	84,38	145,47
<i>Calanus glacialis</i>	3,0–4,4	0,51	2,41	–	–	–	–
<i>Neocalanus plumchrus/N. flemingeri</i> (IV ст. развития)	2,5–4,2	16,71	18,31	13,80	17,27	0,30	23,85
<i>N. plumchrus/N. flemingeri</i> (V ст., половозрелые)	4,0–5,0	0,01	–	–	–	0,10	–
<i>Neocalanus cristatus</i> (III ст. развития)	2,6–5,0	38,12	15,45	35,12	31,14	45,62	70,06
<i>N. cristatus</i> (IV ст. развития)	5,0–7,0	4,41	0,77	4,79	7,71	5,90	2,97
<i>N. cristatus</i> (V ст. развития)	7,1–8,0	5,26	5,53	2,41	12,0	0,67	1,48
<i>Metridia pacifica</i>	2,5–3,5	3,88	2,54	4,82	5,0	0,50	4,04
<i>M. longa</i>	3,1–4,0	0,67	3,21	–	–	–	–
<i>Eucalanus bungii</i>	3,0–6,0	22,31	9,48	25,26	29,15	11,25	27,43
<i>E. bungii</i>	6,1–8,0	5,69	2,54	13,39	3,26	2,59	4,36
<i>E. elongatus</i>	4,0–6,0	2,08	–	0,60	2,93	12,71	0,76
<i>E. californicus</i>	4,0–6,0	0,02	–	0,05	–	–	0,06
<i>Calanus pacificus</i>	2,5–3,5	1,55	1,01	0,87	0,02	1,87	4,65
<i>Pareuchaeta elongata</i>	3,1–8,0	2,04	3,62	1,61	1,70	–	2,14
<i>Pleuromamma scutullata</i>	3,1–4,0	0,95	2,23	0,85	0,20	0,19	1,0
<i>Lophothrix frontalis</i>	6,1–7,0	0,03	0,11	0,05	–	–	–
<i>Lophothrix</i> sp.	3,1–4,0	0,01	–	–	–	0,13	–
Прочие (19 видов)		1,57	1,35	0,97	1,11	2,55	2,67
Hyperiidae		2,08	3,36	0,90	3,06	0,98	1,32
<i>Themisto pacifica</i>	3–7	0,59	0,03	0,48	0,57	0,98	1,16
<i>Primno macropa</i>	3–10	0,55	0,37	–	1,77	–	0,05
<i>Hyperia galba</i>	7–10	0,10	–	0,42	–	–	–
<i>Paraphronima crassipes</i>	15–25	0,56	1,79	–	0,70	–	–
<i>Cyphocaris challengerii</i>	7–15	0,25	1,17	–	–	–	–
<i>Scina spinosa</i>	3–5	0,01	–	–	0,02	–	–
Прочие	5–7	0,02	–	–	–	–	0,11
Euphausiacea		6,02	5,13	4,19	4,33	4,70	11,78
Euphausiacea (furcilia)	3–6	0,83	0,04	1,51	0,31	1,06	1,42
<i>Thysanoessa spinifera</i>	10–15	0,69	1,61	–	–	–	1,69
<i>Euphausia pacifica</i>	4–10	0,32	–	0,98	–	–	0,43
<i>E. pacifica</i>	10–25	3,79	2,86	1,43	3,82	3,57	7,56
<i>Thysanoessa inspinata</i>	5–15	0,39	0,62	0,27	0,20	0,07	0,68
Decapoda		0,53	0,17	0,37	0,02	0,85	1,59
Decapoda (larvae)	3–5	0,08	0,17	0,03	–	0,38	0,03
Caridea (larvae)	5–15	0,45	–	0,34	0,02	0,47	1,56
Chaetognatha		77,07	29,84	94,81	86,46	107,66	81,18
<i>Eukrohnia hamata</i>	5–15	0,03	–	0,12	–	–	–
<i>Flaccisagitta maxima</i>	5–10	0,01	0,06	–	–	–	–
<i>F. maxima</i>	10–20	1,86	0,12	1,08	0,63	7,50	3,91

Вид и группа зоопланктона	Длина, мм	Весь район	Северная область (1)	Центральная область		Южная область	
				Присваловая (2)	Океаническая (3)	Март (4)	Апрель (5)
<i>F. maxima</i>	20–45	34,23	11,28	38,07	39,81	57,10	37,33
<i>Parasagitta elegans</i>	5–10	15,03	6,84	24,11	8,50	27,15	16,62
<i>P. elegans</i>	10–20	24,43	11,54	31,43	31,89	15,91	23,32
<i>P. elegans</i>	20–30	1,48	–	–	5,63	–	–
Pteropoda		1,48	3,47	0,66	0,44	0,95	1,89
<i>Clio</i> sp.	3,0–8,0	0,26	–	–	–	0,17	1,16
<i>Clione limacina</i>	3,0–10,0	0,53	0,94	0,52	0,44	0,26	0,35
<i>Limacina helicina</i>	3,0–7,0	0,68	2,53	0,14	–	0,42	0,38
<i>Pterotrachea</i> sp.	7,1–8,0	0,01	–	–	–	0,10	–
Cnidaria		9,39	4,76	5,15	7,33	14,72	19,28
Cnidaria spp.	3–8	0,65	1,55	0,62	0,17	0,48	0,42
<i>Aglantha digitale</i>	3–17	8,74	3,21	4,53	7,16	14,24	18,86
Siphonophora		0,78	0,70	0,58	0,78	0,97	1,02
<i>Dimophyes</i> sp.	5–10	0,33	–	0,13	0,68	0,60	0,30
<i>Diphyes</i> sp.	5–10	0,15	–	0,20	–	–	0,50
<i>Diphyes dispar</i>	15–20	0,14	0,68	–	–	–	–
Siphonophora spp.	3–8	0,16	0,02	0,25	0,10	0,37	0,22
Polychaeta		2,78	1,38	2,52	0,96	6,04	5,53
<i>Tomopteris pacifica</i>	5–20	1,71	1,38	2,39	0,94	6,04	5,45
<i>Sagitella</i> sp.	5–10	1,04	–	0,07	–	0	0,01
Polychaeta spp.	3–5	0,03	–	0,06	0,01	–	0,07
Tunicata		3,11	1,01	2,46	1,01	2,30	8,82
<i>Salpa</i> sp.	10–20	0,09	–	–	0,12	0,77	0
<i>Doliolum</i> sp.	5–20	1,95	0,03	1,90	0,05	0,49	6,84
Appendicularia (<i>Oikopleura</i> sp.)	5–15	1,06	0,98	0,56	0,84	1,04	1,98
Heteropoda		2,32	–	0,92	–	6,61	7,52
<i>Carinaria cristatus</i>	5–20	2,15	–	0,92	–	5,21	7,24
<i>C. japonica</i>	5–10	0,17	–	–	–	1,40	0,28
Gastropoda (larvae)	4–5	0,01	–	0,06	–	–	–
Ostracoda	3,0	2,08	0,36	1,37	1,19	4,77	4,73
Larvae, ova Pisces	3–15	0,61	0,15	0,46	0,05	1,20	1,69
Larvae Cephalopoda	5–10	0,50	–	0,01	0,01	1,48	1,79
Всего крупная фракция		214,58	118,89	219,05	217,13	237,61	293,61

в присваловой области (2), доминировали крупные рачки 15–25 мм *Euphasia pacifica* (рис. 2, 3, табл. 4). Гиперииды были представлены 6 видами. На их долю от общей биомассы крупной фракции зоопланктона приходилось в среднем около 1,0 %, от 0,4 до 3,0 % в северной области (см. табл. 1, 4). Биомасса гипериид *Themisto pacifica* была выше на юге, но на севере (1) встречались другие виды гипериид и их биомасса составляла 3 мг/м³ за счет крупных особей *Paraphronima crassipes* 15–25 мм и *Cyphocaris challengerii* (7–15 мм) (рис. 2, 3, табл. 4). Из кишечнотолостных преобладали медузы, в основном мелкие *Aglantha digitale* 3–10 мм (табл. 4). Максимальные биомассы медуз (21,6–60,0 мг/м³) отмечены на юге района в марте и апреле (рис. 3). Другие группы зоопланктона были относительно немногочисленны. Биомасса птеропод была низкой, и их доля в крупной фракции составляла во всех районах 0,1 %. На севере (1) повышенная биомасса отмечена за счет крупных лимацин 5–6 мм и клион 5–10 мм, на юге,

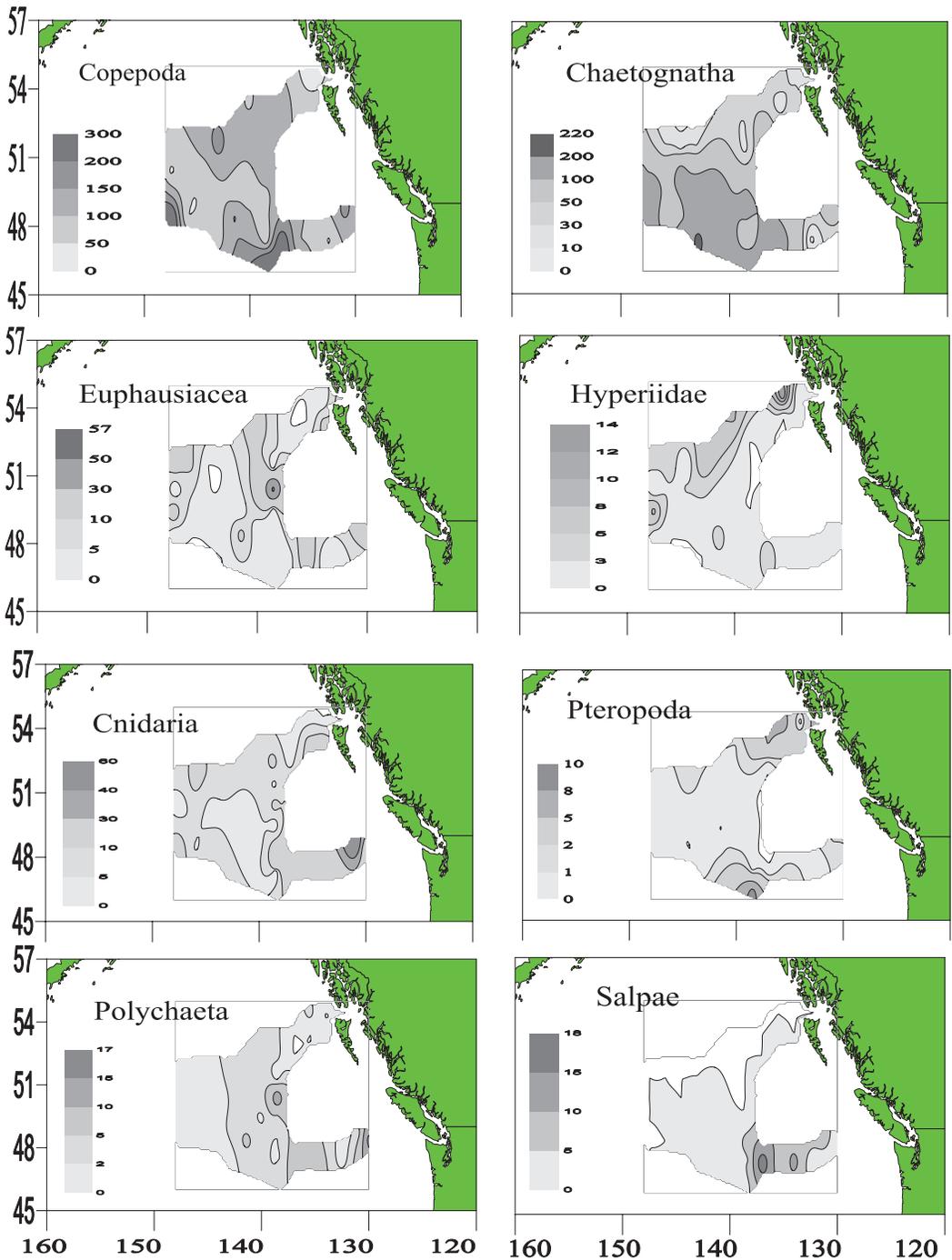


Рис. 3. Распределение групп зоопланктона крупной фракции в зал. Аляска в марте-апреле 2020 г., мг/м³

Fig. 3. Spatial distribution of the large-sized fraction of zooplankton (by taxonomic groups) in the Gulf of Alaska in March-April, 2020, mg/m³

кроме лимацин и клион, встречались *Clio* sp. (5 мм). Полихеты, в основном *Tomopteris pacifica*, преобладали на юге и в марте, и в апреле. Из туникат оболочники (*Doliolum* sp.) встречались повсеместно, сальпы — только на юге района. Здесь наблюдались гетероподы *Carinaria cristatus* и *C. japonica* (табл. 4, рис. 3).

На основании полученных данных по биомассе зоопланктеров были определены запасы и плотность зоопланктона (39798 тыс. т и 61,4 т/км²), его размерных фракций и групп крупной фракции. По сравнению с данными, полученными в 2019 г., общая биомасса, запасы зоопланктона в 2020 г. были выше, несмотря на меньшую площадь исследования (табл. 5). В марте-апреле 2020 г. экспедиция проводилась на месяц позже и в более продуктивных областях: шельфовой и присваловой и в незначительной части океанической акватории, тогда как в феврале-марте 2019 г. — в основном в океанических водах. В 2020 г. температура поверхностных вод была на 0,82 °С холоднее, чем в 2019 г., в то время как в южной части зал. Аляска (45–52° с.ш.) поверхностные воды в 2020 г. были на 0,06 °С теплее, чем в 2019 г. В оба года шельфовые и присваловые воды отличались отрицательными аномалиями температуры воды, и в 2020 г. они были выражены сильнее [Сомов и др., 2020]. Увеличение биомассы зоопланктона наблюдалось вследствие развития весенних процессов, хотя похолодание в данном случае повлияло на темп сукцессии планктона в разных областях района наблюдений. Данные по запасам и плотности зоопланктона, полученные в 2020 г., — 39798 тыс. т и 61,4 т/км², были выше, чем в 2019 г., — 25517 тыс. т и 36,6 т/км² (табл. 5). Плотность мелко- и среднеразмержного планктона увеличилась в два-пять раз (табл. 5). В мелкой фракции возросли биомассы копепоид *O. similis*, р. *Pseudocalanus*, яиц и науплий копепоид, в средней — биомассы копепоид *N. cristatus*, *N. plumchrus*, *M. pacifica* (рис. 4). В 2020 г. наблюдались виды переходной зоны и тепловодные. В мелкой фракции это были *Calocalanus styliremis*, *Paracalanus parvus*, в средней фракции — *Mesocalanus tenuicornis*, копепоиды р. *Clausocalanus*, копепоидиты р. *Candacia* и др. (рис. 4).

Таблица 5

Общие показатели планктона в эпипелагиали зал. Аляска в 2020 и 2019 гг.

Table 5

General indices of plankton in the epipelagic layer of the Gulf of Alaska in 2020 vs 2019

Состав планктона и групп крупной фракции	Биомасса, мг/м ³		Запас, тыс. т		Плотность, т/км ²	
	2020 г.	2019 г.*	2020 г.	2019 г.*	2020 г.	2019 г.*
Фитопланктон	41,9	4,6	5525	679	8,5	1,0
Зоопланктон	301,9	177,0	39798	25517	61,4	36,6
Мелкая фракция	47,9	20,0	6318	2764	9,7	4,0
Средняя фракция	39,4	8,0	5190	1103	8,1	1,6
Крупная фракция	214,6	149,0	28290	21650	43,6	31,0
Группы крупной фракции						
Copepoda	105,8	72,0	13952	10420	21,5	14,9
Euphausiacea	6,0	19,0	795	2982	1,2	4,3
Amphipoda	2,1	1,6	274	260	0,4	0,4
Pteropoda	1,5	1,0	194	147	0,3	0,2
Chaetognatha	77,1	47,0	10162	6662	15,7	9,6
Coelenterata	10,2	6,7	1338	901	1,9	1,3
Polychaeta	2,8	0,8	366	104	0,6	0,1
Salpae	2,0	0,1	269	8,4	0,4	0,0
Appendicularia	1,1		140		0,2	
Decapoda	0,5	0,9	72	147	0,2	0,2
Ostracoda	2,1	0,1	275	19	0,4	0,0
Heteropoda	2,3	–	306	–	0,5	–
Gastropoda larvae	0,0	–	2	–	0,0	–
Cephalopoda larvae	0,5	–	65	–	0,1	–
Pisces larvae, ova	0,6	–	80	–	0,2	–

* Данные А.Ф. Волкова, А.М. Слабинского [2019].

В 2020 г. плотность зоопланктона крупной фракции составила 43,6 т/км², в основном за счет копепоид и сагитт (21,5 и 15,7 т/км²), что выше, чем в 2019 г., — 31 т/км²

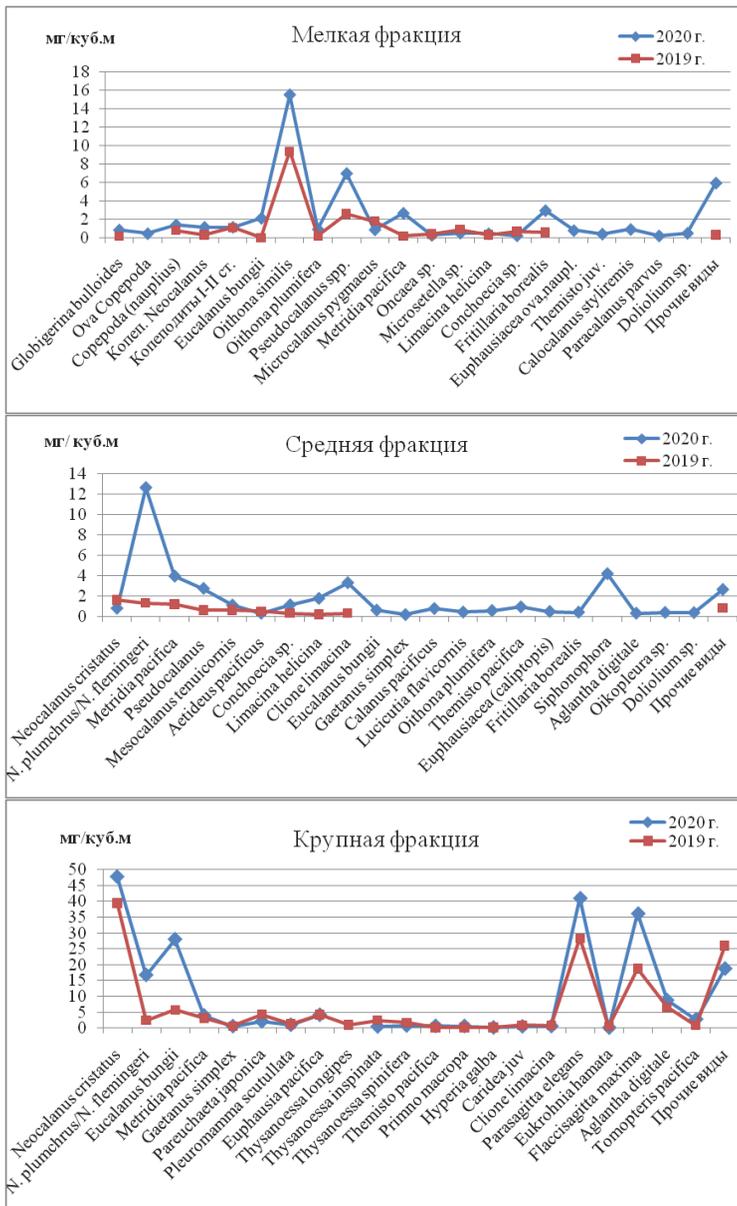


Рис. 4. Состав и биомасса видов мелкой, средней и крупной фракций зоопланктона в 2020 и 2019 гг., мг/м³ (2019 г. — по: Волков, Слабинский, 2019)

Fig. 4. Species composition and biomass of small-, medium- and large-sized fractions of zooplankton in 2020 vs 2019, mg/m³ (2019 — Volkov and Slabinskiy, 2019)

(табл. 5, рис 4). Плотность других групп зоопланктона — кишечнорастных, птеропод, остракод, оболочников, полихет — также увеличилась, за исключением эвфаузиид (табл. 5). В 2019 г. запас и плотность эвфаузиид были выше за счет океанических видов *Th. longipes*, *Th. inspinata* и эндемика приамериканских вод *Th. spinifera*, обычного для зал. Аляска. В 2020 г. *Th. longipes* не встречался, так как район исследования охватывал незначительную часть океанической акватории, не отмечен и бореальный мезопелагический вид *Tessarobranchion oculatus*. Но запасы и плотность наиболее многочисленной у американского континента как в океанических, так и в прибрежных водах, в частности в зал. Аляска, эвфаузииды *E. pacifica* в 2020 г. составили 543 тыс. т и 0,83 т/км² и были на уровне 2019 г. (590 тыс. т и 0,84 т/км²) [Волков, Слабинский, 2019].

Однако в 2020 г. в присваловой зоне и на шельфе в водах с поверхностной температурой $< 7^\circ\text{C}$ в ночных траловых уловах в среднем вылавливали 9,1 кг эвфаузиид (преимущественно *E. pacifica* и *Thysanoessa* spp.), что значительно больше, чем в 2019 г., — 0,1 кг/час. Такое различие в уловах возможно из-за меньшего размера ячеи трала, который использовался в 2020 г. (4 мм) против 2019 г. (10 мм) [Somov et al., 2020]. Высокая биомасса эвфаузиид *E. pacifica* в присваловой области, вероятно, связана с формированием преднерестовых скоплений, здесь же по уловам сетью Джеди максимальная биомасса эвфаузиид за счет *E. pacifica* достигала 57 мг/м^3 . В зоне смешения вод *E. pacifica* начинает нереститься в конце мая — в июне при температуре $15\text{--}17^\circ\text{C}$ [Пономарева, 1963; Кузнецова, 1980].

По материалам, полученным по питанию тихоокеанских лососей, основными компонентами рациона лососей были эвфаузииды, птероподы, кишечнополостные, гиперииды, ойкоплевры, сагитты и мелкий нектон. Интенсивность питания сеголеток лососей была высокой, индексы наполнения желудков (ИНЖ) составляли $150\text{--}191\text{‰}$, ИНЖ лососей других размерных групп были средними или низкими (рис. 5) [Сомов и др., 2020; Somov et al., 2020].

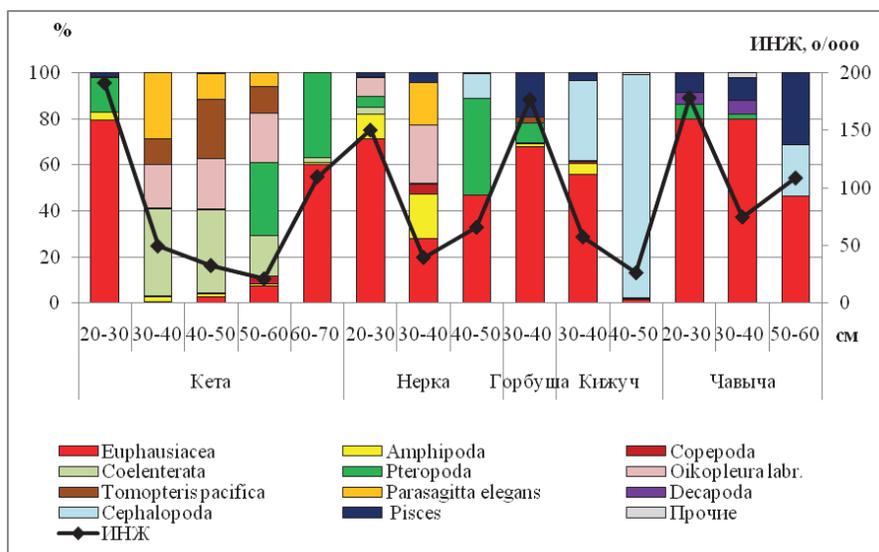


Рис. 5. Состав пищи тихоокеанских лососей в эпипелагиали зал. Аляска в весенний период 2020 г. [Сомов и др., 2020]

Fig. 5. Species composition of food for pacific salmon from the epipelagic layer in the Gulf of Alaska in spring of 2020 [from: Somov et al., 2020]

Состав доминирующих групп в рационах менялся в районе исследования с севера на юг. Такая же ситуация наблюдалась в зимний период в северной части Тихого океана [Волков, 2006]. У молоди горбуши в рационе на севере района преобладали эвфаузииды и икра рыб, на юге крупная горбуша питалась молодью рыб, полихетами и медузами. У молоди и крупных рыб кеты основной рацион на севере составляли эвфаузииды и птероподы. В центральной области, где встречалась в основном крупная кета (40–60 см), в пище доминировали сагитты, полихеты (томоптерис), ойкоплевры, гиперииды, а на юге — медузы и ойкоплевры. В рационе нерки всех размерных групп преобладали эвфаузииды, на севере — также птероподы и молодь кальмаров, а в центральной области — гиперииды, сагитты, ойкоплевры. Как отмечено выше, повышенная биомасса полихет, ойкоплевр и медуз наблюдалась в центральной и южной частях района, а птеропод — и на севере, и на юге, гипериид — на севере и в центральной океанической области. В питании кижуча 30–40 см доминировали эвфаузииды, более крупные рыбы длиной 40–50 см питались исключительно кальмарами. У молоди чавычи (20–30 см) в пище преобладали эвфаузииды, у крупных рыб (30–60 см) — эвфаузииды и нектон.

Сеголетки лососей интенсивно питались, в их рационе доминировали эвфаузииды, в основном *E. pacifica* (рис. 6) [Сомов и др., 2020; Кузнецова и др., 2021].

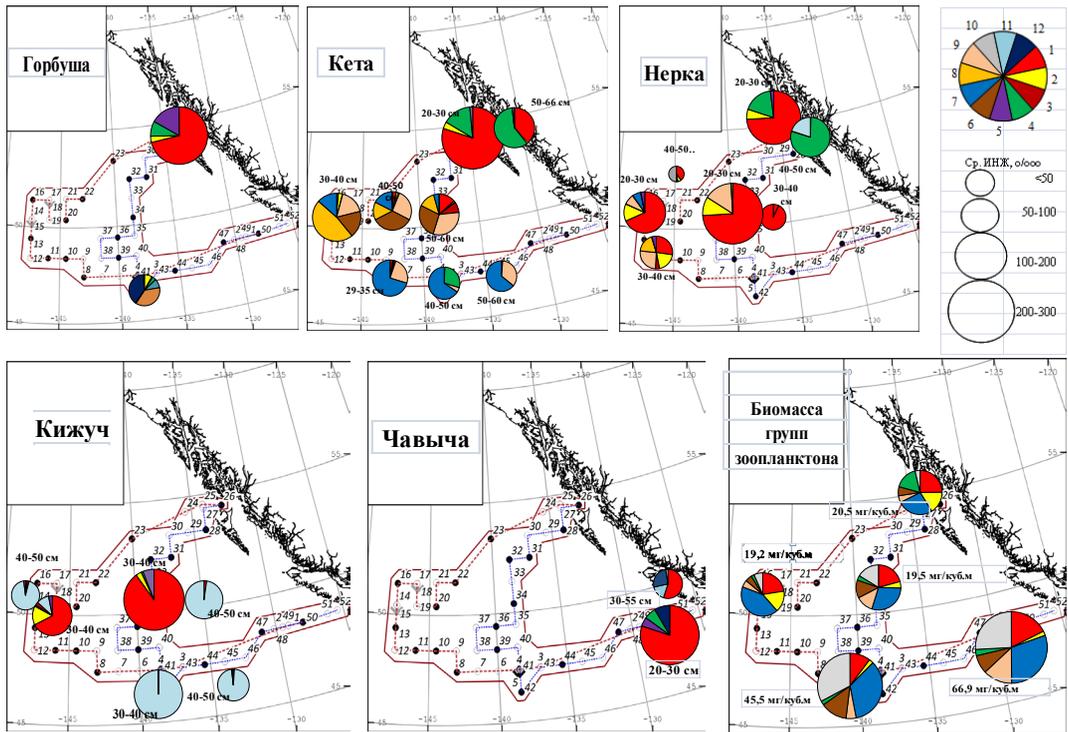


Рис. 6. Схема траловых станций и состав пищи тихоокеанских лососей в эпипелагиали и распределение групп зоопланктона крупной фракции, отмеченных в их рационе (кроме копепоид и сагитт) в зал. Аляска в марте-апреле 2020 г.: 1 — эвфаузииды; 2 — гиперииды; 3 — копепоиды; 4 — птероподы; 5 — декаподы; 6 — полихеты; 7 — желетелье; 8 — сагитты; 9 — ойкоплевры; 10 — прочие; 11 — кальмары; 12 — рыбы

Fig. 6. Food composition for pacific salmon caught from the epipelagic layer and spatial distribution of the large-sized zooplankton groups (except copepods and arrowworms) found in the diet of pacific salmon on the background of the scheme of trawl survey in the Gulf of Alaska in March-April, 2020: 1 — euphausiids; 2 — hyperiid; 3 — copepods; 4 — pteropods; 5 — decapods; 6 — polychaetes; 7 — jellyfishes; 8 — arrowworms; 9 — oicopleurid; 10 — others; 11 — squids; 12 — fishes

В 2019 г. также в составе пищи тихоокеанских лососей доминировали эвфаузииды (41,4–71,9 %), за исключением кижуча, у которого две трети пищи составляли птероподы *Clio pyramidata* (48,8 %) и *Clione limacina* (16,4 %). У кижуча в северо-западной части съемки в основном доминировали эвфаузииды, в юго-восточной и южной частях — птероподы или кальмары и рыбы. Пространственное разделение компонентов питания наблюдалось не только у кижуча, но и у прочих лососей. В водах субарктической структуры в северо-западной части съемки у горбуши и кеты в пище преобладали эвфаузииды, в трансформированных водах в юго-восточной части кета в питании отдавала предпочтение кишечнорастворимым, горбуша — гипериидам и молодым рыбам, в небольшом количестве отмечены птероподы (*C. pyramidata*). Нерка пространственно приурочена к субарктическим водам, и в ее рационе доля других видов незначительна, доминировали эвфаузииды. Питание кижуча птероподами *C. pyramidata* объясняется некоторым сходством с кальмарами. Птероподы *C. pyramidata* — субтропический вид, который образует плотные скопления, к тому же это малоподвижные животные. По ловам сети Бонго биомасса птероподы *C. pyramidata* была весьма значительной, вследствие отдельных скоплений крупных особей в районе антициклонических образований [Сомов и др., 2019]. Вероятно, концентрация птеропод в пространстве совпала с миграцией кижуча.

В 2020 г. основными потребителями пищевых ресурсов были кета (35–60 см), кижуч (30–50 см), которые по биомассе преобладали в центральной части района и на юге (рис. 6, табл. 6). Всего объем потребления кормовых организмов лососями за сутки и за месяц составил соответственно 1,006 и 30,175 тыс. т (табл. 6). В рационах планктоноядных лососей, горбуши, кеты и нерки, преобладал зоопланктон — 81–100 %, доля молоди рыб была заметной у горбуши — 19 %. Среди потребляемых групп зоопланктона в рационах всех планктоноядных лососей лидировали эвфаузииды, в основном *E. pacifica*. У хищных лососей количество зоопланктона в пище достигало 91,5 % у молоди чавычи и 57,6 % у крупных рыб, на нектон приходилось 42,0 %, лишь у кижуча доминировали кальмары (77,6 %), а эвфаузииды составляли в пище 17,3 % (табл. 7).

Таблица 6
Биомасса лососей, СПР (% массы тела), количество потребленной пищи в зал. Аляска в весенний период 2020 г., тыс. т

Table 6

Biomass of pacific salmon, their daily ration (% of body weight), and consumption in the Gulf of Alaska in spring of 2020, 10³ t

Вид	Длина, см		Биомасса рыб	СПР	Потребление	
	Min	Max			За сутки	За месяц
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	27,5	38,5	3,45	4,7	0,162	4,865
<i>O. keta</i>	25,4	35,8	3,06	4,6	0,141	4,223
	35,8	59,1	9,06	2,8	0,254	7,610
	60,8	70,2	1,15	3,0	0,035	1,035
<i>O. nerka</i>	23,2	34,5	0,61	4,5	0,027	0,824
	36,0	47,8	1,10	2,5	0,028	0,825
<i>O. kisutch</i>	31,5	46,1	8,24	4,0	0,330	9,888
<i>O. tshawytscha</i>	31,0	54,4	0,85	1,9	0,016	0,485
	23,5	29,4	0,36	3,9	0,014	0,421
Всего			27,88		1,006	30,175

Таблица 7

Доля групп и видов зоопланктона в месячном рационе лососей, %

Table 7

Percentage of zooplankton groups and species in the monthly diet of pacific salmon

Группа, вид	Горбуша	Кета			Нерка		Кижуч	Чавыча		Всего, тыс. т
		25,4	35,8	59,1	70,2	23,2		36,0	31,5	
Min/max, см	27,5 38,5	25,4 35,8	35,8 59,1	59,1 70,2	23,2 34,5	36,0 47,8	31,5 46,1	23,5 29,4	31,0 54,4	
Euphausiacea	67,9	69,1	4,5	60,0	71,5	37,3	17,3	80,0	55,3	10,392
Amphipoda	1,1	3,1	1,2	1,0	10,4	9,9	2,9	–	–	0,739
Copepoda	0,1	0,1	1,7	–	0,1	2,1	0,4	–	–	0,198
Pteropoda	8,4	13,1	13,7	37,0	5,0	20,9	0,3	6,5	0,5	2,651
Coelenterata	0,7	9,9	24,1	2,0	2,8	0,2	–	–	–	2,333
Appendicularia	–	3,4	20,7	–	8,2	12,7	–	–	–	1,892
Polychaeta	2,7	–	18,4	–	0,1	0,1	–	–	–	1,658
Chaetognatha	–	–	15,5	–	–	9,1	–	–	–	1,255
Прочие	0,1	–	0,2	–	0,1	0,3	0,3	5,0	1,8	0,083
Зоопланктон	81,0	98,7	100	100	98,2	92,6	21,2	91,5	57,6	21,201
Cephalopoda	–	–	–	–	–	5,3	77,6	–	16,5	7,799
Larvae pisces	19,0	1,3	–	–	1,8	2,1	1,2	8,5	25,9	1,175
Нектон	19,0	1,3	–	–	1,8	7,4	78,8	8,5	42,4	8,974
Всего, тыс. т	4,865	4,223	7,610	1,034	0,824	0,825	9,888	0,421	0,485	30,175

Сопоставление общих запасов зоопланктона крупной фракции (28290,0 тыс. т) и объема его выедания лососями (30,175 тыс. т) показало, что запас зоопланктона значительно превышал потребляемое количество (табл. 8). Наблюдалась высокая

Соотношение запаса зоопланктона и рациона лососей за месяц в эпипелагиали
зал. Аляска в весенний период 2020 г.

Ratio of the zooplankton stock and monthly consumption of pacific salmon
in the epipelagic layer in Gulf of Alaska in spring of 2020

Группа зоопланктона	Запас крупной фракции зоопланктона, тыс. т	Потребление зоопланктона, тыс. т	Соотношение запас/потребление	Доля потребления зоопланктона от его запаса, %
Крупная фракция, в том числе:	28290	21,2	1334	0,1
Euphausiacea	795	10,4	77	1,3
Amphipoda	274	0,7	371	0,3
Copepoda	13953	0,2	70456	0,0
Pteropoda	194	2,7	73	1,4
Coelenterata	1338	2,3	574	0,2
Appendicularia	140	1,9	74	1,4
Polychaeta	366	1,7	221	0,5
Chaetognatha	10162	1,3	8094	0,0
Прочие	1068	0,1	12856	0,0

степень потребления всеми лососями эвфаузиид, в частности *E. pacifica*, особенно молодь (см. рис. 5, табл. 7). Доступность эвфаузиид *E. pacifica* в районе наблюдений, вероятно, связана с ее преднерестовыми скоплениями. Возможно, их оцененная биомасса занижена вследствие образования локальных скоплений и недолова эвфаузиид сетью Джеди. Значительная доля запаса зоопланктона — копеподы и сагитты. Но лишь сагитты составляли 9,1–15,5 % рациона крупной нерки и кеты в центральном районе (см. рис. 6, табл. 7).

Копеподы в пище лососей составляли наименьшую долю, так как лососи предпочитают питаться более крупными объектами. Возможно, в апреле уже более крупные копеподы *N. cristatus* (на V ст. развития) могут быть одними из компонентов в рационе лососей. В зоне Субарктического фронта в весенний период копеподы *N. cristatus* на V ст. развития доминировали не только в зоопланктоне, но и в пище лососей [Кузнецова, 2010; Найдено и др., 2010; Кузнецова и др., 2011б]. В центральной области и на юге заметно потребление кетой и неркой птеропод, полихет и гипериид в пределах 10–24 % (табл. 7). Гиперииды и птероподы, образующие на локальных участках плотные скопления, могут быть доступны для потребления их лососями, несмотря на низкую биомассу [Чучукало, Напазаков, 1998; Чучукало и др., 1999]. Как отмечалось ранее, у кеты положительная избирательность в отношении кишечнорастворимых и, вероятно, к ойкоплеврам [Волков, 2007]. Кета активно ими питалась в центральном районе и особенно на юге, где наблюдались повышенные биомассы желетелых (см. рис. 5). Но, возможно, из-за повреждений при захвате рыбой и быстрого переваривания количество желетелых в пище лососей недоучитывается [Волков, 2022а, б]. Кроме того, кормовая база лососей включает в качестве резервной пищи также мелкий нектон. Рыбы имели возможность питаться предпочитаемой пищей в соответствии с их избирательностью и вследствие доступности отдельных групп и видов планктона, что свидетельствует о благоприятных кормовых условиях [Шунтов, Темных, 2008]. Однако необходимо учитывать концентрацию во времени и пространстве скоплений рыб вследствие их миграционной активности, распределение зоопланктона, что зависит от температурных и других абиотических факторов. В зимний период 2019 г. в глубоководной части зал. Аляска А.Ф. Волков и А.М. Слабинский [2019] оценили ситуацию с пищей как благополучную, так как минимальный запас зоопланктона был равным для Euphausiacea — 6 месячных рационов, для Amphipoda — 12, Pteropoda — 3, Coelenterata — 44, прочие — 5 и практически нетронутыми остались пищевые резервы Copepoda и Chaetognatha.

В 2020 г. в эпипелагиали было отмечено изобилие миктофидовых рыб [Радченко и др., 2021]. С учетом питания этих видов рыб и другого нектона, кальмаров, а также хищного зоопланктона, рацион которых включает копепод, гипериид, эвфаузиид и др., уровень выедания зоопланктона должен быть выше. Но все же кормовая база молоди лососей не ухудшится, поскольку по сравнению с лососями у них более низкие биомассы или их суточные рационы незначительны [Дулепова, 1998]. В районе исследования биомасса рыб оценена в 39,38 тыс. т, по биомассе доминировали тихоокеанские лососи — 27,88 тыс. т (70,9 %), а биомасса мезопелагических видов составляла 10,08 тыс. т (25,6 %), кальмаров — 17,74 тыс. т [Радченко и др., 2019, 2021; Сомов и др., 2020]. В зимне-весенние месяцы объем суточного потребления пищи нектоном может быть низким и за счет низкой биомассы потребителей, например в зоне Субарктического фронта в этот период эти показатели оказались ниже летних в среднем в 4,5 раза [Найденко, 2022].

Следует отметить, что лососи питались калорийной и богатой белком пищей. Среди видов зоопланктона наиболее калорийными являются эвфаузииды (1200 кал/г для *E. pacifica* в марте-апреле). Калорийность копепод, гипериид, птеропод несколько ниже (900–1000 кал/г), а наибольшая (1000–1500 кал/г) — у представителей мелкого нектона (миктофид, молоди рыб и кальмаров) [Шершнева, Коваль, 2004; Лаженцев, Мазникова, 2015]. Несмотря на заметную долю низкокалорийных желетелых в пище кеты, ее жирность в период нагула не ниже, чем горбуши, а в ряде случаев даже выше, чем у нерки и кижуча. Вероятно, гидроидные медузы, гребневика, сальпы и аппендикулярии питаются мелким планктоном, который оказывается доступным для лососей не напрямую, а только опосредованно [Волков, 2022б].

Заключение

В марте-апреле 2020 г. на исследованной акватории в зал. Аляска в слое 200–0 м величина биомассы зоопланктона оценена в 301,9 мг/м³, фитопланктона — в 41,9 мг/м³. Доминировала крупная фракция (71 %) за счет копепод (49 %) и сагитт (36 %), на долю кишечнополостных и эвфаузиид приходилось 4,8 и 2,8 % биомассы крупной фракции. Основу биомассы копепод определяли бореальные виды: *N. cristatus*, *N. plumchrus*/*N. flemingeri* и *E. bungii*, *M. pacifica*. На севере района состояние планктонного сообщества можно охарактеризовать как зимнее. Вследствие развития весенних процессов биомасса фитопланктона с 3,2 мг/м³ на севере возросла в центральной части района и на юге до 34,6–87,9 мг/м³, а общая биомасса зоопланктона — с 188,3 до 305,4–397,7 мг/м³. Увеличились биомассы зоопланктона всех фракций: мелкой — от 36,9 на севере до 49,1 мг/м³ на юге; средней — соответственно от 32,5 до 34,2–55,0 мг/м³ и крупной — от 118,9 до 237,6–293,6 мг/м³. Основу биомассы копепод определяли бореальные виды — *N. cristatus*, *N. plumchrus*/*N. flemingeri* и *E. bungii*, *M. pacifica*.

В марте-апреле 2020 г. в результате развития весенних процессов биомасса и запасы зоопланктона составили 301,9 мг/м³ и 39798 тыс. т, что выше, чем в феврале-марте 2019 г., — 177 мг/м³ и 25517 тыс. т. Плотность фито- и зоопланктона увеличилась до 8,5 и 61,4 т/км², в 2019 г. — 1,0 и 36,6 т/км². Значительно возросла плотность мелкого и среднеразмерного зоопланктона. Плотность зоопланктона крупной фракции увеличилась до 43,6 т/км² (в 2019 г. 31,0 т/км²) за счет копепод и сагитт, кроме эвфаузиид. Запасы и плотность эвфаузиид были выше в 2019 г. за счет океанических видов р. *Thysanoessa*, а биомасса и плотность эвфаузииды *E. pacifica* в 2020 г. находились на уровне 2019 г. (543 тыс. т, 0,8 т/км² и 590 тыс. т, 0,8 т/км²).

Рацион питания тихоокеанских лососей координируется с особенностями структуры и биомассы крупной фракции зоопланктона. В рационе лососей доминировали на севере — эвфаузииды, птероподы, молодь рыб и кальмаров; в центральной части — эвфаузииды, медузы, гиперииды, сагитты, ойкоплевры, полихеты и молодь кальмаров; на юге — медузы, полихеты, ойкоплевры, молодь рыб и кальмаров; в прибрежье на юге эвфаузииды только в пище чавычи.

В марте-апреле 2020 г. общий запас крупной фракции зоопланктона (28290 тыс. т) значительно превышал количество потребляемого зоопланктона (30,175 тыс. т). Объем потребления пищи nektonом может быть низким и за счет низкой биомассы потребителей. Наблюдалась высокая степень потребления всеми лососями эвфаузиид, кетой — медуз, птеропод, ойкоплевр, неркой — птеропод и ойкоплевр. Доля эвфаузиид, в частности *E. pacifica*, в месячном рационе лососей составляла 68–80 % массы пищи. Кормовые условия вполне благоприятные, так как запасы зоопланктона в несколько раз превосходили их месячные рационы, например эвфаузиид — в 77 раз.

Благодарности (ACKNOWLEDGMENTS)

Автор глубоко признателен сотрудникам Тихоокеанского филиала ВНИРО (ТИНРО) А.А. Сомову, А.Н. Канзепаровой и сотруднику ВНИРО И.В. Григорову, участвовавшим в экспедиции в марте-апреле 2020 г. на НИС «Pacific Legacy № 1» в зал. Аляска и собравшим пробы зоопланктона, в том числе за первичные данные по питанию лососей, использованные в работе, а также членам научной группы и экипажа, помогавшим и принимавшим участие в сборе проб зоопланктона.

The author is deeply thankful to A.A. Somov and A.N. Kanzeparova (TINRO), and I.V. Grigorov (VNIRO), who worked aboard RV Pacific Legacy No. 1 in the Gulf of Alaska in March-April 2020 and collected the zooplankton samples and data on feeding of pacific salmon, also to other members of the scientific group and crew for their assistance in collecting the samples.

Финансирование (FUNDING)

Комплексные исследования в зал. Аляска финансируются по программе «Международного года лосося», под эгидой северотихоокеанской комиссии по анадромным рыбам (NPAFC), исполнительный директор (NPAFC) В.И. Радченко. Экспедиция была поддержана за счет частного сбора средств Р.Дж. Бимиша и Б. Ридделла при поддержке в первую очередь со стороны коммерческой рыбной промышленности и частных доноров, а также при некоторой поддержке со стороны правительственных и научных учреждений.

Complex researches in the Gulf of Alaska are funded by the International Year of Salmon program under patronage of the North Pacific Anadromous Fish Commission (NPAFC), executive director (NPAFC) V.I. Radchenko. The expedition in 2020 was supported by private fundraising by R.J. Beamish and B. Riddell, primarily from the commercial fishing industry and private donors, with some support from government and scientific agencies.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

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

Список литературы

Борисов Б.М., Волков А.Ф., Горбатенко К.М. и др. Стандартные таблицы сырого веса и некоторых энергетических характеристик (калорийность, жиры, белки, углеводы, минеральный остаток) зоопланктона дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138. — С. 355–367.

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.

Волков А.Ф. Аппендикулярии Охотского, Берингова, Чукотского морей и северной части Тихого океана и их значение в питании nektona // Изв. ТИНРО. — 2022а. — Т. 202, вып. 2. — С. 390–408. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-390-408. EDN: BXOLJN.

Волков А.Ф. Желетелье в пище тихоокеанских лососей // Бюл. № 16 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2022б. — С. 37–45. DOI: 10.26428/losos_bull16-2022-37-45.

- Волков А.Ф.** Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 405–416.
- Волков А.Ф.** Планктон и питание лососей в северной части Тихого океана в зимний период 2006 г. (рейс НИС «Кайо-Мару», Япония) // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 147. — С. 265–275.
- Волков А.Ф.** Планктон и питание лососей в северной части Тихого океана в весенний период 2006 г. (рейс НИС «Кайо-Мару», Япония) // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 149. — С. 338–351.
- Волков А.Ф., Слабинский А.М.** Материалы планктонных исследований в зал. Аляска зимой 2019 г. // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2019. — С. 246–252.
- Гейнрих А.К.** Сезонные явления в планктоне средних и высоких широт // Тр. ИОАН СССР. — 1961. — Т. 51. — С. 57–81.
- Дулупова Е.П.** Сеголетки горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* в трофической структуре эпипелагиали южной части Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 1998. — Т. 38, № 5. — С. 633–640.
- Кловач Н.В.** Дегенерация мышечной ткани кеты как индикатор превышения экологической емкости северной части Тихого океана в отношении лососей // Вопр. рыб-ва. — 2000. — Т. 1, № 2–3, ч. 1. — С. 176–177.
- Кузнецова Н.А.** Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенний период 2010 г. // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 146–152.
- Кузнецова Н.А.** Состояние репродуктивной системы некоторых массовых видов эвфаузиид района Куроусио в различные сезоны года // Изв. ТИНРО. — 1980. — Т. 104. — С. 64–69.
- Кузнецова Н.А., Овсянников Р.Г., Радченко К.В.** Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенний период 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011а. — С. 159–169.
- Кузнецова Н.А., Радченко К.В., Овсянников Р.Г.** Состояние планктонных сообществ в районе зимовок тихоокеанских лососей в СЗТО в зимне-весенний период 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011б. — С. 148–158.
- Кузнецова Н.А., Сомов А.А., Канзепарова А.Н., Григоров И.В.** Характеристика планктонного сообщества и питание лососей в эпипелагиали зал. Аляска в весенний период 2020 г. : отчет о НИР / ТИНРО. № 28827. — Владивосток, 2021. — 38 с.
- Лаженцев А.Е., Мазникова О.А.** Сеголетки горбуши и кеты в осенний период (сентябрь–октябрь 2013 г.) в западной части Берингова моря, распределение, питание, закономерности роста // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 181. — С. 49–56. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-181-49-56.
- Найденко С.В.** Трофодинамика нектонных сообществ верхней эпипелагиали северо-западной части Тихого океана и западной части Берингова моря : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2022. — 47 с.
- Найденко С.В., Старовойтов А.Н., Куренкова Е.В. и др.** Питание тихоокеанских лососей в зоне Субарктического фронта в зимне-весенний период 2009 г. // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 161. — С. 142–161.
- Пономарева Л.А.** Эвфаузииды северной половины Тихого океана, их распространение и экология массовых видов : моногр. — М. : АН СССР, 1963. — 139 с.
- Радченко В.И., Канзепарова А.Н., Сомов А.А., Григоров И.В.** Обилие и экология миктофидных рыб (Mystophidae) в заливе Аляска в зимний период // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 2. — С. 292–312. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-292-312.
- Радченко В.И., Сомов А.А., Канзепарова А.Н.** Численность и биомасса тихоокеанских лососей в заливе Аляска по данным экспедиции НПАФК зимой 2019 г. // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2019. — С. 116–132.
- Рекомендации по экспресс-обработке сетного планктона в море** / сост. А.Ф. Волков. — Владивосток : ТИНРО, 1984. — 31 с.
- Руководство по изучению питания рыб** / сост. А.Ф. Волков, В.И. Чучукало. — Владивосток : ТИНРО, 1986. — 32 с.
- Сомов А.А., Канзепарова А.Н., Григоров И.В.** Рейсовый отчет о научно-исследовательской работе по изучению экологии тихоокеанских лососей в зал. Аляска в весенний период, включая экономическую зону Канады, на судне «Pacific Legacy № 1» с 11 марта по 7 апреля 2020 года / ТИНРО. № 28371. — Владивосток, 2020. — 54 с.

Сомов А.А., Хлебородов А.С., Слабинский А.М. и др. Особенности питания тихоокеанских лососей в зал. Аляска в феврале-марте 2019 г. // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2019. — С. 185–198.

Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения nektona и nektoбентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.

Чучукало В.И., Напазаков В.В. Распределение и некоторые черты биологии крылоногих моллюсков в Охотском и Беринговом морях и сопредельных водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 584–601.

Чучукало В.И., Напазаков В.В., Борисов Б.М., Самко Е.В. Сезонное распределение и некоторые черты биологии массовых видов гипериид пелагиали Охотского моря и прилежащих вод Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 529–551.

Шебанова М.А. Закономерности сезонного распределения *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus*, *Eucalanus bungii* (Copepoda, Calanoida) в эпипелагиали Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1997а. — Т. 122. — С. 342–360.

Шебанова М.А. Распределение и возрастной состав *Metridia okhotensis* и *Metridia pacifica* (Copepoda, Calanoida) в эпипелагиали Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1997б. — Т. 122. — С. 361–373.

Шершнева В.И., Коваль М.В. Калорийность массовых видов зоопланктона и ихтиопланктона прикамчатских вод // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 349–369.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России: в 3 томах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России: в 3 томах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — Т. 2. — 604 с.

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

Gritsenko O.F., Klovach N.V., Urusova L.F. A new epoch for salmon stock in the North Western Pacific : NPAFC. — 2000. — Doc. 503. — 9 p.

Nagasava K. Is there abundant zooplankton prey for salmon in the subarctic North Pacific in Winter? // Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish. — 1999. — № 36. — P. 69–75.

Nagasava K. Winter zooplankton biomass in the Subarctic North Pacific, with discussion on the over wintering survival strategy of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // NPAFC Bull. — 2000. — № 2. — P. 21–32.

Pakhomov E.A., Deeg C., Esenkulova S. et al. Summary of preliminary findings of the International Gulf of Alaska expedition onboard the R/V Professor Kaganovskiy during February 16 — March 18, 2019 : NPAFC Doc. 1858. — 2019. — 25 p.

Somov A.A., Blaine T., Deeg C.M. et al. Preliminary findings of the second salmon Gulf of Alaska expedition onboard the R/V Pacific Legacy, March 11 — April 7, 2020 as part of the International Year of the Salmon : NPAFC Doc. 1930. — 2020. — 49 p.

References

Borisov, B.M., Volkov, A.F., Gobatenko, K.M., Koval, M.V., and Shershneva, V.I., Standard tables of the wet weight and some biochemical parameters (calorie content, fats proteins, carbohydrates, and the mineral rest) of zooplankton in the Far East Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 138, pp. 355–367.

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.

Volkov, A.F., Appendicularia in the Bering, Okhotsk, Chukchi Seas and North Pacific and their significance for feeding of nekton, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 390–408. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-390-408. EDN: BXOLJN.

Volkov, A.F., Jellyfish in Pacific salmon food, in *Byull. no. 16 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 16 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2022, pp. 37–45. doi 10.26428/losos_bull16-2022-37-45

Volkov, A.F., Technique of collecting and processing the samples of plankton and the samples on nekton feeding (step-by-step instructions), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 154, pp. 405–416.

Volkov, A.F., Plankton and salmon feeding in the North Pacific in winter 2006 (the survey of RV Kaiyo-Marui), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 147, pp. 265–275.

Volkov, A.F., Plankton and salmon diet in northern Pacific in the spring of 2006 (by the data of RV Kaiyo-Maru cruise), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz.Okeanogr.*, 2007, vol. 149, pp. 338–351.

Volkov, A.F. and Slabinsky, A.M., Materials of plankton research in the Gulf of Alaska in winter 2019, in *Byull. no. 14 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostokie* (Bull. No. 14 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2019, pp. 246–252.

Heinrich, A.K., Seasonal phenomena in plankton of middle and high latitudes, *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1961, vol. 51, pp. 57–81.

Dulepova, E.P., Fingerlings of *Oncorhynchus gorbuscha* and *O. keta* in the trophical structure of the epipelagial zone of the southern part of the Sea of Okhotsk, *Vopr. Ichthyol.*, 1998, vol. 38, no. 5, pp. 633–640.

Klovach, N.V., Degeneration of the muscle tissue of chum salmon as an indicator of exceeding the ecological capacity of the North Pacific Ocean for salmon, *Vopr. Rybolov.*, 2000, vol. 1, no. 2–3, iss. 1, pp. 176–177.

Kuznetsova, N.A., Feeding of Pacific salmon in the northwestern part of the Pacific Ocean in the winter-spring period of 2010, in *Byull. N 5 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoii programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 5 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2010, pp. 146–152.

Kuznetsova, N.A., State of reproductive system of some mass of Euphausiid species of the Kuroshio region in different seasons, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz.Okeanogr.*, 1980, vol. 104, pp. 64–69.

Kuznetsova, N.A., Ovsyannikov, R.G., and Radchenko, K.V., Feeding of Pacific salmon in the northwestern part of the Pacific Ocean in the winter-spring period of 2011, in *Byull. N 6 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 6 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011, pp. 159–169.

Kuznetsova, N.A., Radchenko, K.V., and Ovsyannikov, R.G., The state of planktonic communities in the wintering area of Pacific salmon in the North-Western Territory in the winter-spring period of 2011, in *Byull. N 6 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 6 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011, pp. 148–158.

Kuznetsova, N.A., Somov, A.A., Kanzeparova, A.N., and Grigorov, I.V., *Kharakteristika planktonnogo soobshchestva i pitaniye lososey v epipelagial'nom zale. Alyaska v vesenniy period 2020 g.* (Characteristics of the plankton community and feeding of salmon in the epipelagic zone of the Gulf of Alaska in the spring of 2020), Available from TINRO, 2021, Vladivostok, no. 28827.

Lazhentsev, A.E. and Maznikova, O.A., Juveniles of pink and chum salmon in fall season (september-october 2013) in the western Bering Sea. Distribution, feeding, and strategy of growth, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz.Okeanogr.*, 2015, vol. 181, pp. 49–56. doi 10.26428/1606-9919-2015-181-49-56

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

Naydenko, S.V., Starovoytov, A.N., Kurenkova, E.V., Chuchukalo, V.I., and Ovsyannikov, R.G., Feeding of pacific salmon in the Subarctic front zone in winter and spring, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz.Okeanogr.*, 2010, vol. 161, pp. 142–161.

Ponomareva, L.A., *Evfauziidy severnoy poloviny Tikhogo okeana, ikh rasprostraneniye i ekologiya massovykh vidov* (Euphausiids of the northern half of the Pacific Ocean, their distribution and ecology of common species), Moscow: Akad. Nauk. SSSR, 1963.

Radchenko, V.I., Kanzeparova, A.N., Somov, A.A., and Grigorov, I.V., Abundance and ecology of Myctophidae fishes in the Gulf of Alaska in winter season, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz.Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 2, pp. 292–312. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-292-312.

Radchenko, V.I., Somov, A.A., and Kanzeparova, A.N., The number and biomass of Pacific salmon in the Gulf of Alaska according to the data of the NPAFC expedition in the winter of 2019, in *Byull. no. 14 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostokie* (Bull. No. 14 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2019, pp. 116–132.

Volkov, A.F., *Rekomendatsii po ekspress-obrabotke setnogo planktona v more* (Recommendations on the Technique of Rapid Processing of Net Plankton at Sea), Vladivostok: TINRO, 1984.

Volkov, A.F. and Chuchukalo, V.I., *Rukovodstvo po izucheniyu pitaniya ryb* (Guide to the Study of Diet of Fish), Vladivostok: TINRO, 1986.

Somov, A.A., Kanzeparova, A.N., and Grigorov, I.V., *Reysovyy otchet o nauchno-issledovatel'skoy rabote po izucheniyu ekologii tikhookeanskikh lososey v zal. Alyaska v vesenniy*

period, vklyuchaya ekonomicheskuyu zonu Kanady, na sudne «Pacific Legacy № 1» s 11 marta po 7 aprelya 2020 goda (Trip report on research work on studying the ecology of Pacific salmon to the hall. Alaska in the spring, including the Canadian economic zone, on the Pacific Legacy No. 1 from March 11 to April 7, 2020), Available from TINRO, 2020, Vladivostok, no. 28371.

Somov, A.A., Khleborodov, A.S., Slabinsky, A.M., Hunt, B., and Pakhomov, E.A., Feeding characteristics of Pacific salmon in the bay. Alaska in February–March 2019, in *Byull. no. 14 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostokie* (Bull. No. 14 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2019, pp. 185–198.

Chuchukalo, V.I., *Pitanie i pishchevye otnosheniya nektona i nektobentosa v dal'nevostochnykh moryakh* (Diet and Feeding Interactions among Nekton and Nektobenthos in the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006.

Chuchukalo, V.I. and Napazakov, V.V., Distribution and some features of the biology of pterygoids in the Sea of Okhotsk and the Bering Sea and adjacent waters of the Pacific Ocean, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1998, vol. 124, pp. 584–601.

Chuchukalo, V.I., Napazakov, V.V., Borisov, B.M., and Samko, Ye.V., Seasonal distribution and some features of biology of mass species of Hyperiidea in pelagic layer of the Okhotsk Sea and adjacent Pacific Ocean waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1999, vol. 126, pp. 529–551.

Shebanova, M.A., Regularities of seasonal distribution of *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus*, *Eucalanus bungii* (Copepoda; Calanoida) in epipelagial of the Okhotsk sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1997, vol. 122, pp. 342–360.

Shebanova, M.A., Distribution and age composition of *Metridia okhotensis* and *Metridia pacifica* (Copepoda; Calanoida) in epipelagial of the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1997, vol. 122, pp. 361–373.

Shershneva, V.I. and Koval, M.V., Caloric content of mass zooplankton and ichthyoplankton species of kamchatka waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 139, pp. 349–369.

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

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

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

Gritsenko, O.F., Klovach, N.V., and Urusova, L.F., A new epoch for salmon stock in the North Western Pacific, *NPAFC*, 2000, Doc. 503.

Nagasava, K., Is there abundant zooplankton prey for salmon in the subarctic North Pacific in Winter?, *Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish*, 1999, no. 36, pp. 69–75.

Nagasava, K., Winter zooplankton biomass in the Subarctic North Pacific, with discussion on the over wintering survival strategy of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.), *NPAFC Bull.*, 2000, no. 2, pp. 21–32.

Pakhomov, E.A., Deeg, C., Esenkulova, S., Foley, G., Hunt, B.P.V., Ivanov, A., Jung, H.K., Kantakov, G., Kanzeparova, A., Khleborodov, A., Neville, C., Radchenko, V., Shurpa, I., Slabinsky, A., Somov, A., Urawa, S., Vazhova, A., Vishnu, P.S., Waters, C., Weitkamp, L., Zuev, M., and Beamish, R., Summary of preliminary findings of the International Gulf of Alaska expedition onboard the R/V *Professor Kaganovskiy* during February 16 — March 18, 2019, *NPAFC Doc. 1858*, 2019.

Somov, A.A., Blaine, T., Deeg, C.M., Esenkulova, S., Frost, T.J., Garcia, S., Grigorov, I.V., Hunt, B.P.V., Kanzeparova, A., LaForge, R.V., Lerner, J.E., Mahara, N., Neville, C., Pakhomov, E.A., Riddell, B., Strasburger, W.W., and Beamish, R.J., Preliminary findings of the second salmon Gulf of Alaska expedition onboard the R/V *Pacific Legacy*, March 11 — April 7, 2020 as part of the International Year of the Salmon, *NPAFC Doc. 1930*, 2020.

Поступила в редакцию 9.10.2023 г.

После доработки 21.11.2023 г.

Принята к публикации 1.03.2024 г.

The article was submitted 9.10.2023; approved after reviewing 21.11.2023;
accepted for publication 1.03.2024

Научная статья

УДК 551.515(265.51)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-183-205

EDN: XQOOOX



СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ И МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АТМОСФЕРНОЙ ЦИРКУЛЯЦИИ НАД БЕРИНГОВЫМ МОРЕМ В 1995–2022 ГГ.

С.Ю. Глебова*

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

Аннотация. На основе использования авторских данных, рассчитанных для Берингова моря (6 типов атмосферных процессов; «локальные» меридиональные и зональные индексы циркуляции; количество и интенсивность циклонов), было составлено описание средних синоптических условий Берингова моря для зимы (январь–март), весны (апрель–июнь), лета (июль–сентябрь) и осени (октябрь–декабрь). Выявлены преобладающие для каждого сезона комбинации типовых синоптических ситуаций, направленность и интенсивность ветровой циркуляции (зимнего и летнего муссонов), особенности сезонной циклонической деятельности над западными и восточными районами Берингова моря; проведен анализ межгодовой изменчивости рассматриваемых параметров. Отмечено, что во все сезоны характер ветрового переноса в основном определяет циклоническая деятельность на западе: при ее активизации муссонный перенос зимой (северо-восточный) и летом (юго-западный) ослабевает, весной (юго-восточный) и осенью (северо-восточный) — усиливается. Выявленные в многолетнем ходе индексов циркуляции тренды позволяют заключить, что с середины 1990-х гг. зимы и осени становятся «теплее» (в конце 2010-х гг. зимой преобладающим стал юго-восточный перенос), весны — «холоднее», поскольку ветровой перенос изменился с юго-восточного (в начале 2000-х гг.) до интенсивного северо-восточного (конец 2010-х г.); летом в ходе меридионального индекса трендов не выявлено, в ходе зонального прослеживается отрицательная тенденция (западный перенос ослабевает). Показано, что во все сезоны периоды (и тенденции) похолодания и потепления гидрологического режима северо-западной части Берингова моря, как правило, совпадают с периодами преобладающего ветрового переноса.

Ключевые слова: типы атмосферных процессов, количество и интенсивность приземных циклонов, характеристики атмосферной циркуляции, климатические тренды, сезонные особенности гидрологического режима Берингова моря

Для цитирования: Глебова С.Ю. Сезонные особенности и межгодовые изменения атмосферной циркуляции над Беринговым морем в 1995–2022 гг. // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 183–205. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-183-205. EDN: XQOOOX.

* Глебова Светлана Юрьевна, кандидат географических наук, ведущий научный сотрудник, svetlana.glebova@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0006-5736-5758.

© Глебова С.Ю., 2024

Seasonal patterns and interannual variations of atmospheric circulation over the Bering Sea in 1995–2022

Svetlana Yu. Glebova

Pacific branch of VNIRO (TINRO), Shevchenko Alley, 4, Vladivostok, 690091, Russia
Ph.D., leading researcher, svetlana.glebova@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0006-5736-5758

Abstract. Mean patterns of atmospheric circulation over the Bering Sea in 4 seasons: winter (January–March), spring (April–June), summer (July–September) and autumn (October–December) are described using the author’s typification of synoptic situations. Frequency of all 6 types of synoptic situations is calculated and the predominant types are determined, by season. Mean values of the meridional and zonal indices of atmospheric circulation and the number and intensity of cyclones in the Bering Sea area are calculated for each season in the period 1995–2022. Cyclonic activity and direction and intensity of general wind transfer, particularly intensity of winter and summer monsoons, are considered separately for the western and eastern parts of the Bering Sea. Interannual variations of all these parameters are traced. For all seasons, the wind transfer over the entire area is determined by cyclonic activity in the western Bering Sea: the higher activity leads to weaker monsoon in winter (northeasterly) and summer (southwesterly) but strengthening in spring (southeasterly) and autumn (northwesterly). Since the middle 1990s, autumns and winters in the Bering Sea became warmer (with the warmest period in the late 2010s when southeasterlies prevailed in winter), but springs became colder (southeastern wind transfer in early 2000s changed to the northeastern one in late 2010s), with no definite tendency for summer, when the meridional index of atmospheric circulation was rather stable and the zonal index had a negative trend (weakening of westerlies). Trends and cycles of oceanographic conditions in the northwestern Bering Sea generally coincided with the changes in wind transfer in any season.

Keywords: type of synoptic situation, cyclone, cyclone intensity, atmospheric circulation, climate trend, oceanographic regime, Bering Sea

For citation: Glebova S. Yu. Seasonal patterns and interannual variations of atmospheric circulation over the Bering Sea in 1995–2022, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 183–205. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-183-205. EDN: XQQOOX.

Введение

Берингово море имеет уникальное местоположение, являясь самым северным из морей Тихого океана. Главными факторами, формирующими климатический фон бассейна, являются сезонные центры действия атмосферы (ЦДА): в холодный период года Берингово море испытывает воздействие Алеутского минимума и северо-восточного отрога Сибирского максимума; в теплые сезоны преобладающее влияние оказывают Северотихоокеанский антициклон и ложбина Дальневосточной депрессии; периодически может проявляться воздействие арктической области низкого давления. Положение и интенсивность этих барических образований, а также сроки их возникновения и прекращения деятельности меняются от сезона к сезону, что приводит к возникновению над Беринговым морем различных типов синоптических ситуаций, формируется неустойчивый климатический режим, относящийся к муссонному типу (с сезонной сменой господствующих ветров).

Большую роль в становлении погодных условий района играют и приходящие циклоны, «ответственные» за перемещение над морем воздушных масс и атмосферных фронтов и вызывающие штормовые ветры и сильное волнение, т.е. оказывающие непосредственное влияние на характер теплообмена между морем и атмосферой.

Исходя из того, что Берингово море является одной из наиболее продуктивных морских экосистем мира, изучение климатических особенностей, имеющих принципиально различный характер атмосферных процессов на сезонном уровне, может представлять практический интерес не только для исследовательской, но и для промысловой деятельности.

Целью настоящей работы является оценка особенностей формирующихся над Беринговым морем синоптических условий, характерных для зимы (январь-март), весны (апрель-июнь), лета (июль-сентябрь), осени (октябрь-декабрь), выявление тенденций в их межгодовом ходе, а также оценка их роли в формировании сезонных гидрологических процессов.

Материалы и методы

Оценка особенностей атмосферного режима над Беринговым морем по сезонам проводилась при помощи следующих параметров:

— типы синоптических процессов по авторской классификации [Глебова, 2001, 2003];

— индексы атмосферной циркуляции А.Л. Каца [1960] как количественный показатель интенсивности и направленности воздушного переноса над Беринговым морем;

— количество и интенсивность циклонов, проходивших над морем в течение каждого сезона.

Эти параметры определялись по ежедневным синоптическим картам приземного давления за 00 h Японского метеорологического агентства (JMA) за 1995–2022 гг.

Для выявления типовых синоптических ситуаций, а также для расчета индексов циркуляции строились декадные карты приземного давления. Для этого в районе 30–70° с.ш. 100° в.д.–160° з.д., в точках координат с шагом 10° по широте и долготе, снимались значения давления и осреднялись для каждых 10 дней, и по осредненным данным составлялись карты среднего декадного приземного давления. Всего было построено 1008 средних декадных карт, каждая из которых характеризует ситуацию в распределении региональных барических систем (фактически центров действия атмосферы).

Атмосферные процессы были классифицированы по положению ЦДА и их градиентных зон относительно Берингова моря (подробная методика описана ранее [Глебова, 2001, 2003]). Всего выделено 6 основных синоптических типов (рис. 1):

— I тип (малоградиентный) отличается разреженным барическим полем, чаще всего связан с формированием Северотихоокеанского антициклона; при этой ситуации преобладает спокойная, маловетренная погода, происходит активный прогрев деятельного слоя;

— II тип формируется при взаимодействии передней ложбины расположенного над Охотским морем циклона и тылового гребня Северотихоокеанского антициклона, в результате чего над Беринговым морем образуется меридионально ориентированная градиентная зона, преобладают южные ветры, способствующие адвекции теплого воздуха в западные и центральные районы моря. В летнее время года разновидностью данного типа может быть направленная в сторону Берингова моря ложбина Дальневосточной депрессии;

— при III типе обширный циклон располагается над Чукоткой либо северными районами Берингова моря, под воздействием его южной ложбины над морем преобладают ветры западной четверти;

— при IV типе центр депрессии располагается на востоке Берингова моря либо над зал. Аляска, и почти все море оказывается в сфере влияния ее глубокой тыловой ложбины; над морем наблюдается северо-восточный ветровой перенос, с которым поступают холодные воздушные массы, поэтому данная синоптическая ситуация характеризуется как «холодная»;

— при V типе центр Алеутской депрессии устойчиво локализуется у юго-восточного побережья Камчатки или над западной частью моря, вызывая в этих районах сильные и штормовые юго-восточные переносы и способствуя адвекции теплого воздуха в центральные и восточные районы моря; его следует отнести к разряду «умеренно-теплым»;

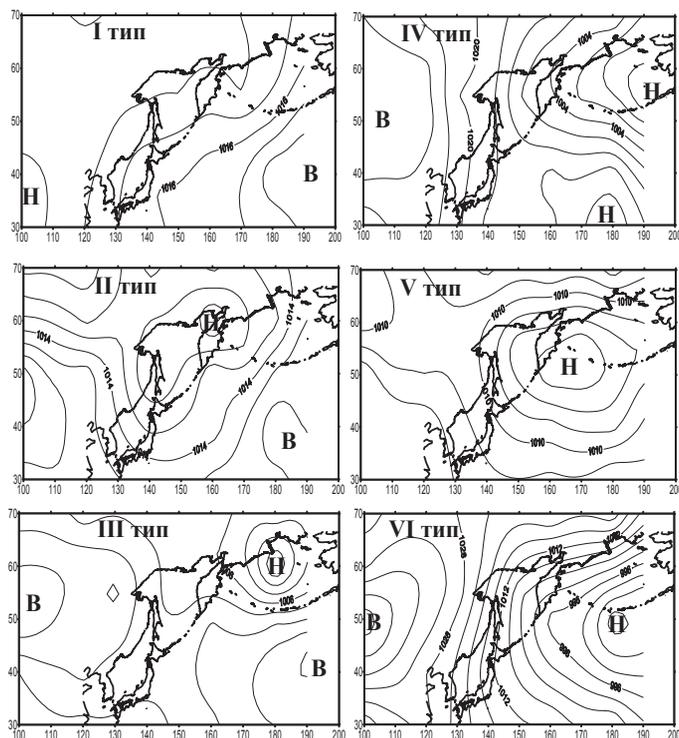


Рис. 1. Типовые синоптические ситуации, формирующиеся над Беринговым морем
 Fig. 1. Typical synoptic situations forming over the Bering Sea

— расположение центра депрессии над Алеутскими островами или южнее их соответствует VI типу, подобная ситуация способствует развитию интенсивных восточных ветров на всей акватории и притоку в западные районы моря теплых океанических водных масс через систему течений; этот тип можно считать «теплым».

IV, V и VI типы связаны с положением центра Алеутской депрессии.

Индексы атмосферной циркуляции А.Л. Каца рассчитывались путем подсчета количества изобар, проведенных через 5 гПа, с учетом их направленности и пересекающих параллели и меридианы района 50–65° с.ш. 160° в.д.–160° з.д., включающего в себя Берингово море, с шагом 10° (подробное описание методики представлено ранее [Глебова, 2007]). Были определены зональный (Iз) и меридиональный (Iм) индексы: положительные значения Iм и Iз характеризуют южный и западный переносы, а их отрицательные значения соответствуют северному и восточному переносам.

Циклоническая деятельность оценивалась по двум параметрам: количество циклонов и их интенсивность, выраженная через индекс циклоничности А.В. Куницина [1956]. Для этого использовались специальные бланки, на которых район 50–65° с.ш. 160° в.д.–160° з.д. разбивался на квадраты 5х5°, и далее подсчитывалось число циклонов (N), проходивших через каждый квадрат в течение месяца. Для этих же квадратов рассчитывался индекс циклоничности (К) по числу замкнутых изобар вокруг центра циклона, возведенному в квадратную степень; данный показатель характеризует энергетические запасы циклона (фактически его глубину). Для определения средней интенсивности циклонов за месяц в каждом квадрате вычислялось отношение суммы индексов циклоничности к числу циклонов ($\Sigma K/N$). Детально эта методика была описана ранее [Глебова, 2021].

Месячные значения всех полученных индексов, а также количество типов в декадах суммировались для четырех сезонов: зима (январь-март), весна (апрель-июнь), лето (июль-сентябрь), осень (октябрь-декабрь), а затем формировались многолетние ряды данных за 1995–2022 гг.

Для лучшей сравнимости результатов и исключения короткопериодной изменчивости все ряды сглаживались скользящим осреднением по 5-летним периодам.

Количественная оценка тесноты связи между параметрами проводилась методом корреляционного анализа. Для определения значимости связи для 25-летнего ряда наблюдений было установлено пороговое значение коэффициента корреляции, соответствующее $R = 0,42$ при $p = 5\%$.

Результаты и их обсуждение

Особенности атмосферной циркуляции над Беринговым морем зимой

Количественное соотношение синоптических процессов, формирующихся над Беринговым морем во все сезоны, представлено на рис. 2. В зимний период самым активным ЦДА вблизи Берингова моря является Алеутская депрессия, поэтому вполне

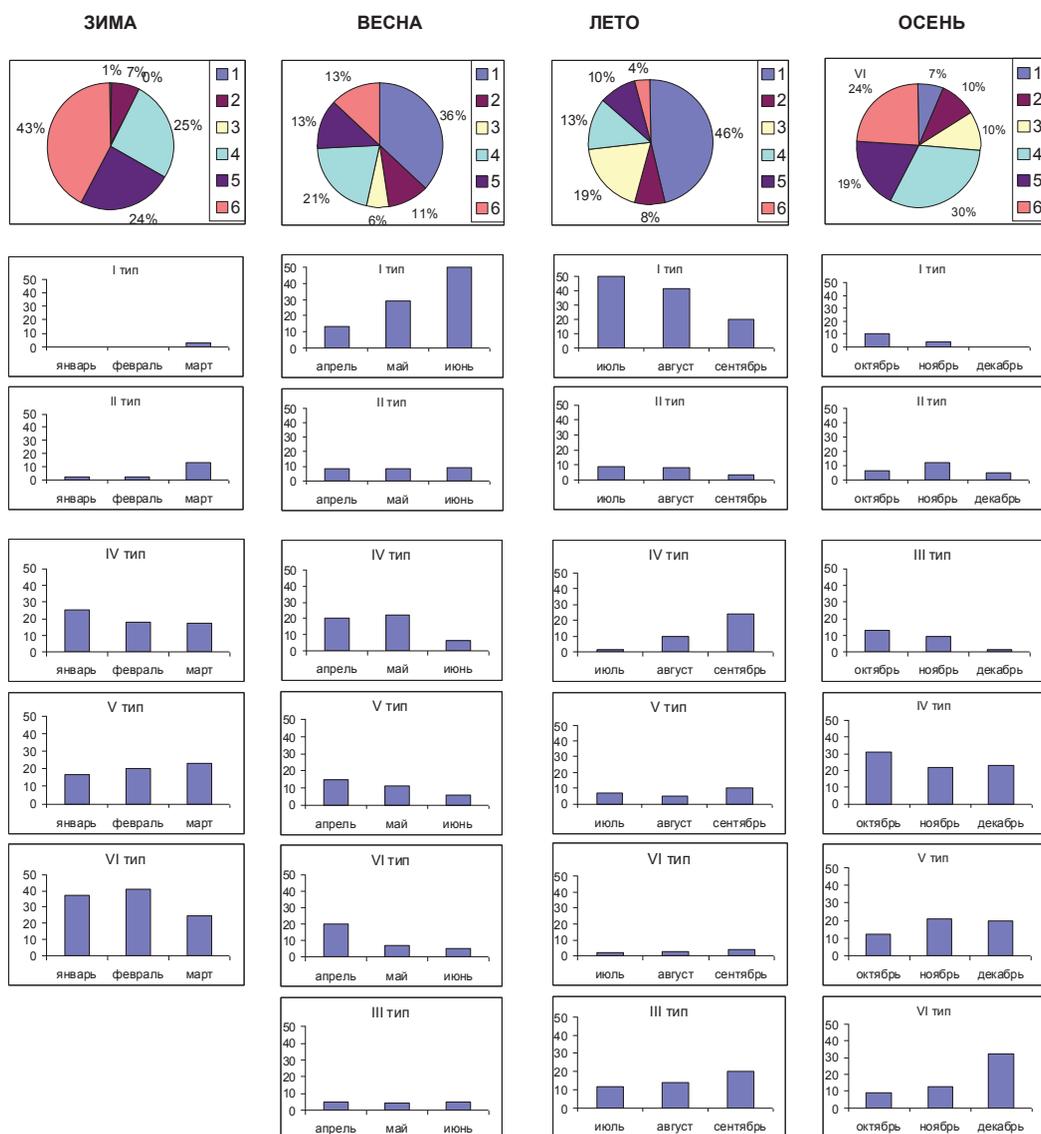


Рис. 2. Диаграммы повторяемости типов атмосферных процессов и вероятность их появления над Беринговым морем в разные сезоны по месяцам

Fig. 2. Frequency of typical synoptic situations in winter, spring, summer, and autumn and probability of their occurrence by month

обоснованно, что типы, обусловленные ее местоположением, возникают чаще — на долю IV, V и VI типов приходится соответственно 25, 24 и 43 % (рис. 2). Самым «активным» является VI тип (депрессия южнее Берингова моря, над бассейном преобладает восточный перенос), причем вероятность его появления возрастает от января к февралю и почти вдвое сокращается в марте.

Повторяемость IV и V типов, которые характеризуются локализацией Алеутского минимума над восточными и западными районами Берингова моря, почти одинаковая, при этом от месяца к месяцу количество IV типа (с северо-восточными переносами) постепенно сокращается, а V типа (с юго-восточными переносами), наоборот, возрастает.

Влияние охотского циклона, с которым связано формирование II типа и распространение над Беринговым морем южных ветров, проявляется крайне редко, всего в 7 % случаев, и в основном в марте; малоградиентные процессы I типа зимой практически не отмечаются (рис. 2).

Берингово море находится в зоне активной циклонической деятельности, ежемесячно над его акваторией может проходить до 10 циклонов. Из-за большой широтной протяженности моря циклоны поступают и на западную, и на восточную его половину, по-разному влияя на погодный режим.

Как оказалось, в среднем количество и интенсивность циклонов в этих районах зимой равны (рис. 3), и причиной этому может быть пропорциональное формирование в течение сезона IV и V типов.

Периодические смещения депрессии в западно-восточном направлении вызывают смену траекторий циклонов и, соответственно, их распределение по районам: повторяемость «восточных» циклонов положительно коррелирует с IV типом ($R = 0,49$), а «западных» — с V типом ($R = 0,59$). С VI типом связь оказалась весьма слабой, и это позволяет предположить, что нахождение Алеутской депрессии над океаном не может являться «абсолютным ограничением» для поступления циклонов в тот или иной район моря. Характерно, что интенсивность циклонов в обоих районах от синоптических ситуаций практически не зависит (связь невыраженная).

Частая смена типовых ситуаций и, следовательно, направлений перемещения циклонов способствует нестабильности погодных условий из-за резкой смены ветров. Тем не менее преобладающим зимой является северо-восточный перенос (рис. 3, в), восточная составляющая (Iз) которого в семь раз интенсивнее северной (Iм). С одной стороны, причиной активизации восточных ветров является преимущественное появление зимой VI типа, с другой — «ослабление» северного переноса может быть связано с формированием V и II типов, при которых северная направленность ветровой циркуляции меняется на южную.

В многолетнем плане повторяемость синоптических типов, как и соотношение между ними, может существенно колебаться, устанавливая тем самым характер погодо-климатических условий. Судя по представленным графикам (рис. 4), в ходе основных IV, V и VI типов можно обнаружить 10–12-летнюю периодичность, причем у IV и V типов тенденции противоположные.

В соответствии со сменой типовых ситуаций менялся и характер циклонической деятельности. На рис. 5 (а, б) хорошо видно, что колебания количества и интенсивности циклонов на западе моря находились в соответствии с ходом V типа: при увеличении его количества (как правило, в конце каждого десятилетия) число циклонов и особенно их интенсивность увеличивались. Во второй половине 2010-х гг., на фоне максимальной повторяемости V типа, глубокие циклоны на запад моря стали приходить наиболее часто.

На востоке моря отмечалась обратная картина: после активной циклонической деятельности в конце 1990 — начале 2000-х гг. вслед за сокращением количества IV типа число приходящих сюда циклонов постепенно снижалось, а их мощность к концу 2010-х гг. достигла самых наименьших показателей (рис. 5, в, г).

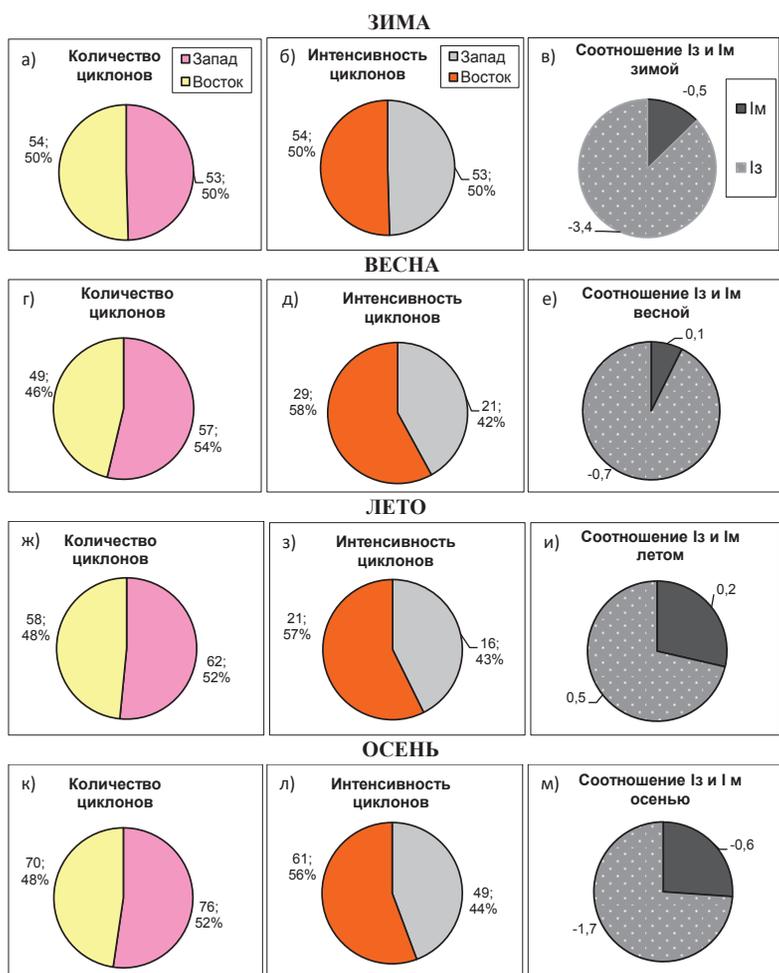


Рис. 3. Диаграммы соотношения среднесезонных значений количества и интенсивности циклонов на западе и востоке Берингова моря в процентах и в абсолютных значениях (слева и в центре) и индексов атмосферной циркуляции (справа) над берингоморским бассейном зимой, весной, летом и осенью. Западному и южному переносам соответствуют положительные значения Из и Им, восточному и северному — их отрицательные значения

Fig. 3. Mean seasonal values of the number and intensity of cyclones in the western and eastern Bering Sea (left and central panels) and the meridional (Im) and zonal (Iz) indices of atmospheric circulation (right panels) for winter, spring, summer, and autumn. Positive values of Iz and Im correspond to the western and southern wind transfers, respectively

Характер циклогенеза определяет особенности ветрового переноса в Беринговом море, и, как оказалось, наибольшую роль играют циклоны, приходящие в западные районы, что подтверждают графики на рис. 5 (б, д, е). «Провалы» в ходе меридионального и зонального индексов в начале 2000-х и середине 2010-х гг., соответствующие усилению северного и восточного переносов, совпадали с периодами уменьшения количества и интенсивности циклонов на западе.

Наоборот, в годы частого выхода сюда более глубоких циклонов (конец 1990-х, середина 2000-х и вторая половина 2010-х гг.) и северная, и восточная составляющие ветровой циркуляции были сильно ослаблены. Исключительная ситуация сложилась в конце 2010-х гг., когда активная циклоническая деятельность на западе и ее ослабление на востоке (сюда приходили самые маломощные циклоны) стали причиной развития над Беринговым морем не характерного для зимнего сезона устойчивого южного переноса и заметного снижения интенсивности восточного. Подобная синоптическая

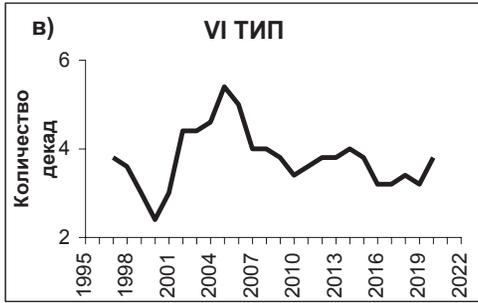
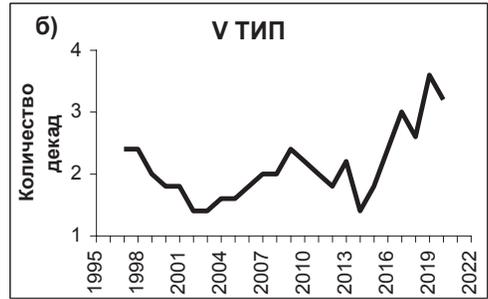
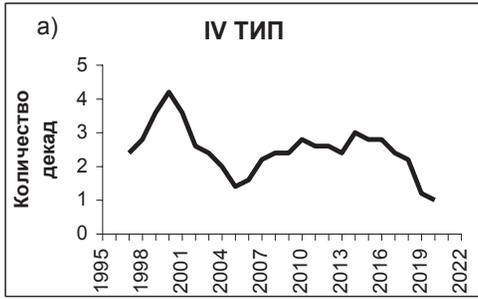


Рис. 4. Динамика повторяемости основных типов (IV, V и IV) над Беринговым морем зимой (сглажена скользящим 5-летним осреднением)

Fig. 4. Dynamics of frequency for the main types (IV, V and IV) of synoptic situation over the Bering Sea in winter (smoothed by running 5-year averaging)

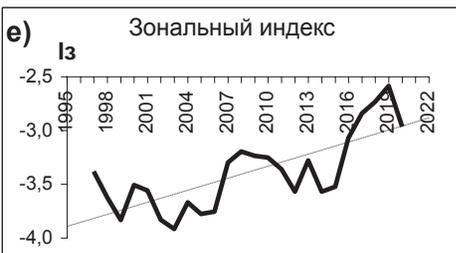
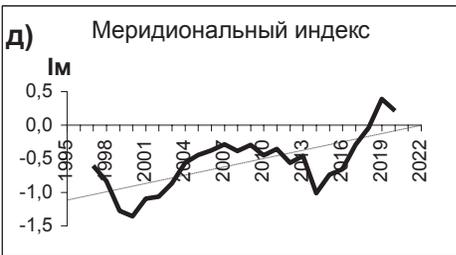
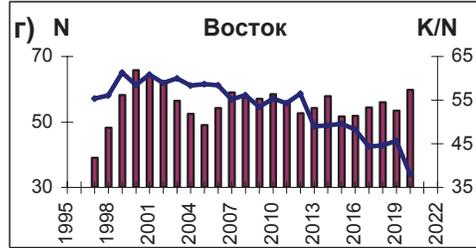
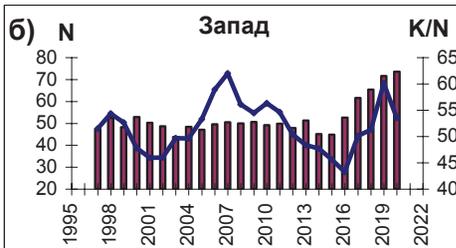
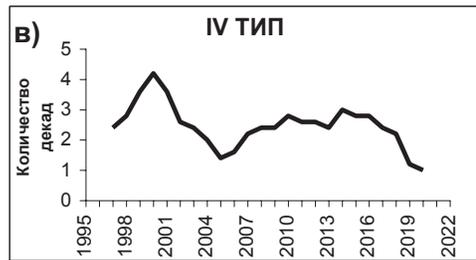
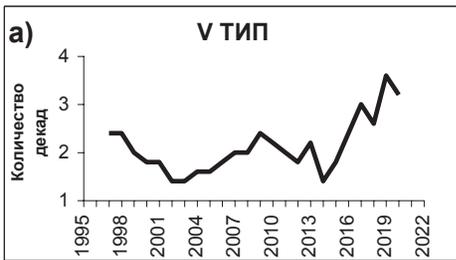


Рис. 5. Многолетняя изменчивость количества IV и V типов (а, в), параметров циклоничности в западных и восточных районах Берингова моря (б, г) и интенсивности меридионального (I_m) и зонального (I_z) переносов над морем (д, е) в зимний сезон. Здесь и на рис. 7, 9, 11 на графиках б, г столбики — количество циклонов, кривая — их интенсивность

Fig. 5. Dynamics of the number of typical synoptic situations IV and V (а, в), the number and intensity of cyclones in the western and eastern Bering Sea (б, г), and the meridional (I_m) and zonal (I_z) indices of atmospheric circulation over the Bering Sea (д, е) in winter. Hereinafter (Figs. 7, 9, 11) at the panels б, г the bars indicate the number of cyclones and the curved line indicates their intensity

ситуация характерна для формирования «теплых» климатических условий. В целом выявляющиеся с начала 2000-х гг. в ходе зонального и меридионального индексов положительные тренды могут свидетельствовать о процессе «потепления» зимнего атмосферного режима над Беринговым морем.

Особенности атмосферной циркуляции над Беринговым морем весной

Весной происходит перестройка атмосферного режима: Алеутская депрессия значительно ослабевает, а над Тихим океаном Северотихоокеанский антициклон расширяется и начинает препятствовать частому выходу циклонов в Берингово море. В результате над морем в преобладающем числе случаев формируются малоградиентные процессы I типа (36 % от всех «весенних» ситуаций), и в течение сезона (от апреля к июню) их количество быстро возрастает (см. рис. 2). II тип отмечается немного чаще, чем зимой (11 %): в апреле он возникает преимущественно из-за активизации циклонической деятельности над Охотским морем, а в мае-июне — при формировании над материком Дальневосточной депрессии с ее северо-восточной ложбиной, ориентированной в сторону Берингова моря. Вероятность появления II типа во все весенние месяцы практически одинаковая. Изредка весной складываются условия для появления III типа, когда над чукотским побережьем чаще начинают проходить циклоны арктического фронта; данная ситуация фиксируется с вероятностью 6 %.

Несмотря на то что Алеутская депрессия весной теряет свою активность, она не заполняется полностью, поэтому связанные с ней IV, V и VI типы продолжают формироваться (соответственно в 21, 13 и 13 % случаев) и «преимущество» имеет «холодный» IV тип. Основная повторяемость этих синоптических ситуаций приходится на апрель, в последующие месяцы вероятность образования V и VI типов убывает, а у IV типа в мае — немного возрастает.

Вслед за изменением количественного соотношения между типовыми процессами весной меняется и общий характер атмосферного режима на бассейне. Если зимой количество и интенсивность циклонов равномерно «распределяются» между западными и восточными областями моря, то в весенние месяцы атмосферные вихри чаще приходят на запад бассейна, хотя на востоке их средняя мощность выше (рис. 3, г, д). В целом весной берингоморские циклоны менее интенсивны, чем зимой (значения индексов циклоничности снижены практически вдвое и на востоке, и на западе).

Еще одной особенностью весеннего периода является изменение характера ветровой циркуляции: зональный перенос сохраняет восточную направленность, но уже с южной составляющей. Соотношение между компонентами такое же, как зимой — 1:3 семикратно I_m , но показатели обоих индексов в 5 раз меньше зимних (рис. 3, е, в).

В многолетнем ходе повторяемости большинства ситуаций, как и зимой, присутствует 10–12-летняя периодичность (рис. 6). Исключение составляет II тип, в ходе которого выявляется квазидвадцатилетний период. Тот факт, что после максимума в середине 2000-х гг. его количество к концу 2010-х гг. сократилось (рис. 6, б), может свидетельствовать о постепенном ослаблении влияния на Берингово море как охотских циклонов, так и Дальневосточной депрессии. В то же время можно говорить о возрастающей роли циклонической деятельности на севере и востоке моря, поскольку количество III и IV типов, наоборот, к концу второго десятилетия увеличилось (рис. 6, в, г).

Наиболее слаженно происходило изменение повторяемости V и VI типов, и оба были в противофазе к I типу (рис. 6, а, д, е). Рост числа малоградиентных процессов (усиление влияния Северотихоокеанского антициклона) отмечен в середине 1990-х, начале и конце 2010-х гг. и сопровождался сокращением количества V и VI типов, т.е. фактически ослаблением (либо прекращением действия) Алеутской депрессии на западе и юге моря. Более активной депрессия становилась в начале 2000-х и середине 2010-х гг. (максимальная повторяемость обоих типов).

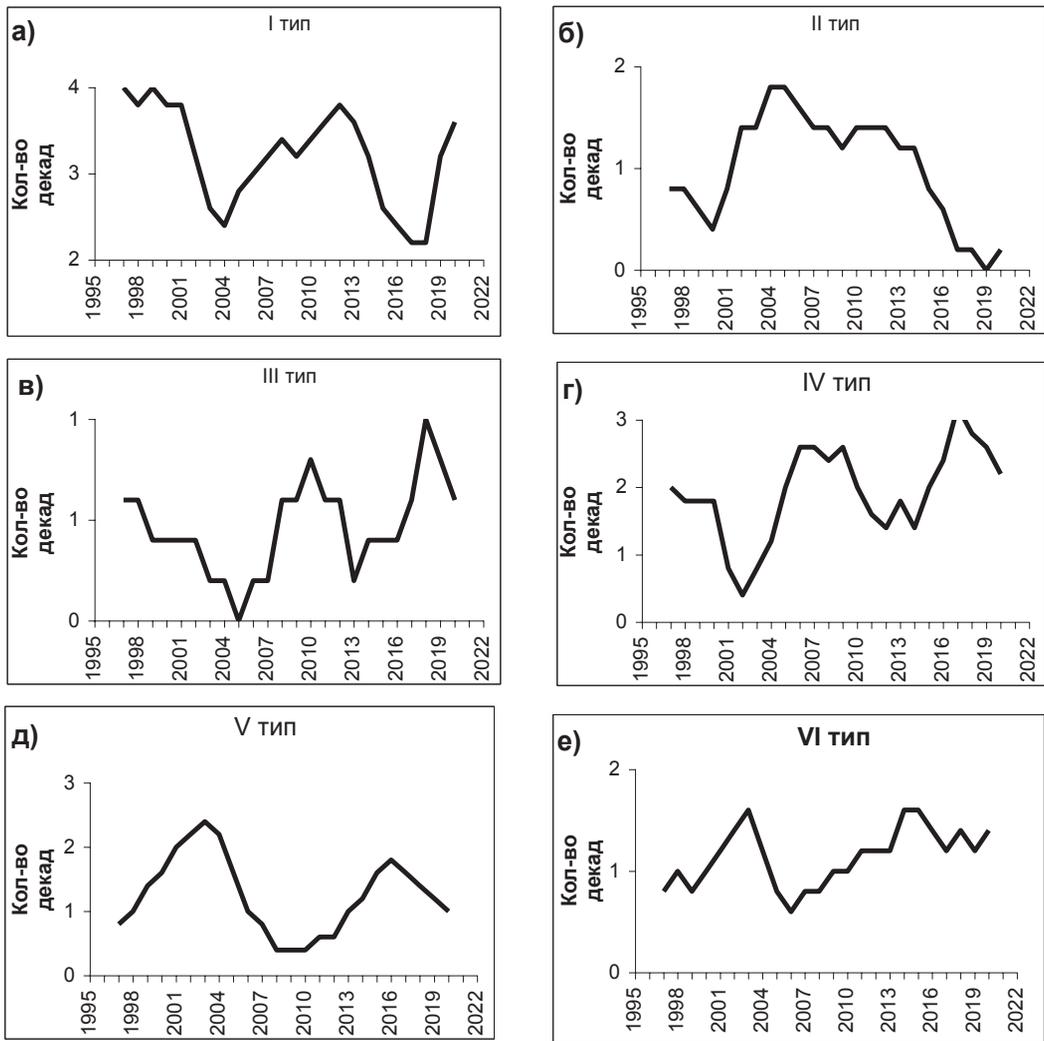


Рис. 6. Динамика повторяемости синоптических типов над Беринговым морем весной
 Fig. 6. Dynamics of frequency for the types of synoptic situation over the Bering Sea in spring

Несмотря на то что в весенние месяцы IV и V типы формируются реже, чем зимой, их влияние на характер циклогенеза в районе сохраняется: на западе моря количество циклонов коррелирует с V типом ($R = 0,50$), на востоке — с IV типом ($R = 0,48$).

В многолетнем ходе повторяемости V типа выявляется отрицательный тренд, а у IV типа — положительный, и по такому же принципу менялось количественное соотношение циклонов (рис. 7, а–г). На запад моря циклоны чаще приходили с конца 1990-х до середины 2000-х гг., при максимальной повторяемости V типа, на восток — в конце 2010-х гг., на «пике» появления IV типа.

Таким образом, с конца 1990-х гг. происходила ориентация весенних циклонов с западной половины моря на восток (в отличие от зимы, когда циклоническая деятельность к концу периода активизировалась преимущественно над западными районами). Не удивительно, что весной соответственно изменялся и характер ветровой циркуляции над морем. До середины 2000-х гг. активный циклогенез над западными районами способствовал развитию над бассейном юго-восточного переноса, в эти годы значения I_m достигали максимальных положительных, а I_z — минимальных отрицательных величин за весь период (рис. 7, д, е). Со второй половины десятилетия циклоны на

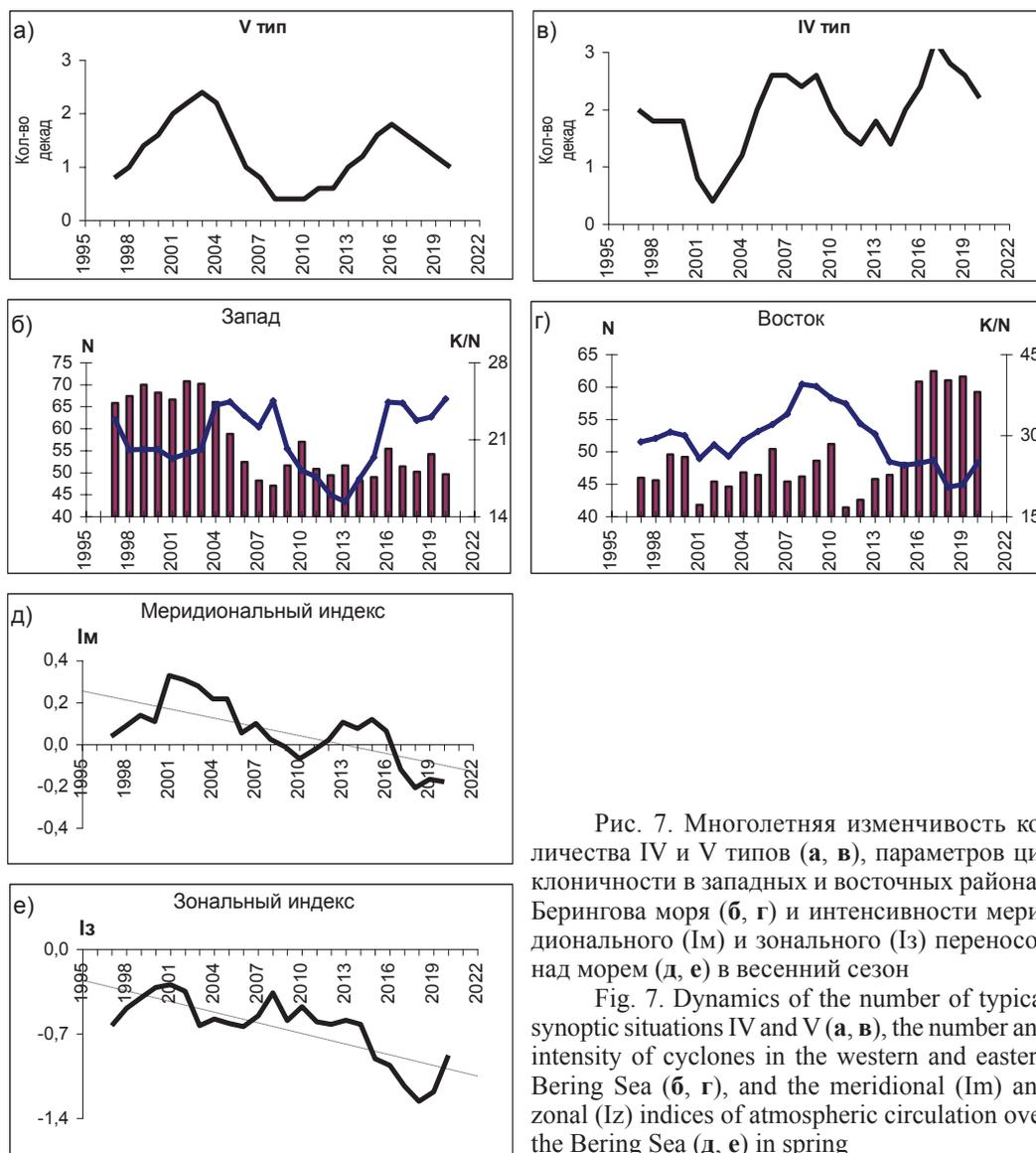


Рис. 7. Многолетняя изменчивость количества IV и V типов (а, в), параметров циклоничности в западных и восточных районах Берингова моря (б, г) и интенсивности меридионального (Im) и зонального (Iz) переносов над морем (д, е) в весенний сезон

Fig. 7. Dynamics of the number of typical synoptic situations IV and V (a, b), the number and intensity of cyclones in the western and eastern Bering Sea (b, c), and the meridional (Im) and zonal (Iz) indices of atmospheric circulation over the Bering Sea (d, e) in spring

запад бассейна стали приходить реже, и, несмотря на периодическое повышение их интенсивности в середине 2000- и 2010-х гг., южный перенос ослабевал (на рубеже нулевых и десятых годов значения Im даже переходили в отрицательную фазу) (рис. 7, д). Ситуация, которая сложилась к концу 2010-х гг. — крайне редкий выход циклонов на запад и резкое увеличение их количества на востоке, — привела к распространению над Беринговым морем северных и восточных переносов экстремально высокой интенсивности (рис. 7, б, г, д, е). Атмосферный режим весенних сезонов, в отличие от зимних, стал формироваться по «холодному» типу.

Особенности атмосферной циркуляции над Беринговым морем летом

В июле-сентябре, как правило, усиливается Северотихоокеанский антициклон, и Берингово море оказывается под влиянием его северной периферии. В результате еще более часто (по сравнению с весной) над бассейном наблюдаются малоградиентные процессы I типа, на долю которых теперь приходится почти половина (46 %) всех ситуаций. В основном они формируются в июле и августе, а к сентябрю вероятность

их появления сокращается вдвое (см. рис. 2). Существенно уменьшается частота процессов, обусловленных полем низкого давления: появление IV и V типов отмечается соответственно в 13 и 10 % случаев, VI тип — всего в 4 %, из-за доминирования над океаном области высокого давления. Образование летом II типа связано с влиянием ложбины Дальневосточной депрессии, поэтому его появление (8 %) приходится обычно на июль и август, и это реже по сравнению с весенним сезоном. Только III тип летом может отмечаться чаще, чем в предыдущем сезоне (19 %), за счет активизации арктического фронта, проходящего по периферии тихоокеанского антициклона; в течение лета вероятность его возникновения возрастает.

Поступающие на бассейн циклоны «распределяются» по аналогичному с весной принципу: доля «западных» выше, чем «восточных», но они меньшей интенсивности (рис. 3, ж, з). Характерно, что количество летних циклонов превосходит их число зимой и весной, но по интенсивности они самые слабые (рис. 3, ж, з, и).

Общий ветровой перенос летом имеет юго-западную направленность (с более выраженной западной составляющей) (рис. 3, и) и в первую очередь может быть обусловлен наиболее массовыми I и III типами (хотя в развитии западных и южных ветров могут участвовать II и V типы).

Межгодовая изменчивость повторяемости атмосферных процессов имеет особенности. Если зимой и весной периодичность большинства типов составляет порядка 10–12 лет, то летом с аналогичной частотой появляются только «редкие» для этого сезона IV, V и VI типы (рис. 8). Ход повторяемости I, II и III типов отличается периодичностью, близкой к 8–10-летней. Наиболее активное формирование самого много-

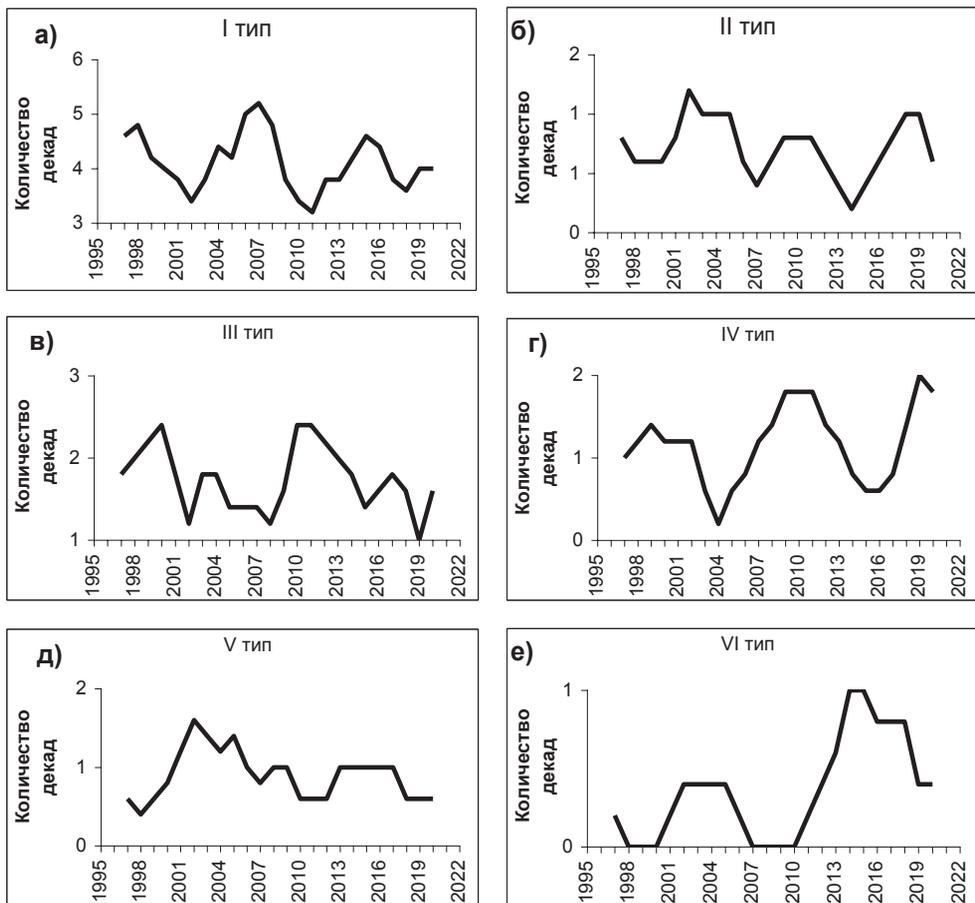


Рис. 8. Динамика повторяемости синоптических типов над Беринговым морем летом
 Fig. 8. Dynamics of frequency for the types of synoptic situation over the Bering Sea in summer

численного I типа пришлось на середину каждого десятилетия, хотя «доминировал» он только в середине 2000-х гг. (при одновременном сокращении всех прочих ситуаций). Скорее всего, летние сезоны этого периода отличались преимущественно спокойными погодными условиями, без особых климатических «потрясений». В 1990-е гг. одновременно с I типом увеличивалось количество III и IV типов, в 2010-е гг. — V и VI типов.

Частота выхода циклонов в Берингово море, как и в предыдущие сезоны, количественно связана с IV и V типами, но иным образом. В отличие от зимы и весны, повторяемость циклонов на западе моря положительно коррелирует не с V, а с IV типом ($R = 0,46$), в то время как с V типом и «западные», и «восточные» циклоны связаны отрицательно ($RR = -0,38$ и $-0,45$).

Очевидно, при локализации Алеутской депрессии на востоке моря циклоны начинают ее обходить по периферии, следуя в его западные районы. В случае смещения депрессии к камчатскому побережью циклоны в Берингово море вообще заходят редко. Наглядно это демонстрируют графики на рис. 9: рост количества (и интенсивности) циклонов в западной половине моря четко совпадал с максимальным появлением IV типа (конец 1990, 2000 и 2010-х гг.) (рис. 9).

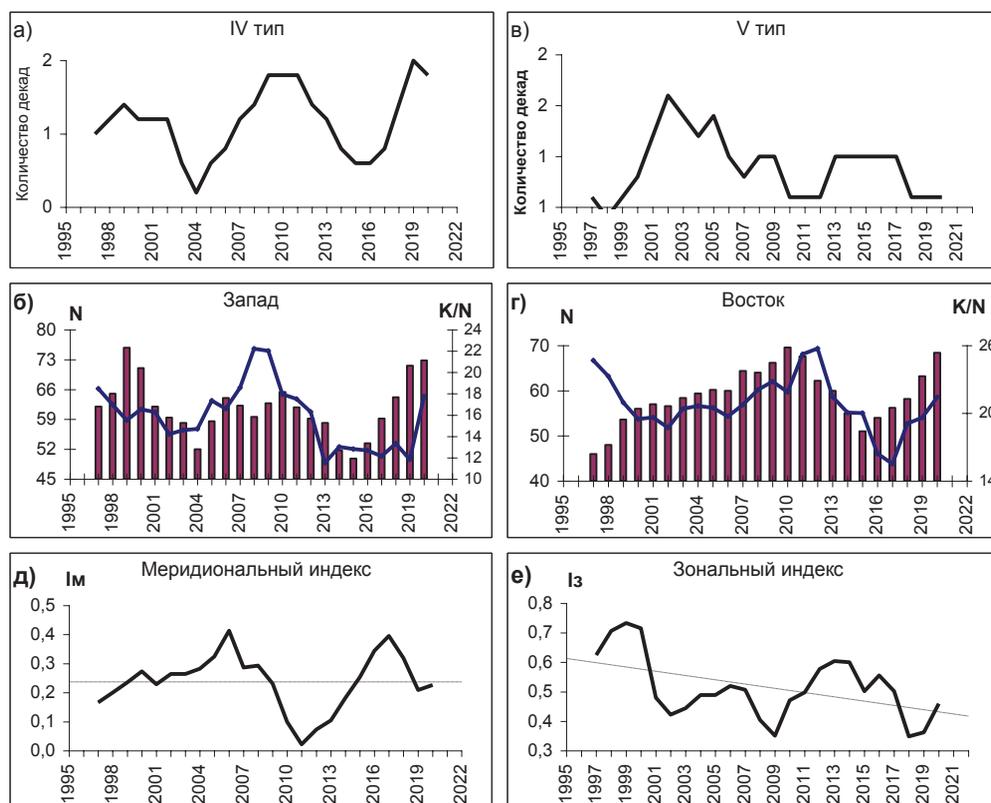


Рис. 9. Многолетняя изменчивость количества IV и V типов (а, в), параметров циклоничности в западных и восточных районах Берингова моря (б, г) и интенсивности меридионального (I_m) и зонального (I_z) переносов над морем (д, е) в летний сезон

Fig. 9. Dynamics of the number of typical synoptic situations IV and V (a, b), the number and intensity of cyclones in the western and eastern Bering Sea (b, c), and the meridional (I_m) and zonal (I_z) indices of atmospheric circulation over the Bering Sea (d, e) in summer

На востоке моря усиление циклонической активности пришлось на два периода: середина 2000 — начало 2010-х и конец 2010-х гг., в эти годы сокращалось и количество V типа (рис. 9, в, г). Исключением стали последние годы 1990-х гг. — при практическом отсутствии V типа циклоны на восток моря выходили крайне редко, но имели высокую интенсивность (рис. 9, г).

Ветровой перенос летом также связан с циклонической деятельностью, но при некоторых отличительных особенностях. Например, если зимой и весной развитие южных (либо ослабление северных) ветров совпадает с периодами усиления циклонической активности на западе моря, то летом подобная закономерность не прослеживается. Наоборот, в середине 2000-х и 2010-х гг. значения I_m находились на максимальном уровне (южный перенос активизировался) в периоды уменьшения количества и интенсивности «западных» циклонов. Вероятно, причиной усиления южной циркуляции было не увеличение повторяемости циклонов, а скорее их отсутствие, т.е. основную роль могли играть иные циркуляционные факторы.

Если обратиться к рис. 8 (а), то можно видеть, что именно в середине десятилетий увеличивалось количество малоградиентных процессов I типа, фактически усиливалось влияние тихоокеанского антициклона, с которым обычно и связано развитие над Беринговым морем характерной юго-западной циркуляции (рис. 9, д, е). Кроме того, в ходе летних значений I_m (в отличие от зимы и весны) не прослеживается трендовый характер, присутствуют только периодические колебания. Однако в ходе зонального индекса все же проявляется слабая отрицательная тенденция, указывающая на постепенное ослабление западной составляющей переноса с середины 1990-х гг.

Особенности атмосферной циркуляции над Беринговым морем осенью

В осенний период, когда барическое поле над Беринговым морем перестраивается с летнего на зимний режим, резко сокращается количество малоградиентных процессов и вновь начинают преобладать типовые ситуации, связанные с местоположением Алеутской депрессии (см. рис. 2). Комбинация осенних типов напоминает зимнюю, но с некоторыми нюансами, поскольку в начале осени еще могут сохраняться элементы летних процессов. В первую очередь это касается I и III типов, которые зимой практически не наблюдаются, от весны к лету их количество возрастает, а осенью они появляются довольно редко: на долю I типа приходится 7 %, III типа — 10 % всех ситуаций (оба преимущественно в октябре). Из типов, связанных с Алеутской депрессией, наибольшая повторяемость характерна для IV типа (30 %), в течение всего сезона он может отмечаться равномерно, но с небольшим преобладанием также в октябре (рис. 2). Доля V и VI типов составляет 19 и 24 % (меньше, чем зимой), и оба типа отмечаются чаще в ноябре-декабре (рис. 2).

По изменению соотношения в повторяемости типовых ситуаций можно косвенным образом оценивать осенние перемещения Алеутской депрессии: в октябре она чаще всего может располагаться над восточной половиной Берингова моря (IV тип), в ноябре — отходить к восточной Камчатке (V тип), а в декабре преимущественно располагается над океаническими районами (VI тип).

Несмотря на то что осенью IV тип имеет количественное преимущество перед V типом, тем не менее на западные районы Берингова моря циклоны приходят чаще, но с меньшей средней интенсивностью по сравнению с «восточными» циклонами (рис. 3, к, л). В целом, судя по тому, что абсолютные значения количества и интенсивности циклонов превосходят эти же показатели в другие сезоны (рис. 3), циклоническая деятельность осенью достигает наибольшей активности. Направленность ветрового переноса аналогична зимней (северо-восточная), но интенсивность ее восточной составляющей вдвое слабее по сравнению с зимним периодом (рис. 3, в, м).

В формировании циклонической деятельности осенью «участвуют» все синоптические ситуации. Например, количество циклонов на западе моря положительно коррелирует с двумя типами, III и V ($RR = 0,52$ и $0,49$), т.е. наилучшими условиями для выхода циклонов к восточной Камчатке является развитие на севере Берингова моря арктического фронта и локализация Алеутской депрессии над западной частью акватории. На востоке циклогенез усиливается при смещении сюда Алеутской депрессии (IV тип) и отсутствии над Охотским морем циклонической области (II тип) (соот-

ветственно $RR = 0,60$ и $-0,53$). Общим условием, ограничивающим выход циклонов в оба района Берингова моря, является местоположение Алеутской депрессии над океаном (отрицательная корреляция количества «западных» и «восточных» циклонов с VI типом) ($RR = -0,53$ и $-0,39$).

В многолетнем ходе большинства «осенних» типов выявляется характерный 10–12-летний цикл. Исключение составляют I тип с более короткопериодной изменчивостью в 8–10 лет и III тип, в повторяемости которого отмечается устойчивый положительный тренд, свидетельствующий о постепенном усилении осенью в течение последних десятилетий циклонической активности над северными районами моря (рис. 10).

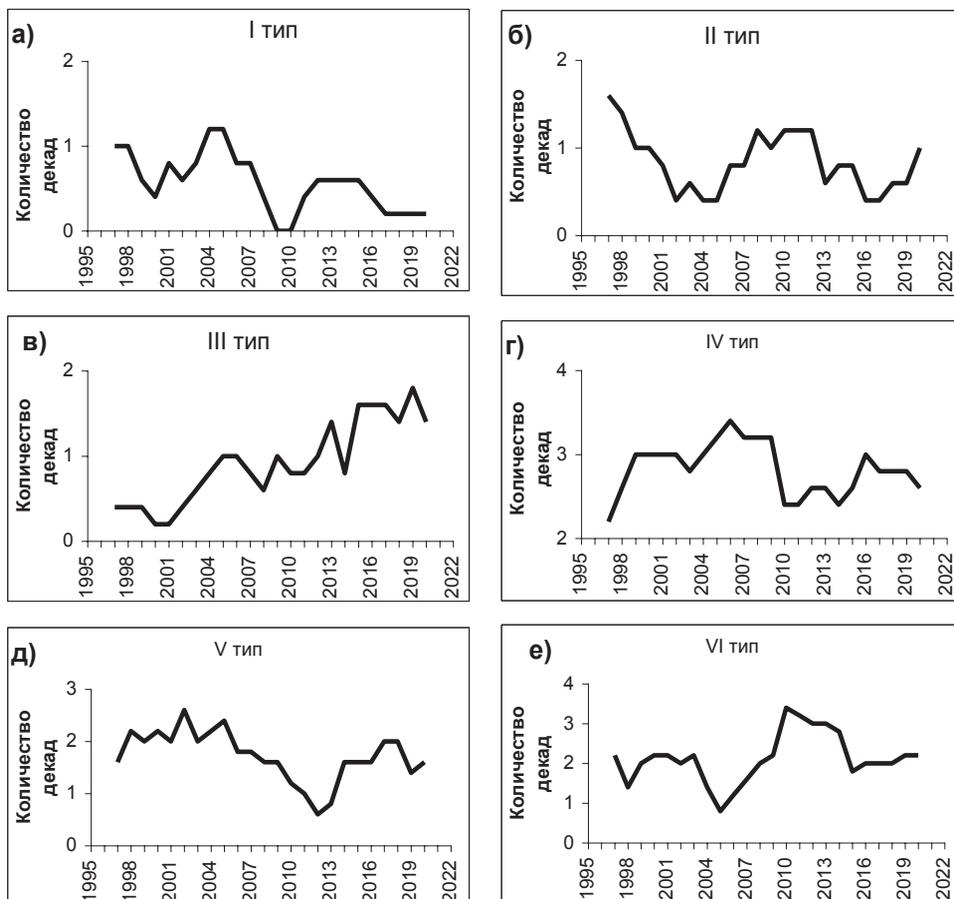


Рис. 10. Динамика хода повторяемости синоптических типов над Беринговым морем осенью

Fig. 10. Dynamics of frequency for the types of synoptic situation over the Bering Sea in autumn

Количество I и II типов, как и летом, чаще менялось обратным образом по отношению друг к другу, за исключением 1990-х гг., когда оба типа находились на «пике». Эти ситуации осенью появляются не часто, поэтому их вклад в формирование погодных условий Берингова моря незначителен. К основным «климатообразующим» синоптическим процессам следует отнести, как и зимой, IV, V и VI типы, но характер их взаимодействия различается: осенью динамика повторяемости IV типа схожа с V типом и оба противоположны VI (рис. 10).

В наибольшей степени это проявилось в начале 2010-х гг., когда на фоне максимально частого возникновения VI типа повторяемость других ситуаций была снижена, следовательно, в эти годы Алеутская депрессия чаще смещалась в сторону океана.

Наоборот, рост количества IV и V типов (сокращение VI типа) в 2000-е и середине 2010-х гг. свидетельствует о локализации депрессии над Беринговым морем и долготных перемещениях ее центра в западно-восточном направлении. В эти же периоды увеличивалось и количество циклонов над обоими районами моря (рис. 11, а–г), и это означает, что IV и V типы «равнозначно» влияют на характер осенней циклонической деятельности.

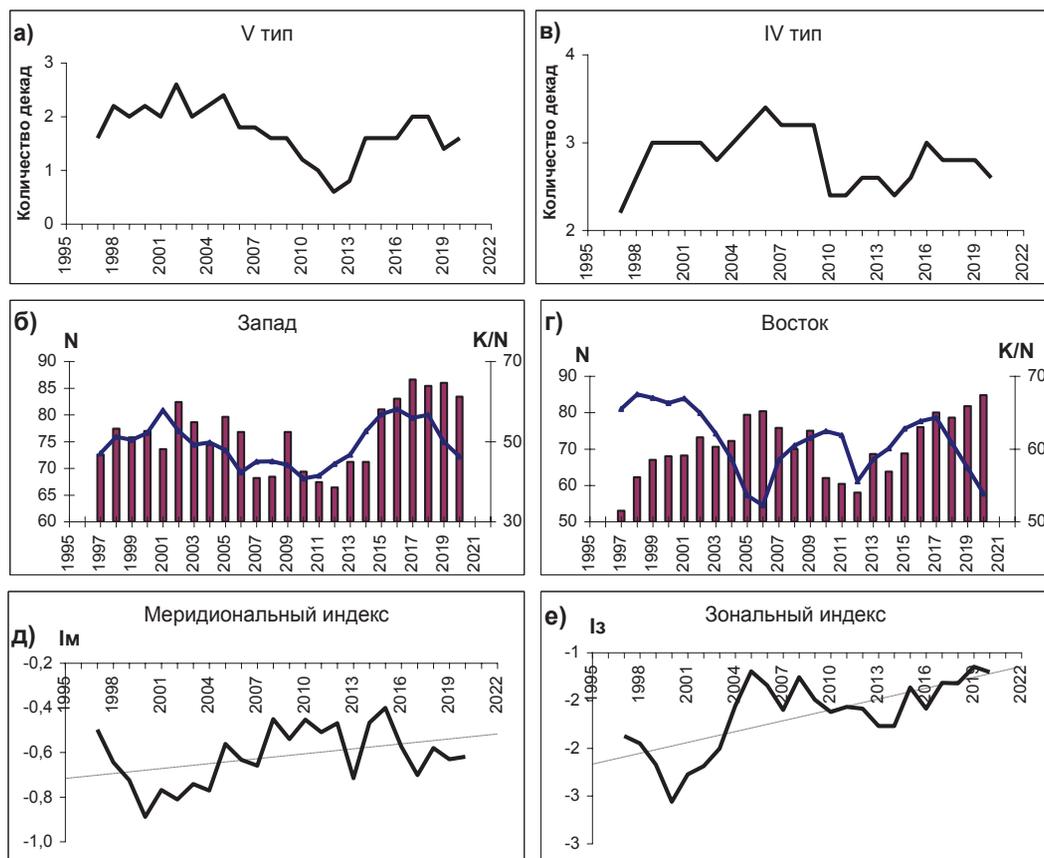


Рис. 11. Многолетняя изменчивость количества IV и V типов (а, в), параметров циклоничности в западных и восточных районах Берингова моря (б, г) и интенсивности меридионального (Im) и зонального (Iz) переносов над морем (д, е) в осенний сезон

Fig. 11. Dynamics of typical synoptic situations IV and V (а, в), the number and intensity of cyclones in the western and eastern Bering Sea (б, г), and the meridional (Im) and zonal (Iz) indices of atmospheric circulation over the Bering Sea (д, е) in autumn

На западе моря периоды роста количества циклонов совпадали с периодами увеличения их мощности, в то время как эти же показатели у «восточных» циклонов чаще менялись противофазно. На рубеже 1990–2000 гг. выход малочисленных, но очень глубоких циклонов стал причиной экстремального усиления восточного переноса (в эти же годы максимальным был и северный перенос) (рис. 11, г–е).

Осенью сохраняется выявленная для других сезонов закономерность — характер циклонической деятельности определяет и развитие муссонной циркуляции, но «особым образом». С ростом числа и интенсивности «западных» циклонов северный перенос над бассейном не ослабевает (как зимой), а наоборот, усиливается (периоды начала 2000-х и конца 2010-х гг.) (рис. 11, д). Особенности зональной циркуляции определяет интенсивность «восточных» циклонов: активизация восточного переноса в начале 2000-х и 2010-х гг. происходила при поступлении в район наиболее глубоких барических минимумов, хотя их количество в эти же годы было низким (рис. 11, е).

В целом, если судить по интенсивности ветровой циркуляции, самым «холодным» можно считать период на рубеже 1990–2000-х гг., когда оба индекса имели максимальные отрицательные значения (северо-восточный муссон получал экстремальное развитие). Относительно «теплым» является период с середины 2000-х до середины 2010-х гг.: интенсивность северного переноса была минимальной, а восточного — умеренной.

Тем не менее положительные тенденции в ходе и меридионального, и зонального индексов могут свидетельствовать о том, что в многолетнем плане осенний атмосферный режим над Беринговым морем (как и зимний) постепенно становится более «мягким».

Формирование локальных особенностей атмосферного режима над Беринговым морем (характер типовых синоптических процессов, развитие циклонической деятельности и ветровой циркуляции) во все сезоны непосредственно связано с процессами регионального масштаба и в первую очередь — с состоянием Алеутской депрессии. Так, в холодные сезоны года (осень и зима) над бассейном в преобладающем числе случаев образуются IV, V и VI типы, обусловленные ее местоположением. Зимой основная повторяемость приходится на VI тип (Алеутская депрессия над океаном), а осенью самым «массовым» становится IV тип (Алеутская депрессия над восточными районами моря). Типовые ситуации, не связанные с депрессией и обусловленные процессами иной природы — развитием циклонической деятельности над Охотским морем (II тип) и над северными районами Берингова моря (III тип), — в течение холодного полугодия возникают значительно реже, и основная их повторяемость приходится на осень.

Малогradientные ситуации I типа, формирующиеся на фоне ослабления атмосферной циркуляции (основных сезонных барических систем), зимой обычно не возникают, а осенью — лишь эпизодически и преимущественно в начале сезона. «Лидером» по количеству появлений I тип становится весной и (особенно) летом, когда Берингово море находится под устойчивым влиянием Северотихоокеанского антициклона; кроме того, чаще начинают появляться II (весной) и III типы (летом). В теплые месяцы Алеутская депрессия заметно ослабевает, типы холодного периода (IV, V и VI) продолжают формироваться, хотя и в значительно меньшем количестве.

Особенностью Берингова моря является активная циклоническая деятельность на протяжении всего года. В зимний сезон повторяемость и интенсивность циклонов, приходящих на запад и восток бассейна, могут находиться в одинаковых пропорциях, а весной, летом и осенью количество «западных» циклонов выше, но «восточные» в среднем более глубокие.

Важным фактором для развития циклогенеза над Беринговым морем можно назвать местоположение Алеутской депрессии, поскольку сезонные особенности циклонической деятельности (в частности, повторяемость циклонов) тесно связаны с IV и V типами. Зимой, весной и осенью количество «западных» циклонов положительно коррелирует с V типом (депрессия на западе бассейна), а «восточных» — с IV типом (депрессия над восточными районами). Летом эта закономерность нарушается и выявляется обратная зависимость — количество циклонов на западе возрастает при IV типе, в то время как при V типе циклоническая активность ослабевает и на западе, и на востоке моря.

Сезонные особенности атмосферного режима (преимущественное формирование над Беринговым морем тех или иных синоптических типов, изменение характера циклогенеза) способствуют развитию над районом сезонной ветровой циркуляции, интенсивность и направленность которой оценивается в индексах циркуляции А.Л. Каца [1960]. Осенью и зимой над Беринговым морем устанавливается северо-восточный перенос (зимний муссон), а весной и летом развивается летний муссон, который весной имеет юго-восточную ориентацию, а летом — юго-западную. Характерно, что во все сезоны зональная составляющая переноса (I_z) более выражена по сравнению с меридиональной (I_m), причем зимой и весной превышение восточной составляющей (соответственно над северной и южной) в среднем достигает семикратных значений.

Подобные изменения ветрового переноса в большой степени обусловлены циклонами, приходящими преимущественно на западные районы Берингова моря (хотя «восточные» циклоны тоже играют немалую роль). Каждому сезону присущи свои особенности межгодового хода атмосферных показателей, и даже выявляются разные тенденции.

Зимой при активной циклонической деятельности на западе северо-восточный муссон над бассейном ослабевает, при частом выходе циклонов на восток — усиливается. На протяжении рассматриваемого периода (с середины 1990-х гг.) ситуация с выходом циклонов менялась кардинально. На рубеже 1990–2000-х гг. повторяемость IV типа (положение Алеутской депрессии на востоке моря) находилась на чрезвычайно высоком уровне, поэтому основная циклоническая деятельность развивалась также на востоке бассейна. Сюда приходили наиболее мощные циклоны, вызывая над всей акваторией усиление северного и восточного переносов (до максимальных отрицательных значений I_m и I_z). Подобные экстремальные события в атмосфере отразились и на термическом режиме моря: в 1998–2001 гг. отмечено резкое выхолаживание вод и увеличение ледовитости до максимальных показателей [Хен и др., 2012; Лучин, 2023; и мн. др.].

В последующие годы количество синоптических ситуаций менялось с разной направленностью — в ходе IV типа присутствовал отрицательный тренд, V типа — положительный, повторяемость обоих типов менялась с 10–12-летней цикличкой. Периодические изменения в атмосфере вызывали изменения и в гидрологической обстановке, причем эти процессы проходили параллельно. Рост количества V типа в середине нулевых годов сопровождался усилением циклонической активности на западе моря (увеличением интенсивности циклонов) и ослаблением северного переноса, хотя еще сохранялась высокая интенсивность восточного (см. рис. 5, а, в, д, е). На северо-западе бассейна «холодный» температурный режим сменился «теплым» (2003–2004 гг.) и «нормальным» (2005–2007 гг.) [Лучин, 2023]. К концу десятилетия снизилась интенсивность и восточного переноса, следовательно, произошло общее ослабление зимнего муссона, на этом фоне в 2007–2011 гг. сокращалась ледовитость и в Анадырском заливе [Крюкова и др., 2014].

Со второй половины 2000-х и до начала 2010-х гг. участились случаи формирования IV типа, интенсивность обеих компонент муссона возросла (рис. 5, б, г). Это привело к активному выхолаживанию водной поверхности, доминированию отрицательных аномалий ТПО и развитию ледовитости [Хен и др., 2014; Басюк, Зуенко, 2019; Кровнин и др., 2021]; причем зимние условия 2009 и 2012 гг. отнесены к «экстремально холодным» [Лучин, 2023].

Конец десятилетия отличался аномальными процессами в атмосфере: активное формирование V типа стало благоприятным фактором для усиления циклонической активности над западными районами моря, над бассейном сформировался устойчивый южный ветровой перенос, не характерный для зимнего сезона. Подобная смена ветрового режима сопровождалась существенным потеплением берингоморских вод в 2018–2019 гг. [Басюк, Зунко, 2019; Кровнин и др., 2021]. Таким образом, на протяжении исследуемого периода (с середины 1990-х гг.) зимний климатический режим в Беринговом море перешел от «холодного» к «теплому».

Весной тенденции в развитии процессов приобрели обратную направленность: повторяемость V типа монотонно сокращалась (с 10–12-летней периодичностью), IV типа — увеличивалась, т.е. Алеутская депрессия постепенно занимала восточные позиции. Один из минимумов в ходе V типа пришелся на конец 1990-х гг., на запад моря циклоны поступали в большом количестве, но, как правило, невысокой интенсивности. Вероятно, поэтому развитие южного переноса происходило постепенно и достигло наибольших значений лишь к началу 2000-х гг. (рис. 7, д). Термические условия на северо-западе моря на рубеже веков еще характеризовались как «холодные», но к

2003–2004 гг. на фоне максимального усиления южного переноса, процесс накопления отрицательных аномалий ТПО завершился началом фазы потепления [Кузнецов и др., 2013; Ростов и др., 2018].

С середины 2000-х гг. количество, а позднее и интенсивность, «западных» циклонов стали сокращаться; мощность «восточных» циклонов неуклонно увеличивалась, достигнув максимума на рубеже 2000–2010-х гг. В результате активность южного переноса не только ослабевала, но к началу 2010-х гг. направленность переноса сменилась на северную (рис. 7, д, е). В соответствии с ходом атмосферных процессов менялся и характер весеннего гидрологического режима: в 2007–2009 гг. температурные условия характеризовались как относительно «холодные», а в 2010–2012 гг. — «экстремально холодные» [Кузнецов и др., 2013]. В середине десятилетия, одновременно с ростом интенсивности «западных» циклонов и ослаблением «восточных», над бассейном вновь сформировался южный перенос, произошло кратковременное потепление вод [Хен и др., 2014].

В конце 2010-х гг. циклоны в преобладающем числе случаев выходили на восток бассейна, в то время как на западе их количество снизилось до минимального уровня. Снова произошла смена циркуляции: южный перенос окончательно прекратил свое действие и поменялся на северный, восточный — увеличился (рис. 7, д, е), и это отразилось на термическом режиме: усилилось холодное Камчатское течение [Тепнин, 2022], в целом относительно «теплые» условия на северо-западе моря сменились на относительно «холодные» [Зуенко, Басюк, 2017].

Летом общий ветровой перенос над Беринговым морем имеет юго-западную направленность и связан с преимущественным формированием I и III типов, периодичность которых близка к 8–10-летней. Сохраняется вероятность возникновения типов «Алеутской депрессии» — IV, V и VI, хотя появляются они еще реже, чем весной, но с аналогичной 10–12-летней периодичностью. Эти типовые ситуации, как и в другие сезоны, связаны с характером циклонической деятельности на бассейне, но с существенным отличием: увеличение повторяемости «западных» циклонов в большей степени определяется не V, а IV типом, когда депрессия располагается на востоке моря. Наиболее частое формирование IV типа приходилось на конец каждого десятилетия и сопровождалось ослаблением южных переносов; при его низкой повторяемости (середины 2000-х и 2010-х гг.) активность южного переноса становилась максимальной.

Еще одной особенностью летнего сезона можно считать отсутствие тренда в ходе меридионального индекса, в большей степени его значения менялись периодически, хотя в динамике зонального индекса наблюдалась очень слабая отрицательная тенденция (западный перенос постепенно ослабевал) (рис. 9, д, е). Характерно, что в многолетней изменчивости летней температуры воды четких тенденций также не было выявлено [Хен и др., 2015], хотя случаи потепления и похолодания летнего термического режима Берингова моря, как правило, совпадали с периодами изменения «локальной» ветровой циркуляции. Экстремальное понижение температуры на северо-западе Берингова моря на рубеже 1990–2000 и в начале 2010-х гг. [Кузнецов и др., 2013] соответствовало периодам слабой (и даже минимальной) активности южного переноса; потепление вод в середине 2000-х и второй половине 2010-х гг., с максимальным температурным фоном в 2018 г. [Кузнецов и др., 2013; Басюк, Зуенко, 2019], происходило на «пике» развития южной циркуляции (рис. 9, д). Однако летние условия 2020 г. уже оказались менее теплыми по сравнению с 2018–2019 гг. [Поляничко, Кузнецов, 2022], и вероятной причиной может быть начавшееся ослабление южного переноса (рис. 9, д).

Осенью комбинация типов, формирующихся над Беринговым морем, достаточно разнообразна, но преобладают IV, V и VI типы. Из них наиболее часто повторяется IV тип, т.е. Алеутская депрессия осенью преимущественно располагается над восточными районами.

В многолетнем плане повторяемость IV и V типов, определяющих характер циклоничности на бассейне, менялась согласованно, поэтому периоды увеличения и сокра-

щения количества циклонов в западных и восточных районах моря также практически совпадали (рис. 11, б, г). Осенние циклоны «традиционно» играют определяющую роль в формировании локального муссона, но влияние «западных» циклонов проявляется неоднозначно. В отличие от зимнего сезона, при росте количества и интенсивности циклонов на западе бассейна северная составляющая переноса не ослабевает, а усиливается. В свою очередь, интенсивность восточной компоненты муссона определяется главным образом глубиной «восточных» циклонов.

Экстремальное усиление ветровой циркуляции, когда значения и меридионального, и зонального индексов достигали максимальных отрицательных величин, пришлось на период с конца 1990-х до середины 2000-х гг. и сопровождалось сильным выхолаживанием северо-западного района моря в 1998–2001 гг. [Кузнецов и др., 2013]. Начавшееся (по данным М.Ю. Кузнецова с соавторами [2013]) в 2002–2003 гг. сезонное потепление происходило при резком ослаблении восточного переноса, хотя северный еще сохранял свою высокую интенсивность на протяжении последующих нескольких лет (рис. 11, д, е). В начале 2010-х гг. в атмосфере сложилась обратная ситуация: интенсивность северного переноса снизилась (значения I_m достигли минимального уровня), а восточный перенос стал активизироваться. Термический режим на северо-западе Берингова моря в эти годы вновь «похолодал»: значительно расширились площади отрицательных аномалий ТПО и Лаврентьевского холодного пятна [Кузнецов и др., 2013; Хен и др., 2014]. Следовательно, осенью влияние муссона на океанологические процессы проявляется в первую очередь за счет его зональной компоненты (восточный перенос играет большую роль по сравнению с северным). Это подтвердилось и событиями последующих лет: с середины 2010-х гг. температурный фон на северо-западе Берингова моря стал повышаться и в конце десятилетия характеризовался как аномально теплый [Басюк, Зуенко, 2019; Поляничко, Кузнецов, 2022]. В эти же годы восточный перенос ослабевал до минимальных значений, хотя северный сохранял повышенную интенсивность (рис. 11, д, е).

С учетом того, что в ходе зонального и (в меньшей степени) меридионального индексов выявляются положительные тренды, напряжение ветрового переноса в осенние сезоны уменьшалось, значит, климат, как и зимой, на протяжении всего рассматриваемого периода постепенно становился «мягче».

Резюмируя вышеизложенное, следует отметить, что «локальные» атмосферные процессы, формирующиеся над Беринговым морем в разные сезоны и оказывающие динамическое воздействие на водную поверхность, можно рассматривать не только в качестве показателей, но и как причину происходящих в гидротермическом режиме моря изменений.

Заключение

Рассмотрение сезонных особенностей атмосферного режима над Беринговым морем в течение последнего 30-летнего периода показало, что зимой, весной, летом и осенью комбинации из 6 типовых синоптических ситуаций, формирующихся над районом, меняются, но во все сезоны присутствуют IV, V и VI типы, обусловленные состоянием и местоположением Алеутской депрессии. При этом IV и V типы играют определяющую роль в развитии циклонической деятельности над Беринговым морем.

Интенсивность и направленность сезонной ветровой циркуляции над бассейном («локальный» муссон) определяются характером циклоничности на западе моря: рост числа циклонов зимой приводит к ослаблению муссона, а осенью — к его усилению; весной «западные» циклоны способствуют активизации летнего муссона, летом — снижению его интенсивности.

Выявлены сезонные особенности в многолетнем ходе атмосферных показателей, которые проявляются и в гидрологическом режиме. С середины 1990-х гг. интенсивность зимнего муссона (северной и восточной компонент) зимой и осенью ослабевает;

в зимние сезоны в конце 2010-х гг. над Беринговым морем сформировался «нехарактерный» южный перенос, в термическом режиме также отмечалось потепление. Весной юго-восточный перенос ослабевал, сменившись в конце 2010-х гг. на сильный северо-восточный; климатический режим становился холоднее. В ходе индексов циркуляции летом присутствовали периодические изменения, трендовой направленности не выявлялось.

Сезонные изменения «локальных» синоптических процессов проходят довольно согласованно с изменениями гидрологического режима.

Благодарности (ANKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает благодарность анонимным рецензентам за полезные замечания.
The author is thankful to anonymous reviewers for their helpful comments.

Финансирование работы (FUNDING)

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

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Эта работа не содержит никаких исследований с участием людей и животных. Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

This study did not concern investigations involving humans or animals. The author declares that she has no conflict of interest.

Список литературы

- Басюк Е.О., Зуенко Ю.И.** Берингово море 2018 — экстремально малоледовитый и теплый год // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 198. — С. 119–142. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-119-142.
- Глебова С.Ю.** Особенности развития атмосферных процессов над Беринговым морем в 2000–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 271–289.
- Глебова С.Ю.** Сибирский антициклон как важный фактор развития циклонической деятельности в Дальневосточном регионе в зимний, весенний и летний сезоны // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 4. — С. 879–894. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-879-894.
- 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.
- Зуенко Ю.И., Басюк Е.О.** Влияние изменений океанологических условий на состав и обилие зоопланктона в наваринском промысловом районе Берингова моря и их значение для российского минтаевого промысла // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 189. — С. 103–120. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-189-103-120.
- Кац А.Л.** Сезонные изменения общей циркуляции атмосферы и долгосрочные прогнозы : моногр. — Л. : Гидрометеоиздат, 1960. — 270 с.
- Кровнин А.С., Кивва К.К., Мурый Г.П., Сумкина А.А.** Влияние климатических факторов на межгодовые колебания запасов камчатской горбуши в 2014–2020 гг. // Вопр. рыб-ва. — 2021. — Т. 22, № 4. — С. 35–45. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-35-45.
- Крюкова Н.В., Кочнев А.А., Переверзев А.А.** Влияние ледовых условий на функционирование береговых лежбищ тихоокеанского моржа *Odobenus rosmarus divergens* Illiger, 1815 в Анадырском заливе Берингова моря // Биол. моря. — 2014. — Т. 40, № 1. — С. 32–37.
- Кузнецов М.Ю., Басюк Е.О., Чульчков Д.Н., Сыроваткин Е.В.** Распределение и гидрологические условия обитания минтая в северо-западной части Берингова моря в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 104–124.
- Куницын А.В.** О количественной характеристике циклонической деятельности // Метеорол. и гидрол. — 1956. — № 6. — С. 29–30.
- Лучин В.А.** Межгодовая изменчивость термического состояния верхнего квазигомогенного 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.

Поляничко В.И., Кузнецов М.Ю. Распределение и обилие минтая *Theragra chalcogramma* в северо-западной части Берингова моря в летне-осенний период 2020 г. и их межгодовая изменчивость // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 4. — С. 793–809. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-793-809. EDN: ПАЗЕХ.

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.

Тепнин О.Б. Изменчивость гидрологических условий в местах нереста восточно-камчатского минтая (*Gadus chalcogrammus*) в 2012–2022 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2022. — № 66. — С. 79–93. DOI: 10.15853/2072-8212.2022.66.79-93.

Хен Г.В., Басюк Е.О., Зуенко Ю.И. и др. Гидрометеорологические условия в дальневосточных морях России в 2012 и 2013 гг. // Вопр. промысл. океанол. — 2014. — Вып. 11. — С. 38–59.

Хен Г.В., Басюк Е.О., Матвеев В.И. Параметры верхнего квазиоднородного слоя и слоя скачка температуры и хлорофилл-*a* в западной глубоководной части Берингова моря летом и осенью 2002–2013 гг. // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 182. — С. 115–131.

Хен Г.В., Басюк Е.О., Устинова Е.И., Фигуркин А.Л. Изменчивость и современное состояние климата дальневосточных морей // Мат-лы Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию юбилею ФГУП “КамчатНИРО”. — Петропавловск-Камчатский, 2012. — С. 498–508.

References

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

Glebova, S.Yu., Features of atmospheric processes development over the Bering Sea in 2000–2006, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 151, pp. 271–289.

Glebova, S.Yu., Siberian High as an important factor for development of cyclonic activity in the Far Eastern region in winter, spring and summer seasons, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 4, pp. 879–894. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-879-894

Glebova, S.Yu., Types of atmospheric processes and associated weather conditions in the Bering Sea, *Russian Meteorology and Hydrology*, 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.

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

Kats, A.L., *Sezonnyye izmeneniya obshchey tsirkulyatsii atmosfery i dolgosrochnyye prognozy* (Seasonal changes in the general circulation of the atmosphere and long-term forecasts), Leningrad: Hydrometeoizdat, 1960.

Krovnin, A.S., Kivva, K.K., Moury, G.P., and Sumkina, A.A., Influence of climatic factors on interannual variations of Kamchatka pink salmon stocks in 2014–2020, *Vopr. Rybolov.*, 2021, vol. 22, no. 4, pp. 35–45. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-4-35-45

Kryukova, N.V., Kochnev, A.A., and Pereverzev, A.A., The influence of ice conditions on terrestrial haulouts of the pacific walrus *Odobenus rosmarus divergens* Illiger, 1815 in the gulf of Anadyr, Bering Sea, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2014, vol. 40, no. 1, pp. 30–35.

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

Kunitsyn, A.V., On the quantitative characteristics of cyclonic activity, *Meteorol. Gidrol.*, 1956, no. 6, pp. 29–30.

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.

Polyanichko, V.I. and Kuznetsov, M.Yu., Distribution and abundance of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the northwestern Bering Sea in the summer-fall period of 2020 and their

interannual variability, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 4, pp. 793–809. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-793-809. EDN: IIAZEX.

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

Терпин, О.В., Variability of hydrological conditions at spawning sites of East Kamchatka walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) в 2012–2022, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2022, vol. 66, pp. 79–93. doi 10.15853/2072-8212.2022.66.79-93

Khen, G.V., Basyuk, E.O., Zuenko, Yu.I., Ustinova, E.I., Figurkin, A.L., and Shatilina, T.A., Hydrometeorological conditions in the Far Eastern seas of Russia in 2012 and 2013, *Vopr. Promysl. Okeanol.*, 2014, vol. 11, pp. 38–59.

Khen, G.V., Basyuk, E.O., and Matveev, V.I., Parameters of the upper mixed layer and thermocline layer and chlorophyll-*a* in the western deep basin of the Bering Sea in summer and fall of 2002–2013, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 182, pp. 115–131.

Khen, G.V., Basyuk, E.O., Ustinova, E.I., and Figurkin, A.L., Variability and current state of the climate of the Far Eastern seas, in *Mat-ly Vseros. Nauch. konf., posvyashch. 80-letnemu yubileyu FGUP “KamchatNIRO”* (Materials of the All-Russian scientific conference dedicated to the 80th anniversary of the Federal State Unitary Enterprise “KamchatNIRO”), Petropavlovsk-Kamchatsky, 2012, pp. 498–508.

Поступила в редакцию 20.11.2023 г.

После доработки 30.11.2023 г.

Принята к публикации 1.03.2024 г.

*The article was submitted 20.11.2023; approved after reviewing 30.11.2023;
accepted for publication 1.03.2024*

Научная статья

УДК 574.587(265.54)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-206-222

EDN: YLGVGF



О КРИТИЧЕСКИХ УРОВНЯХ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ: НАТУРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

А.В. Мощенко*

Дальневосточный региональный научно-исследовательский
гидрометеорологический институт,
690091, г. Владивосток, ул. Фонтанная, 24

Аннотация. Посредством множественного линейного пошагового регрессионного анализа связей биотических параметров и факторов среды, а также нелинейного оценивания определена связь показателя экологического стресса (*ПЭС*) и средней суммарной объясняемой дисперсии переменных (*MEV*) как меры воздействия факторов среды. Эта модель имеет S-образную форму с точками начала и окончания линейного роста, приуроченными к *ПЭС* \approx 15–16 и 30 %. Указанные уровни следует рассматривать как граничные критерии состояния сообществ макрозообентоса. При благоприятных условиях среды *ПЭС* не превышает 15 % (I критический уровень), а сообщества донной фауны находятся в состоянии, близком к «биологически сбалансированному». Величины *ПЭС* в диапазоне 15–30 % свидетельствует об усилении влияния лимитирующих факторов, но это воздействие не является разрушающим. Значения *ПЭС*, превышающие 30 % (II критический уровень), указывают на экстремальное ухудшение условий среды и переход сообществ в иное, «физически контролируемое», состояние.

Ключевые слова: экологическое состояние, загрязнение, донные отложения, физически контролируемые и биологически сбалансированные сообщества, макрозообентос, граничные критерии, залив Петра Великого

Для цитирования: Мощенко А.В. О критических уровнях экологического состояния сообществ макрозообентоса залива Петра Великого Японского моря: натурные исследования // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 206–222. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-206-222. EDN: YLGVGF.

Original article

On critical levels of ecological status for macrozoobenthic communities in Peter the Great Bay of the Japan Sea: field studies

Alexander V. Moshchenko

Far-Eastern Regional Hydrometeorological Research Institute,
24, Fontannaya Str., Vladivostok, 690091, Russia

D.Biol., leading researcher, avmoshchenko@mail.ru, ORCID 0000-0001-6600-5654

* Мощенко Александр Владимирович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, avmoshchenko@mail.ru, ORCID 0000-0001-6600-5654.

Abstract. Relationship between the environmental stress index (*PES*) and the mean total explained variance of biotic parameters (*MEV*, as a measure of the environmental factors influence on macrozoobenthic communities) is determined using the methods of multiple linear stepwise regression analysis and non-linear estimation. The relationship is S-shaped, with the points of beginning and end of linear growth confined to the $PES \approx 15\text{--}16\%$ and 30% . These levels should be considered as boundary criteria for the status of macrozoobenthic communities. Under favorable environmental conditions, *PES* does not exceed 15% (the first critical level), that is close to a «biologically balanced» state of the communities. The *PES* values in the range of $15\text{--}30\%$ indicate an increased influence of limiting factors, but this influence is not destructive. The *PES* values $> 30\%$ (the second critical level) indicate extreme deterioration of habitat conditions and transition to a «physically controlled» state of the communities.

Keywords: ecological status, pollution, bottom sediments, physically controlled community, biologically balanced community, macrozoobenthos, boundary criterion, Peter the Great Bay

For citation: Moshchenko A.V. On critical levels of ecological status for macrozoobenthic communities in Peter the Great Bay of the Japan Sea: field studies, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 206–222. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-206-222. EDN: YLGVGF.

Введение

Сообщества — это группы видов, которые обычно (в статистическом смысле) встречаются совместно, что обусловлено сходством их отношений к факторам среды [Несис, 1977]. Следовательно, сообщество можно определить как группу организмов, обитающих в определенной среде, предположительно взаимодействующих друг с другом и со средой, и которая может быть отделена от других групп методами экологического исследования. По образному выражению Х.-Ф. Будуреску [цит. по: Несис, 1977], каждое сообщество представляет собой «относительный континуум между относительными перерывами континуума» или узел — скопление точек в некоем гиперпространстве, полностью или частично изолированное от других подобных скоплений.

Для разграничения сообществ ранее использовали биомассы видов-доминантов в пробе или группе проб, взятых на одной и той же или соседних станциях [Воробьев, 1949; Нейман, 1963]. Однако концепция сообщества как континуума исключает возможность их выявления таким способом, и с начала 60-х годов прошлого столетия для этого стали применять различные варианты многомерного анализа [Несис, 1977]. Однако в полном объеме их внедрение стало возможным лишь с развитием методов, основанных на технологиях бутстрэппинга и рандомизации. Для дифференциации сообществ бентоса и доказательства ее справедливости с позиций статистики был разработан алгоритм [Мощенко и др., 2021a], применение которого позволило выделить в зал. Петра Великого более трех десятков группировок макрозообентоса [Мощенко и др., 2018a, 2023; Мощенко, 2023a].

При сильной изменчивости абиотических факторов именно они будут оказывать решающее влияние на состав группировок бентоса — такие биотопы заняты «физически контролируемыми сообществами» [Несис, 1977]. По мере снижения влияния этих факторов на первое место выходят биотические отношения, и в биотопах с относительно стабильными условиями среды развиваются «биологически аккомодированные» (пригнанные, сбалансированные) сообщества. Свидетельством наличия общего лимитирующего фактора может быть сильная положительная связь индивидуальных характеристик обилия видов с общими для сообщества показателями [Суханов и др., 1994]. Очевидно, доля видов с такими связями может служить неким показателем силы этого внешнего воздействия — ответной реакции сообщества на изменения факторов среды — показателем экологического стресса (далее — *ПЭС*).

В реальных условиях на донные организмы влияет множество факторов, число которых потенциально неограниченно, но, используя множественную линейную регрессию, обычно удается выделить их конечное число, позволяющее объяснить

некоторую часть от полного варьирования (дисперсии) биотических параметров. В результате такой процедуры можно вычислить среднюю дисперсию (далее — MEV , как мера суммарного внешнего воздействия), объясняемую изменчивостью исследованных факторов среды, причем, имея стандартный набор последних, — получить зависимость $ПЭС$ от MEV . Как показали предварительные исследования, эта зависимость обычной для биосистем S -образной формы, что позволяет приблизительно определить два критических уровня состояния группировок бентоса ($ПЭС \approx 16$ – 17 и 37 %) [Мощенко и др., 2018б].

Цель работы — получить и исследовать зависимость $ПЭС$ от MEV для определения критических уровней состояния сообществ макрозообентоса или граничных критериев состояния морской среды.

Материалы и методы

Используемые данные. В работе анализируются результаты комплексных экологических съемок ДВНИГМИ и ННЦМБ ДВО РАН (1992–2019 гг.) в зал. Петра Великого. Это акватория к северу от устья р. Туманной, заливы Посыета, Стрелок, Амурский и Уссурийский, прол. Босфор Восточный, бухты Рифовая, Золотой Рог, Патрокл, Улисс и Диомид. Методы сбора и камеральной обработки опубликованы ранее [Мощенко и др., 2021а–в]. На основе полученных данных были выделены 34 сообщества макрозообентоса [Moshchenko, Belan, 2005; Мощенко и др., 2018а, 2023; Мощенко, 2023а], количественные характеристики которых и послужили материалом для анализа; названия и локализация этих группировок суммированы в таблице.

Кроме того, использованы данные по содержанию частиц разной размерности, гидрологическим параметрам, концентрациям загрязнителей и органического углерода (далее — $ЗВ$ и $C_{орг}$) в грунте, а также результаты их факторного анализа (прил. табл. 1*). Часть этих данных опубликована [Moshchenko et al., 2001; Shulkin et al., 2001; Мощенко и др., 2018а, 2019, 2021в], а общая методология такого подхода к снижению размерности применительно к указанным геоэкологическим элементам изложена ранее [Мощенко и др., 2009].

Анализ данных и статистическая обработка. Общий уровень загрязнения характеризовали индексом TPF_{chem} [Belan, Moshchenko, 2005]. Кроме того, применяли индекс TPF_{bio} , который «настроен» на биоиндикацию степени химического загрязнения грунтов [Мощенко и др., 2022]. Для количественной характеристики макрозообентоса использовали биомассу, плотность поселения (B и A , далее — плотность), индексы видового богатства Маргалефа (R , в наиболее простом его виде — как число видов в пробе), разнообразия Шеннона-Винера и выправненности Пиелу (H' и e). Для описания размерного состава применяли W -статистику Кларка**. Степень антропогенного нарушения бентоса оценивали методом, основанным на зависимости H' двусторчатых моллюсков от TPF_{chem} ; показателями этих нарушений служат величины ERL_q и ERM_q ($TPF_{chem} = 2,8$ и $3,2$) [Мощенко, Белан, 2008]. Экологическое состояние бентоса характеризовали индексами $AMBI$ и $M-AMBI$ [Borja et al., 2004, 2012; Muxika et al., 2007]. $ПЭС$ определяли как долю видов, чьи индивидуальные показатели обилия сильно (коэффициент корреляции $r = 0,7$ и более, при округлении) связаны с общей плотностью и биомассой сообщества (усредняются соответствующие доли для A и B) [Мощенко и др., 2018б]. MEV вычисляли усреднением индивидуальных суммарных (общих) дисперсий биотических показателей (A , B , R , H' , e , W , $AMBI$ и $M-AMBI$), объясненных изменениями стандартного набора параметров среды (прил. табл. 1).

* Все приложения размещены на странице статьи на сайте журнала (<http://izvestiya.tinro-center.ru>) как дополнительный файл.

** Statistical analysis and interpretation of marine community data: reference methods for marine pollution studies. Nairobi: UNEP, 1995. № 64. 75 p.

Сообщества макрозообентоса, найденные в зал. Петра Великого, и их локализация
Macrozoobenthos communities in Peter the Great Bay and their localization

Год	№	Сообщество	n	Основная локализация
1992	I	<i>Scoletoma</i> spp. + <i>Ophiura sarsii</i>	11	Зал. Стрелок и бухта Рифовая
	II	<i>Aphelochaeta pacifica</i>	7	Бухта Рифовая
1993	III	<i>Ophiura sarsii</i> + <i>Amphiodia fissa</i>	25	Открытые районы зал. Посьета
	IV	<i>Scoletoma</i> spp. + <i>Maetra chinensis</i>	8	Прибрежье открытой части зал. Посьета
	V	<i>Scoletoma</i> spp. + <i>Maldane sarsi</i>	14	Переходная область между открытой и внутренней частями зал. Посьета
	VI	<i>Acila insignis</i>	11	Внутренние районы зал. Посьета
1996	VII	<i>Scoletoma</i> spp. + <i>Echinocardium cordatum</i>	9	Прибрежная и центральная области к северу от устья р. Туманной
	VIII	<i>Ampelisca macrocephala</i>	8	Мористая часть акватории к северу от устья р. Туманной
	IX	<i>Spiophanes</i> sp. + <i>Echinocardium cordatum</i>	3	Отдельные станции в центре акватории к северу от устья р. Туманной
	X	<i>Dipolydora cardalia</i> + <i>Maldane sarsi</i> + <i>Ophiura sarsii</i>	4	Донная депрессия между материком и о. Фуругельма
2001	XI	<i>Scoletoma</i> spp. + <i>Sigambra bassi</i>	15	Амурский залив и северная часть Уссурийского залива
	XII	<i>Scoletoma</i> spp. + <i>Ophiura sarsii</i>	9	Уссурийский залив
	XIII	<i>Philine argentata</i> + <i>Macoma</i> sp.	8*	Прол. Босфор Восточный
	XIV	<i>Aphelochaeta pacifica</i>	7*	Бухты Золотой Рог и Диомид
2005	XV	<i>Crassikorophium crassicorne</i>	8*	Зал. Угловой
	XVI	<i>Scoletoma</i> spp.	13	Прибрежный район северной части Амурского залива
	XVII	<i>Aphelochaeta pacifica</i> + <i>Phoronopsis harmeri</i>	8	Центральная область северной части Амурского залива
2006–2007	XVIII	<i>Dipolydora cardalia</i>	11	Прибрежье о. Русского
	XIX	<i>Acila insignis</i> + <i>Scalibregma inflatum</i>	4	Кутовая и западная части бухты Патрокл
	XX	<i>Ennucula tenuis</i> + <i>Nicolea</i> sp.	3	Средняя прибрежная часть бухты Патрокл
	XXI	<i>S. armiger</i> + <i>O. sarsii</i> + <i>E. tenuis</i>	11	Центр и устье бухты Патрокл
	XXII	<i>Protocallithaca adamsi</i>	1	О. Русский, бухта Житкова
2016	XXIII	<i>Aphelochaeta pacifica</i> + <i>Capitella capitata</i>	7*	Бухты Золотой Рог и Диомид
	XXIV	<i>Ophiura sarsii</i> + <i>Macoma scarlatoi</i>	8*	Прол. Босфор Восточный
	XXV	<i>Ophiura sarsii</i> + <i>Scoletoma</i> spp.	12	Открытые районы Амурского и Уссурийского заливов
	XXVI	<i>Phoronopsis harmeri</i>	6*	Западное побережье п-ова Эгершельд и центр северной части Амурского залива
	XXVII	<i>Maldane sarsi</i>	6	Северные районы Амурского и Уссурийского заливов
2018	XXVIII	<i>Aphelochaeta pacifica</i> + <i>Dipolydora cardalia</i>	2	Восточная часть Амурского залива
	XXIX	<i>Scoletoma</i> spp.	8*	Внутренние области Амурского и Уссурийского заливов
	XXX	<i>Praxillella gracilis</i> + <i>Peloniaia corrugata</i>	2	Открытый район Уссурийского залива
	XXXI	<i>Ophiura sarsii</i> + <i>Acila insignis</i>	8	Открытый район Амурского и середина Уссурийского залива
2019	XXXII	<i>Scoletoma</i> spp. + <i>Ophiura sarsii</i> + <i>Maldane sarsi</i>	15	Восточная прибрежная часть прол. Босфор Восточный
	XXXIII	<i>Scoletoma</i> spp. + <i>Macoma scarlatoi</i>	10	Западная часть прол. Босфор Восточный
	XXXIV	<i>Aphelochaeta pacifica</i>	8	Бухты Золотой Рог и Диомид

Примечание. Жирным шрифтом выделены номера сообществ, пригодных для вычисления ПЭС и MEV, жирным курсивом — только ПЭС, n — число станций или проб.

* Вычисление ПЭС выполнено для проб.

К сожалению, не все выделенные сообщества оказались пригодны для дальнейшего анализа и вычисления MEV . Для некоторых акваторий — заливов Стрелок, Посыета и бухты Рифовой — отсутствуют данные по фракционному составу грунтов и содержанию $C_{орг}$; для Углового залива гранулометрические характеристики вызывают сомнение из-за нарушений методологии отбора проб. В других случаях группировки объединяют три и менее станций, что, даже с использованием проб, не позволяет выполнить регрессионный анализ. Требованию репрезентативности соответствуют 18 из 34 выделенных агломераций (шесть-семь и более станций или проб); для анализа зависимостей $ПЭС$ от уровня загрязнения (TPF_{chem} и TPF_{bio}), индексов $AMBI$ и $M-AMBI$ пригодны 27 сообществ (см. таблицу, прил. табл. 2).

Статистическая обработка включала пошаговый линейный регрессионный анализ и нелинейное моделирование с вычислением коэффициента корреляции, параметров регрессии (r и b_i) и их оценкой (ANOVA; нулевые гипотезы H_0 : влияние фактора «модель» отсутствует, $r = 0$ и $b_i = 0$) [Боровиков, Боровиков, 1998]. Нелинейное моделирование выполняли алгоритмами, представленными в ППП STATISTICA (первичная подгонка и ANOVA), и при помощи процедуры рандомизации сигмоидальной функции [Chatzidimitriou, 2012*; Систематизированные данные..., 2021**]. Сравнение реальных и модельных величин $ПЭС$ производили тестами Фридмана и Вилкоксона — непараметрическими аналогами ANOVA и t -критерия для зависимых переменных (H_0 — влияние фактора не приводит к сдвигу распределений относительно друг друга и значения двух переменных имеют одно и то же распределение).

Результаты и их обсуждение

Общие итоги регрессионного анализа. Всего были получены 144 уравнения регрессии; у пяти сообществ, включающих три-пять станций (XIII, XIV, XXIII, XXIV, XXVII), в моделировании использованы параметры, вычисленные для проб (прил. табл. 3). С позиций статистики полученные модели были значимы в 133 случаях, в двух — значимы на маргинальном уровне и в девяти — незначимы. Последнее главным образом было связано с объемом выборок, и искомая значимость достигалась простым их удвоением. Средняя дисперсия биотических характеристик, объясняемая действием факторов среды, достигала $77,9 \pm 1,8 \%$, изменяясь от $72,9 \pm 10,6$ у $M-AMBI$ до $82,8 \pm 5,4 \%$ у $AMBI$ (рис. 1, прил. табл. 3). Доля моделей, объясняющих менее 50 % дисперсии, составила 9 %; такие модели отсутствовали у индексов e и $AMBI$, а их наибольшее количество (почти 17 %) отмечено у B , R и $M-AMBI$. Распределение значений дисперсии относительно числа наблюдений имеет резкую правостороннюю асимметрию: преобладают модели, описывающие > 80 % изменчивости предиката.

Количество предикторов в уравнениях регрессии варьирует от 1 до 5 (в среднем — $2,4 \pm 0,1$), причем преобладают модели с 2–3 независимыми переменными (по 34,0 %), на однокомпонентные зависимости приходится 20,1 %, четыре предиктора отмечены у 7,6 %, пять — у 3,5 % моделей. Среднее число предикторов в моделях варьирует от $2,2 \pm 0,5$ до $2,6 \pm 0,3$ (соответственно у индекса Маргалефа и плотности), наибольшая доля уравнений с одной независимой переменной получена у R (рис. 1). Модели с двумя предикторами чаще всего наблюдаются у B , с тремя — у e , с четырьмя — у A и W , с пятью — у R и $M-AMBI$.

Предикторы можно объединить в четыре группы: гидрологические (глубина, содержание O_2 , факторы терригенного стока), гранулометрические (соответствующие

* Chatzidimitriou K. Fitting a sigmoid curve in R. 2012. URL: <https://kyrcha.info/2012/07/08/tutorials-fitting-a-sigmoid-function-in-r>.

** Систематизированные данные по факторам среды и общим характеристикам сообществ макрозообентоса: отчет о НИР (промежуточ.) / ДВНИГМИ. № ГР АААА-А20-120042190045-6. Владивосток, 2021. 110 с. http://ferhri.ru/images/stories/FERHRI/NIR/Otchet/otchet_4.6.2_2021_moschenko.pdf.

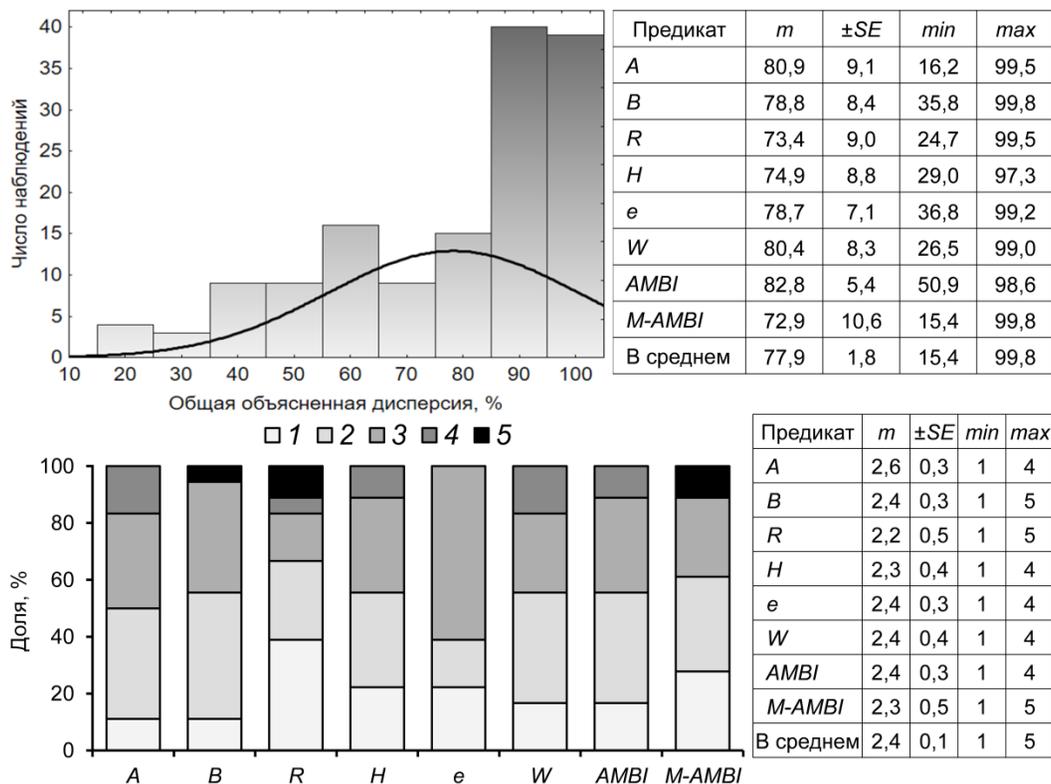


Рис. 1. Гистограмма значений общей объясненной дисперсии и ее величины у биотических параметров (**вверху**), доля уравнений с разным числом предикторов и среднее количество предикторов в моделях биотических параметров (**внизу**): *m*, *min*, *max* — среднее, минимальное и максимальное значения; *SE* — ошибка репрезентативности; 1–5 — число предикторов

Fig. 1. Histogram of the total explained variance and its values for certain biotic parameters (**top panels**); percentage of models with a certain number of predictors and the mean number of predictors in the models of biotic parameters (**bottom panels**): *m*, *min*, *max* — mean, minimum and maximum values, *SE* — standard error, 1–5 — number of predictors

факторы и общие параметры фракционных спектров), характеристики контаминации (TPF_{chem} , факторы загрязнения) и концентрация $C_{орг}$. Указанное деление весьма условно. Так, с уменьшением глубины происходит деформация и разрушение волн, что влияет на средний размер зерен, стандартное отклонение фракционных распределений и значения гранулометрических факторов, которые характеризуют соответственно энергию среды гидрогенного седиментогенеза, ее изменчивость и сортировку донных отложений. В свою очередь, содержание ЗВ и $C_{орг}$ зависит от состава осадков, возрастая с увеличением содержания алевропелитов.

Наибольший вклад в общую дисперсию биотических характеристик вносят гранулометрические параметры, наименьший — содержание $C_{орг}$ (соответственно $42,6 \pm 3,3$ и $6,5 \pm 1,5$ %), роль гидрологических показателей и загрязнения примерно одинакова ($24,7 \pm 2,8$ и $26,1 \pm 3,0$ %). Влиянию гидрологических факторов в наибольшей степени подвержены индексы *H*, *M-AMBI* и *R*, гранулометрических — *e*, *A* и *B* (рис. 2). Факторы загрязнения сильнее всего воздействуют на величину *W*-статистики, содержание $C_{орг}$ — на значения индексов *AMBI*, *M-AMBI* и Шеннона-Винера. Такая структура объясненной дисперсии биотических характеристик вполне ожидаема.

Например, вычисление индекса *AMBI* основано на распределении таксонов бентоса вдоль градиента концентраций $C_{орг}$, а зависимость обилия и разнообразия донных животных от гидрологического режима и типа грунта является классической

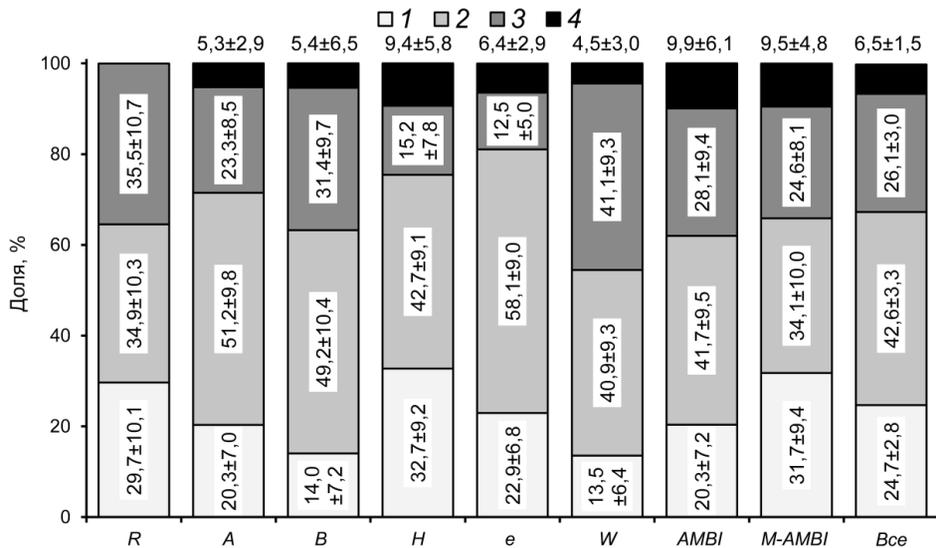


Рис. 2. Вклад гидрологических и гранулометрических факторов, показателей загрязнения и содержания $C_{орг}$ (1–4, см. текст) в общую объясненную дисперсию биотических параметров: цифры на графике — частные вклады, %

Fig. 2. Contribution of hydrological, granulometric and pollution factors, and TOC (total organic carbon content) to the total explained variance of biotic parameters (1–4, with explanation in the text). The partial contribution is indicated by numbers (%)

для гидробиологических и экологических исследований. Неэкстремальные гидродинамические воздействия на состав и количественные характеристики макрозообентоса, меняющиеся с изменением глубины и влияющие на состав донных отложений, подробно рассмотрены в монографии автора А.В. Мощенко [2006]. Следует отметить, что процедура ANCOVA (ковариаты — TPF_{chem} и содержание $C_{орг}$, категориальные факторы — глубина и тип грунта), выполненная без учета синэкологической составляющей — дифференциации макрозообентоса на сообщества, — дает несколько иные результаты [Мощенко, 2023б]. Наибольшую роль в изменчивости биотических параметров, рассматриваемых в настоящей работе, играют непрерывные переменные, чьи вклады в среднем примерно равны и превышают таковые дискретных факторов в два-три раза, причем суммарная дисперсия, которую описывают последние, в разы ниже. Вероятно, в этом проявляются эмерджентные свойства донного населения, агломерированного в сообщества.

Экологическая обусловленность ПЭС. Показатель экологического стресса увеличивается с ростом антропогенного воздействия. У сообществ открытых районов Амурского и Уссурийского заливов он не превышает 12,0 % ($TPF_{chem} < ERL_q$), на внутренних акваториях этих заливов его значения возрастают до 20–30 %, а в самых загрязненных областях — бухтах Золотой Рог и Диомид ($TPF_{chem} > ERM_q$) — близки к 40 % или превышают эту величину [Мощенко, 2023а]. В интактных и почти интактных районах — заливах Посыета, Стрелок, бухте Рифовой, на акватории к северу от устья р. Туманной — ПЭС варьирует в пределах 8,5–17,2 %, причем несколько увеличивается у группировок, обитающих вблизи населенных пунктов и в областях «остаточного» загрязнения [Мощенко и др., 2023]. Все эти факты свидетельствуют о зависимости ПЭС от состояния морской среды.

Действительно, ПЭС коррелирует с индексами TPF_{chem} , TPF_{bio} , $AMBI$ и $M-AMBI$, причем это относится как к усредненным по сообществам, так и к постанционному данным (рис. 3, прил. рис. 1). Все эти зависимости значимы с позиций статистики (ANOVA — $F = 67–664$, $p = 0,000$; выбракованы по три-пять сообществ). В первом

случае изменения предикторов объясняют 77,1–83,5 % дисперсии ПЭС, во втором — уровень детерминации, естественно, несколько ниже (52,1–73,7 %). Различия реальных и рассчитанных по обеим моделям величин ПЭС, как и самих его модельных значений, статистически не значимы (тесты Фридмана и Вилкоксона — $p = 0,438–0,877$ и $0,330–0,951$). Это свидетельствует о равноценности уравнений, полученных на основе разных наборов данных, но таковые для усредненных результатов обладают большей наглядностью.

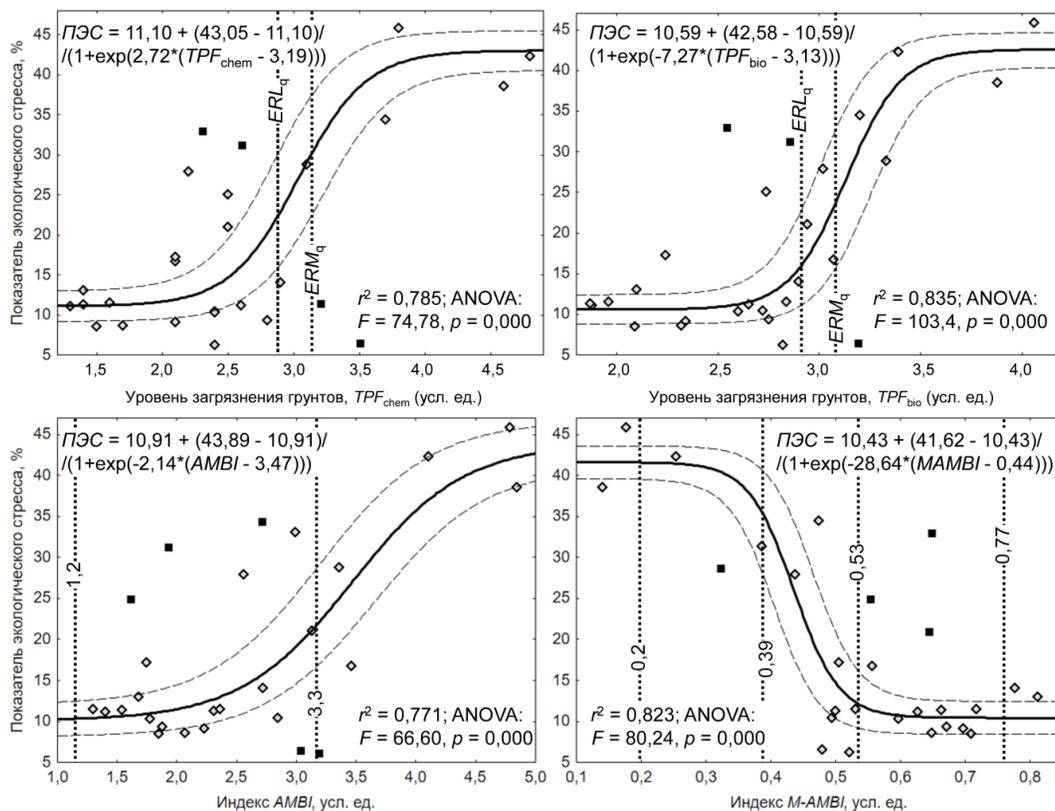


Рис. 3. Зависимости ПЭС от общего уровня загрязнения (TPF_{chem} и TPF_{bio}), индексов AMBI и M-AMBI: r — коэффициент корреляции, F — критерий Фишера, p — вероятность справедливости H_0 ; *квадраты* — выбракованные значения; *штриховые линии* — доверительные границы, *точечные* — границы уровней загрязнения (ERL_q и ERM_q), степени повреждения и экологического статуса (прил. табл. 4)

Fig. 3. Dependence of environmental stress index (PES) on total pollution level (TPF_{chem} and TPF_{bio}) and AMBI and M-AMBI indices: r — correlation coefficient, F — Fisher criterion, p — probability of validity H_0 ; *squares* — rejected values; *dashed lines* — confidence bounds. Different levels of contamination (ERL_q and ERM_q), disturbance, and ecological status are separated by *dotted lines*

Разброс значений ПЭС наиболее выражен при относительно невысоком загрязнении (TPF_{chem} и $TPF_{bio} < ERM_q$), легком нарушении среды ($AMBI < 3,3$ усл. ед.), умеренном и хорошем статусе донной фауны ($M-AMBI > 0,39$ усл. ед.; рис. 3). Однако во всех случаях модельные кривые выходят на плато при экстремальной контаминации, выраженном повреждении местообитаний, обедненном и плохом состоянии макрозообентоса ($PES \sim 34–46$ %). Очевидно, в этих условиях сообщества становятся физически контролируруемыми или, по крайней мере, приближаются к такому состоянию.

С экологической точки зрения высокая изменчивость ПЭС при умеренных величинах предикторов имеет ясное объяснение. Для TPF_{chem} и TPF_{bio} это действие других факторов — интенсивности терригенного стока, летнего снижения содержания O_2 . Так,

сообщество XXVI приурочено к области формирования летней гипоксии (станции *a9*, *a26* и *a35*; рис. 4). Этот дефицит O_2 возникает в основном из-за микробиологического окисления избыточной биомассы диатомей в условиях слабой динамики вод и при низкой интенсивности фотосинтетически активной радиации [Tishchenko et al., 2016]. В свою очередь, вспышки численности микроводорослей во многом обусловлены паводковыми сбросами биогенов, а в объемах среднегодового стока р. Раздольной с 2003 г. наблюдается отчетливый положительный тренд [Мощенко и др., 2020]. Об увеличении поступления биогенных элементов вблизи впадения водотоков, и в частности р. Раздольной, свидетельствуют множество наблюдений [например, Шулькин, Семькина, 2012]. Группировка XXVII (станции *a2*, *a4*, *a16*, *u6*, *u13* и *u21*) располагается в областях, подверженных сильному влиянию терригенного стока (рис. 4). Его негативное воздействие обусловлено прежде всего потоком тонкодисперсной взвеси, которая засоряет фильтрующие аппараты, затрудняя дыхание, питание и другие процессы метаболизма, а то и просто засыпает донных животных. Например, в период паводка в 2018 г. (середина августа) слой наилка достигал 7–8 мм, причем на весьма значительных расстояниях от устьев водотоков, впадающих в северные части Амурского и Уссурийского заливов.

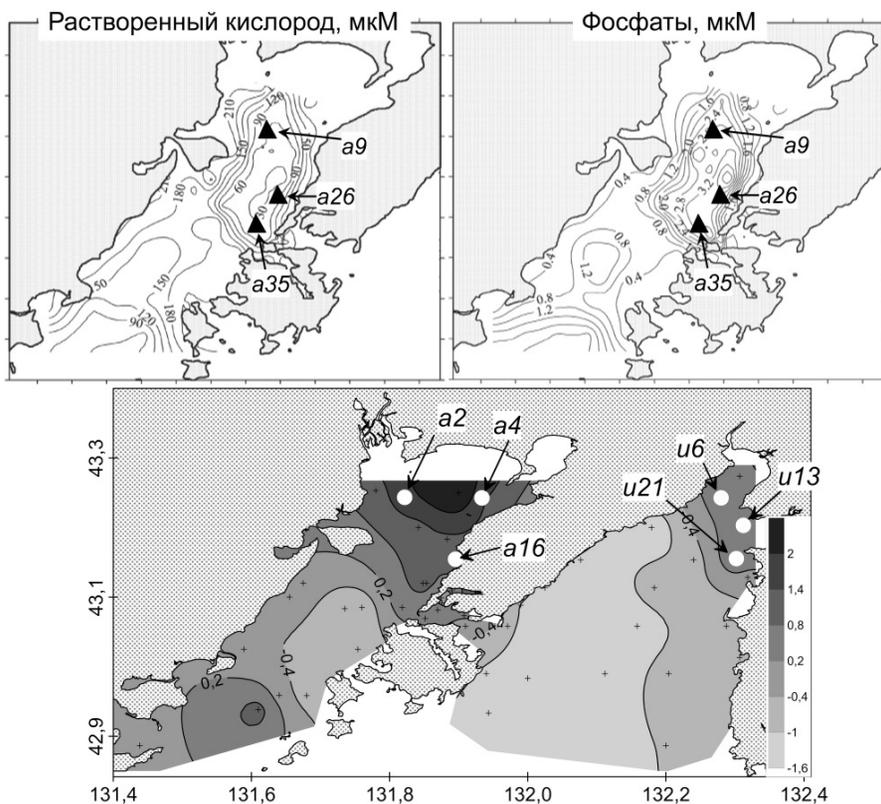


Рис. 4. Распределение некоторых океанографических элементов у дна в августе 2008 г. (вверху — по: Тищенко и др., 2011), значений фактора PoF_2 , характеризующего «терригенный сток» (внизу — по: Мощенко и др., 2019) и сообщества макрозообентоса (см. текст)

Fig. 4. Distribution of some oceanographic parameters at the sea bottom in August 2008 (top panel, from [Tishchenko et al., 2011]), values of PoF_2 factor describing «terrigenous runoff» (bottom panel, from [Moshchenko et al., 2019]), and macrozoobenthic communities (see details in the text)

Основной разброс точек в зависимостях ПЭС от индексов АМВИ и М-АМВИ приходится на сообщества прол. Босфор Восточный XIII, XVIII, XXIV, XXXII и XXXIII. Даже сам этот список (см. таблицу) говорит о частой смене группировок, в отличие, например, от агломераций в бухте Золотой Рог, где на протяжении 35 лет существует

ассоциация полихет *Aphelochaeta pacifica*, *Capitella capitata* и *Schistomeringos japonica* [Мощенко и др., 2017, 2019; Moshchenko et al., 2017; Мощенко, 2023a]. Сообщества пролива обитают при повышенном загрязнении (близком к ERM_q), но не экстремальном, как в бухте Золотой Рог. У группировок, существующих в таких условиях, устойчивость к внешним факторам снижается и при дополнительном негативном воздействии (например, падении содержания O_2) происходят резкие изменения видового состава и обилия [Мощенко и др., 2018a]. При оценке этих ассоциаций на основе общепринятых показателей они часто выглядят довольно благополучно.

Скорее всего, эти сообщества находятся на разных стадиях сукцессии, причем в современных условиях они могут вообще не достигать климакса. Известно, что там, где есть процесс реколонизации, можно найти множество существенных различий в значениях структурных параметров на близко расположенных станциях, которые выражаются во внезапном увеличении богатства, разнообразия и обилия [Vorja et al., 2006]. По степени повреждения, обусловленной экологическим стрессом, такие группировки являются несбалансированными (от легкого до выраженного дисбаланса) [Salen-Picard, 1983]. В них исчезают редкие и пролиферируют устойчивые виды, снижается разнообразие, а затем начинают доминировать позитивные индикаторы загрязнения. Именно эти явления и наблюдаются в указанном районе [Мощенко и др., 2018a, 2023; Мощенко, 2023a].

Форма зависимости ПЭС от MEV и критические уровни состояния сообществ макрозообентоса. Зависимость показателя экологического стресса от средней объясненной дисперсии имеет S-образную форму и гораздо более отчетлива, чем его вариации вдоль градиентов TPF_{chem} , TPF_{bio} , $AMBI$ и $M-AMBI$: изменения предиктора объясняют более 91 % дисперсии предиката (ANOVA — $F = 129,3$, $p = 0,000$; рис. 5). Как и для зависимостей ПЭС от перечисленных индексов, различия его реальных и рассчитанных по разным моделям величин (усредненные для сообществ и постанционные данные) статистически не значимы (тесты Фридмана и Вилкоксона: $p = 0,607$ и $0,267-0,777$),

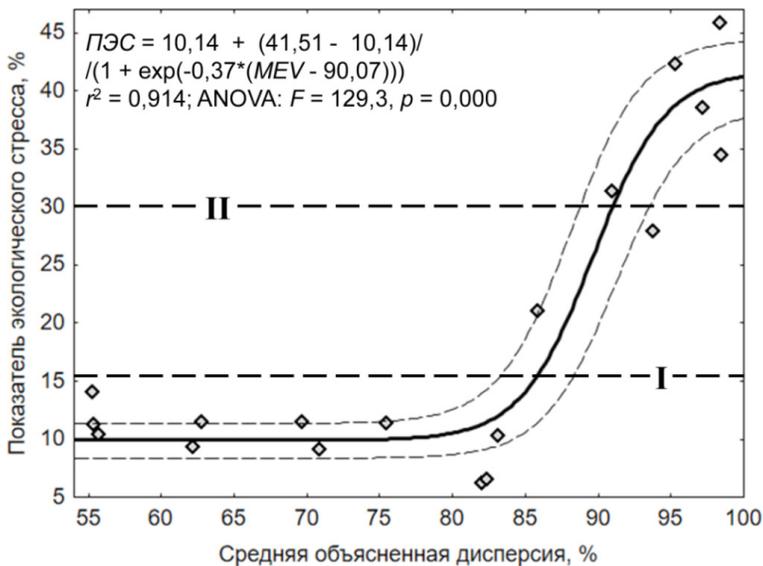


Рис. 5. Зависимость ПЭС от средней объясненной дисперсии и граничные критерии для оценки классов состояния морской среды (римские цифры): r — коэффициент корреляции, F — критерий Фишера, p — вероятность справедливости H_0 , штриховые линии — доверительные границы

Fig. 5. Dependence of environmental stress index PES on mean explained variance and boundary criteria for assessing the state of marine environment: r — correlation coefficient, F — Fisher criterion, p — probability of validity H_0 , dashed lines — confidence bounds. The classes of the state of marine environment are indicated by Roman numerals

а объясненная дисперсия несколько ниже (73,6 %; ANOVA — $F = 407, p = 0,000$; прил. рис. 2). Начало почти линейного роста модельной кривой приходится примерно на $ПЭС = 15–16\%$, его окончание — начало ее выхода на плато — на $ПЭС \approx 30\%$ (рис. 5). Очевидно, что эти уровни для сообществ донной фауны являются «критическими» и могут рассматриваться как граничные критерии для оценки классов состояния морской среды. Картографический пример использования $ПЭС$ представлен на рис. 6.

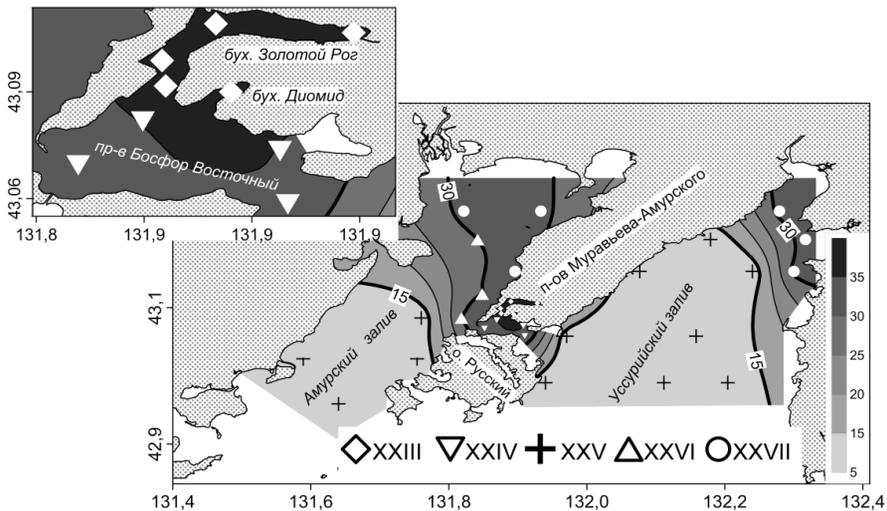


Рис. 6. Распределение показателя экологического стресса на прибрежной акватории Владивостока в 2016 г.: римские цифры — сообщества (см. таблицу)

Fig. 6. Distribution of ecological stress index in the coastal waters at Vladivostok in 2016. Macrozoobenthic communities are indicated by Roman numerals (see the list of communities in Table)

При «докритическом» уровне связь индивидуальных характеристик обилия с общей биомассой и плотностью низка, поскольку среда благоприятна и не оказывает заметного влияния на агрегацию животных — сообщества макрозообентоса биологически сбалансированы или, по крайней мере, стремятся к такому состоянию. Однако, учитывая высокий уровень объясняемой дисперсии (в среднем, во всех случаях $> 50\%$), следует отметить, что в нашей выборке (до 60 м) явно отсутствуют биологически сбалансированные сообщества в понимании К.Н. Несиса [1977] и, вероятно, следует говорить лишь о степени такой сбалансированности.

Между I и II критическими уровнями косные факторы начинают оказывать на сообщества заметное воздействие, агрегация животных возрастает ($ПЭС \sim 15–30\%$) и при дальнейшем росте внешнего давления группировки переходят в иное, физически контролируемое, состояние ($ПЭС > 30\%$), что свидетельствует о наличии некоего общего косного лимитирующего фактора. Лимитирующий фактор — это совершенно не обязательно степень антропогенного воздействия (к примеру, уровень загрязнения): сообщество XXVII имеет повышенный $ПЭС$ из-за влияния терригенного стока (см. рис. 4), причиной усиления которого вряд ли является деятельность человека (если не рассуждать о парниковом эффекте и глобальных климатических изменениях).

Другой пример влияния неантропогенного фактора, хотя и в созданной человеком экосистеме, — изменение $ПЭС$ в ассоциациях обрастателей водозаборных тоннелей ТЭЦ-2 Владивостока [Звягинцев, Мощенко, 2010]. Лимитирующим фактором здесь является степень и продолжительность осушения. На днище тоннеля, которое в процесс эксплуатации постоянно затоплено, у сообщества двустворчатого моллюска *Mytilus trossulus* $ПЭС$ составлял 8,9 %; на его стенках, которые периодически осушаются в зависимости от режима работы водозаборной системы, особенно в верхних по отношению к морю отделах, у группировки *Balanus rostratus* $ПЭС$ возростал до 16,3 %; наконец, на

своде, который по большей части являлся зоной заплеска (постоянно затоплен лишь в нижней части), у ассоциации амфиподы *Jassa marmorata* ПЭС достигал 72,2 %.

В ЕС, США и Канаде выделяют две степени загрязнения почв и осадков [Circular..., 2000*; Buchman, 2008]. Первая, так называемое «заданное значение» (target value) — это уровень, к которому следует стремиться, чтобы восстановить функциональные свойства почвы (осадка) для жизни людей, растений и животных. Вторая — «значение коррекции» (intervention value) — уровень, когда такие свойства сильно снижены или представляют опасность. Основу такому делению положила работа Е.Р. Лонга с соавторами [Long et al., 1995], которые ввели понятие пороговых показателей *ERL* и *ERM* (effect range-low и effect range-medium). Первый отделяет минимальный уровень воздействия, когда эффекты редки и концентрации ЗВ не оказывают заметного влияния на состав и структуру донного населения. Между *ERL* и *ERM* лежит область постепенного роста проявления таких воздействий; после *ERM* эти эффекты почти облигатны. Подобное деление для морских акваторий Канады и США выполнили Дж. Бойд с коллегами [Boyd et al., 1998], определив *TEL* и *PEL* (threshold и probable effect levels). Вводимые граничные критерии по смыслу соответствуют заданному значению и величине коррекции (соответственно I и II критические уровни), а также показателям указанных авторов и таковым, предложенным нами ранее (*ERL_q* и *ERM_q*; [Мощенко, Белан, 2008]). В этом отношении логично именовать их как *CERL* и *CERM* (community effect range-low и community effect range-medium).

Преимущество предлагаемых критериев заключается в отсутствии необходимости точной таксономической идентификации животных: достаточно чтобы одни и те же виды были обозначены одинаковыми символами (например, цифрами). Это повышает оперативность получения заключений об экологическом состоянии морской среды. Известно, что полная видовая идентификация, необходимая для вычислений индексов *AMBI*, *M-AMBI* и *TPF_{био}*, занимает много недель, а то и месяцев. К недостаткам следует отнести репрезентативность выборки: желательно, чтобы число станций или проб, включенных в сообщество, было не менее шести-семи, что в реальных условиях иногда оказывается недостижимым.

Отчетливая связь ПЭС и *MEV* и высокая степень детерминации предиктором зависимой переменной позволяют разработать метод оценки экологического состояния донного населения. Но в настоящее время препятствие недостаточная репрезентативность данных, необходимая для регрессионного анализа и, в частности, их проверки на соответствие нормальному распределению, что является одним из главных требований метода наименьших квадратов — основы всех методик с применением общих линейных моделей. Исправить ситуацию можно интерполяцией значений биотических параметров и факторов среды посредством обработки файлов решетки, получаемых при построении карт распределения этих показателей в среде Surfer. Кроме того, имея карты грунтов (бухта Рифовая, заливы Посьета и Стрелок), можно получить характеристики фракционного состава, подвергнуть их факторному анализу и использовать эти показатели при определении *MEV*. Концентрации $C_{\text{орг}}$ для этого можно вычислить по их зависимостям от TPF_{chem} и содержания алевропелитов, которые часто обладают весьма высоким уровнем детерминации. Это даст возможность включить в анализ еще шесть-восемь сообществ.

Заключение

Итак, в результате множественного линейного пошагового регрессионного анализа связей биотических параметров, включая характеристики обилия и экологические индексы, и факторов среды, а также нелинейного оценивания определена зависимость показателя экологического стресса от средней суммарной объясняемой дисперсии

* Circular on Target Values and Intervention Values for Soil/Sediment Remediation, Spatial Planning and Environment of Netherlands, Amsterdam: Ministry of Housing, 2000. 75 p.

перечисленных переменных как меры внешнего воздействия. Эта зависимость имеет S-образную форму с точками начала и окончания линейного роста, приуроченными к ПЭС ≈ 15 –16 и 30 %, причем изменения предиктора объясняют более 91 % дисперсии предиката. Данные уровни ПЭС следует рассматривать как граничные критерии состояния группировок макрозообентоса. При благоприятных условиях ПЭС не превышает 15–16 % (I критический уровень), а сообщества находятся в состоянии, близком к биологически сбалансированному. Величины ПЭС в диапазоне 15–30 % показывают усиление влияния неких лимитирующих факторов (не обязательно антропогенных), но это воздействие не является разрушающим. Значения ПЭС, превышающие 30 % (II критический уровень), свидетельствуют об экстремальном ухудшении условий среды обитания и переходе сообществ в иное, физически контролируемое, состояние. Отчетливая зависимость ПЭС от MEV и высокая степень детерминации предиктором зависимой переменной позволяют в дальнейшем разработать метод оценки экологического состояния донного населения на основе структуры взаимосвязей животных внутри сообществ донных животных.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарен сотрудникам ДВНИГМИ Т.А. Белан и Б.М. Борису 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 anonymous reviewers for their valuable comments taken into account.

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

Боровиков В.П., Боровиков И.П. STATISTICA® — Статистический анализ и обработка данных в среде Windows® : моногр. — М. : Инф.-издат. дом «Филинь», 1998. — 608 с.

Воробьев В.П. Бентос Азовского моря : моногр. — Симферополь : Крымиздат, 1949. — 193 с. (Тр. АзЧерНИРО; вып. 13.)

Звягинцев А.Ю., Мощенко А.В. Морские техноэкосистемы энергетических станций : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2010. — 343 с.

Мощенко А.В. Роль микромасштабной турбулентности в распределении и изменчивости бентосных животных : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2006. — 321 с.

Мощенко А.В. Сообщества макрозообентоса рыхлых грунтов прибрежных акваторий залива Петра Великого близ Владивостока (Японское море) и их экологическое состояние // Изв. ТИНРО. — 2023а. — Т. 203, вып. 3. — С. 618-638. DOI:10.26428/1606-9919-2023-203-618-638. EDN: EJWBOB.

Мощенко А.В. Изменчивость общих характеристик донного населения и их эффективность для мониторинга качества морской среды // Изв. ТИНРО. — 2023б. — Т. 203, вып. 4. — С. 925–943. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-925-943. EDN: MNRKIR.

Мощенко А.В., Белан Т.А. Метод оценки антропогенного нарушения сообществ макрозообентоса рыхлых грунтов // Биол. моря. — 2008. — Т. 34, № 4. — С. 279–292.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М. Метод оценки химического загрязнения донных осадков с использованием биоиндикации // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 4. — С. 861–879. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-861-879. EDN: MDYUHD.

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, вып. 3. — 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. К методике выделения сообществ макрозообентоса: простой алгоритм для практики экологического мониторинга // Тр. ДВНИГМИ. — 2021а. — Вып. 156. — С. 111–141.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М. и др. Адаптация метода оценки качества морской среды по данным биологического анализа на основе индексов АМВИ и М-АМВИ для залива Петра Великого Японского моря // Тр. ДВНИГМИ. — 2021б. — Вып. 156. — С. 142–181.

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., Борисов Б.М. и др. Современное загрязнение донных отложений и экологическое состояние макрозообентоса в прибрежной зоне Владивостока (залив Петра Великого Японского моря) // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 196. — С. 155–181. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-155-181.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Ивин В.В. Сообщества макрозообентоса восточной части пролива Босфор Восточный (залив Петра Великого Японского моря) // Изв. ТИНРО. — 2018а. — Т. 193. — С. 112–142. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-193-112-142.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М., Лишавская Т.С. Допустимый уровень химического загрязнения донных отложений и сообщества макрозообентоса // Прибрежно-морская зона Дальнего Востока России: от освоения к устойчивому развитию : Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 20-летию Международной кафедры ЮНЕСКО «Морская экология» ДВФУ. — Владивосток : ДВФУ, 2018б. — С. 92–94.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Лишавская Т.С., Борисов Б.М. Экологическое состояние морской среды и макрозообентоса у южной оконечности полуострова Муравьева-Амурского // Тр. ДВНИГМИ. — 2017. — Вып. 155. — С. 178–220.

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.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Олейник Е.В. Влияние загрязнения на сообщества рыхлых грунтов в заливе Петра Великого Японского моря: выбор переменных // Экологические исследования и состояние экосистем Амурского залива и эстуарной зоны реки Раздольная (Японское море). — Владивосток : Дальнаука, 2009. — Т. 2. — С. 173–204.

Нейман А.А. Количественное распределение бентоса на шельфе и верхних горизонтах склона восточной части Берингова моря // Тр. ВНИРО. — 1963. — Т. 48. — С. 145–206.

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.

Суханов В.В., Петропавловский Б.С., Чавтур Н.А. Структура растительных сообществ Сихотэ-Алинского заповедника : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1994. — 220 с.

Тищенко П.Я., Лобанов В.Б., Звалинский В.И. и др. Сезонная гипоксия Амурского залива (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 165. — С. 136–157.

Шулькин В.М., Семькина Г.И. Поступление загрязняющих веществ в залив Петра Великого и оценка их вклада в создание экологических проблем // Современное экологическое состояние залива Петра Великого Японского моря. — Владивосток : Издат. дом ДВФУ, 2012. — С. 252–287.

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 A., 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., 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.
- Borja Á., Muxika I., Franco J.** Long-term recovery of soft bottom benthos following urban and industrial sewage treatment in the Nervio'n estuary (Southern Bay of Biscay) // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 2006. — Vol. 313. — P. 43–55. DOI: 10.3354/meps313043.
- Boyd J., Baumann J., Hutton K. et al.** Sediment quality in Burrard Inlet using various chemical and biological benchmarks : Burrard Inlet Environmental Action Program. — Burnaby : B.C., 1998. — 37 p.
- Buchman M.F.** NOAA Screening Quick Reference Tables, NOAA OR&R Report 08-1, Office of Response and Restoration Division, National Oceanic and Atmospheric Administration. — Seattle WA, 2008. — 34 p.
- Long E.R., MacDonald D.D., Smith S.L., Calder F.D.** Incidence of adverse biological effects within ranges of chemical concentrations in marine and estuarine sediments // Environ. Management. — 1995. — Vol. 19, Iss. 1. — P. 81–97.
- Moshchenko A.V., Belan T.A.** Near-bottom environmental conditions and macrobenthos of the inner part of Amursky Bay (Peter the Great Bay, Japan Sea) // Pacific Oceanography. — 2005. — Vol. 3, № 2. — P. 121–136.
- Moshchenko A.V., Belan T.A., Borisov B.M., Lishavskaya T.S.** Macrozoobenthic Population under Heavy Anthropogenic Impact: Coastal Area of Vladivostok (Peter the Great Bay, Sea of Japan) // Int. J. Oceanogr. Aquac. — 2017. — Vol. 1, № 4. 000123. DOI: 10.23880/IJOAC-16000123.
- Moshchenko A.V., Vanin N.S., Lamykina A.E.** Bottom relief, sediments and hydrological conditions of the Russian part of the mouth area of Tumen River // The state of environment and biota of the southwestern part of Peter the Great Bay and the Tumen River mouth. — Vladivostok : Dalnauka, 2001. — Vol. 1. — P. 39–71.
- Muxika I., Borja Á., Bald J.** Using historical data, expert judgement and multivariate analysis in assessing reference conditions and benthic ecological status, according to the European Water Framework Directive // Mar. Pollut. Bull. — 2007. — Vol. 55, № 1–6. — P. 16–29.
- Salen-Picard C.** Schemas d'évolution d'une biocenose macrobenthique du substrat meuble // Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris. — 1983. — Vol. 296. — P. 587–590.
- Shulkin V.M., Moshchenko A.V., Lishavskaya T.S.** Pollution level and factors determining contaminant contents in the bottom sediments of the Russian part of the Tumen River mouth area // The state of environment and biota of the southwestern part of Peter the Great Bay and the Tumen River mouth. — Vladivostok : Dalnauka, 2001. — Vol. 1. — P. 83–95.
- Tishchenko P., Tishchenko P., Lobanov V. et al.** Summertime in situ monitoring of oxygen depletion in Amursky Bay (Japan/East Sea) // Cont. Shelf Res. — 2016. — Vol. 118. — P. 77–87. DOI: 10.1016/j.csr.2016.02.014.

References

- Borovikov, V.P. and Borovikov, I.P.,** *STATISTICA. Statisticheskii analiz i obrabotka dannykh v srede Windows* (STATISTICA. Statistical Analysis and Data Processing in the Windows Environment), Moscow: Filin, 1998.
- Vorobyev, V.P.,** *Bentos Azovskogo morya* (Benthos of the Sea of Azov), Simferopol: Krymizdat, 1949.
- Zvyagintsev, A.Yu. and Moshchenko, A.V.,** *Marine techno-ecosystems of power plants*, Vladivostok: Dal'nauka, 2010.
- Moshchenko, A.V.,** *Rol mikromasshtabnoi nurbulentnosti v raspredelenii i izmenchivosti bentosnykh zhyvotnykh* (The part of microscale turbulence in distribution and variability of benthic animals), Vladivostok: Dal'nauka, 2006.
- 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.,** 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. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-925-943. EDN: MNRKIR.
- Moshchenko, A.V. and Belan, T.A.,** Method for the appraisal of anthropogenic disturbance of macrozoobenthic communities of soft substrata, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2008, vol. 34, no. 4, pp. 235–248.
- Moshchenko, A.V., 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., 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., and Ivin, V.V., Macrozoobenthic communities in the eastern part of the Eastern Bosphorus Strait (Peter the Great Bay, Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 193, pp. 112–142. doi 10.26428/1606-9919-2018-193-112-142

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., Borisov, B.M., and Lishavskaya, T.S., Permissible level of chemical contamination of bottom sediments and macrozoobenthic communities, in *Pribrzhzhno-morskaya zona Dal'nego Vostoka Rossii: ot osvoyeniya kustoychivomu razvitiyu: Vserossiyskaya nauchnaya konferentsiya s mezhdunarodnym uchastiyem, posvyashchennaya 20-letiyu Mezhdunarodnoy kafedry YUNESKO «Morskaya ekologiya»* (Coastal and marine zone of the Russian Far East: from exploration to the sustainable development, Russian scientific conference with international participation, dedicated to the 20th anniversary of the UNESCO “Marine Ecology” International Chair of FEF), Vladivostok: Publishing House of the Far Eastern Federal University, 2018, pp. 92–94.

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., 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., Lishavskaya, T.S., Sevastianov, A.V., and Borisov, B.M., Main tendencies of temporal changes for concentration of priority pollutants in sediments of the coastal areas at Vladivostok (Peter the Great Bay, Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 2, pp. 440–457. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-440-457

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., Borisov, B.M., Lishavskaya, T.S., and Sevastianov, A.V., Modern contamination of bottom sediments and ecological state of macrozoobenthos in the coastal zone at Vladivostok (Peter the Great Bay, Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 196, pp. 155–181. doi 10.26428/1606-9919-2019-196-155-181

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., Lishavskaya, T.S., and Borisov, B.M., Ecological condition of the marine environment and macrozoobenthos off the southern tip of the Muravyov-Amursky Peninsula, *Tr. Dal'nevost. Nauchno-Issled. Gidrometeorol. Inst.*, 2017, vol. 155, pp. 178–220.

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

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., and Oleynik, E.V., Influence of contamination on soft-bottom communities in Peter the Great Bay, Sea of Japan: choice of variables, in *Ecological Studies and the State of the Ecosystem of Amursky Bay and the Estuarine Zone of the Razdolnaya River (Sea of Japan)*, Vladivostok: Dal'nauka, 2009, vol. 2, pp. 173–204.

Nejman, A.A., Quantitative distribution of benthos on the shelf and upper slope horizons of the eastern Bering Sea, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1963, vol. 48, pp. 145–206.

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.

Sukhanov, V.V., Petropavlovsky, B.S., and Chavtur, N.A., *Struktura rastitel'nykh soobshchestv Sikhote-Alinskogo zapovednika* (The Structure of the Plant Communities of the Sikhote-Alin Nature Reserve), Vladivostok: Dal'nauka, 1994.

Tishchenko, P.Ya., Lobanov, V.B., Zvalinsky, V.I., Sergeev, A.F., Volkova, T.I., Koltunov, A.M., Mikhailik, T.A., Sagalae, S.G., Tishchenko, P.P., and Shvetsova, M.G., Seasonal hypoxia in Amur Bay (Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 165, pp. 136–157.

Shul'kin, V.M. and Semykina, G.I., Input of pollutants in Peter the Great Bay and assessment of their role in forming of ecological problems, in *Current Ecological State of Peter the Great Bay, Sea of Japan*, Vladivostok: Izd. Dom DVFU, 2012, pp. 252–287.

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., Mader, J., and Muxika, I., Instructions for the use of the AMBI index software (Version 5.0), *Rev. Invest. Mar.*, 2012, vol. 19, no. 3, pp. 71–82.

Borja, Á., Muxika, I., and Franco, J., Long-term recovery of soft bottom benthos following urban and industrial sewage treatment in the Nervio'n estuary (Southern Bay of Biscay), *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 2006, vol. 313, pp. 43–55. doi 10.3354/meps313043

Boyd, J., Baumann, J., Hutton, K., Bertold, S., and Moore, B., *Sediment Quality in Burrard Inlet Using Various Chemical and Biological Benchmarks*, Burnaby, B.C.: Burrard Inlet Environ. Action Program, 1998.

Buchman, M.F., NOAA screening quick reference tables, *NOAA OR&R Report 08-1*, Office of Response and Restoration Division, Seattle, WA: Natl. Oceanic Atmos. Adm., 2008.

Long, E.R., MacDonald, D.D., Smith, S.L., and Calder, F.D., Incidence of adverse biological effects within ranges of chemical concentrations in marine and estuarine sediments, *Environ. Manage.*, 1995, vol. 19, no. 1, pp. 81–97.

Moshchenko, A.V. and Belan, T.A., Near-bottom environmental conditions and macrobenthos of the inner part of Amursky Bay (Peter the Great Bay, Japan Sea), *Pacific Oceanography*, 2005, vol. 3, no. 2, pp. 121–136.

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., Borisov, B.M., and Lishavskaya, T.S., Macrozoobenthic population under heavy anthropogenic impact: Coastal area of Vladivostok (Peter the Great Bay, Sea of Japan), *Int. J. Oceanogr. Aquacult.*, 2017, vol. 1, no. 4, art. ID 000123. doi 10.23880/IJOAC-16000123

Moshchenko, A.V., Vanin, N.S., and Lamykina, A.E., Bottom relief, sediments and hydrological conditions of the Russian part of the mouth area of Tumen River, *The state of environment and biota of the southwestern part of Peter the Great Bay and the Tumen River mouth*, Vladivostok: Dalnauka, 2001, vol. 1, pp. 39–71.

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.

Salen-Picard, C., Schemas d'évolution d'une biocenose macrobenthique du substrat meuble, *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de Paris*, 1983, vol. 296, pp. 587–590.

Shulkin, V.M., Moshchenko, A.V., and Lishavskaya, T.S., Pollution level and factors determining contaminant contents in the bottom sediments of the Russian part of the Tumen River mouth area, *The state of environment and biota of the southwestern part of Peter the Great Bay and the Tumen River mouth*, Vladivostok: Dalnauka, 2001, vol. 1, pp. 83–95.

Tishchenko, P., Tishchenko, P., Lobanov, V., Sergeev, A., Semkin, P., and Zvalinsky, V., Summertime in situ monitoring of oxygen depletion in Amursky Bay (Japan/East Sea), *Cont. Shelf Res.*, 2016, vol. 118, pp. 77–87. doi 10.1016/j.csr.2016.02.014

Statistical analysis and interpretation of marine community data: reference methods for marine pollution studies, Nairobi: UNEP, 1995, no. 64.

Chatzidimitriou, K., *Fitting a sigmoid curve in R*, 2012. <https://kyrcha.info/2012/07/08/tutorials-fitting-a-sigmoid-function-in-r>. Cited March 10, 2023.

Otchet Nauchno-Issled. Rab. "Sistematizirovannyye dannyye po faktoram sredy i obshchim kharakteristikam soobshchestv makrozoobentosa" (Res. Rep. "Systematized data on environmental factors and general characteristics of macrozoobenthos communities"), Available from DVNIGMI, 2021, Vladivostok, no. GR AAAA-A20-120042190045-6. http://ferhri.ru/images/stories/FERHRI/NIR/Otchety/otchet_4.6.2_2021_moschenko.pdf. Cited March 10, 2023.

Circular on Target Values and Intervention Values for Soil/Sediment Redemption, Spatial Planning and Environment of Netherlands, Amsterdam: Ministry of Housing, 2000.

Поступила в редакцию 19.12.2023 г.

После доработки 12.01.2024 г.

Принята к публикации 1.03.2024 г.

The article was submitted 19.12.2023; approved after reviewing 12.01.2024;
accepted for publication 1.03.2024

**АКВАКУЛЬТУРА
AQUACULTURE**

Научная статья

УДК 597.552.511–135:551.463.6

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-223-231

EDN: ZHQTDY

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ПОНИЖЕННОЙ
ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ НА ООГЕНЕЗ МОЛОДИ КЕТЫ****О.В. Зеленников***Санкт-Петербургский государственный университет,
199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

Аннотация. Исследовали состояние яичников у самок кеты, которых в течение двух недель на разных этапах эмбрионально-личиночного развития выдерживали при пониженной температуре воды. Перемещение зародышей и личинок из воды с температурой 10,0–12,0 °С в воду с температурой 1,3–1,8 °С приводило у подопытных рыб во всех вариантах к замедлению как соматического роста, так и развития фонда половых клеток. Впоследствии дефицит массы тела и массы яичников у подопытных рыб компенсирован не был. При этом относительное уменьшение массы половых желез произошло только за счет их соматической составляющей, в среднесрочной перспективе не затронув фонд половых клеток. Уже через 50 сут после окончания воздействия состояние яичников у контрольных и подопытных рыб не различалось независимо от того, при каком исходном состоянии гонад зародышей и личинок выдерживали при пониженной температуре.

Ключевые слова: кета, *Oncorhynchus keta*, пониженная температура, яичники, ооциты

Для цитирования: Зеленников О.В. Экспериментальный анализ влияния пониженной температуры воды на оогенез молоди кеты // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 223–231. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-223-231. EDN: ZHQTDY.

Original article

**Experimental analysis of the effect of low water temperature
on oogenesis of juvenile chum salmon****Oleg V. Zelennikov**St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya Emb., St. Petersburg, 199034, Russia
D.Biol., assistant professor, oleg_zelennikov@rambler.ru, ORCID 0000-0001-8779-7419

Abstract. The state of gonads is examined for juvenile chum salmon exposed for two weeks at low water temperature, for different stages of their embryonic-larval development. The transfer of the embryos and larvae from the water with temperature of 10.0–12.0 °C to the water with temperature of 1.3–1.8 °C slowed both somatic growth of the fish and development of their germ cells in all cases. The deficit in body weight and ovarian weight of experimental fish was not compensated later. However, the gonad weight was decreased in the somatic component and did not affect the fund of germ cells, in the medium term. The state of ovaries

* Зеленников Олег Владимирович, доктор биологических наук, доцент, oleg_zelennikov@rambler.ru, ORCID 0000-0001-8779-7419.

© Зеленников О.В., 2024

did not differ between the control and experimental groups of fish 50 days after the end of exposure, regardless of the initial condition of gonads in the experiment.

Keywords: chum salmon, *Oncorhynchus keta*, low temperature, ovary, oocyte

For citation: Zelennikov O.V. Experimental analysis of the effect of low water temperature on oogenesis of juvenile chum salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 223–231. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-223-231. EDN: ZHQTDY.

Введение

В настоящее время в биотехнику воспроизводства тихоокеанских лососей внедрена и активно используется техника отолитного маркирования, которая позволяет выявлять производителей заводского происхождения на любом расстоянии от рыбоводных предприятий [Ugawa et al., 2003; Мякишев и др., 2019] и открывает новые возможности для исследования рыб. Вместе с тем распространению техники отолитного маркирования мешает сложившееся у большинства специалистов убеждение в том, что температурные манипуляции, в результате которых на отолитах зародышей формируется метка, имеют отсроченные негативные последствия для выживания и развития молоди. В результате в Сахалинской области, где в России выращивают около 90 % молоди тихоокеанских лососей [Леман и др., 2015], в настоящее время массово и регулярно рыбоводную продукцию маркируют только на федеральных заводах, находящихся в управлении Сахалинского филиала Главрыбвода. На заводах частной формы собственности, которых в области абсолютное большинство, а также на федеральных заводах, взятых в аренду частными рыбопромышленными компаниями, молодь либо не маркируют, либо делают это разово для решения конкретных задач, например получения сертификата MSC.

В частности, у специалистов вызывает сомнение безопасность искусственно созданных перепадов температур для развития яичников, особенно с учетом того, что темп роста ооцитов у молоди лососевых рыб прямо связан с возрастом полового созревания производителей [Иевлева, 1985; Мурза, Христофоров, 1991; Коломыцев и др., 2018].

С учетом появившихся сомнений цель нашей работы — экспериментальный анализ влияния пониженной температуры воды на ход развития ооцитов у молоди кеты при различном исходном состоянии половых желез.

Материалы и методы

Зародышей кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum на этапе пигментации глазных бокалов в возрасте 32 сут (275,1 градусо-дня) перевезли с Березняковского рыбоводного завода Сахалинской области в лабораторию ихтиологии СПбГУ и разместили в инкубационной системе с оборотным водоснабжением, где содержали при температуре воды от 9,9 до 12,0 °С. В ходе проведения эксперимента кету шестью партиями по 150 особей при различном исходном состоянии гонад перемещали в другую проточную систему, где выдерживали в течение двух недель при температуре воды от 1,3 до 1,8 °С (рис. 1). Рыб из одной системы в другую переносили при естественном остывании (нагреве) воды примерно в течение 30 мин. После окончания воздействия в последнем опыте рыб всех партий разместили в пластиковых бассейнах установки замкнутого водоснабжения объемом сначала 150, а по мере роста рыб — 500 л, где при температуре от 17,8 до 18,2 °С выращивали до возраста 112 сут. Молодь перевели на внешнее питание с возраста 62 сут. Рыб кормили гранулированным кормом производства «Биомар», который задавали 5–6 раз в день в объеме 1,5 % от массы тела в сутки.

Зародышей и личинок фиксировали в жидкости Буэна в начале и в конце периода воздействия в каждом из опытов, а также всех рыб в возрасте 112 сут (рис. 1). В процессе гистологической обработки, проведенной по стандартной методике [Микодина и др., 2009], от каждой особи готовили по 80–100 серийных поперечных срезов обеих гонад, которые окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. Для оценки состояния яичников у каждой самки на трех срезах обеих гонад, взятых с промежу-

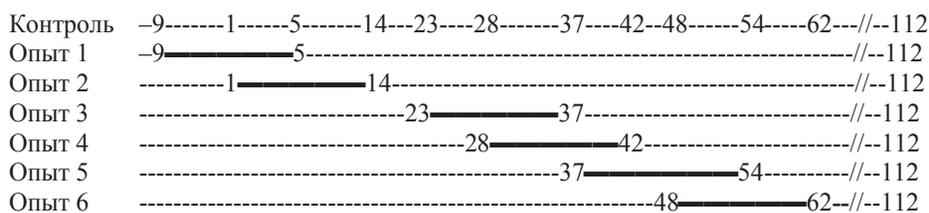


Рис. 1. Схема опытов, в ходе которых зародышей и личинок кеты выдерживали при температуре 9,9–12,0 °С (пунктир) и 1,3–1,8 °С (сплошная линия). Цифрами указан возраст рыб, сут, до (с минусом) и после пика вылупления в начале и конце периода воздействия, а также в момент фиксации рыб

Fig. 1. Scheme of the experiments with exposure of chum salmon embryos and larvae at the temperature of 1.3–1.8°C in the experimental group (solid line) and 9.9–12.0 °C in the control group (dotted line). The numbers indicate the age of fish (days) before (with minus) and after the hatching at the beginning and end of the exposure period and in the time of sampling

ком в 10 срезов, определяли площадь их поперечного сечения, подсчитывали число половых клеток всех периодов развития и измеряли большой и малый диаметр 10 наиболее крупных ооцитов в каждом из яичников (за диаметр ооцита принимали их полусумму). Всего гистологически обработали и исследовали гонады у 365 особей. При статистическом анализе достоверность различий средних показателей выявляли при уровне $p < 0,05$ и определяли с использованием критерия Манна-Уитни.

Результаты и их обсуждение

Во всех вариантах опыта после перемещения зародышей и личинок кеты в воду с пониженной температурой их рост практически прекращался. После завершения воздействия в каждом из шести вариантов опыта темп роста рыб восстанавливался, однако дефицит массы тела, возникший в ходе воздействия, компенсирован не был. Отставание в массе тела зависело от возраста рыб. Меньше всего от контрольных рыб по массе тела отличались подопытные рыбы в опыте 1, которых выдерживали при пониженной температуре в период эмбрионального развития. В остальных вариантах масса подопытных мальков различалась достоверно (см. таблицу).

Состояние яичников у молоди кеты в возрасте 112 сут после содержания при пониженной температуре в разном возрасте (над чертой — $M \pm m$, под чертой — lim)
 State of ovaries in juvenile chum salmon at age of 112 days for the fish exposed at low temperature in different ages ($M \pm m$ in numerator, lim in denominator)

Вариант	Число рыб	Масса рыб, г	Длина по Смитту (L), мм	Масса гонад, мг	Площадь среза гонад, $\times 10^{-3}$ мм ²	Кол-во ооцитов превителлогенеза, шт.	Диаметр ооцитов, мкм
Конт-роль	26	$3,16 \pm 0,17$ 1,60–4,69	$68,8 \pm 1,4$ 53–80	$6,1 \pm 0,2$ 4,5–9,0	$57,90 \pm 2,95$ 31,5–90,0	$11,8 \pm 0,5$ 6,5–18,0	$106,9 \pm 1,8$ 91,2–127,8
Опыт 1	10	$2,60 \pm 0,28$ 1,45–4,40	$66,1 \pm 2,0$ 53–77	$5,3 \pm 0,4$ 4,0–8,0	$49,50 \pm 3,11$ 33,5–65,0	$12,7 \pm 1,1$ 8,0–19,0	$108,6 \pm 2,2$ 99,0–119,4
Опыт 2	19	$2,24 \pm 0,14^*$ 1,15–3,25	$65,0 \pm 1,2$ 57–73	$5,6 \pm 0,2$ 4,0–7,5	$56,70 \pm 4,52$ 22,5–104,0	$13,9 \pm 0,9^*$ 9,0–23,5	$111,8 \pm 1,7$ 97,5–122,4
Опыт 3	9	$1,94 \pm 0,12^*$ 1,56–2,67	$61,2 \pm 1,1^*$ 58–67	$4,6 \pm 0,2^*$ 4,0–5,5	$39,60 \pm 2,97^*$ 29,5–52,0	$11,9 \pm 1,3$ 8,0–18,0	$110,4 \pm 2,3$ 101,4–124,2
Опыт 4	19	$1,93 \pm 0,09^*$ 1,49–2,90	$61,3 \pm 0,8^*$ 56–72	$3,9 \pm 0,2^*$ 2,5–5,0	$39,0 \pm 2,24^*$ 22,5–57,5	$13,5 \pm 0,7$ 9,0–20,0	$100,6 \pm 2,4^*$ 76,2–114,6
Опыт 5	18	$1,98 \pm 0,15^*$ 1,17–3,00	$61,3 \pm 1,3^*$ 52–70	$4,3 \pm 0,3^*$ 3,0–7,5	$43,20 \pm 1,97^*$ 28,0–57,5	$11,9 \pm 0,5$ 8,0–17,0	$107,2 \pm 2,6$ 87,0–130,8
Опыт 6	19	$2,02 \pm 0,15^*$ 0,84–3,19	$59,0 \pm 1,2^*$ 49–68	$4,2 \pm 0,2^*$ 2,5–6,0	$39,60 \pm 2,52^*$ 19,5–66,5	$11,2 \pm 0,6$ 5,5–15,0	$101,6 \pm 2,3$ 84,0–121,2

* Различия с контролем достоверны ($p < 0,05$).

За 9 сут до массового вылупления половые клетки у всех зародышей были представлены только гониями в количестве 1–3 на поперечный срез (рис. 2, А). Вскоре после вылупления у молоди кеты произошла дифференцировка пола и уже в возрасте 10 сут, помимо гониев, в яичниках присутствовали ооциты периода ранней профазы мейоза (мейоциты), преимущественно в состоянии зиготены (рис. 2, Б). К возрасту 25 сут при общем увеличении числа мейоцитов появились ооциты в состоянии пахитены (рис. 2, В), а к возрасту 37 сут — ооциты начала периода превителлогенеза (рис. 2, Г). В дальнейшем доля мейоцитов уменьшалась, а доля ооцитов периода превителлогенеза на срезах увеличивалась с формированием их единственной генерации (рис. 3, А, Б). Отметим, что состояние половых желез у рыб в каждом возрасте было сходным; при появлении ооцитов периодов ранней профазы мейоза и превителлогенеза эти клетки присутствовали в гонадах всех изученных рыб. Таким образом, в момент начала воздействия в вариантах 1 и 2 в гонадах зародышей кеты присутствовали только гонии; в вариантах 3 и 4 старшую генерацию половых клеток составляли ооциты периода ранней профазы мейоза, а в вариантах 5 и 6 — ооциты периода превителлогенеза.

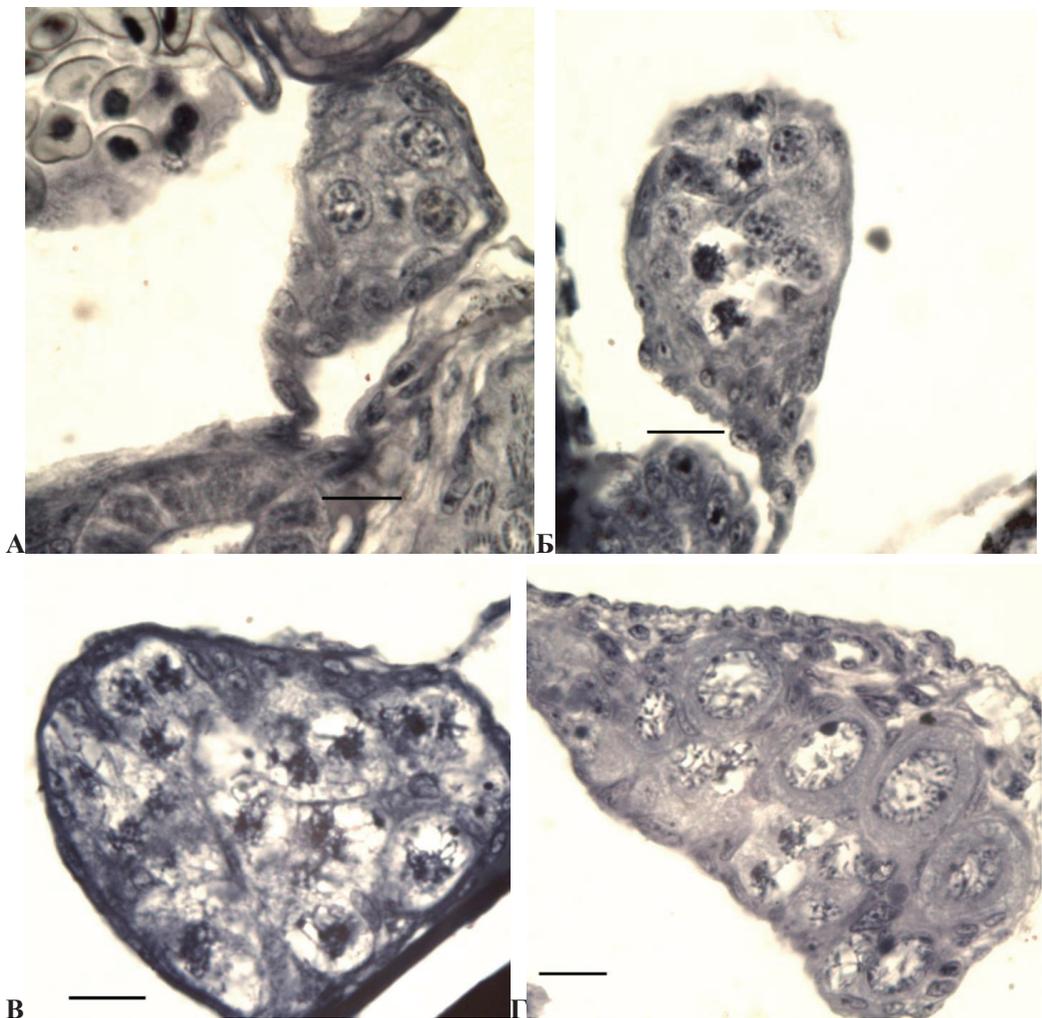


Рис. 2. Состояние яичников у зародышей кеты за 9 сут до вылупления (А) и у личинок в возрасте 10 (Б), 25 (В) и 37 сут (Г) после вылупления при выращивании в лаборатории при температуре от 10 до 12 °С. Пояснения в тексте. Масштаб: 20 мкм

Fig. 2. State of ovaries in embryos of chum salmon 9 days before hatching (А), and in the larvae at the age of 10 (Б), 25 (В) and 37 days (Г) after hatching for the fish reared in laboratory at the temperature of 10–12 °С. Scale bar: 20 μm . See detailed explanation in the text

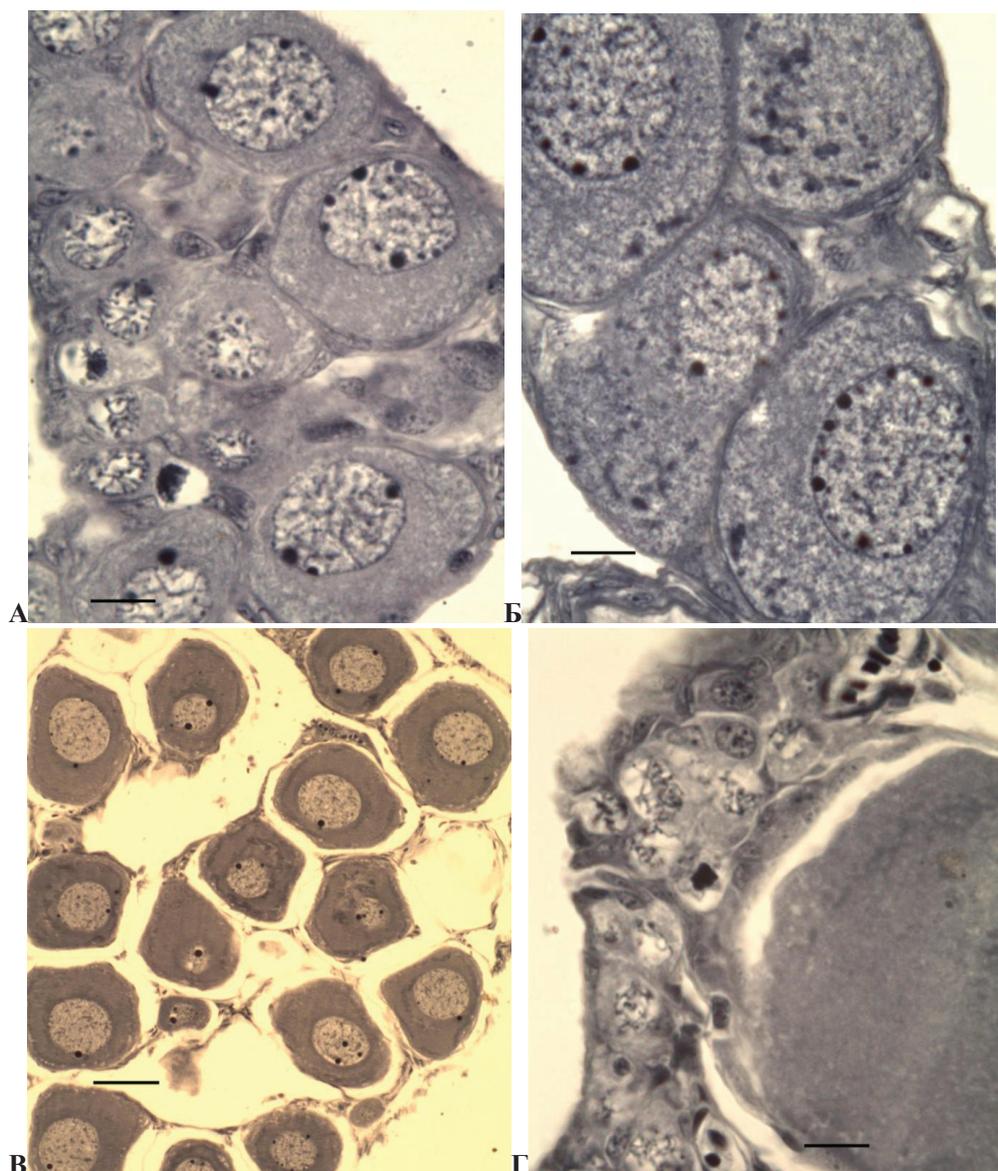


Рис. 3. Состояние яичников у личинок и мальков кеты в возрасте 42 (А), 62 (Б) и 112 сут (В, Г) после вылупления при выращивании в лаборатории при температуре от 10 до 12 °С. Можно видеть многочисленные ооциты периодов ранней профазы мейоза и превителлогенеза. Пояснения в тексте. Масштаб: А, Б, Г = 20 мкм; В = 50 мкм

Fig. 3. State of ovaries in larvae and fry of chum salmon at the age of 42 (A), 62 (B) and 112 days (B, Г) after hatching for the fish reared in laboratory at the temperature of 10–12 °C. Numerous oocytes in the early phases of meiosis and previtellogenesis can be seen. Scale bar: A, Б, Г = 20 μm; В = 50 μm. See detailed explanation in the text

В момент окончания воздействия состояние гонад у рыб в каждом опыте было практически таким же, как и в его начале. Так, в возрасте 10 сут у рыб контрольного варианта в яичниках уже присутствовали ооциты периода ранней профазы мейоза. В отличие от этого, у подопытных рыб в варианте 2 как в начале воздействия в возрасте 1 сут, так и в его конце в возрасте 14 сут фонд половых клеток составляли только гонии. В возрасте 37 сут у рыб контрольного варианта в яичниках уже присутствовали ооциты начала периода превителлогенеза, а у рыб в варианте 4 в возрасте 42 сут — по-прежнему только мейоциты.

В возрасте 112 сут в яичниках всех контрольных и подопытных самок уже была сформирована старшая и единственная функциональная генерация половых клеток, состоящая из сходных по размеру ооцитов периода превителлогенеза (рис. 3, В). При этом у всех особей еще продолжалось размножение гониев и их дальнейшее развитие с инициированием новых мейотических циклов (рис. 3, Г), так как это происходит у самок всех видов тихоокеанских лососей при длительной задержке в пресной воде [Зеленников, 2019].

При сравнении состояния яичников у контрольных и подопытных рыб было установлено, что масса гонад у последних во всех опытах была меньше. При этом в четырех вариантах, где на молодь оказывали воздействие в более позднем возрасте, различия оказались достоверными (см. таблицу). Достоверному уменьшению массы яичников соответствовало и уменьшение их площади на поперечных срезах. Вместе с тем состояние фонда половых клеток у контрольных и подопытных рыб оказалось практически одинаковым. Число ооцитов периода превителлогенеза, в среднем приходящихся на один поперечный срез, у рыб разных вариантов не различалось, а у подопытных самок за исключением варианта б было даже больше, чем у контрольных особей. У самок во всех вариантах был сходным и диаметр ооцитов периода превителлогенеза (см. таблицу), что свидетельствовало о сходном темпе роста этих клеток.

Обсуждая полученные данные, в первую очередь отметим, что кета, обладая выраженным хомингом и являясь самым рентабельным объектом разведения для пастбищного воспроизводства в роду тихоокеанских лососей [Хованский, 2006], оказывается и одним из самых изучаемых видов рыб. Однако, несмотря на широкую научную востребованность, данных об использовании молоди кеты в качестве модельного объекта для лабораторных исследований найти не удалось, по крайней мере при изучении репродуктивной биологии. Учитывая это обстоятельство, при планировании экспериментов опирались не только на собственные предварительные данные [Зеленников, 2021] и разноплановые данные по исследованию оогенеза кеты при различных условиях [Robertson, 1953; Лукина и др., 1988; Коломыцев и др., 2018], но главным образом на сведения об экспериментальном исследовании оогенеза у молоди других видов тихоокеанских лососей [Nakamura et al., 1974; Feist et al., 1990; Estay et al., 1998]. В результате удалось весьма точно выполнить поставленную задачу, оказать сходное термическое воздействие на рыб, имеющих половые клетки в трех разных периодах развития — гонии, ооциты периода ранней профазы мейоза и ооциты периода превителлогенеза.

Восстановление темпа роста у подопытных рыб после окончания воздействия ожидалось, поскольку было показано ранее в опытах с разными факторами, причем как после [Чмилевский, 2017], так и во время воздействия [Tam et al., 1986]. С учетом ранее полученных данных [Зеленников, 2021] ожидалось и то, что дефицит массы тела у подопытных рыб, образовавшийся после окончания воздействия, не будет компенсирован. Анализируя последствия термического воздействия на развитие яичников, мы можем видеть два разнонаправленных эффекта. С одной стороны, у подопытных рыб выявили достоверное уменьшение размеров яичников. Однако произошло это только за счет соматической составляющей гонад и, по всей видимости, как следствие относительного уменьшения массы самих рыб. С другой стороны, состояние фонда ооцитов у контрольных и подопытных рыб оказалось практически одинаковым, независимо от того, при каком исходном состоянии яичников у молоди кеты оказывали воздействие.

В свою очередь отметим, что при формировании отолитной метки рыбоводы создают для зародышей и личинок перепад температуры в 3,5 °С. В нашем случае перемещение рыб из одного инкубатора в другой и обратно осуществлялось с перепадом температуры около 10 °С в течение примерно 30 мин, и такое воздействие уже в среднесрочной перспективе не привело к изменению в состоянии фонда половых клеток. Впрочем, при современном уровне развития воспроизводительной системы эти

данные, соответствующие давно сформулированным тезисам о надежности функционирования воспроизводительной системы у рыб [Персов, 1972], также нельзя считать неожиданными. Так, в проведенной ранее экспериментальной работе сублетальное кислотное воздействие не повлияло на темп роста ооцитов у молоди горбуши, даже несмотря на то, что за время опыта привело к гибели 48,7 % мальков [Зеленников и др., 2007]. То, что внешнее воздействие, оказанное на зародышей и молодь рыб, может в среднесрочной и отдаленной перспективе не привести у них к нарушению в развитии фонда ооцитов, ранее было показано и на других видах рыб [Чмилевский, 2017].

Заключение

По совокупности полученных данных мы можем заключить, что выдерживание зародышей и личинок при пониженной температуре привело к замедлению темпа их роста и уменьшению массы яичников. Впоследствии темп роста у подопытных рыб восстановился, но дефицит массы тела, возникший в период термического воздействия, компенсирован не был. Не был компенсирован и дефицит массы яичников. Вместе с тем пониженная температура воды, замедлив развитие половых клеток непосредственно в период воздействия, не оказала видимого влияния на оогенез впоследствии — ни на формирование фонда половых клеток, ни на темп роста ооцитов старшей генерации.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает благодарность руководству Сахалинского филиала Главрыбвода за помощь в организации перевозки зародышей кеты с Сахалина в лабораторию ихтиологии СПбГУ, а также сотрудникам СПбГУ Ю.Н. Городилову, К.Е. Федорову, А.А. Ивойлову, Н.О. Тихомировой и Н.В. Пименовой за помощь в содержании молоди кеты.

The author is grateful to managers of the Sakhalin branch of the Main Fisheries Administration (Glavrybvod) for their assistance in transportation the chum salmon embryos from Sakhalin to the Laboratory of Ichthyology in St. Petersburg State University and to Yu.N. Gorodilov, K.E. Fedorov, A.A. Ivoilov, N.O. Tikhomirova, and N.V. Pimenova (St. Petersburg State University) for their help in laboratory maintenance of the juveniles.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Фиксацию рыб проводили в соответствии с правилами Европейской Конвенции о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов (Страсбург, 18 марта 1986 г). Рыб предварительно усыпляли, используя для этого раствор менокаина.

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

The fish were fixed in accordance with the rules of the European Convention for the Protection of Vertebrate Animals Used for Experiments (Strasbourg, March 18, 1986). The fish were first euthanized using menacoin solution.

The author declares that he has no conflict of interest.

Список литературы

Зеленников О.В. Влияние процессов раннего оогенеза на развитие воспроизводительной системы у рыб : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 2021. — 43 с.

Зеленников О.В. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 3. Сравнительный анализ состояния гонад у молоди тихоокеанских лососей в связи с формированием плодовитости // Тр. ЗИН РАН. — 2019. — Т. 323, № 4. — С. 429–441. DOI: 10.31610/trudyzin/2019.323.4.429.

Зеленников О.В., Сабанова Е.В., Мищенко О.В. Влияние закисления воды на оогенез горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 2007. — Т. 47, № 2. — С. 269–272.

Иевлева М.Я. Оценка темпа полового развития смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) р. Озерной (Камчатка) при прогнозировании возрастной структуры половозрелой части популяции // *Вопр. ихтиол.* — 1985. — Т. 25, № 3. — С. 452–458.

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.

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

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.

Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. Гистология для ихтиологов: опыт и советы : моногр. — М. : ВНИРО, 2009. — 112 с.

Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи : метод. указания. — Л. : ГосНИОРХ, 1991. — 102 с.

Мыкишев М.С., Иванов 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.

Персов Г.М. Надежность функционирования воспроизводительной системы рыб // *Вопр. ихтиол.* — 1972. — Т. 12, № 2(73). — С. 258–272.

Хованский И.Е. Эколого-физиологические и биотехнологические факторы эффективности лососеводства (на примере искусственного разведения тихоокеанских лососей на северном побережье Охотского моря) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Хабаровск, 2006. — 47 с.

Чмилевский Д.А. Оогенез рыб в норме и при экстремальных воздействиях : моногр. — СПб. : СПбГУ, 2017. — 156 с.

Estay F., Neira R., Diaz N.F. et al. Gametogenesis and sex steroid profiles in cultured coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*, Walbaum) // *J. Exp. Zool.* — 1998. — Vol. 280, № 6. — P. 429–438.

Feist G., Schreck C.B., Fitzpatrick M.S., Redding J.M. Sex steroid profiles of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during early development and sexual differentiation // *General and Comparative Endocrinology.* — 1990. — Vol. 80, № 2. — P. 299–313. DOI: 10.1016/0016-6480(90)90174-k.

Nakamura M., Takahashi H., Hiroi O. Sex differentiation of the gonad in the masu salmon, *Oncorhynchus masou* // *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery.* — 1974. — № 28. — P. 1–8.

Robertson J.G. Sex differentiation in the pacific salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.) // *Can. J. Zool.* — 1953. — Vol. 31, № 2. — P. 73–79. DOI: 10.1139/z53-007.

Tam W.H., Payson P.D., Roy R.J.J. Retardation and recovery of growth in brook trout try (*Salvelinus fontinalis*) exposed for various durations to acidified water // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1986. — Vol. 43, № 10. — P. 2048–2050.

Urawa 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. — P. 721–725.

References

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, 2021.

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., Sabanova, E.V., and Mishchenko, O.V., Effect of water acidification on the oogenesis of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, *J. Ichthyol.*, 2007, vol. 47, no. 3, pp. 254–257.

Ievleva, M.Ya., Estimation of the sexual development rate in sockeye smolts, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae), from the Ozernaya River (Kamchatka) in predicting the age structure of the adult population, *Voпр. Ikhtiол.*, 1985, vol. 25, no. 3, pp. 452–458.

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. 36–41. doi 10.1134/S1063074018010066

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

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.

Mikodina, E.V., Sedova, M.A., Chmilevskii, D.A., Mikulin, A.E., P'yanova, S.V., and Poluektova, O.G., *Gistologiya dlya ikhtiologov: Opyt i sovety* (Histology for Ichthyologists: Experience and Advice), Moscow: VNIRO, 2009.

Murza, I.G. and Khristoforov, O.L., *Opredeleniye stepeni zrelosti gonad i prognozirovaniya vozrasta dostizheniya polovoy zrelosti u atlanticheskogo lososya i kumzh (Metodicheskie rekomendatsii)* (Estimation of the gonads maturity stages and prediction of age at sexual maturity in the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.): Methodics instruction), Leningrad: GosNIORh, 1991.

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

Persov, G.M., Reliability of functioning of the reproductive system of fish, *Vopr. Ikhtiol.*, 1972, vol. 12, no. 2(73), pp. 258–272.

Khovanskiy, I.E., Ecological, physiological and biotechnological factors of the efficiency of salmon breeding (on the example of artificial breeding of Pacific salmon on the northern coast of the Sea of Okhotsk), *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Khabarovsk, 2006.

Chmilevsky, D.A., *Oogenez ryb v norme i pri ekstremal'nykh vozdeystviyakh* (Oogenesis of fish under normal conditions and under extreme influences), St. Petersburg: St. Petersburg State University, 2017.

Estay, F., Neira, R., Diaz, N.F., Valladares, L., and Torres, A., Gametogenesis and sex steroid profiles in cultured coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*, Walbaum), *J. Exp. Zool.*, 1998, vol. 280, no. 6, pp. 429–438.

Feist, G., Schreck, C.B., Fitzpatrick, M.S., and Redding, J.M., Sex steroid profiles of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during early development and sexual differentiation, *General and Comparative Endocrinology*, 1990, vol. 80, no. 2, pp. 299–313. doi 10.1016/0016-6480(90)90174-k

Nakamura, M., Takahashi, H., and Hiroi, O., Sex differentiation of the gonad in the masu salmon, *Oncorhynchus masou*, *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery*, 1974, no. 28, pp. 1–8.

Robertson, J.G., Sex differentiation in the pacific salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.), *Can. J. Zool.*, 1953, vol. 31, no. 2, pp. 73–79. doi 10.1139/z53-007

Tam, W.H., Payson, P.D., and Roy, R.J.J., Retardation and recovery of growth in brook trout try (*Salvelinus fontinalis*) exposed for various durations to acidified water, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1986, vol. 43, no. 10, pp. 2048–2050.

Urawa, 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, pp. 721–725.

Поступила в редакцию 12.12.2023 г.

После доработки 19.12.2023 г.

Принята к публикации 1.03.2024 г.

The article was submitted 12.12.2023; approved after reviewing 19.12.2023;

accepted for publication 1.03.2024

Научная статья

УДК 338.51:639.22

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-232-250

EDN: XDUNNQ

**ВЛИЯЕТ ЛИ ОБЪЕМ ВЫЛОВА ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ
НА ОПТОВУЮ ЦЕНУ ПРОДУКЦИИ ИЗ НИХ?****Г.С. Зверев, Н.А. Гончарова, А.О. Кизабекова***Всероссийская ассоциация рыбохозяйственных предприятий,
предпринимателей и экспортеров,
107031, г. Москва, ул. Петровка, 23/10, стр. 5

Аннотация. С 2017 г. нестабильность оптовых цен на тихоокеанских лососей в Дальневосточном федеральном округе сопровождается увеличением колебаний объемов их вылова. Для выяснения наличия взаимосвязи между изменением объема вылова тихоокеанских лососей и оптовых цен на продукцию из них в Дальневосточном федеральном округе в период с 2010 по 2022 г. использованы методы графического и регрессионного анализа, а также разработана 18-факторная модель для описания цен на горбушу, кету и нерку. Выявлено, что модель, основанная лишь на объеме вылова, не позволяет в полной мере объяснить динамику цен на тихоокеанских лососей и требует учета дополнительных факторов, обуславливающих деятельность предприятий рыбной отрасли. Тем не менее модель, построенная на преобразованных нормализованных исходных данных, позволила оценить степень влияния вариативности объемов вылова в предшествующие недели на изменчивость оптовых цен на тихоокеанских лососей. Так, для горбуши влияние фактора вылова, несмотря на его незначительность, оказалось более выраженным, чем для других исследуемых в работе видов тихоокеанских лососей.

Ключевые слова: ценообразование, ценовые факторы, рынок красной рыбы, тихоокеанские лососи, регрессионный анализ, анализ временных рядов, горбуша, кета, нерка, волатильность цен

Для цитирования: Зверев Г.С., Гончарова Н.А., Кизабекова А.О. Влияет ли объем вылова тихоокеанских лососей на оптовую цену продукции из них? // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 232–250. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-232-250. EDN: XDUNNQ.

* Зверев Герман Станиславович, кандидат экономических наук, президент, Varpe@varpe.org, ORCID 0009-0000-1120-0751; Гончарова Наталья Александровна, координатор аналитической группы, Natalya.Goncharova@varpe.org, ORCID 0009-0006-8301-1216; Кизабекова Анара Омуртаевна, эксперт аналитической группы, Anara.Kizabekova@varpe.org, ORCID 0009-0003-7521-1507.

© Зверев Г.С., Гончарова Н.А., Кизабекова А.О., 2024

Original article

Does the amount of pacific salmon catch affect the wholesale prices of their products?

German S. Zverev*, Natalia A. Goncharova**, Anara O. Kizabekova***

*—*** All-Russia Association of fisheries enterprises, entrepreneurs and exporters,
23/10, build. 5, Petrovka Str., Moscow, 107031, Russia

* Ph.D., president, Varpe@varpe.org, ORCID 0009-0000-1120-0751

** analytical team coordinator, Natalya.Goncharova@varpe.org, ORCID 0009-0006-8301-1216

*** analytical team expert, Anara.Kizabekova@varpe.org, ORCID 0009-0003-7521-1507

Abstract. Since 2017, volatility of weekly wholesale prices for pacific salmon increased in the Russian domestic market, particularly in the Far East of Russia, that had coincided with higher fluctuations of the weekly and annual catch. Correlation between these variables is investigated for the period from 2010 to 2022, using graphical and regression analyses and 18-factor model for prices of the pink, chum, and sockeye salmon products. The dynamics of prices for pacific salmon products cannot be fully explained only by catch dynamics, but depends on a number of supplementary factors affecting the activities of fish industry enterprises. Anyway, a degree of the catch and price in preceding weeks influence on the wholesale prices is estimated for the main species of pacific salmon. The impact of the catch factor is not significant though more considerable for pink salmon product prices than for the other pacific salmon species.

Keywords: pricing, red fish market, pricing factor, pacific salmon, regression analysis, time series analysis, pink salmon, chum salmon, sockeye salmon, price volatility

For citation: Zverev G.S., Goncharova N.A., Kizabekova A.O. Does the amount of pacific salmon catch affect the wholesale prices of their products?, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 232–250. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-232-250. EDN: XDUNNQ.

Введение

По данным ФАО (<https://www.fao.org/fishery/ru/topic/166235?lang=en>) Россия является мировым лидером по объему вылова тихоокеанских лососей: ежегодно отечественные предприятия добывают свыше 50 % мирового вылова. Для сравнения, на США приходится 37 % мирового вылова тихоокеанских лососей, на Японию — 9 %. В годы удачной путины доля тихоокеанских лососей в российском вылове составляет 10–13 %. По предварительным итогам лососевой путины 2023 г. (по состоянию на 10 сентября) российскими рыбаками было добыто 580 тыс. т тихоокеанских лососей.

Добыча тихоокеанских лососей оказывает значительное воздействие на экономику некоторых регионов Дальнего Востока. Так, на Камчатский край приходится около 80 % российского вылова тихоокеанских лососей (440,5 тыс. т в 2021 г. и 489 тыс. т в 2023 г.). Совокупный объем их добычи занимает второе место после минтая — около 25 % регионального вылова (<https://www.kamgov.ru/minfish/itogi-raboty-rybohozajstvennogo-kompleksa-kamcatskogo-kraa-v-2010-godu>). В 2021 г. лососевая продукция составила около 26 % (46,5 тыс. т) камчатского экспорта стоимостью 251 млн долл. США*. Основным облавливаемый вид тихоокеанских лососей — горбуша — входит в тройку наиболее популярных по потреблению видов рыбы среди россиян, согласно исследованию ВЦИОМ в 2019 и 2023 гг. (<https://wciom.ru/analytical-reviews/analiticheskii-obzor/tybnyi-den-ili-o-potreblenii-ryby-v-rossii>; https://www.varpe.org/events/conf/news/glavnye_otraslevye_sobytiya_iyul_2019_goda/). Вопрос ценообразования на продукцию из лососевых на внутреннем рынке привлекает большое внимание со стороны общественности**. Волатильность цен на тихоокеанских лососей на внутреннем и внешнем

* Рассчитано авторами на основании данных Федеральной таможенной службы России.

** По запросу авторов Скан-Интерфакс предоставили данные об объеме вышедших в СМИ публикаций на тему «Цена на красную рыбу» и их охвате, которые показывают ежегодный прирост аудитории с 75,0 млн чел. в 2018 г. до 100,7 млн в 2023 г., что означает рост заинтересованности в данной информации со стороны СМИ и общественности.

рынках оказывает значительное влияние на экономическую устойчивость не только рыбодобывающих предприятий, но и отдельных прибрежных регионов.

Особенностью промысла основных видов тихоокеанских лососей является то, что в течение года они добываются в ограниченный период времени — в период лососевой путины. Промысел стартует в Камчатском крае и завершается в Сахалинской области. В 2023 г. в соответствии с протоколом заседания Дальневосточного бассейнового научно-промыслового совета от 13 апреля 2023 г. путина тихоокеанских лососей началась 1 июня в Петропавловско-Командорской подзоне и завершилась промыслом кеты 30 ноября на южных Курильских островах. При этом, несмотря на то что юридически промысел горбуши, кеты и нерки продолжается шесть месяцев, фактический период путины значительно короче. В 2023 г. 90,4 % вылова (543,2 тыс. т, 85 % из которых горбуша) было добыто в период с 10 июля по 27 августа (49 сут). В 2022 г. основной объем вылова (219,7 тыс. т, 80 % от всего вылова в данный год) приходился на период с 10 июля по 5 сентября.

Показатели внутригодовой волатильности цен (дисперсии среднемесячных цен за 2010–2022 гг.) на горбушу, кету и нерку за последние 13 лет свидетельствуют о том, что до 2017 г. динамика еженедельных изменений цен была весьма умеренной. Однако с 2017 г. показатель «дисперсия цены» увеличивается, следовательно, динамика еженедельных цен приняла скачкообразный характер (табл. 1).

Таблица 1

Уровень волатильности еженедельных цен и объем (тыс. т) вылова горбуши, кеты и нерки в 2010–2022 гг.

Table 1

Volatility of weekly prices and annual catch (10^3 t) for pink, chum, and sockeye salmon in 2010–2022

Вид	Параметр	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
Горбуша	Дисперсия цен	99,0	311,0	107,0	106,0	127,0	195,0	93,6	65,6	604,0	91,3	369,0	1771,0	503,0
	Объем вылова	201,0	387,0	293,0	241,0	148,0	163,0	265,0	204,0	511,0	329,0	176,0	424,0	146,0
Кета	Дисперсия цен	92,9	107,0	68,3	159,0	92,7	109,0	31,4	431,0	516,0	231,0	420,0	354,0	371,0
	Объем вылова	88,5	79,2	97,5	103,0	137,0	142,0	116,0	97,6	112,0	112,0	83,2	74,9	76,2
Нерка	Дисперсия цен	81,5	187,0	697,0	166,0	443,0	91,4	208,0	568,0	340,0	361,0	760,0	1516,0	1177,0

Примечание. Расчет сделан на основе данных «РК Профи» и ФГУП «Нацрыбресурс».

После 2017 г. также наблюдается увеличение колебания объема вылова тихоокеанских лососей. Если в 2011–2016 гг. ежегодное колебание объема вылова составляло менее 20 %, то с 2017 г. разница стала более существенной: +92 % в 2018 г. по сравнению с 2017 г., –40 % в 2020 г. по сравнению с 2019 г., +80 % в 2021 г. по сравнению с 2020 г. При этом наиболее существенные скачки зафиксированы на промысле горбуши: +150 % в 2018 г. к 2017 г., –47 % в 2020 г. к 2019 г., +141 % в 2021 г. к 2020 г. На промысле кеты и нерки изменение объема вылова ежегодно колеблется на уровне ± 10 %.

В отечественной и зарубежной литературе отмечается увеличение волатильности цен на все виды лососевых начиная с середины 2000-х гг. [Oglend, 2013; Asche et al., 2015, 2019; Михайлова, 2019; Roll et al., 2022]. Как отмечают исследователи, за последние 10 лет нестабильность цен на продукцию из лососевых увеличилась более чем в два раза и в настоящее время превышает изменчивость цен на многие сопоставимые товары. Лосось быстро перешел из категории товаров с низкой-средней волатильностью в категорию товаров со средней-высокой неустойчивостью [Dahl, Oglend, 2014]. Это отражает тенденцию высокой волатильности цен на рыбную продукцию в целом.

В 2020–2022 гг. рыбная продукция входила в группу с наибольшей глубиной изменения цены вне зависимости от уровня самообеспеченности сырьем [Шагайда, Терновский, 2023]. При этом лососевая продукция для многих стран является экспортноориентированным товаром, что делает ее уязвимой к влиянию внешних факторов. Так, отмечено существенное влияние роста объема производства аквакультурного лосося на усиление конкуренции на мировом рынке и снижение мировых экспортных цен на продукцию из диких тихоокеанских лососей [Knapp et al., 2013; Михайлова, 2019; Asche et al., 2019].

Зависимость рынка лососевых от конъюнктуры мирового рынка усиливает влияние государственного регулирования, включая установление административных барьеров для свободного движения товаров. Отмечено, что после введения продовольственного эмбарго и ограничения импорта рыбы среднегодовые цены на горбушу и нерку в 2014 г. выросли вдвое вне зависимости от объема вылова [Михайлова, 2019], что в первую очередь связано с ослаблением конкуренции на внутреннем рынке.

Наблюдается связь цен на рыбную продукцию с сезонностью промысла. С.Г. Володина [2019] выделяет несколько стадий изменения цен: стадия роста цен (начало промыслового сезона), стадия снижения цен (стадия зрелости), обусловленная насыщением рынка. Так, пиковые скачки оптовых цен на некоторые виды тихоокеанских лососей приходятся на июнь, когда стартует лососевая путина, а предложение на рынке только формируется. Ближе к середине путины, после получения предварительных результатов, цены начинают корректироваться. Эластичность предложения, обусловленная уровнем дохода населения, способствует дальнейшей корректировке цен.

Таким образом, выделяют следующие факторы, влияющие на цену рыбной продукции: увеличение конкуренции на мировом рынке лососевых за счет развития аквакультуры; изменение государственного регулирования торговли; изменение потребительских предпочтений; сезонность промысла и пр. Тем не менее в отечественной экономической науке пока не дана оценка степени влияния каждого из указанных факторов на ценообразование лососевой продукции.

Целью статьи является оценка степени влияния объема вылова тихоокеанских лососей с учетом исторических данных на их оптовые цены. Принимая во внимание существенное колебание цен при одновременном увеличении изменения объема вылова после 2017 г., в данном исследовании рассматривается следующая гипотеза: объем вылова тихоокеанских лососей оказывает существенное влияние на их оптовые цены.

Материалы и методы

В работе использованы данные ФГБНУ «ВНИРО» о еженедельном вылове горбуши, кеты и нерки, составляющих около 98 % вылова тихоокеанских лососей. Источником данных о ценах на продукцию без головы из указанных видов тихоокеанских лососей служили материалы издания «Рыбный курьер Профи» с оптовыми ценами рыбодобывающих предприятий и обзоры оптовых цен в Дальневосточном федеральном округе, подготовленные ФГУП «Нацрыбресурс». Для анализа также использовались статистические данные Росстата, Росрыболовства, ФТС России, публикации в СМИ.

Для выявления и исследования взаимосвязи между выбранными показателями применяли графический метод анализа [Шорохова и др., 2015] и методы многомерного корреляционного анализа [Pardoe, 2020].

В первой части исследования при помощи регрессионного анализа с включением авторегрессионных компонент, учитывающих исторические значения факторов, была построена 18-факторная модель для описания цен на горбушу, кету и нерку. Статистический анализ был выполнен с помощью набора пакетов «tidyverse», «caret», «GGally» и «prophet» языка программирования R. Учитываемые в модели переменные включают объем вылова для каждого из анализируемых промысловых видов тихоокеанских лососей с временным лагом до 10 нед (включительно) и переменные по цене на них с

временным лагом до 7 нед (включительно). Всего обучающая выборка модели содержит 18 эндогенных переменных, основанных на 435 еженедельных записях.

Для всех моделей проведен предварительный анализ и исключены переменные, не улучшающие качество модели. В рамках каждой модели проводилось последовательное удаление каждой переменной с расчетом скорректированного информационного критерия Акаике (AIC). Если после удаления переменной значение AIC не увеличивалось, то принималось решение о сохранении данной переменной в модели. В итоге каждая из полученных моделей содержит минимальный набор независимых переменных, при которых потеря информации по сравнению с полной моделью оказалась незначительной.

Во всех уравнениях и таблицах используются следующие сокращения: Вылов_{лаг1} — Вылов_{лаг10} — еженедельные объемы вылова с временным лагом от одной до десяти недель; Цена_{лаг1} — Цена_{лаг7} — еженедельные цены с временным лагом от одной до семи недель; 1Q и 3Q — первый и третий квартили всех упорядоченных значений остатков; Мин — минимальное значение остатка; Макс — максимальное значение остатка; Медиана — медианное значение остатка; Множественный R² — множественный коэффициент детерминации; Нормированный R² — скорректированный множественный коэффициент детерминации; Р-значение — уровень статистической значимости; F — критерий Фишера. Символ «*» используется для обозначения статистической значимости коэффициентов регрессии. Количество звезд указывает на уровень значимости: * — Р-значение < 0,05 (значимость на уровне 0,05), ** — Р-значение < 0,01 (значимость на уровне 0,01), *** — Р-значение < 0,001 (значимость на уровне 0,001). Звезды выводятся рядом со значением коэффициента или в отдельной строке, чтобы обозначить степень значимости каждого коэффициента.

Результаты и их обсуждение

Ретроспективный анализ зависимости объема вылова горбуши, кеты и нерки от их оптовых цен

Несмотря на то что горбуша, кета и нерка относятся к диким тихоокеанским лососям, различие в объеме промысловых запасов, жизненных циклах и органолептических свойствах этих видов водных биоресурсов обуславливает необходимость применения дифференцированного подхода к анализу цен на них.

Так, горбуша является наиболее массовым объектом промысла — в среднем 65 % от всего вылова тихоокеанских лососей. Она обладает более высокой скоростью роста, цикличностью колебаний численности и относительно меньшими размерами по сравнению с кетой. Кроме того, мясо горбуши по вкусовым качествам уступает другим видам тихоокеанских лососей [Промысловые рыбы России, 2006].

Кета, в свою очередь, формирует в среднем 20 % вылова тихоокеанских лососей. В отличие от горбуши, для кеты не характерны циклические изменения объемов вылова. Мясо кеты менее калорийное и часто используется в диетическом питании.

Нерка в среднем составляет около 10 % вылова тихоокеанских лососей и считается одним из наиболее ценных видов. По аналогии с кетой динамика объема вылова нерки также имеет относительно стабильный характер. Мясо нерки отличается высоким содержанием жиров, что делает ее востребованным продуктом на внутреннем и внешних рынках.

Горбуша

Рассмотрим на примере горбуши качество и вид статистической взаимосвязи между случайно выбранными переменными (включающими цены и объемы вылова с временными лагами), построив соответствующую диаграмму рассеивания и отложив на ней также значения корреляции Пирсона. Наблюдается существенная корреляция между ценами *i*-го и (*i*-1)-го месяцев (рис. 1). Графики распределений признаков отражают значительную асимметрию распределений, особенно для объема вылова,

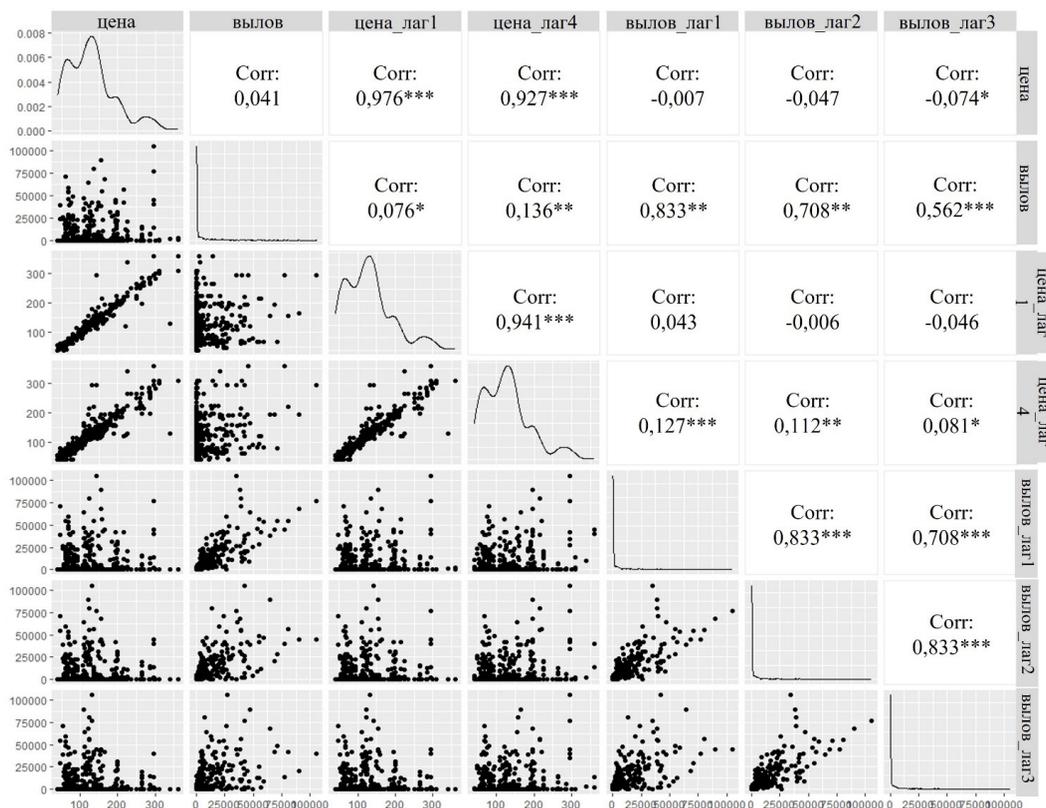


Рис. 1. Матрица диаграмм рассеяния и гистограмм для выборочного набора данных по горбуше

Fig. 1. Matrix of scatterplots and histograms for the dataset for pink salmon

поскольку модальным значением в ряду показателей вылова является 0 с ненулевыми значениями 5–6 мес. из 12 (в году).

Построив линейную регрессионную модель, включив в нее все 18 вышеупомянутых эндогенных переменных, получим следующие выводы (табл. 2). R^2 равен 0,98, следовательно, тестовая модель описывает более 95 % вариативности цены. Тем не менее остатки — ее минимальные и максимальные значения — распределены не по закону нормального распределения. Модель демонстрирует значительные отклонения от среднего прогноза: от $-121,0$ до $+208,9$ руб. за килограмм.

Таблица 2

Результаты проверочной множественной линейной регрессии для цены на горбушу на текущей неделе в зависимости от исторических данных по вылову и цене в предыдущие недели

Table 2

Residuals of the test multiple linear regression of pink salmon price on 18 variables of the catch and price in previous weeks (top row) and the model parameters (bottom rows)

Анализ остатков уравнения				
Мин	1Q	Медиана	3Q	Макс
-121,315	-1,912	-0,710	4,011	208,926
Оценка качества регрессионной модели				
Стандартная ошибка: 13,09 при 706 степенях свободы				
Множественный R^2	0,957	Нормированный R^2	0,9565	
F	1747	P-значение	$< 2,2 \cdot 10^{-16}$	

Результаты теста Харке-Бера (проверка ряда данных на соответствие асимметрии, эксцесса — на соответствие моментов нормального распределения) вернули р-значение $< 2,2 \cdot 10^{-16}$, что не позволяет принять гипотезу о близости распределения ошибок к нормальному. Тест Шапиро-Уилка (проверка соответствия данных нормальному распределению) для остатков модели возвратил р-значение $< 2,2 \cdot 10^{-16}$, соответственно, гипотеза о возможности соответствия остатков модели нормальному распределению также не может быть принята.

Графический анализ остатков приведен на рис. 2. На графиках видно, что дисперсия остатков неоднородна. Модель возвращает малые ошибки в случае, когда цены несущественно отличаются от средних исторических значений и, наоборот, прогнозные значения имеют большое отклонение от реальных цен в моменты их сильных скачков, падений.

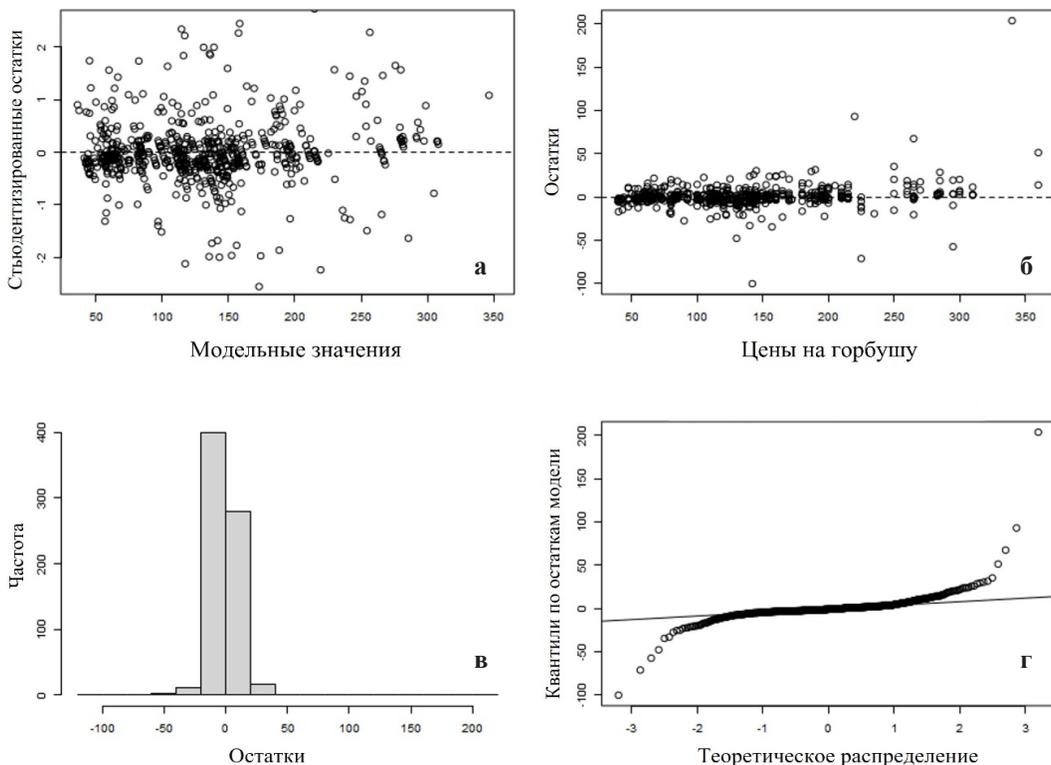


Рис. 2. Диаграммы распределения остатков проверочной множественной линейной регрессии для горбуши: **а** — диаграмма рассеивания выбросов для стьюдентизированных остатков; **б** — диаграмма рассеивания остатков модели; **в** — гистограмма остатков модели; **г** — график квантиль-квантиль

Fig. 2. Residuals from the test multiple linear regression of pink salmon price on the catch and price in previous weeks: **а** — scatterplot of studentized residuals; **б** — scatterplot of residuals in rub./kg; **в** — histogram for frequency of residuals; **г** — quantile-quantile plot

Для усиления описательной мощности модели преобразуем исходные данные с целью нормализации их распределений и линеаризации диаграмм рассеивания. Для этого необходимо заменить исходные значения цен — y , прологарифмировав их — $\ln(\text{цена})$, и исходные показатели объема вылова — capture , заменив их значениями $\log_{100}(\text{capture}+1)$. Диаграмма рассеивания преобразованных данных представлена на рис. 3. Очевидно, распределение цен стало намного более симметричным, распределение объемов демонстрирует более понятную структуру. В среднем коэффициенты корреляции Пирсона также выросли.

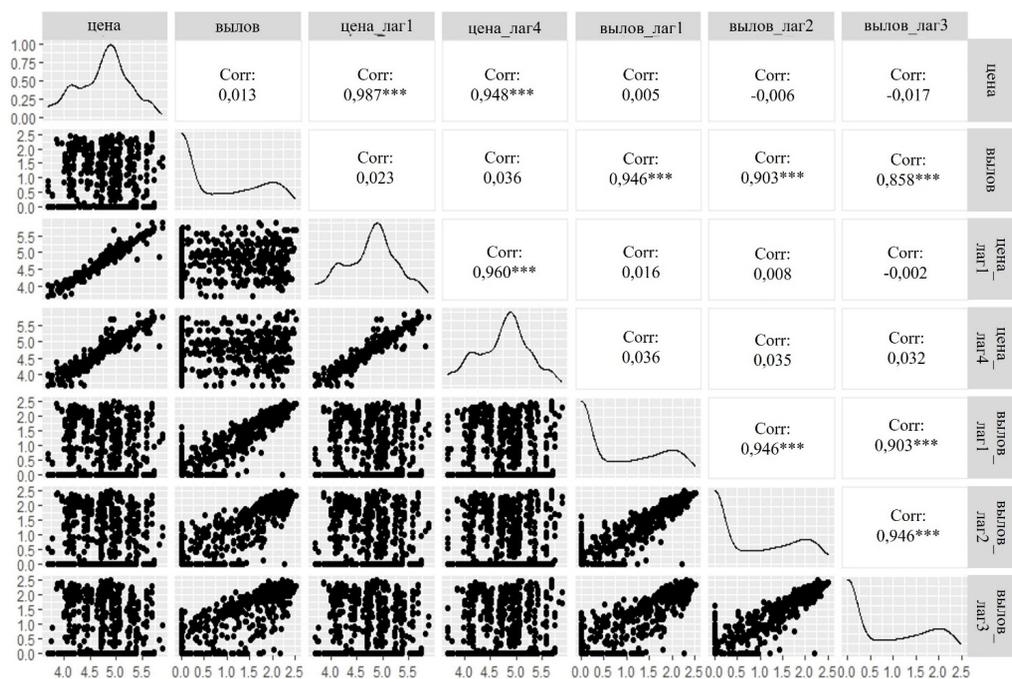


Рис. 3. Матрица диаграмм рассеяния и гистограмм для прологарфированного набора данных по горбуше

Fig. 3. Matrix of scatterplots and histograms for the logarithmically transformed dataset for pink salmon

Для оценки степени влияния каждой эндогенной переменной на цены на горбушу преобразуем все значения в наборе данных, приведя их к единому масштабу. Для этого в наборе значений по каждому признаку вычтем из каждого значения среднее по конкретному признаку и поделим на стандартное отклонение по данному признаку. В итоге цены будут представлены значениями от -2 до $+2$, вылов — значениями от -1 до $+2$. Таким образом, коэффициенты построенной регрессионной модели будут отражать не то, насколько ожидается изменение цены при изменении цены в прошлом месяце на 1 руб., либо при изменении вылова на 1 т, а в целом отразят «мощность» влияния того или иного эндогенного параметра на описываемую переменную. Кроме того, это позволит сопоставить результаты моделирования для горбуши, кеты и нерки.

Проведем отбор входящих в модель эндогенных факторов (в общем количестве 18), последовательно исключая их из модели, а затем оценивая изменения информационного критерия Акаике (AIC). Получена форма корреляционной функции:

$$y = 0,059841 + \text{вылов} \cdot 0,015222 + \text{цена}_{\text{лаг}1} \cdot 0,987887 - \text{вылов}_{\text{лаг}4} \times \\ \times 0,031419 + \text{вылов}_{\text{лаг}10} \cdot 0,015793.$$

Результаты линейной регрессии представлены в табл. 3. Модифицированный R^2 новой модели несколько превышает аналогичный для исходной модели, при этом количество входящих факторов сократилось с 18 до 4. Таким образом, выявлено 14 избыточных переменных, исключение которых повышает как устойчивость модели, так и ее описательную способность.

На основе значений коэффициентов при эндогенных факторах можно сделать вывод, что объем вылова вносит незначительный вклад в ценообразование горбуши, а вариативность текущих цен лучше всего объясняется изменчивостью цен на предыдущем шаге по времени. При этом статистическую значимость показывают данные по объему вылова на текущей неделе, предшествующие четыре недели, а также десять недель назад. Таким образом, можно оценить «память» по вылову производителей, назначающих цену на продукцию.

Результаты множественной линейной регрессии для цен на горбушу в зависимости от данных по вылову и цене в предыдущие недели

Table 3

Results of the multiple linear regression of pink salmon price on significant variables of the catch and price in previous weeks

Анализ остатков уравнения				
Мин	1Q	Медиана	3Q	Макс
-0,68648	-0,01457	-0,00123	0,01136	0,93723
Дисперсионный анализ уравнения				
Переменные	Коэффициент	Стандартная ошибка	t-статистика	P-значение
Свободный коэффициент	0,059841	0,029069	2,059	0,03990
Вылов	0,015222	0,006285	2,422	0,01569 *
Цена _{лар1}	0,987887	0,006030	163,815	$< 2 \cdot 10^{-16}***$
Вылов _{лар4}	-0,031419	0,007845	-4,005	$6,85 \cdot 10^{-5}***$
Вылов _{лар10}	0,015793	0,005021	3,145	0,00173**
Оценка качества регрессионной модели				
Стандартная ошибка: 0,1607 при 711 степенях свободы				
Множественный R ²	0,9743		Нормированный R ²	0,9742
F	6741 при 4 и 711 степенях свободы		P-значение	$< 2,2 \cdot 10^{-16}$

Тест Харке-Бера, как и тест Шапиро-Уилка для остатков модели, снова возвращает р-значение $< 2,2 \cdot 10^{-16}$, что не позволяет принять гипотезу о близости распределения ошибок к нормальному распределению. Тем не менее анализ остатков получившейся модели (рис. 4) показывает, что дисперсия остатков выровнялась, а отклонение распределения остатков от Гауссианы в хвостах стало меньше.

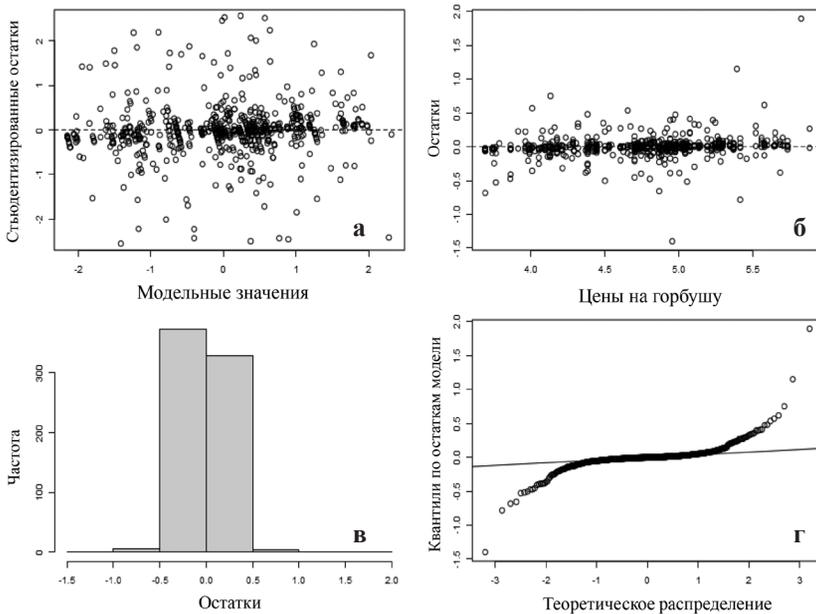


Рис. 4. Диаграммы распределения остатков итоговой модели по горбуше, основанной на преобразованных и отобранных данных: а — диаграмма рассеивания выбросов для студентизированных остатков; б — диаграмма рассеивания остатков модели; в — гистограмма остатков модели; г — график квантиль-квантиль

Fig. 4. Residuals of the final model of pink salmon price: а — scatterplot of studentized residuals; б — scatterplot of residuals in rub./kg; в — histogram for frequency of model residuals; г — quantile-quantile plot

Таким образом, получившаяся модель не подходит для объяснения цены на горбушу, требуя включения дополнительных факторов (например, показатели экспорта, курс валюты, затраты на обработку, уровень зарплат занятых на добыче и производстве продукции, стоимость топлива и т.д.). Тем не менее модель позволила проанализировать «память» цен на горбушу в отношении цен прошлых месяцев, а также оценить степень влияния объемов вылова в предшествующие недели на цены.

Графический анализ динамики понедельного объема вылова горбуши и цен на нее показал, что цена на горбушу корректируется в первую половину путины и закрепляет тенденцию после достижения пика (рис. 5). Так, 2014 г. показал наихудший результат вылова за предшествующие ему пять лет: было добыто всего 147,6 тыс. т горбуши, что на 49,5 % ниже, чем в 2012 г., и на 44 % ниже, чем в 2016 г. Несмотря на снижение цены в самом начале путины на 30 % (со 115 до 80 руб./кг), за пару недель до пика объема вылова цена снова увеличилась (до 93 руб./кг) и продолжала расти вплоть до подготовки к следующей путине, т.е. до начала мая 2015 г. Напротив, в 2018 г. цена в первой четверти путины достигла своего локального максимума в 195 руб./кг. Однако после нескольких недель успешного промысла (в среднем около 30 тыс. т еженедельно) в неделю наибольшего вылова в 89,8 тыс. т (5–10 августа) цена снизилась до 155 руб./кг и продолжала снижаться до конца года. Аналогичная ситуация обстоит в успешном 2021 г., когда по итогам первых недель цена уменьшилась почти в два раза — с 295 до 117 руб./кг.



Рис. 5. Динамика еженедельного объема вылова горбуши (тыс. т) и цены на нее (руб./кг) в 2010–2022 гг.

Fig. 5. Dynamics of pink salmon weekly catch (10^3 t) and price (rub./kg) in 2010–2022

Кета

Результат анализа данных по кете показал, что динамика изменения цены на нее не имеет прямой связи с выловом в течение путины соответствующего года. Построение линейной регрессии объема вылова кеты с учетом временных лагов на уровень их цен и отбор переменных, которые наилучшим образом описывают изменение цен, позволили получить следующую зависимость:

$$y = 0,026948 + \text{цена}_{\text{лаг}1} \cdot 1,014803 - \text{цена}_{\text{лаг}6} \cdot 0,082134 + \text{цена}_{\text{лаг}7} \cdot 0,062275 + \\ + \text{вылов}_{\text{лаг}3} \cdot 0,007696 + \text{вылов}_{\text{лаг}5} \cdot 0,010869 - \text{вылов}_{\text{лаг}7} \cdot 0,017712.$$

Вариативность цен на кету в основном объясняется сильным трендом и изменчивостью цен на кету на предыдущем шаге по времени (табл. 4). Также найдено влияние «памяти» цен семинедельной давности. Влияние объема вылова на цену кеты не особо значительно, тем не менее найдена корреляция с выловом трех-, пяти- и се-

миндельной давности. Однако включение их в модель лишь незначительно повысило ее описательную способность.

Таблица 4

Результаты множественной линейной регрессии для цены на кету в зависимости от данных по вылову и цене в предыдущие недели

Table 4

Results of the multiple linear regression of chum salmon price on significant variables of the catch and price in previous weeks

Анализ остатков уравнения				
Мин	1Q	Медиана	3Q	Макс
-0,33503	-0,00847	-0,00181	0.00400	0.27614
Дисперсионный анализ уравнения				
Переменные	Коэффициент	Стандартная ошибка	t-статистика	P-значение
Свободный коэффициент	0,026948	0,020276	1,329	0,184246
Цена _{лаг1}	1,014803	0,015974	63,529	< 2·10 ⁻¹⁶ ***
Цена _{лаг6}	-0,082134	0,040950	-2,006	0,045263*
Цена _{лаг7}	0,062275	0,037173	1,675	0,094319
Вылов _{лаг3}	0,007696	0,005223	1,473	0,141120
Вылов _{лаг5}	0,010869	0,007256	1,498	0,134588
Вылов _{лаг7}	-0,017712	0,005223	-3,391	0,000735***
Оценка качества регрессионной модели				
Остаточная стандартная ошибка: 0,1043 при 711 степенях свободы				
Множественный R ²	0,9892		Нормированный R ²	0,9891
F	10 880 при 6 и 711 степенях свободы		P-значение	< 2,2·10 ⁻¹⁶

График еженедельного объема вылова кеты и цены на нее демонстрирует разнонаправленную зависимость цены от объема вылова в отдельные периоды (рис. 6). Так, при ежегодном росте объема вылова кеты в 2013–2015 гг. практически на 40 % (со 103 тыс. до рекордных 140 тыс. т) отмечается двукратный рост цены на нее — со 110 руб./кг в 2013 г. до 210 руб./кг в 2015 г. В 2017–2018 гг. объем вылова увеличился на 15 % (с 97,6 тыс. до 112,3 тыс. т), при этом цена снизилась на 41 % — с 308 до 180 руб./кг. Вместе с тем в 2019–2022 гг. объем вылова колебался в диапазоне 74–83 тыс. т, при этом цены в пик путины, в августе, продолжали расти — с 230 руб./кг в 2020 г. до 360 руб./кг в 2022 г.

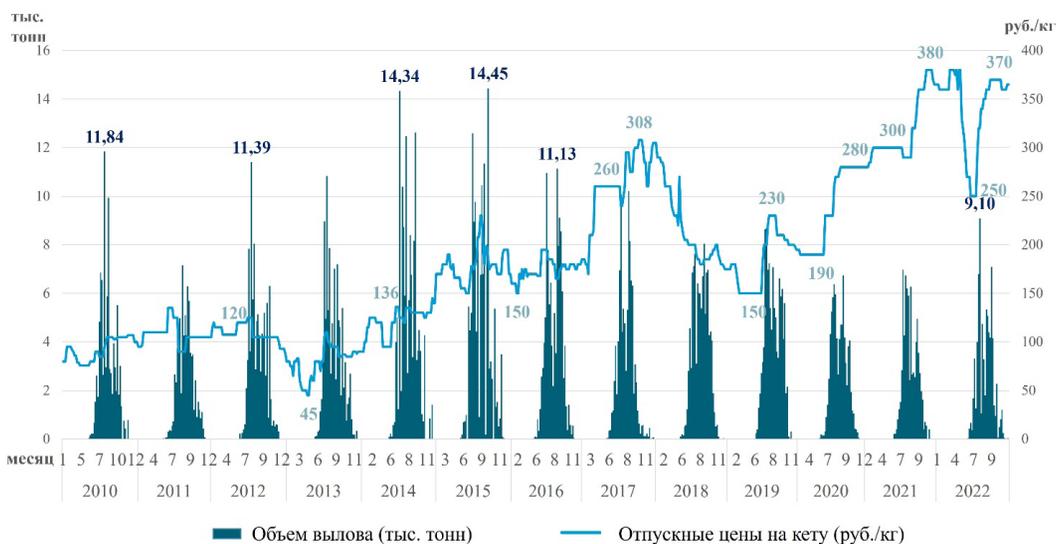


Рис. 6. Еженедельный объем вылова кеты и цены на нее в 2010–2022 гг.

Fig. 6. Dynamics of chum salmon weekly catch (10³ t) and price (rub./kg) in 2010–2022

Нерка

Для нерки модель также не выявила статистически значимой связи между вариативностью цены и изменением объема вылова (табл. 5). Проведя построение линейной регрессии объема вылова нерки с учетом временных лагов на уровень их цен и отобрав переменные, которые наилучшим образом описывают волатильность цен, получили следующую зависимость:

$$y = 0,022313 + \text{вылов} \cdot 0,012641 + \text{цена}_{\text{лаг1}} \cdot 0,919801 + \\ + \text{цена}_{\text{лаг2}} \cdot 0,076296 - \text{вылов}_{\text{лаг2}} \cdot 0,010031.$$

Таблица 5

Результаты множественной линейной регрессии для цены на нерку в зависимости от данных по вылову и цене на предыдущих неделях

Table 5

Results of the multiple linear regression of sockeye salmon price on significant variables of the catch and price in previous weeks

Анализ остатков уравнения				
Мин	1Q	Медиана	3Q	Макс
-0,312561	-0,003706	-0,00607	0,002545	0,314941
Дисперсионный анализ уравнений				
Переменные	Коэффициент	Стандартная ошибка	t-статистика	P-значение
Свободный коэффициент	0,022313	0,019168	1,164	0,24480
Вылов	0,012641	0,004403	2,871	0,00421**
Цена _{лаг1}	0,919801	0,037489	24,535	< 2 · 10 ⁻¹⁶ ***
Цена _{лаг2}	0,076296	0,037489	2,035	0,04217*
Вылов _{лаг2}	-0,010031	0,004387	-2,287	0,02250*
Оценка качества регрессионной модели				
Остаточная стандартная ошибка	0,04413 при 714 степенях свободы			
Множественный R ²	0,9921	Нормированный R ²	0,9921	
F	22 550 при 4 и 714 степенях свободы	P-значение	< 2,2 · 10 ⁻¹⁶	

Из выбранных переменных цена на нерку на текущей неделе имеет больше связи с историческими значениями цены на прошлой неделе, чем с объемом вылова за предыдущие периоды. Влияние объема вылова на цену кеты незначительно, тем не менее зафиксирована корреляция с выловом на текущей неделе и двухнедельной давности.

На рис. 7 виден трехкратный рост цен на нерку. При этом скачки цен были зафиксированы как в период снижения, так и в годы увеличения вылова: в 2014 г. объем вылова снизился на 26 % в сравнении с 2013 г., и цена по итогам первых месяцев путины увеличилась на 24 % — со 145 до 180 руб./кг, также в 2021 г. при увеличении объема вылова на 2 % (до 31 тыс. т) цена в первую половину путины выросла на 26 % — до 620 руб./кг. Вместе с тем в 2013 и 2016 гг. при достижении рекордных 50 тыс. т вылова цена на нерку в первую половину путины тоже увеличилась соответственно на 24 и 20 %.

Ретроспективный анализ динамики вылова и волатильности цен на горбушу, кету и нерку показал следующее.

Вариативность текущих цен на тихоокеанских лососей лучше всего объясняется изменением цен на предыдущих шагах по времени. Сравнение коэффициентов переменных вылова для горбуши, кеты и нерки показывает, что факторы объема вылова сильнее влияют на цены на горбушу, чем на кету и нерку.

Объем вылова закладывает определенную «ценовую пружину» для каждого вида тихоокеанских лососей по-разному. Цена на горбушу в начале путины достигает своего годового максимума, но после первых недель промысла корректируется в зависимости от объема вылова. Это особенно характерно для годов успешной путины — 2011, 2012, 2015, 2016, 2018, 2021 и 2022.

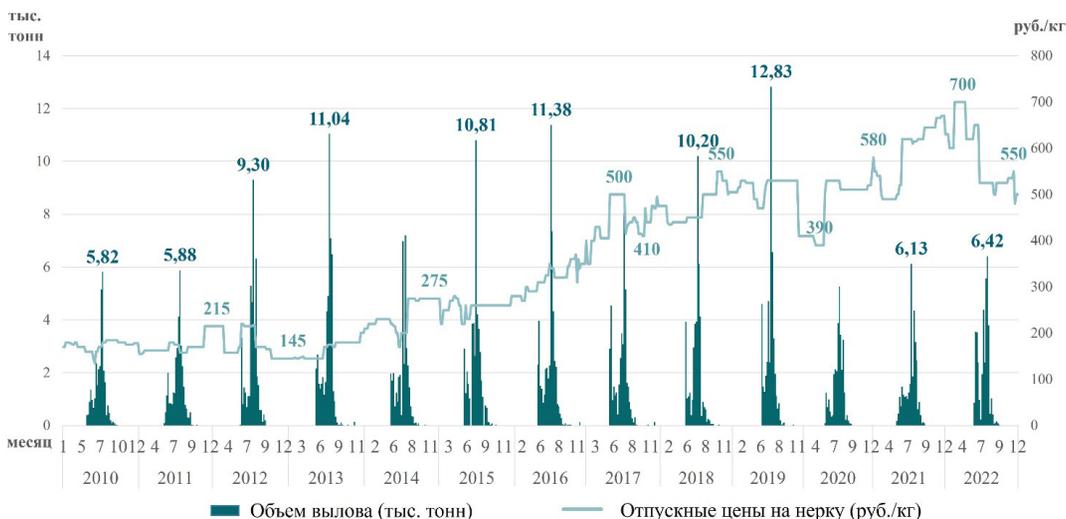


Рис. 7. Еженедельный объем вылова нерки и цены на нее в 2010–2022 гг.

Fig. 7. Dynamics of sockeye salmon weekly catch (10^3 t) and price (rub./kg) in 2010–2022

Для кеты характерен устойчивый рост цены (преимущественно в период активного промысла), а увеличение оптовой стоимости нерки наблюдается в годы и большого и низкого объема вылова.

Снижение и рост цен на горбушу происходят с разной скоростью. Снижение цены происходит стремительно, а повышение растягивается во времени. Эксперты отмечают, что срок возврата цены на прежние позиции после ее стремительного падения примерно в три-четыре раза дольше, чем срок падения цены (<https://fishnews.ru/rubric/lichnoe-mnenie/13154>). При этом далеко не всегда цена возвращается к максимальным значениям. Как правило, она приходит к показателям, незначительно превышающим усредненный уровень. Это характерно для всех трех видов.

Инфляционный и экспортный факторы

С 2012 г. средняя цена на мороженую горбушу выросла в пять раз. При этом инфляция за этот же период выросла вдвое. Таким образом, темп инфляции цен на горбушу заметно опережал темп продовольственной инфляции. В течение анализируемого периода цены на мороженую горбушу росли медленнее уровня инфляции в течение 12 мес. и совпадали с уровнем инфляции в течение 16 мес. — это пятая часть всего временного отрезка. В обоих случаях причиной гармонизации роста цен и инфляции становилась рекордная путина.

Отметим, что «ценовое эхо» рекордных путин было неодинаковым. Так, в 2013 г. после рекордной путины темп инфляции цен на мороженую горбушу оказался вдвое ниже темпов продовольственной инфляции. В 2018 и 2019 гг., несмотря на превышение годовыми уловами показателя 2013 г. соответственно в 1,7 и 1,2 раза, уровень цен не опустился ниже показателя темпа инфляции. Аналогично по итогам путины 2021 г.: объем вылова — 424 тыс. т, рост цены — на уровне инфляции.

Главная причина подобной неэластичности цен к увеличению объема вылова — курс национальной валюты. Финансовая эффективность экспорта при складывающемся в каждый конкретный момент курсе рубля разбалансировала поставки горбуши на внешние и внутренний рынки (рис. 8). В 2018–2019 гг. курс рубля по отношению к доллару в два раза превышал уровень 2013 г. — в среднем 62–64 руб./долл. против 31 руб./долл. в 2013 г.

По кете, в отличие от горбуши, долгосрочный тренд вылова выстраивается иначе. Отсутствуют резкие колебания годовых уловов. Динамика вылова кеты строится



Рис. 8. Темп инфляции цен на горбушу с учетом продовольственной инфляции и курса доллара
 Fig. 8. Inflation rate for pink salmon price, food inflation rate, and dollar exchange rate

в течение последних десяти лет как путь к рекордно низким уловам: около 140 тыс. т в 2014–2015 гг. и последующее почти двукратное снижение вылова в 2022 г. При этом средние цены на кету за указанный период выросли в 3,2 раза с учетом удвоения темпов продовольственной инфляции.

Из 135 исследуемых месяцев динамика темпа инфляции цен на мороженую кету была синхронизирована с темпом инфляции в течение 78 мес. — половина анализируемого периода. При этом в течение 27 мес. цена на кету в два раза отставала от темпов инфляции.

На рынке кеты также наблюдалось влияние валютного фактора на волатильность цен. Так, в 2015 г. объем вылова был выше уровня 2013 г. на 38 % и уровня 2014 г. на 4 %. Вместе с тем на фоне роста среднего курса рубля к доллару с 38,4 руб. в 2014 г. до 60–67 руб. 2015–2016 гг. темп инфляции цен на кету в отдельные месяцы в этот период обгонял темпы продовольственной инфляции (рис. 9).

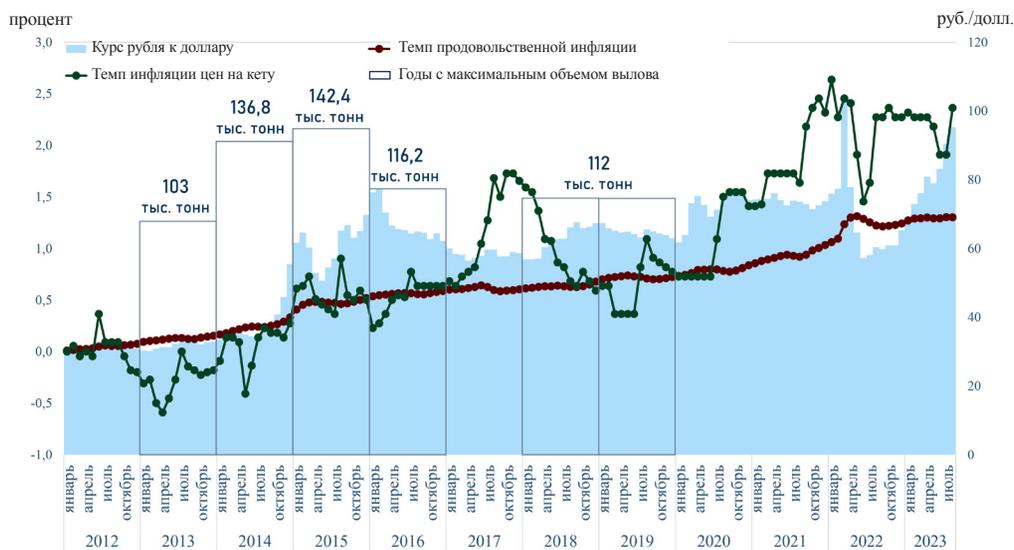


Рис. 9. Темп инфляции цен на кету с учетом продовольственной инфляции и курса доллара
 Fig. 9. Inflation rate for chum salmon price, food inflation rate, and dollar exchange rate

Рост цен на кету, превосходящий темпы инфляции, зафиксирован с лета 2020 г. Ежегодный вылов кеты в этот период составляет в среднем 76 тыс. т — в отличие от среднегодовых 115 тыс. т в предыдущие несколько лет. Предложение снизилось на треть, поэтому ценовые колебания вполне объяснимы.

Цены на нерку выросли с 2012 г. в 2,2 раза — практически на одном уровне с инфляцией. Также необходимо обратить внимание на то, что из 135 анализируемых месяцев в течение 103 темп инфляции цен на нерку либо заметно, как в 2013–2016 гг., отставал от темпов продовольственной инфляции, либо находился с ней на одном уровне.

Вместе с тем графический анализ не показал взаимосвязи динамики цен на нерку на внутреннем рынке и колебаний курса доллара (рис. 10).

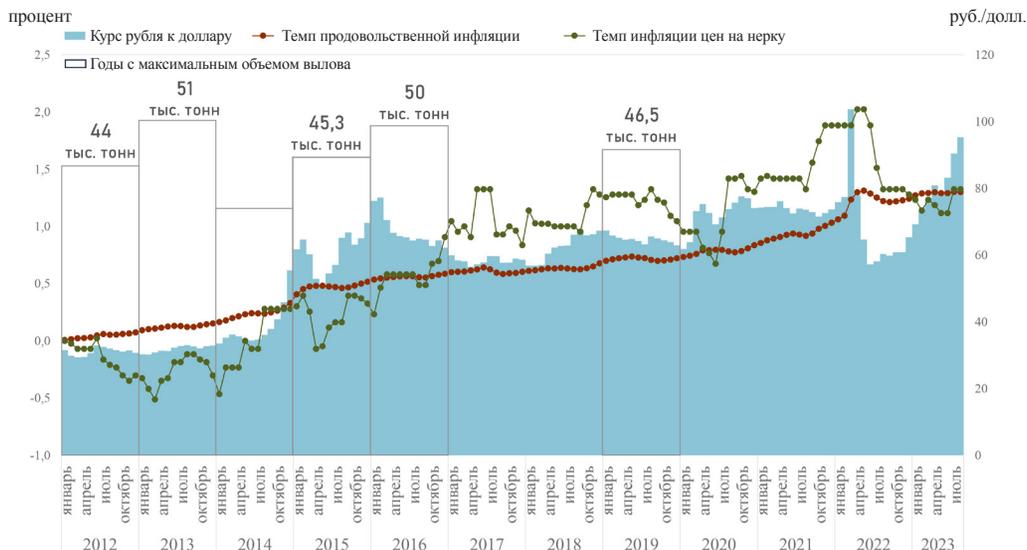


Рис. 10. Темп инфляции цен на нерку с учетом продовольственной инфляции и курса доллара

Fig. 10. Inflation rate for sockeye salmon price, food inflation rate, and dollar exchange rate

Итоги лососевой путины—2023

По предварительным итогам лососевой путины 2023 г. (на 10 сентября) объем вылова тихоокеанских лососей составил 580 тыс. т, что является вторым по значимости объемам вылова за всю историю наблюдений и уступает лишь результатам путины 2018 г. Показатель вылова на 135 % превышает уровень 2022 г. (246,8 тыс. т) и на 13 % выше уровня 2021 г. (551,8 тыс. т). Основу вылова составляет горбуша — 82 % общего объема (477,8 тыс. т).

При этом результаты проведенного ретроспективного анализа динамики цены хорошо описывают показатели вылова и цен в период лососевой путины 2023 г. (рис. 11). Цена на горбушу после роста в первые пять недель в среднем с 270 до 350 руб./кг снизилась к 10 сентября до 152 руб./кг. Существенное уменьшение цены (с 310 до 180 руб./кг) зафиксировано в период наибольшего прироста объема вылова — с 26,9 до 367,8 тыс. т (10–31 июля 2023 г.).

Вылов кеты по состоянию на 10 сентября составил 52,6 тыс. т, что практически соответствует уровню 2021–2022 гг. — соответственно 53,4 и 51,5 тыс. т, однако ниже показателей 2019–2020 гг. на 13 и 27 % (рис. 12).

В 2023 г., как и в предыдущие периоды, стоимость кеты постепенно растет в период всей путины. Так, к началу путины цена на кету снизилась в среднем с 325 руб./кг в начале июня до 305 руб./кг в первой декаде июля. Однако к началу сентября цена постепенно росла до 380 руб./кг, что является наиболее высоким по-



Рис. 11. Ежедневный объем вылова горбуши нарастающим итогом (тыс. т) и цена на нее (руб./кг) в период путины в 2019–2023 гг.

Fig. 11. Cumulative weekly catch of pink salmon (10³ t) and pink salmon price (rub./kg) in the fishing seasons of 2019–2023

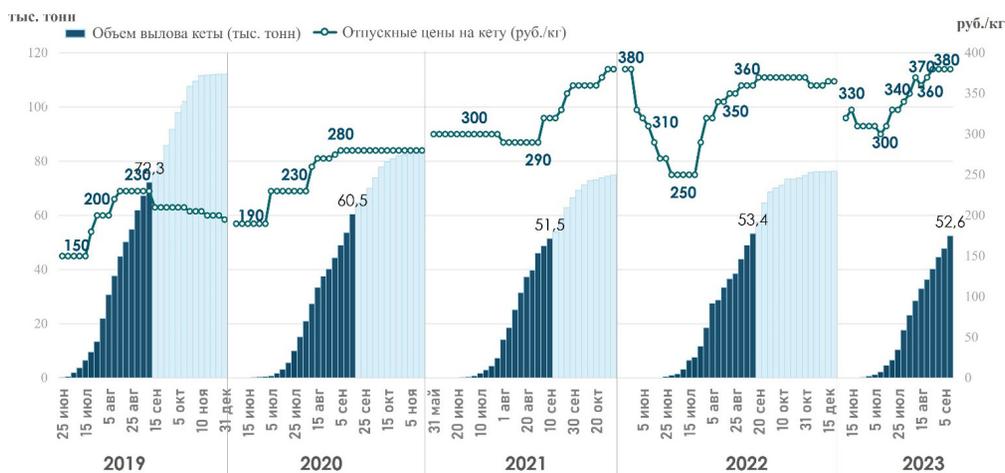


Рис. 12. Ежедневный объем вылова кеты (тыс. т) нарастающим итогом и цена на нее (руб./кг) в период путины в 2019–2023 гг.

Fig. 12. Cumulative weekly catch of chum salmon (10³ t) and chum salmon price (rub./kg) in the fishing seasons of 2019–2023

казателем для сентября в течение последних пяти лет. Это подтверждает результат регрессионного анализа, который показал слабую статистическую связь между объемом вылова и ценой на кету. На практике увеличение объема вылова кеты в текущем году сопровождается ростом ее цены, что, как было отмечено ранее, также характерно для 2019–2022 гг.

Аналогичные выводы можно сделать и по нерке. Объем вылова нерки на 10 сентября 2023 г. составил 37 тыс. т, что меньше показателя в 2019 г. на 20 % и практически соответствует уровню 2022 г. (рис. 13). Однако в отличие от 2022 г., когда с начала июля по начало сентября цена на нерку уменьшилась на 19 % (с 650 до 525 руб./кг), в 2023 г. цена, напротив, выросла на 12 % — в среднем с 450 до 505 руб./кг. При этом средняя цена на нерку в первые два месяца путины 2023 г. составила 482 руб./кг, что является наименьшим значением за указанный период последних пяти лет: –17,5 % к уровню 2022 г., –16,3 % к уровню 2021 г., –9,0 % к уровню 2020 г., –2,0 % к уровню 2019 г.

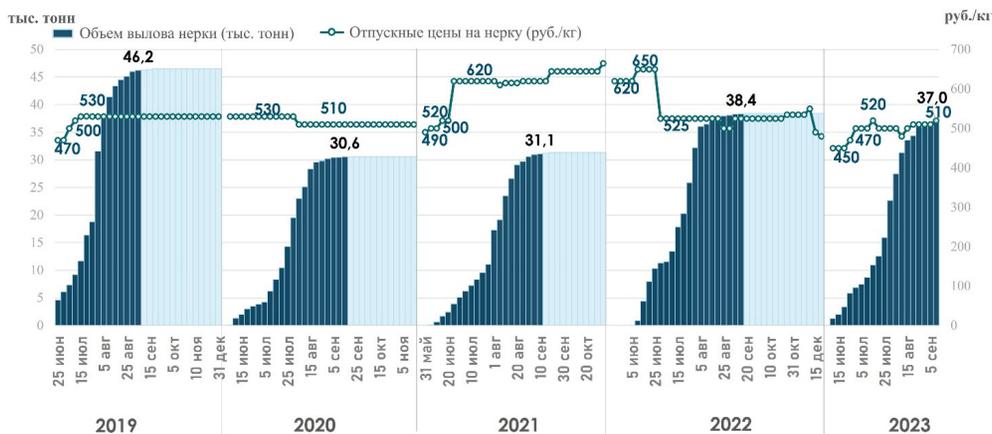


Рис. 13. Ежедневный объем вылова нерки нарастающим итогом (тыс. т) и цена на нее (руб./кг) в период пугины в 2019–2023 гг.

Fig. 13. Cumulative weekly catch of sockeye salmon (10³ t) and sockeye salmon price (rub./kg) in the fishing seasons of 2019–2023

Выводы

По итогам проведенного анализа не подтверждено, что объем вылова тихоокеанских лососей оказывает существенное влияние на их оптовые цены. Получившаяся модель, основанная только на данных объема вылова, не подходит для объяснения цен на горбушу, кету и нерку, требуя включения дополнительных факторов (например, показателей экспорта, курса валюты, затрат на обработку, уровня зарплат в отрасли, стоимости топлива и т.д.).

Тем не менее итоговая модель, основанная на преобразованных данных, позволила проанализировать «память» цен на тихоокеанских лососей в отношении цен прошлых месяцев, а также оценить степень влияния объемов вылова в предшествующие недели на цены на тихоокеанских лососей. Так, для горбуши влияние фактора вылова, несмотря на его незначительность, оказалось более выраженным, чем для других исследуемых в работе видов. Статистическую значимость показывают данные по объему вылова на текущей неделе, на предшествующие четыре недели, а также на десять недель назад. При этом рекордная пугина нередко позволяла гармонизировать динамику цен на горбушу и инфляции, однако «ценовое эхо» рекордных пугин было неодинаковым.

Вариативность цен на кету и нерку в рамках построенной модели в первую очередь объясняется сильным ценовым трендом. При этом графический анализ показал, что для кеты характерен устойчивый рост цен (особенно в период активного промысла), коррелирующий с темпами инфляции практически в течение всего рассмотренного периода. Цена же на нерку может расти в годы как большого, так и низкого объема вылова. Цены на нерку в течение всего анализируемого периода находятся на одном уровне или ниже уровня продовольственной инфляции.

Это подтверждает необходимость использования дифференцированного подхода к анализу рынка тихоокеанских лососей. Для горбуши, кеты и нерки характерна своя «ценовая пружина», сжатие и разжатие которой лишь отчасти зависит от колебаний вылова, в то время как собственное сочетание каналов доступа на рынок и тенденции внешней торговли тихоокеанскими лососями вносит дополнительную сложность в прогнозирование цен на лососевую продукцию.

По результатам графического анализа отмечается влияние экспорта на ценообразование на горбушу и кету без головы на внутреннем рынке, что обусловлено складывающимся в конкретное время курсом доллара, который может разбалансировать поставки тихоокеанских лососей на внутренний и внешний рынки. Так, на фоне роста

курса доллара темпы инфляции цен на горбушу и кету в отдельные годы превышают темп продовольственной инфляции даже при высоких уловах. Однако характер влияния этих и иных факторов на ценообразование на продукцию из тихоокеанских лососей требует дополнительного изучения и дальнейших исследований.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы признательны доктору технических наук, профессору Л.Н. Бочарову за ценные советы, которые были учтены при подготовке настоящей статьи, а также рецензентам за важные замечания, которые позволили повысить методологическую аккуратность при доработке статьи.

The authors are grateful to Prof. L.N. Bocharov for valuable advices taken into account in the study and to anonymous reviewers and editors for important comments that enhanced methodological accuracy of the article.

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. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

This article does not concern investigations 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 authors state that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Выполненная работа была комплексной, и каждый автор имел отношение к сбору данных, обработке результатов и завершающему этапу подготовки публикации.

All authors were involved in the data collection and processing, the results analyzing, and the manuscript writing and illustrating.

Список литературы

Володина С.Г. Условия ценообразования на рыбохозяйственных предприятиях (на примере Приморского края) // Науч. тр. Дальрыбвтуза. — 2019. — Т. 50, № 4. — С. 83–88.

Михайлова Е.Г. Особенности ценовой динамики на рыбном рынке // Тез. докл. Междунар. науч.-практ. семинара «Тихоокеанский лосось в мире человеческих взаимоотношений: экономических, социальных, экологических, исторических, этнических и культурных». — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2019. — С. 77–80.

Промысловые рыбы России. В двух томах : моногр. / под ред. О.Ф. Гриценко, А.Н. Котляра и Б.Н. Котенева. — М. : ВНИРО, 2006. — Т. 1. — 656 с.

Шагайда Н.И., Терновский Д.С. Волатильность цен на продовольственные товары в 2021–2022 гг. в контексте продовольственной безопасности // Вопр. экономики. — 2023. — № 9. — С. 29–46. DOI: 10.32609/0042-8736-2023-9-29-46.

Шорохова И.С., Кисляк Н.В., Мариев О.С. Статистические методы анализа : учеб. пособие. — Екатеринбург : Урал. ун-т, 2015. — 300 с.

Asche F., Misund B., Oglend A. The case and cause of salmon price volatility // Marine Resource Economics. — 2019. — Vol. 34, № 1. — P. 23–38. DOI: 10.1086/701195.

Asche F., Oglend A., Zhang D. Hoarding the herd: The convenience of productive stocks // Journ. of Futures Markets. — 2015. — Vol. 35, Iss. 7. — P. 679–694. DOI: 10.1002/fut.21679.

Dahl R.E., Oglend A. Fish price volatility // Marine Resource Economics. — 2014. — Vol. 29, № 4. — P. 305–322. DOI: 10.1086/678925.

- Knapp G., Guettabi M., Goldsmith O.S.** The economic importance of Bristol Bay Salmon Industry. — Anchorage : Institute of Social and Economic Research, University of Alaska, 2013. — 86 p.
- Oglend A.** Recent trends in salmon price volatility // *Aquaculture Economics & Management*. — 2013. — Vol. 17, Iss. 3. — P. 281–299. DOI: 10.1080/13657305.2013.812155.
- Pardoe I.** *Applied regression modeling*. 3rd edition. — New Jersey : John Wiley & Sons, 2020. — 336 p.
- Roll K.H., Nygaard R., Fissel B., Hilger J.** Are US Wild Salmon Products Affected by Farmed Salmon? A Cointegration Analysis // *Marine Resource Economics*. — 2022. — Vol. 37, № 3. — P. 283–303. DOI: 10.1086/720517.

References

- Volodina, S.G.**, Pricing conditions in fishing enterprises (on the example of the Primorsky Krai), *Nauchn. Tr. Dal'rybvtuza*, 2019, no. 4, pp. 83–88.
- Mihajlova, E.G.**, The price dynamics in the fish market, *Theses of reports from the International Scientific and Practical Seminar “Pacific Salmon in the World of Human Relations: Economic, Social, Environmental, Historical, Ethnic, and Cultural Aspects”*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2019, pp. 77–88.
- Promyslovyye ryby Rossii. V dvukh tomakh* (Commercial fishes of Russia: in 2 volumes), Gritsenko, O.F., Kotlyar, A.N., and Kotenev, B.N., eds, Moscow: VNIRO, 2006, vol. 1.
- Shagaida, N.I. and Ternovsky, S.**, Food price volatility in 2021–2022 in the context of food security, *Voprosy Ekonomiki*, 2023, no. 9, pp. 29–46. doi 10.32609/0042-8736-2023-9-29-46
- Shorokhova, I.S., Kislyak, N.V., and Mariev, O.S.**, *Statistical methods of analysis*, Ekaterinburg: Ural Univ., 2015.
- Asche, F., Misund, B., and Oglend, A.**, The case and cause of salmon price volatility, *Marine Resource Economics*, 2019, vol. 34, no. 1, pp. 23–38. doi 10.1086/701195
- Asche, F., Oglend, A., and Zhang, D.**, Hoarding the herd: The convenience of productive stocks, *Journ. of Futures Markets*, 2015, vol. 35, no. 7, pp. 679–694. doi 10.1002/fut.21679
- Dahl, R.E. and Oglend, A.**, Fish price volatility, *Marine Resource Economics*, 2014, vol. 29, no. 4, pp. 305–322. doi 10.1086/678925
- Knapp, G., Guettabi, M., and Goldsmith, O.S.**, *The economic importance of Bristol Bay Salmon Industry*, Anchorage: Institute of Social and Economic Research, University of Alaska, 2013.
- Oglend, A.**, Recent trends in salmon price volatility, *Aquaculture Economics & Management*, 2013, vol. 17, no. 3, pp. 281–299. doi 10.1080/13657305.2013.812155
- Pardoe, I.**, *Applied regression modeling*, New Jersey: John Wiley & Sons, 2020.
- Roll, K.H., Nygaard, R., Fissel, B., and Hilger, J.**, Are US Wild Salmon Products Affected by Farmed Salmon? A Cointegration Analysis, *Marine Resource Economics*, 2022, vol. 37, no. 3, pp. 283–303. doi 10.1086/720517
- FishStatJ Database, FAO [Electronic source]*. URL: <https://www.fao.org/fishery/ru/topic/166235?lang=en>. Cited November 15, 2023.
- Results of the work of the fishery complex of the Kamchatka region in 2021. [Electronic source]*. URL: <https://www.kamgov.ru/minfish/itogi-raboty-rybohozajstvennogo-kompleksa-kamcatskogo-kraa-v-2010-godu>. Cited December 22, 2023.
- Fish day, or about fish consumption in Russia*, VTsIOM, 2023. [Electronic source]. URL: <https://wciom.ru/analytical-reviews/analiticheskii-obzor/rybnyi-den-ili-o-potreblenii-ryby-v-rossii>. Cited December 22, 2023.
- Main industry events. July 2019, VARPE, 2019.* [Electronic source]. URL: https://www.varpe.org/events/conf/news/glavnye_otraslevye_sobytiya_iyul_2019_goda/. Cited December 22, 2023.
- How and why the price of red fish changes, *Network publication “Internet portal Fishnews.ru”* [Electronic source]. URL: <https://fishnews.ru/rubric/lichnoe-mnenie/13154>. Cited September 9, 2023.

Поступила в редакцию 17.11.2023 г.

После доработки 26.12.2023 г.

Принята к публикации 1.03.2024 г.

The article was submitted 17.11.2023; approved after reviewing 26.12.2023;
accepted for publication 1.03.2024

**СТРАНИЦЫ ПАМЯТИ
SCROLLS OF MEMORY****ПАМЯТИ ИХТИОЛОГА И НАТУРАЛИСТА
ЕФИМА ИЗРАИЛЕВИЧА КУКУЕВА (1947–2022)**

8 февраля 2022 г. ушел из жизни известный ихтиолог в области таксономии и фаунистики, популяризатор науки и натуралист Ефим Израилевич Кукуев. Он родился 8 марта 1947 г. в г. Клинцы Брянской области в семье профессиональных фотографов. Его отец И.Е. Кукуев — участник войны, полковой разведчик. Вскоре семья Кукуевых переехала в г. Рубцовск Алтайского края, где у Ефима активно развился остеомиелит, который грозил скорой смертью. От полного отчаяния родители написали письмо с просьбой о помощи в секретариат главы правительства СССР и неожиданно получили ответ с предписанием переезжать в г. Светлогорск Калининградской области, где имелось нужное специализированное детское медицинское учреждение. Переезд состоялся в 1952 г., что и спасло ребенка. Четыре года он провел в Детском ортопедическом санатории «Пионерск», из них три года пролежал неподвижно, «закованный» в гипс. В результате лечения он смог восстановиться и перейти к относительно активному образу жизни. Однако последствия этого заболевания сопровождали его последующую жизнь, наложив ограничения в профессиональной деятельности с возможностью работы лишь в камеральных условиях.

В 1966 г., окончив Светлогорскую среднюю школу, Ефим поступил на заочное отделение ихтиологического факультета Калининградского технического института рыбной промышленности и хозяйства (КТИРПиХ) и в 1974 г. получил образование по специальности «Ихтиология и рыбоводство». В январе 1967 г. приступил к работе техником-ихтиологом Научного музея АтлантНИРО. Здесь и прошла вся его трудовая жизнь. До ноября 1980 г. работал в должностях техника, лаборанта и младшего научного сотрудника. С ноября 1980 по январь 1984 г. обучался в очной целевой аспирантуре Института океанологии АН СССР в Москве, где подготовил и защитил в октябре 1984 г. кандидатскую диссертацию «Ихтиофауна талассобатиальных районов Северной Атлантики (видовой состав и зоогеографический анализ)» под руководством выдающегося

ихтиолога Н.В. Парина. Благодарную память о своем учителе Ефим хранил до конца жизни. С января 1984 г. он вновь работал в АтлантНИРО, занимая должности младшего и старшего научного сотрудника, а с 2000 г. — руководителя группы систематики фауны.

Научная работа Ефима Израилевича главным образом была основана на изучении рыб обширного коллекционного фонда АтлантНИРО, собранных в различных районах Атлантики и Восточной Пацифики. Результаты его исследований регулярно публиковались с начала 1980-х гг. Всего в 1977–2022 гг. вышло в свет 160 публикаций, среди которых 131 была научной и 29 — научно-популярными. Список научных публикаций включает 83 статьи (41 — в Вопросах ихтиологии) и 40 тезисов докладов, а также четыре книги и три определителя. Ведущая тематика публикаций — таксономия, фаунистика и зоогеография рыб (69 статей и 28 тезисов докладов). Основными объектами исследований были мезо- и батипелагические рыбы Мирового океана. Большинство статей посвящены систематике (24), фаунистике (42) и общим вопросам зоогеографии (4) океанических рыб. В соавторстве с Н.В. Париным, И.А. Труновым, А.М. Прокофьевым и И.И. Коноваленко Е.И. Кукуевым были описаны новые таксоны: род каристид *Paracaristius*, подрод опахов *Paralampris* и 18 видов: по 6 видов семейств *Caristiidae* и *Chiasmodontidae*, два вида акул рода *Scymnodalatis*, по одному виду — кинжалозуб *Anotopterus nikparini*, ореостомовая рыба *Alloctytus guineensis* и опистопротковая рыба *Rhynchohyalus perbevs*, а также подвид балтийской финты *Alosa fallax balticus*, которая в настоящее время рассматривается в ранге самостоятельного вида *Alosa baltica* Kukuev, Orlov, 2018. Кроме того, была восстановлена валидность южноокеанского кинжалозуба *Anotopterus vorax* [Кукуев, 1998] и южного опаха *Lampris immaculatus* [Парин, Кукуев, 1983].

Обширную новую информацию содержат публикации по составу мезопелагических ихтиоценов открытой части Северной (13 статей), Юго-Западной (2), Юго-Восточной (4) и Центрально-Восточной (4) Атлантики и ихтиофауны Балтийского моря (1). Особый интерес Ефим Израилевич проявлял к изучению состава и формирования ихтиофауны океанических подводных поднятий (15). Серия из 26 статей посвящена новым находкам видов акул, скатов и костистых рыб, которые заметно расширяли представления об их распространении. Особо следует выделить четыре статьи о происхождении биполярных и других типов ареалов океанических рыб в кайнозойский период. Наряду с этим в 2014 г. на основе серии научно-популярных сообщений была подготовлена книга «Ихтиологические очерки о рыбах известных и малоизвестных», предназначенная для широкого круга читателей. Ее тираж быстро разошелся, и потребовалось дополнительное издание.

В честь Ефима Израилевича названы новые виды рыб — *Poromitra kukuevi* Kotlyar, 2008, *Eustomias kukuevi* Prokofiev, 2018 и *Rajella kukuevi* Dolganov, 1985.

Ефим Израилевич с детства страстно увлекался сбором и описанием палеонтологических коллекций на склонах балтийского побережья в районе Светлогорска, включая насекомых — инклюзов янтаря. В Музее янтаря Калининграда состоялось несколько его выставок, а в Светлогорском филиале Музея Мирового океана периодически представлялась экспозиция, основанная на его коллекции окаменелостей.

Практически вся профессиональная жизнь Ефима Израилевича прошла в группе систематики, курирующей экспозицию гидробионтов АтлантНИРО. В выставочном зале экспозиции он прочитал более 2 тысяч лекций с охватом свыше 30 000 человек. Заметный вклад им был внесен в дизайн музейной экспозиции института, часть экспонатов была сделана при его участии. Вместе с тем необходимо отметить, что главной внутренней задачей Ефима Израилевича была систематика рыб, в чем он достаточно полно проявил себя. В то же время собственно музейная работа требует особой внутренней дисциплины, упорядоченности, методичности с обязательной каталогизацией коллекций, что не было присуще характеру Ефима.

Ефим Израилевич Кукуев оставил после себя светлую память как добросердечный и отзывчивый человек, профессионал в области ихтиологии, систематики и фаунистики.

Список важнейших научных публикаций Е.И. Кукуева

Книги

Биденко М.С., Перова Л.И., Кукуев Е.И., Суховершин В.В. Промысловые рыбы Атлантического океана. Справочник. — М. : Пищ. пром-сть, 1981. — 177 с.

Prokofiev A.M., Kukuev E.I. Systematics and distribution of the swallowfishes of the genus *Pseudoscopelus* (Chiasmodontidae). — Moscow : KMK Sci. Press Ltd., 2007. — 162 p.

Кухоренко К.Г., Кукуев Е.И. Рыбы Атлантики. — Калининград : Терра-Балтика, 2010. — 192 с.

Кукуев Е.И. Ихтиологические очерки о рыбах известных и малоизвестных. — Калининград : АтлантНИРО, 2014. — 171 с.

Определители

Гомолицкий В.Г., Гущин А.В., Кукуев Е.И., Милорадов Г.К. Методические материалы по определению миктофид открытых районов северной части Атлантического океана. — Калининград : АтлантНИРО, 1977. — 52 с.

Кукуев Е.И., Гущин А.В., Гомолицкий В.Г., Милорадов Г.К. Методические материалы по определению рыб открытых вод Северной Атлантики. — Калининград : АтлантНИРО, 1980. — 145 с.

Кукуев Е.И., Коноваленко И.И., Суховершин В.В., Сухорукова В.С. Методические материалы для определения эпи-мезопелагических рыб нотальной зоны юго-восточной части Тихого океана. — Калининград : АтлантНИРО, 1989. — 120 с.

Статьи

Парин Н.В., Кукуев Е.И. Восстановление валидности *Lampris immaculatus* Gilchrist (Lampridae) и географическое распространение опаховых // Вопр. ихтиол. — 1983. — Т. 23, № 1. — С. 3–14.

Кукуев Е.И. Ихтиофауна подводных поднятий бореальной и субтропической зон Северной Атлантики // Биологические ресурсы талассобатиальной зоны Мирового океана. — М. : ВНИРО, 1991. — С. 15–39.

Кукуев Е.И. Систематика и распространение в Мировом океане рыб-кинжалозубов рода *Anotopterus* (Anotopteridae, Aulopiformes) // Вопр. ихтиол. — 1998. — Т. 38, № 6. — С. 745–759.

Kukuev E.I. 20 years of ichthyofauna research on seamounts of the North Atlantic Ridge and adjacent areas. A review // Arch. Fish. Mar. Res. — 2004. — Vol. 51, № 1–3. — P. 215–232.

Кукуев Е.И. О формировании биполярных (антитропических) ареалов мезопелагических рыб в течение кайнозойского периода // Гидробиологические исследования в бассейне Балтийского моря, Атлантическом и Тихом океанах на рубеже тысячелетий : сб. науч. тр. — Калининград : АтлантНИРО, 2005. — С. 195–217.

Трунов И.А., Кукуев Е.И., Парин Н.В. Материалы к ревизии семейства Caristiidae (Perciformes). Сообщение 1. Описание *Paracaristius heemstrai* gen. et. sp. nov. // Вопр. ихтиол. — 2006. — Т. 46, № 4. — С. 465–470.

Прокофьев А.М., Кукуев Е.И. *Pseudoscopelus parini* sp. nova — новый вид светящихся живоглофов (Perciformes: Chiasmodontidae) из западной части Тихого океана // Вопр. ихтиол. — 2006. — Т. 46, № 4. — С. 558–561.

Кукуев Е.И. К вопросу о происхождении биполярных и других типов ареалов мезо- и батипелагических рыб в течение кайнозойского периода // Мат-лы 8-й Всерос. школы по морской биологии «Проблемы морской палеоэкологии и биогеографии в эпоху глобальных изменений». — М. : Геос, 2009. — Вып. 9. — С. 87–96.

Кукуев Е.И. Об истории формирования сообщества рыб, ассоциируемых с изолированными подводными поднятиями и островными системами Атлантического океана // Мат-лы 8-й Всерос. школы по морской биологии «Проблемы морской палеоэкологии и биогеографии в эпоху глобальных изменений». — М. : Геос, 2009. — Вып. 9. — С. 96–101.

Кукуев Е.И., Парин Н.В., Трунов И.А. Материалы к ревизии рыб семейства Caristiidae (Perciformes). Сообщение 2. Каристовые рыбы восточной Атлантики (переописание *Platyberyx opalescens* Zugmaier и описание двух новых видов *Platyberyx maui* sp. n. и *Caristius andriashevi* sp. n. // Вопр. ихтиол. — 2012. — Т. 52, № 2. — С. 149–163.

Кукуев Е.И., Парин Н.В., Трунов И.А. Материалы к ревизии рыб семейства Caristiidae (Perciformes). 3. Большеротые каристовые рыбы (род *Caristius*) из умеренно-тёплых вод Тихого и Атлантического океанов с описанием трёх новых видов из юго-восточной Атлантики (*C. barsukovi* sp. n., *C. litvinovi* sp. n., *C. walvisensis* sp. n.) // Вопр. ихтиол. — 2013. — Т. 53, № 5. — С. 540–562. DOI: 10.7868/S0042875213040036.

Kukuev E.I. Formation of extratropical (moderately cold-water and bipolar) ranges of species of mesopelagic fish of high-latitude areas of the World ocean // J. of Ichthyol. — 2014. — Vol. 54, № 10. — P. 790–807. DOI: 10.1134/S0032945214100099.

Stehmann M., Kukuev E.I. Two southeastern Atlantic records of the rare largetooth cookie-cutter shark, *Isistius plutodus* (Selachii, Squaliformes, Dalatiidae) // Cybium. — 2015. — Vol. 39, № 2. — P. 73–77.

Кукуев Е.И., Орлов А.М. Новый подвид финты — балтийская финта *Alosa fallax balticus* (Clupeidae) // Биол. внутр. вод. — 2018. — № 4. — С. 28–37. DOI: 10.1134/S0320965218040113.

Кукуев Е.И. Ювенильные особи опахов (Lampridae) из Атлантического и Тихого океанов с замечаниями о систематике, распределении опаховых и описанием нового подрода *Paralampris* subgen. nov. // Вопр. ихтиол. — 2021. — Т. 61, № 2. — С. 134–141. DOI: 10.31857/S0042875221020120.

Kukuev E.I., Reiner F. Captures of the Goblin Shark *Mitsukurina owstoni* (Mitsukurinidae) off Portugal and in the Adjacent Waters with Comments on the Taxonomy and Distribution of the Species in the Waters of the Atlantic Ocean // J. of Ichthyol. — 2022. — Vol. 62, № 7. — P. 1293–1299. DOI: 10.1134/s0032945222040129.

Ч.М. Нигматуллин, С.Ю. Гулюгин

Атлантический филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АтлантНИРО»), г. Калининград
nigmatullin@atlant.vniro.ru, gulyugin@atlant.vniro.ru

НАДЕЖДА КОНСТАНТИНОВНА ХРИСТОФОРОВА
(30.10.1940–7.03.2024)



7 марта 2024 года ушла из жизни доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры ЮНЕСКО «Морская экология» Института Мирового океана (школы) ДВФУ, ведущий научный сотрудник лаборатории геохимии Тихоокеанского института географии ДВО РАН, заслуженный деятель науки Российской Федерации Христофорова Надежда Константиновна.

Н.К. Христофорова родилась 30 октября 1940 г. в Приморье. С отличием окончив химфак (1963 г.) Дальневосточного государственного университета (ДВГУ), обучалась в аспирантуре при кафедре физической и коллоидной химии. С 1974 г. по март 2024 г. — старший научный сотрудник, ведущий научный сотрудник лаборатории геохимии Тихоокеанского института географии ДВО РАН. В 1986 г. была приглашена в ДВГУ для организации кафедры экологии на биолого-почвенном факультете. С 1986 по 2011 г. — заведующая кафедрой экологии ДВГУ, с 1998 по 2021 г. — заведующая кафедрой ЮНЕСКО «Морская экология» ДВГУ (ДВФУ), с 2002 по 2015 г. — заведующая кафедрой экологии и биологии Дальневосточной государственной социально-гуманитарной академии (ныне Приамурский государственный университет имени Шолом-Алейхема).

Круг ее научных интересов составляли биогеохимия, морская экология, загрязнение окружающей среды и его оценка, экологическое образование. Она являлась экологом широкого профиля, одним из ведущих российских специалистов в области изучения состояния морской среды в условиях интенсификации хозяйственной деятельности.

Н.К. Христофоровой разработаны и достойно оценены специалистами принципы биоиндикации и мониторинга загрязнения морских вод тяжелыми металлами с использованием массовых видов гидробионтов. Она была руководителем многих прибрежных и участником ряда международных экспедиций институтов ДВО РАН.

Профессор Н.К. Христофорова имеет 35-летний преподавательский стаж в ДВФУ. В 1970 г. защитила кандидатскую диссертацию «Электрохимическое поведение кислорода на электродах и в растворах», в 1985 г. — докторскую «Биоиндикация загряз-

нения морских вод тяжелыми металлами» в Институте эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР, став первым доктором-экологом на Дальнем Востоке России. Была основателем и руководителем единственной в мире кафедры ЮНЕСКО «Морская экология» ДВФУ.

Под ее руководством защищены 14 докторских и 65 кандидатских диссертаций. Более 20 лет она была председателем докторского диссертационного совета по специальности экология (биологические науки), членом диссовета (химические науки) на базе ДВФУ. Она была членом редколлегии журналов «Биология моря», «Известия ТИНРО», «Здоровье. Медицинская экология. Наука». В 1995 г. была избрана профессором Вашингтонского университета, в 1996 г. — профессором Университета Западного Вашингтона. С 2015 по 2024 г. была профессором кафедры географии, экологии и природоохранного дела Приамурского государственного университета им. Шолом-Алейхема, в 2019–2020 гг. была руководителем англоязычной магистерской программы «Aquatic Biological research» по направлению «Биология» Школы естественных наук ДВФУ. Надежда Константиновна автор и соавтор более 300 работ, в том числе 6 монографий.

Н.К. Христофорова награждена медалями «За доблестный труд» (1970), «За трудовое отличие» (1983), «300 лет Российскому флоту» (1996), памятной медалью ВМФ «Адмирал Горшков» (2015), нагрудным знаком «Орден Вернадского» (2014), почетным знаком «Комсомольская Слава» (2018). В 2019 г. удостоена премии «Профессор года», в 2021 г. — премии ДВО РАН им. акад. И.П. Дружинина.

С 2003 г. и до последних дней Надежда Константиновна входила в состав редакционной коллегии журнала «Известия ТИНРО», на страницах которого регулярно печатала свои работы, привлекая в соавторы коллег и студентов, писала рецензии.

Редколлегия и редакция журнала «Известия ТИНРО» искренне сожалеют об утрате.