



ISSN 1606-9919

Научный журнал

ИЗВЕСТИЯ ТИНРО

2024. Том 204, вып. 2

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 междуна-
родные 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 257

Байталиук А.А., Радченко В.И. Современное состояние
и тенденции промыслового запаса японского анчоуса
Engraulis japonicus (Engraulidae) в российских водах
Японского моря 257

Долганов В.Н. Экологическая эволюция лососеобраз-
ных рыб 276

Иванов О.А., Радченко В.И., Шунтов В.П., Старовой-
тов А.Н. Ихтиоцен верхней эпипелагиали тихоокеан-
ских вод России в период «ренессанса» дальневосточной
сардины в начале XXI века 295

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Миграционное пове-
дение производителей нерки ранней расы в притоках
Начикинского озера (западная Камчатка) 309

Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Бирюков А.М. Ана-
лиз изменения биологических характеристик и запасов
кижуча *Oncorhynchus kisutch* реки Большой (западная
Камчатка) в 1941–2023 гг. 321

Аминина Н.М., Акулин В.Н. Рациональное использова-
ние ресурсов красной водоросли анфельдии тобучинской ... 339

**УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ
ОБЪЕКТОВ** 355

Лабай В.С., Мотылькова И.В., Заварзин Д.С., Литви-
ненко А.В., Атаманова И.А., Абрамова Е.В., Березова
О.Н., Шпилюк Т.С., Водопьянова А.И., Шарлай О.Б. Плак-
тон и бентос озера Благодатного (остров Итуруп)
в летний период года 355

Мощенко А.В. О критических уровнях экологического
состояния сообществ макрозообентоса залива Петра Ве-
ликого Японского моря: модельные исследования 383

Дулепова Е.П. Кормовая база nektona глубоководных райо-
нов западной части Берингова моря: динамика, современное
состояние и ее потребление тихоокеанскими лососями 399

Барабашин Т.О., Суворова И.В., Кораблина И.В.,
Кульба С.Н., Коростелева А.В., Постникова А.Н. Хло-
роорганические пестициды в жировой ткани китооб-
разных у крымского побережья Черного моря 415

Мотылькова И.В., Коновалова Н.В. Структура фито-
планктона прибрежных вод восточной части зал. Анива
Охотского моря в 2018 г. 433

АКВАКУЛЬТУРА 444

Долганов С.М., Рогачев В.Г., Медведев В.А. Установка
и способ культивирования дальневосточного трепанга
Apostichopus japonicus (Selenka, 1867) 444

Тимчишина Г.Н., Слущкая Т.Н., Караулова Е.П., Па-
вель К.Г., Баштовой А.Н. Сравнительные исследования
состава кормовых добавок для молоди рыб, полученных
био конверсией рыбного сырья 465

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ 477

Бугаев А.В., Тепнин О.Б., Шпигальская Н.Ю., Кулик
В.В. Описание регрессионных моделей для прогнози-
рования динамики численности горбуши Камчатского края
на основе климато-океанологических и популяционно-
генетических данных 477

BIOLOGICAL RESOURCES 257

Baitaliuk A.A., Radchenko V.I. Current status and trends
for commercial stock of japanese anchovy *Engraulis ja-
ponicus* (Engraulidae) in Russian waters of the Japan
Sea 257

Dolganov V.N. Ecological evolution of salmo-
nids 276

Ivanov O.A., Radchenko V.I., Shuntov V.P., Starovoitov
A.N. Ichthyocenosis of the upper epipelagic layer in the Pa-
cific waters of Russia during japanese sardine «renaissance»
in the beginning of the 21st century 295

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Migration behavior
for sockeye salmon adults of early race in the tributaries
of Nachikinskoye Lake (western Kamchatka) 309

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V., Biryukov A.M.
Analysis of changes in biological parameters and stocks
of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the Bolshaya River
(western Kamchatka) in 1941–2023 321

Aminina N.M., Akulin V.N. Rational use of resources of red
algae *Ahnfeltia tobuchiensis* 339

**ENVIRONMENTS OF FISHERIES
RESOURCES** 355

Labay V.S., Motylkova I.V., Zavarzin D.S., Litvinenko
A.V., Atamanova I.A., Abramova E.V., Berezova O.N.,
Shpilko T.S., Vodop'janova A.I., Sharlay O.B. Plankton
and benthos in Lake Blagodatnoye (Iturup Island) in sum-
mer 355

Moshchenko A.V. On critical levels of ecological status
for macrozoobenthic communities in Peter the Great Bay
of the Japan Sea: model studies 383

Dulepova E.P. Food base of nekton in deep-sea areas
of the western Bering Sea: dynamics, current state and its
consumption by pacific salmon 399

Barabashin T.O., Suvorova I.V., Korablina I.V., Kulba
S.N., Korosteleva A.V., Postnikova A.N. Organochlorine
pesticides in fat tissue of cetaceans at the Crimean coast
of the Black Sea 415

Motylkova I.V., Konovalova N.V. Structure of phytoplank-
ton for the coastal waters in the eastern Aniva Bay of the Ok-
hotsk Sea in 2018 433

AQUACULTURE 444

Dolganov S.M., Rogachev V.G., Medvedev V.A. A plant
and method of cultivation for sea cucumber *Apostichopus
japonicus* (Selenka, 1867) 444

Timchishina G.N., Slutskey T.N., Karaulova E.P., Pavel
K.G., Bashtovoy A.N. Comparative studies on composition
of feed additives for juvenile fish produced with bioconver-
sion of fish raw materials 465

METHODS OF INVESTIGATIONS 477

Bugaev A.V., Tepnin O.B., Shpigalskaya N.Yu., Kulik
V.V. Description of regression models for predicting the dy-
namics of pink salmon returns in the Kamchatka region
based on climate-oceanological and population-genetic
data 477

Учредитель:

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

Издатель:

Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»)

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

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

Редакционная коллегия:

А.А. Байталоу, канд. биол. наук, заместитель директора — руководитель ТИНРО; В.Н. Акулин, канд. биол. наук, главный специалист, ТИНРО; Р.Дж. Бимши, д-р биол. наук, почетный научный сотрудник Департамента рыболовства и океанов, Канада; И.В. Волвенко, д-р биол. наук, главный научный сотрудник, Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН; А.Ф. Волков, д-р биол. наук, главный научный сотрудник, ТИНРО; Дэлин Дуан, д-р биол. наук, проф. Океанологического института экспериментальной морской биологии, Китайская академия наук; Е.П. Дулепова, д-р биол. наук, главный научный сотрудник, ТИНРО; О.В. Зеленников, д-р биол. наук, доцент, Санкт-Петербургский государственный университет; 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; Н.В. Колпаков, д-р биол. наук, руководитель СахНИРО (заместитель главного редактора); Ли Вэй, д-р биол. наук, проф. Колледж продовольственных исследований и инженерии, Университет океана, Далянь, Китай; В.А. Лучин, д-р геогр. наук, ведущий научный сотрудник ФГБНУ «ТОИ ДВО РАН»; О.Я. Мезенова, д-р техн. наук, проф., зав. кафедрой ФГБОУ ВПО «КГТУ»; Д. Морисита, д-р биол. наук, Советник министра, Министерство сельского хозяйства, лесного хозяйства и рыболовства Японии; А.М. Орлов, д-р биол. наук, главный научный сотрудник, руководитель лаборатории Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН; Е.А. Пахомов, канд. биол. наук, профессор университета Британской Колумбии, профессор Института океанов и рыболовства, Ванкувер, Канада; Р. Рикашевски, д-р геогр. наук, руководитель научных исследований в области морского хозяйства, Научно-исследовательский центр рыболовства тихоокеанских островов NOAA, США; Г. Руггерон, д-р биол. наук, почетный ученый, изучающий лосось, Вашингтонский университет, факультет водных и рыбных наук, США; Т.Н. Слуцкая, д-р техн. наук, проф., главный научный сотрудник, ТИНРО; профессор, Дальрыбвтуз; Н.С. Самойлова, начальник отдела издательства, 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; Volvenko Igor V., chief researcher, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS; Volkov Anatoly F., chief researcher (TINRO); Delin Duan, Professor at Experimental Marine Biology Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences; Dulepova Elena P., chief researcher (TINRO); Oleg V. Zelennikov, assistant professor, St. Petersburg State University; 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 Fisheries and Oceans Canada, Pacific Biological Station; Kolpakov Nikolai V., head of Sakhalin branch of VNIRO (SakhNIRO), Russia (Deputy Chief Editor); Li Wei, Professor at 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, Advisor to the Minister, Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries, Japan; Orlov Aleksei M., chief researcher, head of laboratory at P.P. Shirshov Institute of Oceanology RAS; Pakhomov Evgeny A., Professor at University of British Columbia, Professor of Institute for the Oceans and Fisheries, Canada; Rykaczewski Ryan, Supervisory Research Marine Scientist, NOAA Pacific Islands Fisheries Science Center, USA; Ruggerone Gregory T., emeritus salmon scientist, University of Washington, School of Aquatic and Fishery Sciences, U.S.A.; Slutskaya Tatyana N., Professor, chief researcher (TINRO), Professor at Far Eastern State Technical Fisheries University, 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 5.06.2024 г. Формат 70x108/16.

Печ. л. 15,75. Уч.-изд. л. 14,6. Тираж 60 экз.

Заказ № 7. Цена 660 р.

Выход тома в свет 25.06.2024 г.

Отпечатано в издательстве ТИНРО

690091, Владивосток, ул. Западная, 10

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ
BIOLOGICAL RESOURCES**

Научная статья

УДК 639.222(265.54)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-257-275

EDN: HZGRPJ

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ТЕНДЕНЦИИ
ПРОМЫСЛОВОГО ЗАПАСА ЯПОНСКОГО АНЧОУСА
ENGRAULIS JAPONICUS (ENGRAULIDAE)
В РОССИЙСКИХ ВОДАХ ЯПОНСКОГО МОРЯ****А.А. Байталюк, В.И. Радченко***Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. Анализ данных траловых съемок показал, что японский анчоус *Engraulis japonicus* цусимской популяции обитает в северо-западной части Японского моря в теплые сезоны года и играет важную роль в трофических сетях пелагиали. Его промысловый запас в последние годы уменьшается, что определяет снижение интенсивности миграций в российские воды, однако остается на уровне, позволяющем вести промысел. Выбросы анчоуса на дальневосточном побережье, вероятно, связаны с нестабильностью условий среды обитания в условиях меняющегося климата. Сделан вывод о необходимости усиления исследований пелагической экосистемы северо-западной части Японского моря, что позволит уточнить состояние промысловых ресурсов, формируемых южными мигрантами, включая анчоуса, дальневосточную сардину и японскую скумбрию.

Ключевые слова: японский анчоус, южные мигранты, промысловые ресурсы, Японское море, выбросы

Для цитирования: Байталюк А.А., Радченко В.И. Современное состояние и тенденции промыслового запаса японского анчоуса *Engraulis japonicus* (Engraulidae) в российских водах Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 257–275. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-257-275. EDN: HZGRPJ.

Original article

**Current status and trends in commercial stock of japanese anchovy
Engraulis japonicus (Engraulidae) in Russian waters of the Japan Sea****Alexey A. Baitaliuk*, Vladimir I. Radchenko****

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

* Ph.D., head, aleksei.baitaliuk@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0003-6956-7988

** Ph.D., assistant head, vladimir.radchenko@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-4048-077X

Abstract. Japanese anchovy *Engraulis japonicus* of the Tsushima Current stock migrate to the northwestern Japan Sea in warm season and play there an important role in the pelagic

* Байталюк Алексей Анатольевич, кандидат биологических наук, заместитель директора ВНИРО — руководитель Тихоокеанского филиала, aleksei.baitaliuk@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0003-6956-7988; Радченко Владимир Иванович, кандидат биологических наук, помощник руководителя, vladimir.radchenko@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-4048-077X.

© Байталюк А.А., Радченко В.И., 2024

food web. According to survey and fishery data, the commercial stock of this species declines recently that determines decreasing of intensity of its migrations into the Russian waters, though its level is still appropriate for fishery. The anchovy releases ashore occur sometimes on the Far-Eastern coast, likely in cases of unstable environments that have become more frequent under climate change. More intense research of the pelagic ecosystem in the northwestern Japan Sea is necessary to clarify the status of fishery resources formed by southern migrants, including anchovy, sardine and mackerel.

Keywords: japanese anchovy, southern migrant, fishery resources, Japan Sea, fish release ashore

For citation: Baitaliuk A.A., Radchenko V.I. Current status and trends for commercial stock of japanese anchovy *Engraulis japonicus* (Engraulidae) in Russian waters of the Japan Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 257–275. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-257-275. EDN: HZGRPJ.

Введение

Японский анчоус *Engraulis japonicus* — стайная мелкая пелагическая рыба, совершающая протяженные сезонные миграции к местам нагула в северном направлении и к местам зимовки на юг. В северо-западной части Тихого океана, как и в ряде других регионов, динамику запасов анчоуса часто анализируют в связи с динамикой запасов дальневосточной сардины *Sardinops melanostictus*. Региональные пары видов или видовых групп, включающих анчоусов и сардин, рассматриваются в качестве пищевых конкурентов и/или приверженцев разных условий обитания, с чередующимися пиками численности [Lluch-Belda et al., 1989; Chavez et al., 2003; Gong, Suh, 2012; Yatsu, 2019].

Анчоус цусимской популяции широко распространен в Желтом и Восточно-Китайском морях, а также в зоне Цусимского течения в Японском море [Yatsu, 2019]. С прогревом поверхностного слоя он мигрирует в северном направлении, в массе появляясь в водах заливов Петра Великого и Анива, а в отдельные годы достигая Татарского пролива [Василенко, Шершенков, 1997] и аяно-шантарского района Охотского моря [Radchenko, 2001]. При этом среди массовых фуражных рыб, играющих важную роль в трофической сети пелагиали, японский анчоус в российских водах Японского моря остается наименее изученным видом. Специализированные съемки пелагиали северо-западной части моря в отсутствие интереса рыбодобывающих компаний к промыслу анчоуса выполняются крайне редко.

Обобщенные данные прошлых лет и попутная информация, собираемая в научно-исследовательских рейсах, позволяют сделать заключение о современном состоянии и тенденциях изменения промыслового запаса, формируемого анчоусом в российских водах в теплый сезон года, а также критически рассмотреть ряд гипотез других авторов, касающихся данного вопроса.

Материалы и методы

Настоящая статья основана на данных траловых съемок, выполненных в северо-западной части Японского моря в 1981–2023 гг., часть из которых обобщена по восьми стандартным биостатистическим районам в статистическом сборнике [Нектон..., 2004]. В 1981–1990 гг. 40,7 % учетных пелагических тралений выполнены с борта крупнотоннажных судов, а с 1991 г. и позднее — только с борта среднетоннажных судов. В районе № 8 (экономическая зона КНДР) съемки выполняли до 1993 г. включительно. В 2004–2011 гг. учетных съемок в пелагиали Японского моря не проводили. В дальнейшем основные данные о состоянии пелагического ихтиоценоза в российских водах были получены в ходе траловых съемок с борта НИС «ТИНРО» в июле-августе 2012 г. и мае-июне 2013 г., НИС «Дмитрий Песков» в августе 2018 г. и августе-сентябре 2023 г., а также НИС «Владимир Сафонов» в октябре-ноябре 2021 г. (рис. 1).

Использовались разноглубинные тралы с длиной верхней подборы от 40,6 до 133,0 м и периметром сечения трала от 156 до 620 м. Для оценки сезонной встреча-

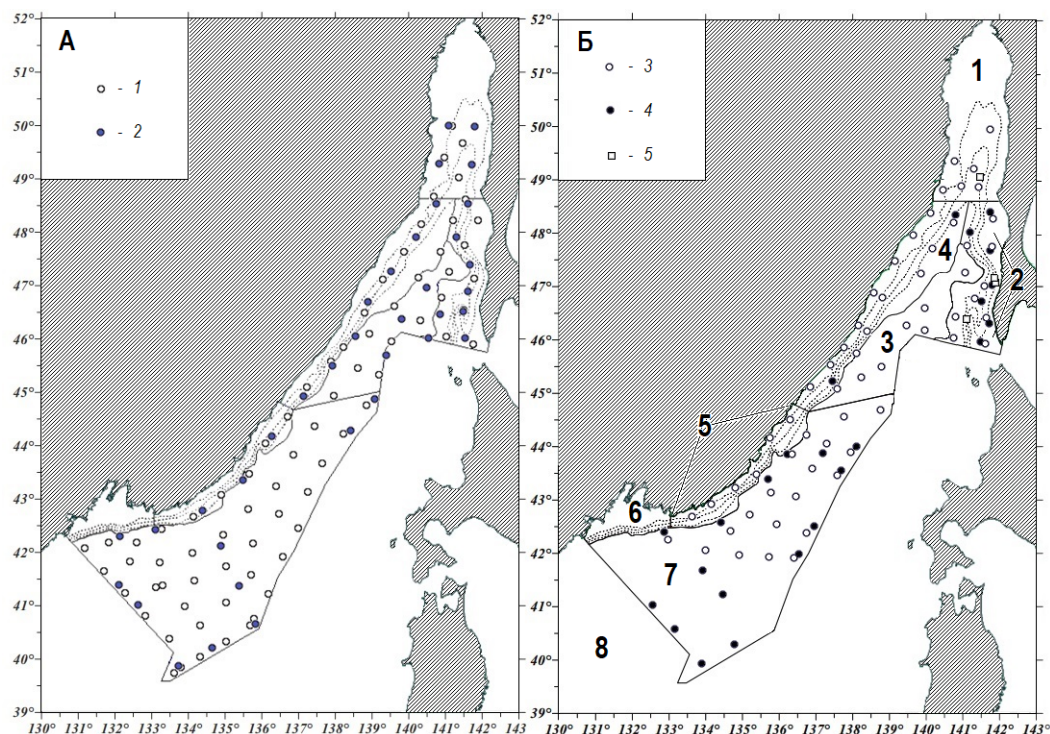


Рис. 1. Схемы траловых съемок в северо-западной части Японского моря: А — НИС «ТИНРО», 2012 г. (1) и 2013 г. (2); Б — НИС «Владимир Сафонов», 2021 г. (3), НИС «Дмитрий Песков», 2018 г. (4) и 2023 г. (5). Цифрами 1–8 указаны номера биостатистических районов

Fig. 1. Schemes of trawl survey in the northwestern Japan Sea: А — RV TINRO in 2012 (1) and 2013 (2); Б — RV Vladimir Safonov in 2021 (3) and RV Dmitry Peskov in 2018 (4) and 2023 (5). Figures 1–8 indicate the numbers of biostatistical areas

емости анчоуса на шельфе рассматриваемых районов привлечены данные донных траловых съемок, выполненных донными тралами с длиной верхней подборы от 20 до 67 м с горизонтальным раскрытием от 11,0 до 36,85 м [Макрофауна..., 2014].

При систематизации данных траловых съемок японского анчоуса распределяли по трем размерным группам следующим образом: мелкий («личинки») — менее 5 см, средний («молодь») — до 8 см и крупный — до 16 см [Нектон..., 2004]. При этом в траловых уловах научно-исследовательских судов в Японском море встречены только две более крупные размерные группы.

Статистика российского вылова анчоуса в Японском море приведена по данным отраслевой системы мониторинга. Источники информации об иностранном промысле приведены в тексте.

Результаты и их обсуждение

Японский анчоус в числе других рыб — южных мигрантов, наряду с дальневосточной сардиной, тихоокеанской сайрой *Cololabis saira*, японской скумбрией *Scomber japonicus*, желтохвостой лакедрой *Seriola quinqueradiata*, пятнистым коносором *Konosirus punctatus*, темным спинорогом *Thamnaconus modestus*, японским полурылом *Hyporhamphus sajori*, дальневосточным сарганом *Strongylura anastomella* и северной собакой-рыбой *Takifugu rubripes* отнесен к видам, встречающимся в водах Приморья постоянно, по крайней мере, с начала 20-го века [Соколовский и др., 2004]. Как и другие высокочисленные виды (дальневосточная сардина, японская скумбрия), японский анчоус образует две крупные внутривидовые группировки — цусимскую популяцию, жизненный цикл которой приурочен к Желтому, Восточно-Китайскому и Японскому

морям, к водам Цусимского течения, и тихоокеанскую популяцию, приуроченную к тихоокеанским водам, течению Куроисио.

Массовые подходы скоплений японского анчоуса в зал. Петра Великого впервые были отмечены авиаразведкой в 1954 г. [Пушкарева, 1970]. Икорные съемки, выполненные в 1953–1957 гг., свидетельствовали об интенсивном нересте анчоуса в заливе и прибрежных водах Приморья вплоть до границы района исследований у бухты Рында в 1955–1957 гг. [Храпкова, 1960, 1961; Пушкарева, 1970]. Были даны соответствующие рекомендации промыслу, существовавшему в 1960–1964 гг. [Пушкарева, 1970]. Некоторые исследователи считают [Василенко, Шершенков, 1997], что в последующий период высокой численности сардины в 1980–1990-е гг. количество анчоуса в Японском море резко сократилось, но обобщенные данные траловых учетных съемок не подтверждают этого.

В 1981–1990 гг., когда в северо-западной части Японского моря велся интенсивный промысел сардины с ежегодным выловом 119–375 тыс. т и ресурсы пелагиали исследовались наиболее полно, скопления анчоуса отмечались в основном в зал. Петра Великого и прилегающей южной части российских вод (р-ны № 6 и 7) со средней плотностью около 500 кг/км². По средней учетной биомассе за календарный год в районе № 7 анчоус занимал второе место после сардины, в зал. Петра Великого — четвертое после сардины, минтая *Gadus chalcogrammus* и сельди *Clupea pallasii*. Южнее, в Корейском заливе, в зоне КНДР, плотность скоплений анчоуса была втрое выше, а в остальных районах экономической зоны России варьировалась в пределах от 7 (р-н № 3) до 96 кг/км² (р-н № 4), но и здесь он входил в первую десятку видов, ранжированных по биомассе [Нектон..., 2004]. Средняя плотность скоплений анчоуса в пределах российских вод в 1981–1990 гг. оценена в 275 кг/км² (см. таблицу).

Средняя плотность скоплений японского анчоуса в северо-западной части Японского моря по данным траловых учетных съемок, кг/км²

Mean distribution density of the Japanese anchovy aggregations in the northwestern Japan Sea on the trawl survey data, kg/km²

Район	1981– 1990 гг.	1991– 1995 гг.	1996– 2003 гг.	2012– 2013 гг.	2018 г.	2021 г.	2023 г.
Южные районы (№ 5–7)	453,47	83,66	22,43	0,04	130,1	137,60	47,62
Северные районы (№ 1–4)	42,12	4,60	37,75	0	0	1697,75	2,70
Шельф (кроме № 3 и 7)	84,34	115,47	20,19	0	0	0,98	31,48
Открытая часть (№ 3 и 7)	412,65	0,24	26,59	0,04	130,1	822,29	44,40
Исследованный район в целом	275,02	49,36	29,08	0,04	130,1	1368,12	25,45
Зона КНДР	1 589,84	51,42	—	—	—	—	—

В период масштабных перестроек в экосистемах дальневосточных морей в 1991–1995 гг., который в биоте северо-западной части Японского моря ознаменовался постепенным прекращением подходов сардины, оцененная плотность скоплений японского анчоуса также заметно снизилась — в среднем до 49 кг/км². По сути, значимые концентрации анчоуса в первой половине 1990-х гг. отмечались только в пределах зал. Петра Великого (1 266 кг/км², осенью в верхней эпипелагиали — 2 436 кг/км²), где он доминировал по учетной в пелагиали биомассе [Нектон..., 2004]. На остальной акватории российской зоны средняя плотность его распределения не превышала 14 кг/км². Средние показатели плотности распределения для юга сильно превалировали над таковыми для севера, а шельфа — над показателями для глубоководных районов (см. таблицу), где ранг анчоуса в списке видов нектона опустился до третьего десятка. В траловых уловах в этот период впервые отмечена молодь анчоуса, что, скорее всего, связано с использованием мелкоячейной вставки в траловый мешок при выполнении съемки по методике комплексных экосистемных исследований.

Для периода 1996–2003 гг. средние показатели обилия анчоуса снизились вдвое по сравнению с предыдущим периодом. В зал. Петра Великого траловые учетные съемки не проводили, в результате чего показатели плотности распределения анчоуса на севере российских вод несколько превысили таковые на юге, а оценки для глубоководных районов оказались выше, чем на шельфе. Молодь анчоуса по-прежнему встречалась только в южной части (р-н № 7), и её средняя плотность распределения была сравнима с плотностью распределения анчоуса старших возрастов (11 и 16 кг/км²). Несмотря на отсутствие новых данных, в этот период публикуются заключения о продолжающемся росте численности японского анчоуса [Василенко, Шершенков, 1997] и о перспективности его промысла в российских водах Японского моря [Гаврилов, 1998; Новиков и др., 2002].

В течение следующих восьми лет пелагических съемок в северо-западной части Японского моря не выполняли. Некоторая информация о подходах анчоуса содержится в материалах донных траловых и икорных съемок, а также береговых наблюдений. Так, в 2007–2009 гг. икра и личинки японского анчоуса в зал. Петра Великого в летний период составляли до 99 % численности ихтиопланктона. Здесь отмечены значительные межгодовые различия интенсивности подходов и нереста анчоуса [Колпаков и др., 2010] с минимумом в 2008 г. У западного побережья Сахалина подходы анчоуса отмечаются с 2002 г. вплоть до 51° с.ш. [Великанов, 2006]. Вылов анчоуса в Западно-Сахалинской подзоне в этот период отражается в официальной статистике российского вылова — 106–165 т в 2002–2005 гг. (рис. 2).

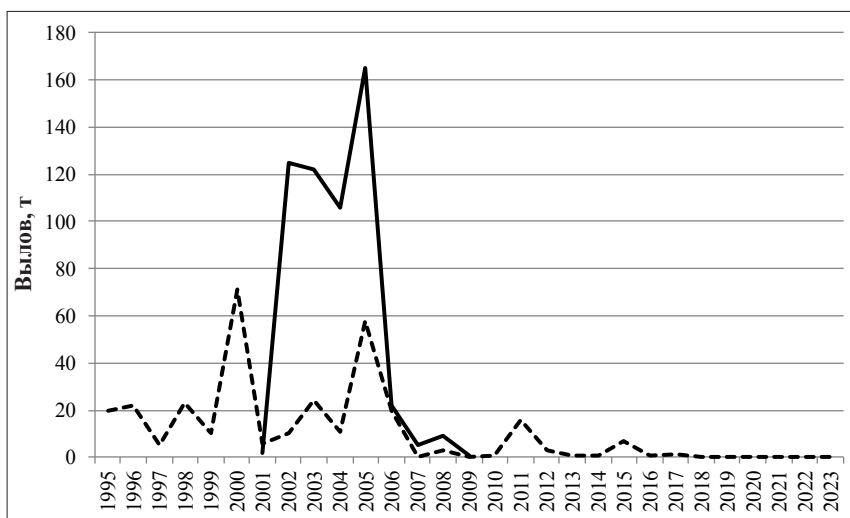


Рис. 2. Официальный вылов японского анчоуса в российских водах Японского моря, 1995–2023 гг. *Сплошная линия* — Западно-Сахалинская подзона, *пунктир* — подзона Приморье
 Fig. 2. Official annual catch of Japanese anchovy in Russian waters of the Japan Sea in 1995–2023. *Solid line* — the West Sakhalin subzone, *dotted line* — the Primorye subzone

В июле-августе 2012 г. в связи с сообщениями о выбросах на юго-западном побережье Сахалина дальневосточной сардины в октябре предыдущего года в российских водах Японского моря была проведена траловая съемка пелагиали с борта НИС «ТИНРО». Уловы анчоуса оказались незначительными, плотность скоплений — всего около 0,04 кг/км². В то же время в зал. Анива Охотского моря учтенная биомасса анчоуса превысила 1000 т, а средняя плотность распределения составила около 185 кг/км².

В ноябре 2012 г. в зал. Петра Великого в уловах НИС «Бухоро» анчоус был преимущественно представлен особями длиной 9–10 см. В пелагиали залива он доминировал по биомассе и численности — 3,8 тыс. т (686,6 млн рыб), а плотность скоплений на отдельных участках превышала 1 600 кг/км². По-видимому, скопления

анчоуса были в основном сформированы подростшей молодью, мигрирующей в южном направлении.

В мае и августе-октябре 2013 г. анчоус в уловах траловых съемок встречался редко. Подходов сардины не было отмечено, что привело к очередному перерыву в исследованиях пелагиали Японского моря до 2018 г. В открытых водах центральной части Японского моря (р-н № 7) в августе 2018 г. с борта НИС «Дмитрий Песков» учтено 20,6 тыс. т анчоуса при средней плотности распределения 130 кг/км². В сахалинских водах японский анчоус в уловах отсутствовал.

На этом фоне неожиданными оказались результаты комплексной съемки с борта НИС «Владимир Сафонов» в октябре-ноябре 2021 г. Анчоус в составе нектона доминировал по биомассе (242,4 тыс. т) и численности (39,7 млрд экз.), а также оказался наиболее часто встречающимся в уловах видом (57,4 % станций). При этом его основные скопления отмечались в северной и северо-восточной частях района работ (р-ны № 3 и 4), куда они, вероятно, мигрировали от побережья Японии*. Плотность распределения анчоуса в северной части российских вод превысила показатели 1981–1990 гг., достигнув 1 698 кг/км², в то время как в южной части плотность распределения почти не изменилась по сравнению с 2018 г. — 138 кг/км². Уловы анчоуса были представлены двумя размерными группами — 6–11 и 11–16 см, более крупная из которых в основном концентрировалась в северо-западной части района съемки (рис. 3).

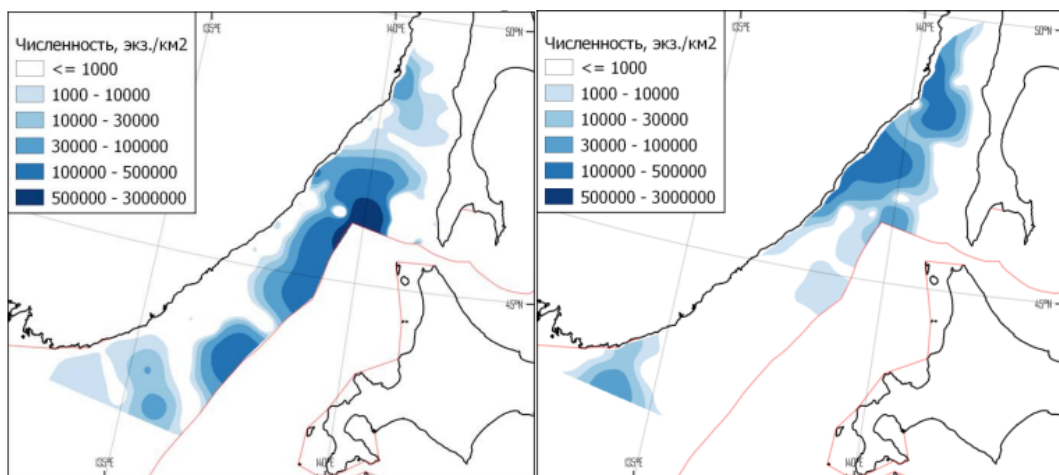


Рис. 3. Распределение относительной численности размерных группировок японского анчоуса в верхней эпипелагиали северо-западной части Японского моря, 21.10–17.11.2021 г.*, слева — 6–11 см, справа — 11–16 см, экз./км²

Fig. 3. Distribution density for two size groups of japanese anchovy in the upper epipelagic layer of the northwestern Japan Sea on October 21 — November 17, 2021: **left panel** — 6–11 cm, **right panel** — 11–16 cm, ind./km² [Somov et al., 2021]

В сентябре 2023 г. попутный поиск скоплений пелагических рыб производил с борта НИС «Дмитрий Песков», четыре траления выполнены на акватории районов № 2, 5 и 7. Существенных скоплений анчоуса обнаружено не было. Напротив, в ноябре у юго-западного Сахалина (р-н № 2) при выполнении гидроакустической съемки вновь отмечены достаточно плотные агрегации *E. japonicus*.

В связи с динамикой учтенной численности японского анчоуса уместно упомянуть о таком феномене, как массовые выбросы этой рыбы на прибрежные отмели. По

* Сомов А.А., Галеев А.И., Поляничко В.И. и др. Отчет о научно-исследовательских работах по исследованию тихоокеанских лососей в Японском море и на юго-западном шельфе о. Сахалин на НИС «Владимир Сафонов» с 20 октября по 18 ноября 2021 г. / ТИНРО. № 28787. Владивосток, 2021. 65 с.

литературным данным, включая сообщения СМИ, выделяются два периода, когда это явление приобретало массовый характер: в сентябре–ноябре 1948–1961 гг. на западном побережье Сахалина [Лебедев, 2017], а с 2011 г. по настоящее время на Сахалине и с 2015 г. — в Приморье. Если на сахалинском побережье выбросы анчоуса происходят исключительно в осенний период, то в Приморье они отмечаются начиная с мая (бухта Новик и коса Токаревская кошка в 2021 г.), а в июле–августе становятся весьма обычными. Особенно массовые выбросы отмечены в Приморье в 2023 г.: в июле — в устье р. Седанка, кутовых частях Амурского и Уссурийского заливов, в августе — в бухте Врангель, в октябре — у с. Безверхово Хасанского района, в бухте Табунной, а в середине октября — в районе бухты Патрокл во Владивостоке.

Осенние выбросы анчоуса, как и ряда других мигрантов из южных широт, в основном связывали с резким снижением температуры поверхностного слоя воды и, соответственно, двигательной активности рыб [Великанов и др., 2012; Лебедев, Лебедев, 2017]. Резкие изменения температуры воды за очень короткий промежуток времени, вызванные действием штормовых ветров, оказываются губительными как для молоди анчоуса, имеющей более высокий порог критической температуры воды (от 4,6 до 8,0 °C), так и для взрослых рыб (2,4–3,0 °C). Предполагают, что скопления анчоуса, поджатые холодными водами и отрезанные от путей миграции, скапливаются на прибрежных участках, где при понижении температуры рыбы становятся малоподвижными и выбрасываются волнами на берег [Лебедев, Лебедев, 2017]. Так, в декабре 2019 г. у пос. Уайт-Рок на южном побережье Канады сверхплотное скопление северного анчоуса *E. mordax* сформировалось под действием нагонной волны у берега за Т-образным пирсом, где рыбы начали гибнуть ещё в воде, по-видимому, из-за недостатка растворенного кислорода (<https://vancouver.sun.com/news/local-news/massive-anchovy-school-in-white-rock-draws-a-crowd>). Этот вид анчоуса также является южным мигрантом в воды Канады от побережья США и Мексики [Therriault et al., 2002].

Поскольку для летних наблюдений потеря анчоусом подвижности из-за низкой температуры воды сомнительна, есть предположение, что косяки анчоуса могут вытесняться на прибереговые отмели хищниками, в том числе морскими млекопитающими, где рыбы сталкиваются с недостатком кислорода в условиях сильного прогрева поверхностных вод. Отдельные особи анчоуса могут оказаться на суше, выпрыгивая из воды в попытках избежать нападения хищника. Возможно также, что к массовым выбросам приводят поверхностные проявления внутренних приливных волн, образующихся у края материкового склона и направленных в сторону берега. Для распространяющейся в сторону шельфа волны описан эффект постоянной подкачки волновой энергии, что может приводить к интенсификации волн и увеличению их амплитуды в зоне малых глубин [Бондур и др., 2006], которая в западной части Японского моря может в десятки раз превышать амплитуду приливо-отливных колебаний уровня моря [Фукс, 1960]. Поверхностные проявления внутренних волн наиболее сильно выражены в летние месяцы, когда наблюдаются резко выраженная стратификация и сильный сезонный термоклин за счет сезонного прогрева [Бондур и др., 2006]. Исследования погибших рыб во всех упомянутых случаях установили, что гибель анчоуса не вызвана физическим, химическим либо биологическим загрязнением вод.

По сообщениям СМИ, в других районах Мирового океана массовые выбросы японского анчоуса и родственных видов сем. *Engraulidae* отмечены с 2014 по 2022 г. в Канаде, Калифорнии, Перу, Чили, Австралии, на Филиппинах. По-видимому, частота случаев и масштабы выбросов анчоусов скорее связаны с изменениями условий среды обитания, чем с их обилием в прибрежных водах. На фоне роста глобальной температуры воздуха и растущей изменчивости климатических центров действия атмосферы количество природных аномалий год от года заметно увеличивается [Salinger, 2005]. При этом частота попадания косяков анчоуса в «безкислородно-температурную ловушку» будет определяться не столько усредненными значениями параметров воды, сколько скоростью их изменений. Известно, что разница межсуточных температур воздуха на

Дальнем Востоке в сезонном аспекте значительно увеличивается осенью [Григорьева, 2021], когда выбросы анчоуса, а также тихоокеанского кальмара *Todarodes pacificus* и сардины случаются чаще. Исходя из прогноза роста климатической изменчивости в 21-м веке, можно предположить, что подобные случаи будут повторяться и в дальнейшем.

Поскольку запас японского анчоуса формируется в российских водах в результате миграции из южной части Японского моря, интересно проследить динамику его уловов странами, ведущими промысел в основной части ареала (рис. 4). Статистика вылова японского анчоуса показывает, что до подключения КНР к активному промыслу этой рыбы вылов осуществлялся на стабильном уровне (в Республике Корея — чуть более 200 тыс. т, в Японии — около 100 тыс. т ежегодно), что, по-видимому, диктовалось емкостью рынка. В КНР вылов анчоуса быстро вырос и достиг уровня в 900 тыс. т уже во второй половине 1990-х гг., это было вызвано потребностью в сырье для производства рыбной муки [Hasan, Halwart, 2009], соответственно, более низкими требованиями к внешнему виду вылавливаемого анчоуса по сравнению с производством пищевой продукции. В начале текущего столетия вылов анчоуса КНР снизился с почти 1 млн т до 300 тыс. т в 2009–2010 гг. В Японии после кратковременного роста вылова до 245–260 тыс. т также произошло ощутимое сокращение — в среднем до 60,5 тыс. т в 2002–2022 гг. [Yatsu, 2019; FRA, 2023*]. Поскольку в российских водах Японского моря средние показатели обилия тоже снизились, можно сделать заключение об общем уменьшении величины запаса и интенсивности миграции японского анчоуса на север в этот период.

Следующий, более короткий, период роста вылова анчоуса китайскими рыбаками — до 600 тыс. т — отмечен в 2011–2016 гг., после чего вновь последовал спад до уровня 400 тыс. т. Данные вылова КНР за 2022 и 2023 гг. пока недоступны, но, поскольку в эти годы промысел анчоуса здесь ограничивали для сохранения пополнения, можно заключить, что величина вылова продолжила снижаться. КНР предпринят ряд мер с целью компенсировать образовавшийся дефицит рыбной муки и сырья для её производства — увеличен импорт из Перу и стран Африки, приняты протоколы, расширяющие импорт в КНР других мелких пелагических рыб, в частности дальневосточной сардины.

Вылов анчоуса в Республике Корея после 2020 г. также заметно снизился. По сообщениям СМИ, в 2023 г. резко, примерно в пять раз, упали результаты традиционного промысла анчоуса стационарными бамбуковыми заездками (<https://www.joongang.co.kr/article/25204476#home>). Перспективные прогнозы состояния нерестового запаса анчоуса в водах Южной Кореи также пессимистические в связи с прогрессирующим потеплением климата [Bang et al., 2022]. В то же время в водах к югу от Корейского полуострова на фоне снижения уловов анчоуса растут уловы сардины (вылов сардины с января по август 2023 г. — 22,866 тыс. т). У побережья южной провинции Кёнсан-Намдо вылов сардины достиг 17,991 тыс. т, что выше общего вылова в стране за 2022 г. (12,030 тыс. т). Ещё в 2006 г. уловы сардины были низкими и не включались в статистику общего вылова, но с 2022 г. начали существенно увеличиваться (<https://www.joongang.co.kr/article/25204476#home>). Аналогичная ситуация со снижением уловов анчоуса и ростом вылова сардины наблюдается после 2005–2007 гг. у япономорского побережья Японии, что является отражением изменения запасов этих популяций. Так, с 2021 по 2023 г. оценка биомассы сардины здесь увеличилась почти вдвое — с 274 до 504 тыс. т — с прогнозом роста к 2031 г. до 1,2 млн т.

На рис. 4 не показан вылов анчоуса в КНДР, который, по имеющимся данным, невелик и вряд ли превышает несколько тысяч тонн в год [Гаврилов, 1998]. По сообщениям СМИ Республики Корея, промысел анчоуса, начавшийся в водах КНДР в октябре 2023 г., также идет в 2–5 раз (по отдельным лодкам) хуже, чем в прошлые годы [Son, 2023].

* Japan Fisheries Research and Education Agency (FRA). Resource Assessment of the Tsushima Warm Current Group of Anchovies. Doc. FRA-SA2023-SC11-01. 2023. 59 p. (In Jap.). https://www.fra.go.jp/shigen/fisheries_resources/meeting/stok_assesment_meeting/2023/sa2023-sc11.html.

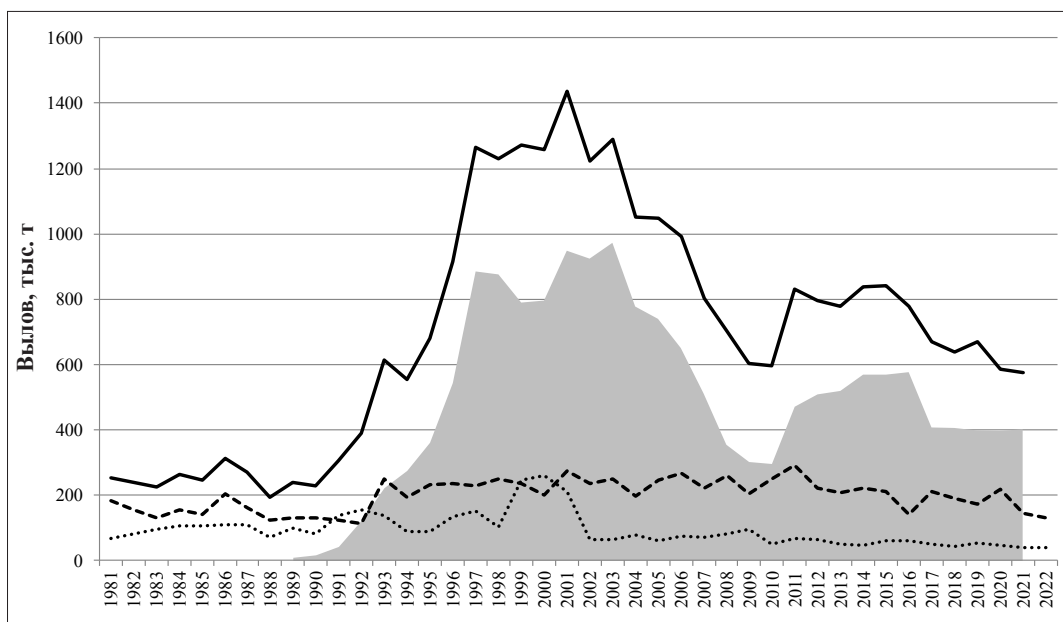


Рис. 4. Вылов анчоуса цусимской популяции сопредельными странами: *серая область* — КНР [Chen et al., 2023]; *пунктир* — Республика Корея [Li et al., 2022a; FRA, 2023*]; *точечная линия* — Япония [Yatsu, 2019; FRA, 2023*]

Fig. 4. Annual catch of Japanese anchovy of the Tsushima Current stock, by countries: *gray shading* — People Rep. of China [Chen et al., 2023]; *dashed line* — Rep. of Korea [Li et al., 2022a; FRA, 2023*]; *dotted line* — Japan [Yatsu, 2019; FRA, 2023*]

Таким образом, данные учетных съемок и промысла в сопредельных странах свидетельствуют о том, что запас японского анчоуса цусимской популяции нестабилен и в последние годы снижается. Интенсивность миграций анчоуса в российские воды в последние годы большей частью низкая, за исключением 2021 г. Участвовавшие случаи выбросов анчоуса на дальневосточном побережье не обязательно свидетельствуют о его значительной биомассе в прибрежных водах, а связаны с нестабильностью условий среды обитания.

История изучения динамики запасов эксплуатируемых промыслом запасов мелких пелагических рыб изобилует примерами, когда после периодов высокой численности запас переходит в депрессивное состояние, что сопровождается ростом численности одного или нескольких «альтернативных» видов [Lluch-Belda et al., 1989; Freon et al., 2005]. Такие переходы определяются значительными долговременными изменениями условий обитания видов, особенно на ранних стадиях, в рамках ландшафтных перестроек пелагических экосистем. Эти перестройки вызваны крупномасштабными изменениями циркуляции атмосферы и океана на границе смены климато-океанологических эпох [Шунтов, 1994]. Во многих экосистемах крупных пограничных течений и зон апвеллингов соответствующие виды анчоусов и сардин рассматриваются как пара альтернативных видов, каждый из которых доминирует в определенный период времени, а затем замещается другим при сходном уровне общей биомассы запаса [Беляев, 2003; Freon et al., 2005].

Предпринято несколько попыток связать динамику запаса анчоуса с динамикой крупномасштабных факторов среды, генерализованных в моделях Тихоокеанской декадной осцилляции (PDO) [Zhou et al., 2015; Li et al., 2022b], арктической осцилляции (АО) и осцилляции северо-тихоокеанских круговоротов (NPGO) [Li et al., 2022a]. В первых двух случаях индексы обилия анчоуса оценивались по содержанию чешуи в кернах скважин, отобранных в центральной части Желтого моря. Заметим, что рекон-

* Japan Fisheries Research and Education Agency (FRA)... [2023].

струированная биомасса запаса анчоуса в начале 2000-х гг. в этих статьях оценена на уровне 500 тыс. т [Zhou et al., 2015] и даже 130 тыс. т [Li et al., 2022b], в то время когда его общий вылов всеми странами устойчиво превышал 1 млн т (рис. 4). Авторы отметили существование корреляционной связи между биомассой анчоуса в Желтом море и индексом PDO. По десятилетним временным интервалам коэффициент корреляции составил $R = 0,59$, $P = 0,06$ [Zhou et al., 2015]. Осреднение данных о встречаемости чешуи по пятилетним интервалам и калибровка величины запаса по данным акустических съемок позволили поднять этот коэффициент до $R = 0,81$, $P < 0,01$ [Li et al., 2022b]. При этом в обеих моделях оцененная величина запаса анчоуса с середины 1980-х гг. снизилась от уровня в 3 млн т в шесть раз, в то время как индекс PDO демонстрировал относительную стабильность.

В другом исследовании Ли с соавторами [Li et al., 2022a] отмечено, что динамика индекса NPGO в какой-то мере отражает динамику вылова анчоуса КНР и Японией (в этой статье анализируется общий вылов анчоуса Японией во всех районах промысла), а индекса АО — Республикой Корея. Более высокая температура поверхности моря (ТПМ) наблюдалась в годы увеличения численности анчоуса в водах Японии и Республики Корея, хотя ранее утверждалось, что на воспроизводство анчоуса положительные аномалии температуры ТПМ влияют отрицательно [Lee, Kim, 2007], как и сопровождающие их вспышки численности медуз *Aurelia coerulea* и *Nemopilema nomurai* в местах нереста [Lee et al., 2023]. В водах Китая увеличение численности анчоуса было при низких значениях приземного давления и высокой силе ветра, тогда как в водах Республики Корея наблюдалась противоположная тенденция. В итоге авторы сочли необходимым сделать замечание о том, что гидрологические условия и динамические процессы в океане различаются в разных регионах. Поэтому из-за существования факторов окружающей среды локального масштаба необходим учет воздействия местных условий на колебания численности анчоуса [Li et al., 2022a], на которую также может влиять перелов [Li et al., 2022b].

Динамика численности анчоуса в российских водах не совпадает с динамикой его вылова тремя странами (КНР, Республикой Корея и Японией). Наиболее плотные скопления отмечались в 1980-е гг., когда общий вылов анчоуса не превышал 305 тыс. т (рис. 4). Промысел анчоуса не вели, он скорее рассматривался как помеха при промысле сардины, так как объявлялся в сетном полотно кошельковых неводов и этим создавал дополнительные проблемы. Казалось бы, интенсивность миграций анчоуса должна зависеть от общей численности популяции в более южных широтах, но в период пиковых значений вылова в 1996–2003 гг. плотность скоплений анчоуса в российских водах снизилась в разы. Известно, что рыбаки КНР в основном и Республики Корея частично ведут промысел анчоуса в бассейне Желтого моря. Если же предположить, что вклад обитающей здесь части запаса анчоуса в мигрирующие в северо-западную часть Японского моря скопления незначителен, динамика вылова Японией и Республикой Корея в целом соответствует динамике численности *E. japonicus* в зоне России. Высказывается мнение, что для анчоусов изменение численности мало влияет на ареал распространения, а скорее приводит к резкому изменению общей плотности его распределения [Barange et al., 1999].

Моделирование динамики запаса анчоуса в Желтом море показывает, что он восстанавливается после резкого падения численности в начале текущего столетия [Han et al., 2023], хотя и нуждается в дополнительных мерах по управлению промыслом [Chen et al., 2023]. В Республике Корея вылов снижается в южной части промыслового района в Восточно-Китайском море, в то время как процентная доля общего вылова в Желтом море растет — 17,8 % вылова в 2022 г. по сравнению с 1,9 % в 1990 г. (<https://www.joongang.co.kr/article/25204476#home>).

Японские специалисты рассматривают динамику цусимской популяции без учета части запаса, обитающей в Желтом море. Оценка численности икры анчоуса в Восточно-Китайском и Японском морях возрастала с начала 1990-х гг. до пикового значения в

10,084·10¹⁵ шт. в 2004 г., а затем снизилась примерно на 87 % — до 1,345·10¹⁵ шт. в 2016 г. [Hayashi et al., 2018, цит. по: Yatsu, 2019]. В 2020 г. намечены меры по восстановлению запаса анчоуса цусимской популяции до уровня целевого ориентира B_{lim} (60 % от SB_{msy}) за пять лет к 2026 г.* Падение биомассы нерестового запаса ниже SB_{msy} , как и превышение промысловой смертности над ее целевым показателем (F_{msy}), произошло после 2014 г.** Интересно, что анчоус, составлявший у длинноклювого тупика *Cerorhinca monocerata*, гнездящегося на о. Тэури у западного побережья Хоккайдо, 64–95 % массы доставленной в гнездо пищи в 1998–2013 гг., оказался почти полностью замещен молодью южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus*, песчанкой *Ammodytes* spp. и кальмарами в 2014–2020 гг. [Watanuki et al., 2022].

Фактически негативные тренды уровня воспроизводства, например численности выметанной икры, определяют снижение численности и биомассы популяции, но величина мигрирующего в северо-западную часть Японского моря запаса и плотность мигрирующих скоплений определяются в том числе фоновыми условиями среды. При этом, поскольку анчоус мигрирует в основном вдоль побережий [Василенко, Шершенков, 1997; Атлас..., 2004], в отдельные годы может изменяться доля рыб, мигрирующих западным и восточным миграционными путями. Это определяет соотношение численности формирующихся запасов анчоуса в южной части российских вод, куда скопления анчоуса подходят вдоль материкового побережья, и в северной части, куда анчоус может мигрировать вдоль японских островов.

Основные различия в динамике запасов анчоуса и сардины цусимских популяций в пределах ИЭЗ России в Японском море, т.е. северной части их ареалов, заключаются в том, что сардина мигрирует сюда в периоды значительного роста её численности [Шунтов, Иванов, 2021], при этом её основные нерестилища остаются в традиционных прибрежных районах Восточно-Китайского моря и юга Японского моря, где сардина нерестится весной, перед началом миграций. У анчоуса с его растянутым весенне-летним нерестом наблюдается смещение нерестового запаса в более подходящие в температурном отношении места. Личинки и мальки анчоуса встречаются в водах зал. Петра Великого с июня по октябрь, в массе — с июля по сентябрь [Соколовская и др., 2010]. Биомасса анчоуса при вспышках численности изменяется в 3–4 раза, в то время как дальневосточной сардины — более чем в 400 раз [Funakoshi, 1992]. Вследствие этого вспышки численности анчоуса не так заметны на окраинах ареала вида, и их сложнее отследить.

Даже в период значительных концентраций скоплений анчоуса в южной части российских вод максимальные показатели их плотности оставались как минимум в два раза меньше, чем средние показатели в промысловых районах, примыкающих к побережью Южной Кореи. С середины апреля по конец мая, когда ведется промысел анчоуса в корейских водах, средняя плотность его скоплений оценивается в 6,02 т/км² [Park et al., 2023]. Промысел анчоуса в Японии и Республике Корея имеет многолетнюю историю, традиционные методы и орудия лова, позволяющие поставлять продукцию разного качества в зависимости от требований рынка, в том числе практически неповрежденную рыбу из бамбуковых заездков (<https://www.joongang.co.kr/article/25204476#home>). При способах лова, обеспечивающих вал сырья, анчоус теряет товарный вид и используется преимущественно для производства технической продукции.

Японский анчоус играет значимую роль в трофических сетях пелагиали Японского моря, являясь важным кормовым видом для многих хищных рыб и головоногих моллюсков, в том числе тихоокеанского кальмара. Массовое проникновение анчоуса в западную и северную части Японского моря в 1990-е гг., без сомнения, способствовало

* Japan Fisheries Research and Education Agency (FRA). Anchovy *Engraulis japonicus* of Tsushima Warm Current Stock Resource Assessment Report (Digest Version). Fisheries Research Institute, 2020. 2 p. (In Jap.). https://abchan.fra.go.jp/wpt/wp-content/uploads/2020/digest_2020_26.pdf.

** Japan Fisheries Research and Education Agency (FRA)... [2023].

расширению района нагульных миграций тихоокеанского кальмара *Todarodes pacificus* и росту его численности, начавшемуся в середине 1980-х гг. [Kidokoro et al., 2010]. Известно, что скопления кальмара в северо-западной части Японского моря в основном располагаются на акватории с устойчивым, хорошо выраженным и неглубоким термоклином [Mokrin et al., 2002], как и концентрации анчоуса. Мелкие пелагические рыбы — обычный компонент питания взрослых *T. pacificus*. Если на световых станциях отмечалась сайра или анчоус, то они и являлись основным компонентом питания кальмара [Булыгин, Рыбникова, 2016]. Летом 2020–2021 гг. тихоокеанский кальмар в российских водах Японского моря активно питался анчоусом даже в дневное время [Осипов, Павлов, 2022]. Совпадают и сроки миграции из российских вод анчоуса и тихоокеанского кальмара, которые редко встречаются здесь позднее начала ноября.

Динамика запаса тихоокеанского кальмара у юго-западного побережья Японии совпадает с таковой анчоуса [Sakurai et al., 2013]. В зоне Цусимского течения уловы анчоуса обнаруживают положительную корреляцию с уловами ставриды, скумбрии и тихоокеанского кальмара [Gong, Suh, 2012]. Из южной части Японского моря вслед за скоплениями анчоуса мигрируют 34 вида хищных рыб, большая часть из которых специализируется на питании мелкими пелагическими рыбами [Соколовский и др., 2004]. Из постоянно живущих в бореальных широтах рыб анчоус часто встречается в питании минтая, горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, чавычи *O. tshawytscha*, кижуча *O. kisutch*, симы *O. masou*, колючей *Squalus acanthias* и сельдевой *Lamna ditropis* акул, терпугов *Pleurogrammus* spp., керчаков *Myoxocephalus* spp., кинжалозуба *Anotopterus nikparini* [Чучукало, 2006].

В питании анчоуса преобладают наиболее востребованные другими рыбами группы зоопланктона — крупные копеподы, эвфаузииды и амфиподы. Суточные пищевые рационы анчоуса в Татарском проливе и у побережья Приморья составляли 6,3–6,5 % собственной массы тела, а годовое потребление кормовых ресурсов — примерно 14 масс тела [Чучукало, 2006]. Сходство пищевых рационов *E. japonicus* и *S. melanostictus* трактуют как свидетельство облигатной пищевой конкуренции между сардиной и анчоусом и используют при объяснении чередования периодов их высокой численности в тихоокеанских водах [Беляев и др., 1991; Долганова и др., 2006]. В то же время в российских водах Японского моря предположения о конкуренции не подтверждаются ни динамикой численности, ни пищевым поведением двух видов. В отличие от сардины, анчоус часто питается на малых глубинах, у самого берега в очень плотных скоплениях. По сравнению с пелагическими экосистемами крупных пограничных течений, где анчоус и сардина в разные периоды явно доминируют в биомассе нектона [Freon et al., 2005], в северо-западной части Японского моря длительных периодов с подобной степенью доминирования анчоуса не отмечено. Поэтому динамику состава ихтиоцены здесь следует анализировать с учетом динамики численности ряда других доминирующих и субдоминирующих видов, включая в разные периоды тихоокеанского кальмара, минтая, сайру и скумбрию.

В последние годы японская скумбрия также становится обычным видом в зал. Петра Великого в теплые сезоны года. Предыдущие случаи её массового появления отмечались в начале 1950-х [Соколовский, Соколовская, 2005] и в конце 1970-х гг., что связывалось с потеплением вод и, как следствие, ростом численности цусимской популяции [Niyama et al., 2002]. Её годовой вылов в 1953–1954 гг. превышал 15 тыс. т, однако к концу 1950-х гг. скумбрия также резко снизила свою численность, и её промысловые подходы в воды зал. Петра Великого прекратились. В 1979 г. скумбрии в Приморье было добыто 600 т, и впоследствии её годовой вылов в объеме до 20 т сохранялся здесь до 1983 г. В 2023 г. промысел скумбрии в зал. Петра Великого не был организован, хотя она здесь изрядно потеснила других южных мигрантов в уловах рыбаков-любителей даже при береговом лове. Скопления скумбрии были разновозрастными, с внушительной долей годовиков, активно питающихся мелким анчоусом. Это обещает сохранение

подходов скумбрии как минимум тех годовых классов, что уже нагуливались в водах залива. А до тех пор, пока миграция скумбрии будет оставаться достаточно массовой, она будет вовлекать и следующие подрастающие годовые классы. Тем более если уменьшающийся численность анчоус будет замещен подходами сардины иваси, как это уже было в ходе предыдущего цикла динамики численности сардины, кормовая база скумбрии в северо-западной части моря останется стабильной.

Заключение

Анализ данных, собранных ТИНРО в российских водах Японского моря, показал, что анчоус является здесь постоянно встречающимся в теплые сезоны года видом на протяжении всего периода систематических исследований пелагиали. Согласно показателям обилия анчоуса период максимальной численности его подходов в зону России в Японском море в настоящее время миновал, что в целом соответствует динамике запасов цусимской популяции, которая, как и у тихоокеанской популяции, после 2010 г. показывает тенденцию к снижению. Но величины общего и промыслового запасов всей популяции остаются на уровне, позволяющем вести промысел.

В пелагической экосистеме северо-западной части моря численность анчоуса как вида, занимающего следующий за зоопланктоном трофический уровень, определяет и доступность кормовых ресурсов для прочих планктонофагов, и обеспеченность кормом хищников пелагиали. Поскольку состав и обилие последних в теплые сезоны года в основном определяются интенсивностью миграций из южной части моря, в межгодовом аспекте эти показатели могут меняться более значительно, чем у местных видов. Это объясняет и нерегулярные сезонные всплески численности анчоуса в северо-западной части Японского моря, аналогичные ситуации 2023 г. и нескольких предыдущих лет.

Одна из причин отсутствия устойчивой добычи анчоуса в российских водах — историческая ориентированность российской рыбной промышленности на получение пищевой продукции как наиболее доходного и явно социально значимого сегмента. Техническая и технологическая отсталость производственных мощностей предыдущих десятилетий, отсутствие производственной, в том числе международной, кооперации не позволяли рассматривать мелких фуражных рыб, как и рыб мезопелагиали, в качестве сырья для производства технической продукции — муки, жира и кормов для аквакультуры. Формирование в последние годы новой схемы добычи, перевозки и переработки уловов таких рыб: без подъема уловов на борт, в наливных трюмах с судовой системой охлаждения воды (RSW) [Буслов, Байталук, 2023], на береговых рыбомучных и жиромучных установках, рост мирового спроса, — позволяет рассматривать возможность сезонного лова анчоуса для производства в первую очередь технической продукции.

Японский анчоус играет важную роль в трофических сетях пелагиали Японского моря, является частью потенциального резерва промысла [Бадаев и др., 2020], активно реагирует на быстро изменяющиеся в последнее время окружающие условия. Это требует восстановления комплексных работ в пелагиали Японского моря, направленных на исследование состава и функционирования пелагической экосистемы в условиях меняющегося климата, уточнение состояния запасов промысловых видов. Регулярные тралово-акустические и планктонные съемки позволят оценить состояние промысловых ресурсов, формируемых южными мигрантами, в первую очередь дальневосточной сардины и японской скумбрии, массово подходящей в южную часть подзоны Приморье, а также их кормовой базы и трофических отношений с постоянно обитающими видами.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают свою признательность рецензентам за конструктивную оценку рукописи и полезные предложения по ее улучшению.

The authors are grateful to anonymous reviewers for their constructive evaluation of the manuscript and useful suggestions for its improvement.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

This study did not receive any special funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

All applicable international, national and/or institutional guidelines for the use of animals were followed. Bibliographical references to all data from other sources used in the article are presented in accordance with the Author Guidelines of the journal.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Авторы внесли равный вклад в эту работу.

Both authors contributed equally to the study.

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.

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.

Беляев В.А. Экосистема зоны течения Куроисио и ее динамика : моногр. — Хабаровск : Хабаровское книжное издательство, 2003. — 382 с.

Беляев В.А., Новиков Ю.В., Свирский В.Г. Запасы дальневосточной сардины и изменения в ихтиоцене СЗТО // Рыб. хоз-во. — 1991. — № 8. — С. 24–27.

Бондур В.Г., Морозов Е.Г., Гребенюк Ю.В. Радиолокационное наблюдение и численное моделирование внутренних приливных волн у побережья Северо-Западной Атлантики // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. — 2006. — Т. 3, № 2. — С. 21–29.

Булыгин В.В., Рыбникова И.Г. Некоторые особенности питания тихоокеанского кальмара в заливе Петра Великого (Японское море) в летне-осенний период // Науч. тр. Дальрыбвтуза. — 2016. — Т. 37. — С. 13–16.

Буслов А.В., Байталоук А.А. Наливные рыболовные суда — новый тренд на промысле минтая у южных Курильских островов // Рыб. хоз-во. — 2023. — № 4. — С. 74–79. DOI: 10.37663/0131-6184-2023-4-74-79.

Василенко А.В., Шершенков С.Ю. Анчоус Японского моря: перспективы освоения промыслом // Рыб. хоз-во. — 1997. — № 1. — С. 36–38.

Великанов А.Я. Новая волна миграций рыб южных широт к берегам Сахалина // Вестн. Сахалинского музея. — 2006. — № 1(13). — С. 265–278.

Великанов А.Я., Буслов А.В., Никитин В.Д. и др. Очередное появление дальневосточной сардины *Sardinops melanostictus* (Clupeidae) у западного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 171. — С. 62–68.

Гаврилов Г.М. Состав, динамика численности и промысел рыб в экономической зоне России и прилегающих водах Японского моря // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 271–319.

Григорьева Е.А. Межсезонные изменения температуры воздуха на юге Дальнего Востока России // Региональные проблемы. — 2021. — Т. 24, № 2–3. — С. 19–24. DOI: 10.31433/2618-9593-2021-24-2-3-19-24.

Долганова Н.Т., Колпаков Н.В., Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения рыб прибрежных вод северного Приморья // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 144. — С. 140–179.

Колпаков Н.В., Долганова Н.Т., Надточий В.А. и др. Экосистемные исследования биоресурсов прибрежных и эстуарных вод южного Приморья // ТИНРО—85. Итоги десятилетней деятельности. 2000–2010 гг. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 103–128.

Лебедев Л.Е. Явление массовых выбросов ряда южноширотных видов рыб в Японском море // Рыболовство — аквакультура : мат-лы 3-й Междунар. науч.-техн. конф. студентов. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2017. — С. 171–173.

Лебедев Л.Е., Лебедев Е.Б. Массовые выбросы японского анчоуса на северо-западе Японского и юго-западе Охотского морей // 4-е чтения памяти академика В.Л. Касьянова «Биоразнообразие, онтогенез и эволюция» : мат-лы науч. конф. — Владивосток : ННЦМБ ДВО РАН, 2017. — С. 59–64.

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

Нектон северо-западной части Японского моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. — 225 с.

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

Осипов Е.В., Павлов Г.С. Исследование процессов промысла тихоокеанского кальмара *Todarodes pacificus* в российских водах Японского моря // Рыб. хоз-во. — 2022. — № 3. — С. 40–45. DOI: 10.37663/0131-6184-2022-3-40-45.

Пушкарёва Н.Ф. Анчоус северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 74. — С. 54–66.

Соколовская Т.Г., Соколовский А.С., Епур И.В. Видовой состав и сезонная изменчивость ихтиопланктона прибрежной зоны залива Восток (залив Петра Великого, Японское море), собранного на световых станциях // Биол. моря. — 2010. — Т. 36, № 2. — С. 124–131.

Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. Климат, рыбный промысел и динамика разнообразия ихтиофауны залива Петра Великого на вековом срезе // Вестн. ДВО РАН. — 2005. — № 1(119). — С. 43–50.

Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Епур И.В., Азарова И.А. Вековые изменения в составе и числе рыб — южных мигрантов в ихтиофауне северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 136. — С. 41–57.

Фукс В.Р. Влияние внутренних приливных волн на суточные вертикальные миграции морских промысловых рыб // Изв. ТИНРО. — 1960. — Т. 46. — С. 189–196.

Храпкова Н.В. Исследования размножения анчоуса и сардины в Приморье // Тр. ИОАН СССР. — 1961. — Т. 43. — С. 320–327.

Храпкова Н.В. Материалы по нересту анчоуса и сардины // Изв. ТИНРО. — 1960. — Т. 46. — С. 247.

Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.

Шунтов В.П. Новые данные о перестройках в пелагических экосистемах дальневосточных морей // Вестн. ДВО РАН. — 1994. — № 2. — С. 59–66.

Шунтов В.П., Иванов О.А. «Неверная рыба» или неверные гипотезы: что происходит с нектоном прикурильских океанических вод? // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 1. — С. 3–23. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-3-23.

Bang M., Sohn D., Kim J.J. et al. Future changes in the seasonal habitat suitability for anchovy (*Engraulis japonicus*) in Korean waters projected by a maximum entropy model // Front. Mar. Sci. — 2022. — Vol. 9. — P. 922020. DOI: 10.3389/fmars.2022.922020.

Barrange M., Hampton I., Roel B.A. Trends in the abundance and distribution of anchovy and sardine on the South Africa continental shelf in the 1990s, deduced from acoustic surveys // S. Afr. J. Mar. Sci. — 1999. — Vol. 21. — P. 367–391.

Chavez F.P., Ryan J., Lluch-Cota S.E., Niquen C.M. From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean // Science. — 2003. — Vol. 299(5604). — P. 217–221. DOI: 10.1126/science.1075880.

Chen X., Liu Q., Yin F. Evaluation of Yellow Sea anchovy (*Engraulis japonicus*) fishery for management strategies using a data-limited management toolkit // Heliyon. — 2023. — Vol. 9(7). — e18058. DOI: 10.1016/j.heliyon.2023.e18058.

Freon P., Cury Ph.M., Shannon L.J., Roy C. Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes: a review // Bull. Mar. Sci. — 2005. — Vol. 76(2). — P. 385–462.

Funakoshi S. Relationship between stock levels and the population structure of the Japanese anchovy // Mar. Behav. Physiol. — 1992. — Vol. 21, Iss. 1. — P. 1–84. DOI: 10.1080/10236249209378818.

Gong Y., Suh Y.S. Climate change and fluctuations of pelagic fish populations in the Far East region // J. Ecol. Field Biol. — 2012. — Vol. 35(1). — P. 15–25. DOI: 10.5141/JEFB.2012.003.

- Han Q., Shan X., Jin X., Gorfine H.** Exploring reconfiguration of trends in CPUE to model sustainable TAC options for the pivotal YSLME anchovy fishery // *Front. Mar. Sci.* — 2023. — Vol. 10. — P. 1102292. DOI: 10.3389/fmars.2023.1102292.
- Hasan M.R., Halwart M.** Fish as feed inputs for aquaculture: practices, sustainability and implications : FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper № 518. — Rome : FAO, 2009. — 407 p.
- Hiyama Y., Yoda M., Oshimo S.** Stock size fluctuations in chub mackerel (*Scomber japonicus*) in the East China Sea and the Japan // *Fish. Oceanogr.* — 2002. — Vol. 11, Iss. 6. — P. 347–353. DOI: 10.1046/j.1365-2419.2002.00217.x.
- Kidokoro H., Goto T., Nagasawa T. et al.** Impact of a climate regime shift on the migration of Japanese common squid (*Todarodes pacificus*) in the Sea of Japan // *ICES J. Mar. Sci.* — 2010. — Vol. 67, Iss. 7. — P. 1314–1322. DOI: 10.1093/icesjms/fsq043.
- Lee C.-I., Kim H.J.** Effect of temperature on anchovy catch and laver production in the eastern part of the South Sea of Korea // *J. Environ. Sci. Int.* — 2007. — Vol. 16, Iss. 8. — P. 897–906 (In Korean). DOI: 10.5322/JES.2007.16.8.897.
- Lee S.-H., Scotti M., Jung S. et al.** Jellyfish blooms challenge the provisioning of ecosystem services in the Korean coastal waters // *Hydrobiologia.* — 2023. — Vol. 850. — P. 2855–2870. DOI: 10.1007/s10750-022-05076-4.
- Li H., Zhang H., Zhang Y. et al.** Climate-driven synchrony in anchovy fluctuations: a Pacific-wide comparison // *Fishes.* — 2022a. — Vol. 7, 193. DOI: 10.3390/fishes7040193.
- Li H., Tang Q., Sun Y.** Response of Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) to the Pacific Decadal Oscillation in the Yellow Sea over the past 400 a // *Acta Oceanol. Sin.* — 2022b. — Vol. 41, № 8. — P. 31–40. DOI: 10.1007/s13131-021-1914-z.
- Lluch-Belda D., Crawford R.J.M., Kawasaki T. et al.** World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem // *S. Afr. J. Mar. Sci.* — 1989. — Vol. 8, Iss. 1. — P. 195–205. DOI: 10.2989/02577618909504561.
- Mokrin N.M., Novikov Y.V., Zuenko Y.I.** Seasonal migrations and oceanographic conditions for concentration of the Japanese flying squid (*Todarodes pacificus* Steenstrup, 1880) in the northwestern Japan Sea // *Bul. Mar. Sci.* — 2002. — Vol. 71, Iss. 1. — P. 487–499.
- Park G., Oh W., Yoon E. et al.** Species identification and tempo-spatial distribution of anchovy using multi-frequency // *J. Mar. Sci. Eng.* — 2023. — Vol. 11, 1871. DOI: 10.3390/jmse11101871.
- Radchenko V.I.** Tangible outline of the whole elephant (Results of ecosystem studies of biological resources in the Far-Eastern Seas in 1990s) // *PICES Press.* — 2001. — Vol. 9(1). — P. 20–24.
- Sakurai Y., Kidokoro H., Yamashita N. et al.** *Todarodes pacificus*, Japanese common squid // *Advances in squid Biology, Ecology and Fisheries. Part II. Oegopsid squids.* — Nova Science Publishers, 2013. — P. 249–271.
- Salinger M.J.** Climate variability and change: past, present and future — an overview // *Climatic Change.* — 2005. — Vol. 70, Iss. 1. — P. 9–29. DOI: 10.1007/s10584-005-5936-x.
- Son H.** The North Korean Fisheries Office is struggling to catch fish with small fishing net boats // *Radio Free Asia.* — 2023. (In Korean). https://www.rfa.org/korean/in_focus/food_international_org/nkfishship-10112023093458.html.
- Therriault T.W., McDiarmid A.N., Wulff W., Hay D.E.** Review of northern anchovy (*Engraulis mordax*) biology and fisheries with suggested management options for British Columbia : *Can. Sci. Advis. Secr. Res. Doc.* 2002/112. — 2002. — 27 p.
- Watanuki Y., Yamamoto M., Okado J. et al.** Seabird reproductive responses to changing climate and prey communities are mediated by prey packaging // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* — 2022. — Vol. 683. — P. 179–194. DOI: 10.3354/meps13943.
- Yatsu A.** Review of population dynamics and management of small pelagic fishes around the Japanese Archipelago // *Fish. Sci.* — 2019. — Vol. 85. — P. 611–639. DOI: 10.1007/s12562-019-01305-3.
- Zhou X., Sun Y., Huang W. et al.** The Pacific decadal oscillation and changes in anchovy populations in the Northwest Pacific // *J. Asian Earth Sci.* — 2015. — Vol. 114. — P. 504–511. DOI: 10.1016/j.jseas.2015.06.027.

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.

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

- Belyaev, V.A.**, *Ekosistema zony techeniya Kuroshio i yeye dinamika* (Ecosystem of the Kuroshio Current Area and its Dynamics), Khabarovsk: Khabarovskoye knizhnoye izdatel'stvo, 2003.
- Belyaev, V.A., Novikov, Yu.V., and Svirsky, V.G.**, Far Eastern sardine reserves and changes in the ichthyofauna of the Northwestern Territory, *Rybn. Khoz.*, 1991, no. 8, pp. 24–27.
- Bondur, V.G., Morozov, E.G., and Grebenyuk, Yu.V.**, Radar observation and numerical modeling of internal tidal waves off the Northwest Atlantic coast, *Sovremennyye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*, 2006, vol. 3, no. 2, pp. 21–29.
- Bulygin, V.V. and Rybnikova, I.G.**, Some especially of feeding of pacific flying squid in Peter the Great Bay (Sea of Japan) in the summer-autumn period, *Nauch. Tr. Dal'nevost. Gos. Tekh. Rybokhoz. Univ.*, 2016, vol. 37, pp. 13–16.
- Buslov, A.V. and Baitaliuk, A.A.**, Bulk fishing vessels — a new trend in pollock fishing off the southern Kuril Islands, *Rybn. Khoz.*, 2023, no. 4, pp. 74–79. doi 10.37663/0131-6184-2023-4-74-79
- Vasilenko, A.V. and Shershenkov, S.Yu.**, Anchovy of the Sea of Japan: prospects for development of the fishery, *Rybn. Khoz.*, 1997, no. 1, pp. 36–38.
- Velikanov, A.Ya.**, A new wave of migrations of fish from southern latitudes to the shores of Sakhalin, *Vestnik sakhalinskogo muzeya*, 2006, no. 1(13), pp. 265–278.
- Velikanov, A.Ya., Buslov, A.V., Nikitin, V.D., Kusailo, O.V., Tshay, Zh.R., Latkovskaya, E.M., Frolov, E.V., and Lysikova, A.S.**, New appearance of japanese sardine *Sardinops melanostictus* (Clupeidae) at the western coast of Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 171, pp. 62–68.
- Gavrilov, G.M.**, Fish species composition, stocks dynamics and fisheries in Russian EEZ of the Japan Sea and adjacent waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1998, vol. 124, pp. 271–319.
- Grigorieva, E.A.**, Day-to-day changes in air temperature in the south of the Russian Far East, *Regional problems*, 2021, vol. 24, no. 2–3, pp. 19–24. doi 10.31433/2618-9593-2021-24-2-3-19-24
- Dolganova, N.T., Kolpakov, N.V., and Chuchukalo, V.I.**, Feeding habits and trophic relations of fish in coastal waters off northern Primorye, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 144, pp. 140–179.
- Kolpakov, N.V., Dolganova, N.T., Nadtochii, V.A., Nadtochii, V.V., Gusarova, I.S., Galysheva, Yu.A., Lukyanova, O.N., Milovankin, P.G., Bezrukov, R.G., and Bogacheva, S.V.**, Ecosystem studies of bioresources of coastal and estuarine waters in southern Primorsky Krai, in *TINRO—85. Itogi desyatiletnei deyatel'nosti. 2000–2010 gg.* (TINRO—85. Results of the One-Decade Activity. 2000–2010.), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2010, pp. 103–128.
- Lebedev, L.E.**, The phenomenon of mass strandings of some southern-latitude fish species in Sea of Japan, in *Mater. 3 Mezhdunar. nauch.-tekhn. konf. studentov "Rybolovstvo — akvakul'tura"* (Proc. 4th Int. Sci. Tech. Conf. stud. "Fisheries — aquaculture"), Vladivostok: Dal'rybvtuz, 2017, pp. 171–173.
- Lebedev, L.E. and Lebedev, E.B.**, Massive releases of Japanese anchovy in the north-west of the Sea of Japan and south-west of the Sea of Okhotsk, in *Mater nauch. konf. "Bioraznoobraziye, ontogenez i evolyutsiya"* (Proc. Sci. Conf. "Biodiversity, ontogeny and evolution"), Vladivostok: NNCMB DVO RAN, 2022, pp. 59–64.
- Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N.**, *Makrofauna bentali severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1978–2010* (Benthic Macrofauna of the Northwestern Part of Japan (East) Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1978–2010), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.
- Nekton severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya. Tablitsy chislennosti, biomassy i sootnosheniya vidov* (Nekton of the Northwestern Part of Japan (East) Sea: Abundance, Biomass and Species Ratio), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2004.
- Novikov, N.P., Sokolovsky, A.S., Sokolovskaya, T.G., and Yakovlev, Yu.M.**, *Ryby Primorya* (Fishes of Primorsky Krai), Vladivostok: Dal'rybvtuz, 2002.
- Osipov, E.V. and Pavlov, H.C.**, Investigation of Pacific squid fishing processes in the Russian waters of the Sea of Japan, *Rybn. Khoz.*, 2022, no. 3, pp. 40–45. doi 10.37663/0131-6184-2022-3-40-45
- Pushkareva, N.F.**, Anchovy of the northwestern Sea of Japan, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 74, pp. 54–66.
- Sokolovskaya, T.G., Sokolovsky, A.S., and Epur, I.V.**, Species composition and seasonal variations of ichthyoplankton of the coastal zone of Vostok Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan) collected at light stations, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2010, vol. 36, no. 2, pp. 125–132. doi 10.1134/S1063074010020070
- Sokolovsky, A.S. and Sokolovskaya, T.G.**, Climate, fishery, and fish diversity dynamics in the Peter the Great Bay and their centennial changes, *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossiyskoy akademii nauk*, 2005, no. 1(119), pp. 43–50.

Sokolovsky, A.S., Sokolovskaya, T.G., Epur, I.V., and Azarova, I.A., Centennial changes in composition and abundance of ichthyofauna of the northwestern Japan Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 136, pp. 41–57.

Fuks, V.R., The influence of internal tidal waves on daily vertical migrations of marine commercial fish, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1960, vol. 46, pp. 189–196.

Khrapkova, N.V., Research on the reproduction of anchovy and sardine in Primorye, *Tr. Inst. Okeanol. Akad. Nauk SSSR*, 1961, vol. 43, pp. 320–327.

Khrapkova, N.V., Materials on spawning of anchovy and sardine, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1960, vol. 46, pp. 247.

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.

Shuntov, V.P., New data on changes in pelagic ecosystems of the Far Eastern seas, *Vestn. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 1994, no. 2, pp. 59–66.

Shuntov, V.P. and Ivanov, O.A., “Wrong fish” or wrong hypotheses: what happens to nekton of the Pacific waters at Kuril Islands?, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 1, pp. 3–23. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-3-23

Bang, M., Sohn D., Kim, J.J., Choi, W., Jang, C.J., and Kim, C., Future changes in the seasonal habitat suitability for anchovy (*Engraulis japonicus*) in Korean waters projected by a maximum entropy model, *Front. Mar. Sci.*, 2022, vol. 9, pp. 922020. doi 10.3389/fmars.2022.922020

Barrange, M., Hampton, I., and Roel, B.A., Trends in the abundance and distribution of anchovy and sardine on the South Africa continental shelf in the 1990s, deduced from acoustic surveys, *S Afr. J. Mar. Sci.*, 1999, vol. 21, pp. 367–391.

Chavez, F.P., Ryan, J., Lluch-Cota, S.E., and Niquen, C.M., From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean, *Science*, 2003, vol. 299(5604), pp. 217–221. doi 10.1126/science.1075880

Chen, X., Liu, Q., and Yin, F., Evaluation of Yellow Sea anchovy (*Engraulis japonicus*) fishery for management strategies using a data-limited management toolkit, *Heliyon*, 2023, vol. 9(7), e18058. doi 10.1016/j.heliyon.2023.e18058

Freon, P., Cury, Ph.M., Shannon, L.J., and Roy, C., Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes: a review, *Bull. Mar. Sci.*, 2005, vol. 76(2), pp. 385–462.

Funakoshi, S., Relationship between stock levels and the population structure of the Japanese anchovy, *Mar. Behav. Physiol.*, 1992, vol. 21, iss. 1, pp. 1–84. doi 10.1080/10236249209378818

Gong, Y. and Suh, Y.S., Climate change and fluctuations of pelagic fish populations in the Far East region, *J. Ecol. Field Biol.*, 2012, vol. 35(1), pp. 15–25. doi 10.5141/JEFB.2012.003

Han, Q., Shan, X., Jin, X., and Gorfine, H., Exploring reconfiguration of trends in CPUE to model sustainable TAC options for the pivotal YSLME anchovy fishery, *Front. Mar. Sci.*, 2023, vol. 10, pp. 1102292. doi 10.3389/fmars.2023.1102292.

Hasan, M.R. and Halwart, M., Fish as feed inputs for aquaculture: practices, sustainability and implications, *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper № 518*, Rome: FAO, 2009.

Hiyama, Y., Yoda, M., and Oshimo, S., Stock size fluctuations in chub mackerel (*Scomber japonicus*) in the East China Sea and the Japan, *Fish. Oceanogr.*, 2002, vol. 11, iss. 6, pp. 347–353. doi 10.1046/j.1365-2419.2002.00217.x

Kidokoro, H., Goto, T., Nagasawa, T., Nishida, H., Akamine, T., and Sakurai, Y., Impact of a climate regime shift on the migration of Japanese common squid (*Todarodes pacificus*) in the Sea of Japan, *ICES J. Mar. Sci.*, 2010, vol. 67, iss. 7, pp. 1314–1322. doi 10.1093/icesjms/fsq043

Lee, C.-I. and Kim, H.J., Effect of temperature on anchovy catch and laver production in the eastern part of the South Sea of Korea, *J. Environ. Sci. Int.*, 2007, vol. 16, iss. 8, pp. 897–906. doi 10.5322/JES.2007.16.8.897

Lee, S.-H., Scotti, M., Jung, S., Hwang, J.-Sh., and Molinero, J.C., Jellyfish blooms challenge the provisioning of ecosystem services in the Korean coastal waters, *Hydrobiologia*, 2023, vol. 850, pp. 2855–2870. doi 10.1007/s10750-022-05076-4

Li, H., Zhang, H., Zhang Y., Liu, Q., Liu, F., Li, D., and Zhang, H., Climate-driven synchrony in anchovy fluctuations: a Pacific-wide comparison, *Fishes*, 2022, vol. 7, 193. doi 10.3390/fishes7040193

Li, H., Tang, Q., and Sun, Y., Response of Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) to the Pacific Decadal Oscillation in the Yellow Sea over the past 400 a, *Acta Oceanol. Sin.*, 2022, vol. 41, no. 8, pp. 31–40. doi 10.1007/s13131-021-1914-z

Lluch-Belda, D., Crawford, R.J.M., Kawasaki, T., MacCall, A.D., Parrish, R.H., Schwartzlose, R.A., and Smith, P.E., World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem, *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 1989, vol. 8, iss. 1, pp. 195–205. doi 10.2989/02577618909504561

Mokrin, N.M., Novikov, Y.V., and Zuenko, Y.I., Seasonal migrations and oceanographic conditions for concentration of the Japanese flying squid (*Todarodes pacificus* Steenstrup, 1880) in the northwestern Japan Sea, *Bul. Mar. Sci.*, 2002, vol. 71, iss. 1, pp. 487–499.

Park, G., Oh, W., Yoon, E., Lee, H., Oh, S., Lee, S., Lee, C.-K., Khim, J.-S., and Lee, K., Species identification and tempo-spatial distribution of anchovy using multi-frequency, *J. Mar. Sci. Eng.*, 2023, vol. 11, 1871. doi 10.3390/jmse11101871

Radchenko, V.I., Tangible outline of the whole elephant (Results of ecosystem studies of biological resources in the Far-Eastern Seas in 1990s), *PICES Press*, 2001, vol. 9(1), pp. 20–24.

Sakurai, Y., Kidokoro, H., Yamashita, N., Yamamoto, J., Uchikawa, K., and Takahara, H., *Todarodes pacificus*, Japanese common squid, *Advances in squid Biology, Ecology and Fisheries. Part II. Oegopsid squids*, Nova Science Publishers, 2013, pp. 249–271.

Salinger, M.J., Climate variability and change: past, present and future — an overview, *Climatic Change*, 2005, vol. 70, iss. 1, pp. 9–29. doi 10.1007/s10584-005-5936-x

Son, H., The North Korean Fisheries Office is struggling to catch fish with small fishing net boats, *Radio Free Asia*, 2023. https://www.rfa.org/korean/in_focus/food_international_org/nkfish-ship-10112023093458.html.

Therriault, T.W., McDiarmid, A.N., Wulff, W., and Hay, D.E., Review of northern anchovy (*Engraulis mordax*) biology and fisheries with suggested management options for British Columbia, *Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2002/112*, 2002.

Watanuki, Y., Yamamoto, M., Okado, J., Ito, M., and Sydeman, W., Seabird reproductive responses to changing climate and prey communities are mediated by prey packaging, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2022, vol. 683, pp. 179–194. doi 10.3354/meps13943

Yatsu, A., Review of population dynamics and management of small pelagic fishes around the Japanese Archipelago, *Fish. Sci.*, 2019, vol. 85, pp. 611–639. doi 10.1007/s12562-019-01305-3

Zhou, X., Sun, Y., Huang, W., Smol, J.P., Tang, Q., and Sun, L., The Pacific decadal oscillation and changes in anchovy populations in the Northwest Pacific, *J. Asian Earth Sci.*, 2015, vol. 114, pp. 504–511. doi 10.1016/j.jseas.2015.06.027

Somov, A.A., Galeev, A.I., Polyanichko, V.I., Metreveli, V.E., Makeeva, I.N., and Figurkin, A.L., *Otchet o nauchno-issledovatel'skikh rabotakh po issledovaniyu tikhookeanskikh lososey v Yaponskom more i na yugo-zapadnom shel'fe o. Sakhalin na NIS «Vladimir Safonov» s 20 oktyabrya po 18 noyabrya 2021 g* (Report on research work on the study of Pacific salmon in the Sea of Japan and on the southwestern shelf of the island. Sakhalin on the R/V Vladimir Safonov from October 20 to November 18, 2021), Available from TINRO, 2021, Vladivostok, no. 28787.

Japan Fisheries Research and Education Agency (FRA), Resource Assessment of the Tsushima Warm Current Group of Anchovies, Doc. FRA-SA2023-SC11-01, 2023. https://www.fra.go.jp/shigen/fisheries_resources/meeting/stok_assesment_meeting/2023/sa2023-sc11.html.

Japan Fisheries Research and Education Agency (FRA), Anchovy Engraulis japonicus of Tsushima Warm Current Stock Resource Assessment Report (Digest Version), Fisheries Research Institute, 2020, https://abchan.fra.go.jp/wpt/wp-content/uploads/2020/digest_2020_26.pdf.

Luymes, G., Massive anchovy school in White Rock draws a crowd. <https://vancouverun.com/news/local-news/massive-anchovy-school-in-white-rock-draws-a-crowd>. Cited March 10, 2024.

Park, J. and Ahn, D., Sardines are soaked in fish sauce instead of anchovies. <https://www.joongang.co.kr/article/25204476#home>. Cited March 11, 2024.

Поступила в редакцию 17.01.2024 г.

После доработки 3.04.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

The article was submitted 17.01.2024; approved after reviewing 3.04.2024;
accepted for publication 5.06.2024

Обзорная статья

УДК 597.552.5–15

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-276-294

EDN: IHZJCV



ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ЛОСОСЕОБРАЗНЫХ РЫБ

В.Н. Долганов*

Национальный научный центр морской биологии
им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17

Аннотация. Впервые экологическая эволюция лососеобразных рыб анализируется с помощью метода исторической биогеографии с рассмотрением становления экологии и биологии размножения видов в процессе их эволюции в условиях климатических и геологических изменений Земли. Из приведенного анализа следует, что основное влияние на эволюцию экологии лососеобразных рыб оказало похолодание климата в кайнозой и связанное с ним изменение их кормовой базы. У азиатского побережья северной части Тихого океана этот процесс начался намного раньше, чем у американского, и проходил намного интенсивнее. Освоение морского и океанического нагула привело к многократному увеличению численности видов и ее значительному дисбалансу с количеством пищи в пресных водах, который у видов рода *Oncorhynchus* выражается в необратимой редукции органов и функций и абсолютной смертности производителей. Вследствие «привязки» размножения к весеннему пику кормовой базы личинок и увеличения времени развития отложенной икры при похолодании климата проходные и полупроходные лососеобразные рыбы были вынуждены начинать изначально весенний нерест раньше, и он постепенно стал сначала зимним, а затем осенним. Соответственно, начало нерестового хода в реки также смещалось на более раннее время. Анализ формирования экологии семги и кумжи показал, что нет основания считать рыб осеннего и весенне-летнего нерестового хода на севере их ареала и зимне-весеннего и осеннего на юге сезонными расами. Это единый нерестовый ход, временно прерванный зимним охлаждением или летним прогревом прибрежья и низовьев рек. В конце плейстоцена в Тихом океане северные и южные популяции лососеобразных рыб были широко и надолго разобщены холодом. В результате изоляции они настолько дивергировали, что их следует рассматривать в качестве отдельных таксонов, а не сезонных рас.

Ключевые слова: лососеобразные, генезис, экологическая эволюция, размножение, экологические формы, сезонные расы

Для цитирования: Долганов В.Н. Экологическая эволюция лососеобразных рыб // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 276–294. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-276-294. EDN: IHZJCV.

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

© Долганов В.Н., 2024

Ecological evolution of salmonids

Vladimir N. Dolganov

Institute of Marine Biology, National Scientific Center of Marine Biology,

Far Eastern Branch, Russian Ac. Sci.,

17, Palchevsky Str., Vladivostok, 690041, Russia

D.Biol., leading researcher, vndolganov@mail.ru, ORCID 0000-0002-7898-2521

Abstract. For the first time, ecological evolution of salmonid fishes is analyzed using the method of historical biogeography, considering formation of ecology and reproductive biology for these species under planetary climatic and geological changes. Climate cooling in the Cenozoic and associated reconstruction of the food base for salmonids had a major impact on evolution of their ecology. This process began at the Asian coast of the North Pacific much earlier than at the American coast and was much more intense there. The salmonids developed marine and oceanic feeding that led to their stocks increasing and a subsequent imbalance with freshwater prey. Adapting to this imbalance, the species of gen. *Oncorhynchus* came to irreversible reduction of organs and functions in the fresh water and absolute mortality of producers. Egg development lengthened in cold environments, and anadromous and semi-anadromous salmonid species were forced to spawn earlier, so that the larvae would hatch during the spring bloom of their prey. Gradually, the timing of their spawning shifted from early spring to winter and then to fall; accordingly, the spawning run to the rivers began earlier, in particular in the northern areas. The spawning season of atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta* shifted to a fall and spring-summer spawning run in the north of their range and to a winter-spring and fall spawning run in the south of their range, but there is currently no reason to consider these runs as seasonal races, given that both cases evolved from a single run in the process of evolutionary changes when the spawning season was interrupted by either winter cooling or summer warming in the lower river reaches and at the coast. The northern and southern populations of salmonid fishes in the Pacific separated, too, because of these ecological changes in the late Pliocene, in conditions of cold climate. Being in isolation, they diverged enough to be considered as separate taxa rather than seasonal races.

Keywords: salmonids, speciation, ecological evolution, fish reproduction, ecological form, seasonal race

For citation: Dolganov V.N. Ecological evolution of salmonids, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 276–294. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-276-294. EDN: IHZJCV.

Введение

Лососеобразные являются самой изученной и наиболее изучаемой ныне биологами разных специальностей группой рыб. Однако, несмотря на огромное количество публикаций, многие вопросы их экологии и биологии размножения до сих пор непонятны и даже загадочны.

1. Почему у тихоокеанских лососей нерест начинается аномально, не с юга на север по мере прогрева воды, как у всех рыб, а, наоборот, с севера на юг?

2. Почему в некоторых районах нерест вместо обычных 1–2 мес. длится 4,0–4,5 мес.?

3. Почему в р. Амур вопреки биологической норме в верховья на нерест идет не ранняя (летняя) (которая нерестится вместе с горбушей в низовьях), а поздняя (осенняя) кета?

4. Почему летняя кета строит гнезда преимущественно в подрусловом потоке, а осенняя — в местах выхода подземных вод?

5. Почему у большинства лососеобразных нерест многократный, а у видов рода *Oncorhynchus* все производители погибают после первого же нереста?

6. Почему у всех проходных лососей молодь обычно живет в пресных водах несколько лет, а у кеты *Oncorhynchus keta* и горбуши *O. gorbuscha* она скатывается в море сразу после выхода из нерестовых бугров?

7. В чем биологический смысл донерестового отстоя проходной семги *Salmo salar* в реках более года без питания?

8. Почему, как и когда у лососеобразных рыб произошло формирование весеннего и осеннего нереста?

9. Почему, как и когда у лососей сформировались «яровые» и «озимые» формы?

10. Почему у сигов, тайменей, ленков и хариусов, в отличие от лососей, нет не-отенических форм?

11. Почему сиви, в отличие от лососей, отсутствуют (кроме р. Амур) в низкобореальной зоне Северной Пацифики?

12. Почему сима *Oncorhynchus masou* занимает промежуточное экологическое и морфологическое положение между тихоокеанскими форелями и лососями?

Изучая современное распространение и биологию видов, на эти и еще множество подобных вопросов ответить невозможно, даже применяя математические и генетические методы. Ответы можно получить только с помощью метода исторической биогеографии, рассматривая становление экологии и биологии размножения видов в процессе их эволюции, что стало целью настоящей статьи.

Данные палеолетописи показывают, что центром происхождения лососеобразных рыб является северная часть Тихого океана, где их предки уже в палеогене были проходными. После открытия Берингова пролива на рубеже миоцена и плиоцена анадромные лососеобразные мигрировали в Полярный бассейн и Северную Атлантику, где создали вторичные центры видообразования [Долганов, 2022a]. Пресноводные находки лососеобразных в Голарктике до плиоцена отсутствуют, кроме бассейна Тихого океана. Нет их предков и среди рыб, ныне живущих в пресных водах. Однако все родственные Salmoniformes группы рыб (Argentiniformes, Osmeriformes) имеют морское происхождение. Вследствие того, что в современной ихтиофауне изначально пресноводные рыбы, освоившие нагул в морских водах, отсутствуют, предположения о переносе лососеобразными нагула в морскую среду неправдоподобно. Намного естественнее наличие у них изначально питания в море. Это подтверждают также их обитание и нагул в море до наступления половозрелости (как и у других проходных рыб морского генезиса), в то время как рыбы пресноводного происхождения нагуливаются только в солоноватых водах и только сезонно. Освоение же рыбами из сложноустроенных морских биоценозов более простых пресноводных сообществ вполне обычно и естественно, в том числе и перенос в пресные воды не только питания, но и нереста (сельди, осетровые, корюшкообразные и др.) [Долганов, 2022b].

Ближайшими родственниками лососеобразных и корюшкообразных рыб, которые до недавнего времени рассматривались в ранге подотрядов отряда Salmoniformes [Nelson, 1994; Johnson, Patterson, 1996], являются представители отряда серебрянкообразных Argentiniformes. Среди множества морфологических и экологических критериев, сближающих их, следует также отметить наличие жирового плавника и характерный огуречный запах, присутствующий у некоторых видов корюшек и аргентин. Экологические и морфологические различия рыб этих отрядов сформировались в результате освоения частью их предковых форм (Argentiniformes) более глубоководной океанической зоны [Парин, 1988]. Прибрежная же часть общих предков (Osmeriformes, Salmoniformes) дивергировала в Тихом океане в ряд семейств (Osmeridae, Retropinnidae и Salmonidae), имеющих общее экологическое свойство — освоение пресноводного размножения и образование проходных и жилых экологических форм. Большинство видов этих групп уже перенесли нерест в пресные воды и только в семействе Osmeridae осталось к настоящему времени 5 видов: *Mallotus villosus*, *Allosmerus elongatus*, *Spirinchus starksi*, *Hypomesus japonicus*, *H. pretiosus*, размножающихся в прибойной зоне морей и в нижних эстуариях рек [McAllister, 1963]. Приведенные выше данные указывают на морской генезис и позволяют считать точку зрения сторонников морского происхождения лососеобразных более обоснованной [Долганов, 2022b].

Формирование лососевых и сиговых рыб

Экологически лососеобразные четко разделяются на две группы: сиговых, откладывающих многочисленную относительно мелкую икру на грунт, и лососевых, закапывающих меньшее количество более крупной икры в нерестовые бугры. Рассмотрение условий размножения близких к лососеобразным по происхождению и экологии представителей отряда *Osmeriformes*, которые еще не полностью перенесли нерест в пресные воды, позволяет с достаточной степенью достоверности предположить, что изменение стратегии размножения у лососеобразных выработалось еще в морском прибрежье. Так, у размножающихся в морском прибрежье корюшек *H. japonicus* имеются две экологических формы: литофильно-фитофильная и псаммофильная («прибойка»), различающиеся не только условиями, но и сроками нереста. Литофильно-фитофильная форма выметывает клейкую икру на дно и водоросли вне прибойной зоны. Псаммофильная форма нерестится непосредственно в зоне прибоя, в полужакрытых и закрытых бухтах, частично опресненных впадающими в них водотоками [Соколовский и др., 2011]. Отложенная икра замывается песком и гравием, защищена от врагов и омывается насыщенным кислородом водой прибоя. При освоении корюшками нереста в пресных водах (*H. nipponensis*, *H. olidus* и др.) эволюционное продолжение получила только литофильная форма, а «прибойка» исчезла из-за отсутствия аналогичных условий размножения в реках и невозможности создать их самостоятельно.

В отличие от корюшек ставшие в результате полиплоидизации генома крупными и сильными лососи, скорее всего, еще в море постепенно освоили и закрепили столь полезную адаптацию, как закапывание икры, и перешли к самостоятельному устраиванию гнезд, совершенствуя в дальнейшем этот навык в пресных водах. Литофильная же форма обособилась в откладывающих икру на грунт сигов. Следует признать, что строительство гнезд лососевыми рыбами не является сложным по сравнению с откладыванием икры в жаберную область ракообразных и в раковины моллюсков, которое ведет начало от откладывания икры в защищенные от ее выедания хищниками места: расщелины, пустые раковины и др. Сходное развитие в использовании изначально естественных природных условий наблюдается не только у лососевых, но и у многих рыб и ракообразных, которые в процессе эволюции перешли от использования естественных углублений дна и расщелин к устраиванию гнезд, углубляя и выкапывая их самостоятельно.

Адаптация к закапыванию икры привела к укреплению оболочки икринок, уменьшению их количества и увеличению в них запаса питательных веществ.

В дальнейшем, по мере освоения размножения в пресных водах, нерестилища расширились от прибойной полосы бухт в прилегающие к ним эстуарии рек, где в зонах смешения нижнего слоя тяжелых морских и поверхностных речных вод промываемость гнезд прибойными водами заменилась на омывание их постоянным речным водотоком. При постепенном переносе нереста в верховья рек закапывающие икру лососевые, естественно, освоили размножение на участках рек с быстрым течением и выходом ключей, каменисто-песчаным дном с хорошим промыванием нерестовых бугров, определяющим достаточное количество кислорода для развития икры и личинок. А сиговые освоили размножение ниже по течению в руслах больших рек и их крупных притоках с более медленным течением. Дивергенция по местам и условиям нереста привела к различию в питании личинок лососевых, потребляющих бентос [Леванидов, 1969], и сиговых, питающихся планктоном [Шестаков, 1998], что объясняет тяготение сиговых к крупным водотокам, так как небольшие быстрые реки с отсутствием планктона по своим характеристикам соответствуют верховьям. Изначально при нересте в прибойной полосе морского побережья личинки общего предка лососевых и сиговых были, скорее всего, планктофагами. При освоении лососевыми размножения в верховьях рек из-за отсутствия планктона их личинки были вынуждены постепенно перейти на питание донными организмами. Однако, подрастая, они ведут пелагический

образ жизни и снова переходят на питание планктоном и nekтоном [Леванидов, 1969; Шунтов, Темных, 2008].

Формирование таксонов и экологических форм

Параллельно с эволюцией процесса размножения у предков сиговых и лососевых рыб происходило освоение всех биотопов пресных вод с адаптацией к их кормовой базе и образованием экологических форм с дальнейшим их расхождением по экологическим нишам. Пищевая стратегия для всех лососеобразных едина — стремление к полному освоению кормовой базы водной среды всего спектра солености. Адаптация питания происходит в зависимости от наличия и доступности кормовых объектов, имеющих-ся в местах обитания на разных этапах развития рыб при избирательности наиболее энергетически выгодной пищи [Шунтов, Темных, 2008, 2011].

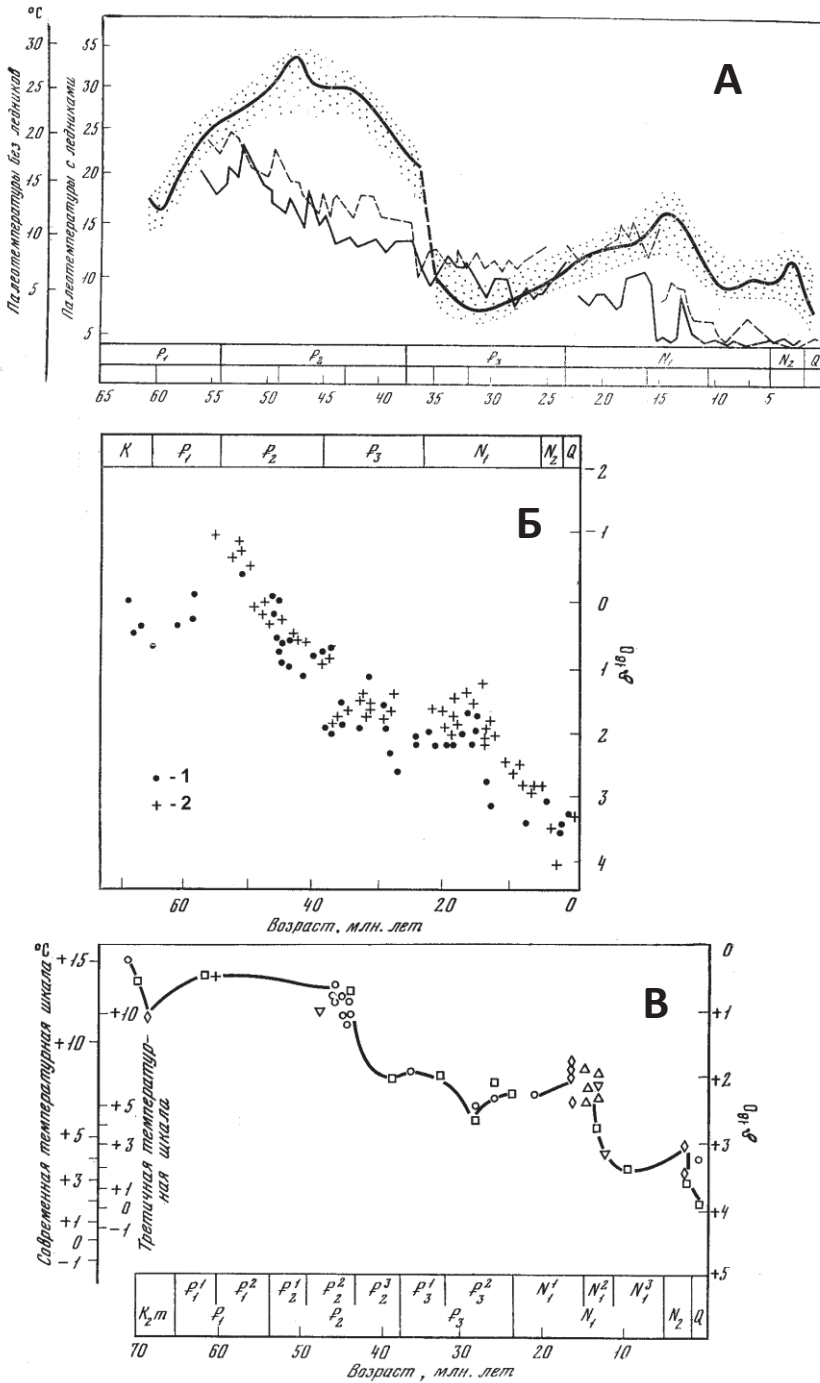
Размножение лососевых в условиях быстрых водотоков с небольшим количеством пищевых организмов определило освоение экологических ниш только со смешанным питанием (эврифаги и хищники). Наиболее сильно условия жизни отличались в верховьях, что привело к обособлению хариусов. В результате длительной эволюции у них выработалась сильно выраженная эврифагия, небольшие размеры тела и рта, большой спинной плавник у самцов, способствующий успешному нересту, и своеобразный кариотип. Обитание в верховьях также привело к формированию в пресноводной части популяций жилых форм, пространственно изолированных от полупроходных, нагуливающих-ся в эстуариях рек и побережье моря.

Две другие группы лососевых, собственно лососи и таймени, были связаны с морским побережьем значительно сильнее, на что указывает биология наиболее экологически древних представителей современной фауны — лосося Кларка *Parasalmo clarki* и сахалинского тайменя *Parahucho perryi*, которые нагуливаются в море недалеко от берега и для размножения высоко по рекам не поднимаются [Behnke, 1992; Золотухин и др., 2000]. Однако эти близкие формы лососевых занимали разные экониши. Таймени — крупные хищники с небольшим диапазоном нагульных и нерестовых миграций — вели в основном придонный образ жизни. Более пелагические лососи совершали и более значительные нагульные и нерестовые миграции, но их нерестилища располагались по сравнению с хариусами ниже по течению. Поэтому лососи были эврифагами и по размерам тела и морфологии занимали промежуточное положение между хариусами и тайменями.

Сиговые рыбы — обитатели среднего и нижнего течения рек, озер, эстуариев и распресненного побережья, где планктона и бентоса значительно больше, чем в верховьях рек. Они в процессе освоения пресных вод заняли все доступные им экологические ниши, включая пищевые ниши планктофагов, бентофагов и хищников. Наиболее интересна адаптация вальков *Prosopium cylindraceum* к обитанию в предгорных участках рек и питанию разнообразной пищей с потреблением взрослыми особями преимущественно бентоса. Крупная нельма *Stenodus leucichthys* — ярко выраженный хищник, чир *Coregonus nasus* — бентофаг, ряпушки и омули — планктофаги, но большинство сигов в разной степени эврифаги [Атлас..., 2002; Черешнев и др., 2002].

Однако, хотя к олигоцену лососевые и сиговые уже разделились по разным эконишам, все они еще были проходными рыбами с весенним нерестом и основным нагулом в побережье морей.

Сильное похолодание климата в олигоцене (см. рисунок) [Лисицын, 1980] привело к значительному зимнему выхолаживанию прибрежных вод Азии и к адаптации древнего лосося, близкого, видимо, к вымершему *Eosalmo kamchikensis*, наиболее пелагическому из лососевых того времени, к морскому нагулу. Освоение новой, богатой пищевой ниши имело кардинальные экологические последствия. Наличие обильной, разнообразной и доступной кормовой базы определило увеличение размеров рыб, их плодовитости, улучшение качества икры и привело к резкому увеличению численно-



Изменения климата в кайнозое по анализу донных моллюсков и фораминифер [Лисицын, 1980]: **А** — Северное море (по: Buchardt, 1978); **Б** — северная часть Тихого океана (1), Южный океан (2) (по: Thierstein, Berger, 1978); **В** — центральная часть Тихого океана (по: Savin et al., 1975)

Climate changes in the Cenozoic according to analysis of benthic mollusks and foraminifera [Lisitsyn, 1980]: **A** — North Sea (from: Buchardt, 1978); **Б** — North Pacific Ocean (1), Southern Ocean (2) (from: Thierstein, Berger, 1978); **В** — central Pacific Ocean (from: Savin et al., 1975)

сти вида. В результате возник дисбаланс между количеством идущих на нерест рыб и кормовой базой пресных вод, который постепенно увеличивался по мере увеличения численности вида и привел к ситуации тотальной гибели производителей и формиро-

ванию предкового вида рода *Oncorhynchus*. Освободившаяся в пресных водах пищевая ниша эврифагов была постепенно занята производной от тайменя формой — ленком (род *Brachymystax*), впервые появившимся в палеолетописи в позднем олигоцене [Сычевская, 1986].

Следующий этап адаптации лососеобразных к холоду связан с похолоданием конца миоцена (см. рисунок), начавшимся около 12 млн лет назад. В это время у Азии произошло зимнее охлаждение морского побережья до отрицательных температур [Ушаков, Ясаманов, 1984; Цой и др., 2003; Плетнев, 2015], что вынуждало прибрежные виды зимовать в пресных водах, а лосося нагуливаться еще дальше в море. Таким образом, концом миоцена можно датировать разделение лососеобразных на две экологические группы: проходных, зимующих в море, и полупроходных, зимующих в условиях пресных и солоноватых вод эстуариев. Проходными были предок современной симы у Азии, предки лосося Кларка и микижи *Parasalmo mykiss* у более теплого американского побережья, а также вымерший на рубеже миоцена и плиоцена гигантский лосось-планктофаг *Smilidonichthys rastrosus*, нагуливавшийся в зоне Калифорнийской конвергенции вод [Cavender, Miller, 1972; Tomoda et al., 1977; Сычевская, 1979; Smith et al., 1982; Smith, Cossel, 2002]. Группу полупроходных видов представляли все сиговые и предки современных хариусов, ленков и тайменей, обитающие ныне только у побережья Азии. В теплое время года полупроходные виды нагуливались в богатых пищей эстуариях рек и распресненной части морей. Адаптация к более полному использованию кормовой базы морского побережья определяла не только расхождение видов по пищевым нишам, но и их разную приспособленность к температурно-соленостному режиму вод и соответствующей этому площади нагула. Наименее связанными с эстуарно-прибрежным нагулом были рыбы верховий (хариусы, ленки, таймени и вальки), значительно разобщенные с морем не только географически, но и экологически.

Жизненный цикл лососеобразных определяет их широкое распространение от морских вод до верховьев рек, а высокая экологическая и морфологическая пластичность позволяет заселять биотопы со значительно различающимися условиями жизни. Вследствие этого лососеобразные создают большое разнообразие экологических форм, количество которых зависит от изменяющихся условий среды: проходные, полупроходные, эстуарно-речные, речные, ручьевые, озерно-речные и озерные. В крупных озерах обычно имеется несколько экоформ, формирование которых связано с величиной и глубиной водоемов и разнообразием их кормовой базы [Атлас..., 2002]. Все экоформы взаимосвязаны, имеют между собой переходные формы и единый генофонд. Поэтому закрепленное в процессе эволюции многообразие экологических форм способно легко создаваться при вселении видов в новые водоемы [Берг, 1948] или воссоздаваться там, где оно было утрачено из-за неблагоприятных когда-то условий среды.

При расселении из Тихого океана в плиоплейстоцене лососеобразные создали в Арктике и Северной Атлантике весь спектр экологических форм. На скорость процесса формообразования указывает наличие ныне множества озерных форм лососеобразных, на территории отступивших только в голоцене ледников Евразии и Северной Америки, заселение в голоцене горбушей и кетой Арктического бассейна, создание жилых популяций гольцов на арктических островах и речной формы симы в горах о. Тайвань [Решетников, 1980; Савваитова, 1989; Шунтов, Темных, 2008]. Очень показательно образование жилой формы симы от проходной при создании в 1934 г. водохранилища на р. Седанка в пригороде Владивостока [Цыгир, Иванков, 1987]. В голоцене также многие виды Арктики и Охотского моря, имевшие во время последнего оледенения только речные и эстуарно-речные экоформы, воссоздали полупроходные экоформы, хотя их наличие ныне также связано с заселением этих регионов из районов, не подвергавшихся сильному похолоданию. Особый интерес представляет образование проходных популяций из жилых форм кумжи *Salmo trutta* и микижи *P. mykiss*, переселенных в пресные воды Южного полушария (Новая Зеландия и Патагония) [Никольский, 1971].

Образование и исчезновение экологических форм лососеобразных напрямую связано с изменением климата. В условиях значительных похолоданий и потеплений происходило смещение ареалов рыб на юг или север с заселением ими огромных территорий. Вследствие этого необходимо признать, что «чувство дома» (хоминг) у лососеобразных — понятие относительное и значительно преувеличено. Если бы они размножались только в «родных» реках, то их расселение в периоды смены климата, а также из Тихого океана в Атлантический было бы невозможным. Следовательно, хоминг является полезным для нереста не в конкретном водотоке, а в каком-либо регионе, имеющем подходящие для размножения условия.

При похолодании, приводящем к уменьшению кормовой базы, сначала исчезают проходные формы, а затем, с образованием круглогодичного ледового покрова в прибрежье, и полупроходные. В пресных водах похолодание в первую очередь влияет на ручьевые формы, а затем на речные. Озерные экоформы исчезают в последнюю очередь, особенно в крупных и глубоких озерах. С уменьшением кормовой базы в пресных водах происходит и постепенное изменение структуры популяций жилых форм. В оптимальных условиях существования в реках созревают и самцы, и самки. При нехватке корма и более низких температурах, снижающих обмен веществ, вызревание икры становится невозможным и в пресных водах остаются только самцы, созревание которых менее энергозатратно, особенно при небольших размерах тела (неотенические «карлики»). На следующем этапе экологических изменений происходит исчезновение созревающих самцов, в результате чего население лососевых рек составляет только молодь проходных форм. Однако для очень многочисленной молодежи кеты и особенно горбуши кормовой базы в пресных водах нет. Поэтому молодь этих видов скатывается в прибрежье сразу же после выхода из нерестовых бугров [Атлас..., 2002; Черешнев и др., 2002; Шунтов, Темных, 2008].

Размножение

Все предковые и близкородственные таксоны лососеобразных (Argentinidae, Plecoglossine, Osmerinae, Nypomesinae) имеют весенний нерест, адаптированный к весеннему пику биомассы кормовой базы их личинок и ранней молоди [McAllister, 1963; Никольский, 1971; Атлас..., 2002; и др.]. Весной размножаются и наиболее древние из ныне живущих лососей (хариусы, таймени, ленки), а также представители рода *Parasalmo* (лосось Кларка и микижа), обитающие у американского побережья Тихого океана [Hart, 1973; Behnke, 1992], на которых действие похолодания климата кайнозоя, влиявшего на сроки нереста, было незначительным. Поскольку основой успешного размножения лососеобразных рыб является приуроченность перехода их личинок на внешнее питание в период весенней «вспышки» кормовой базы, имелось только два пути адаптации к похолоданию.

1. Перенос нереста на более поздний срок, что присуще подавляющему большинству рыб. В высоких широтах это приводит к более короткому ходу нереста и менее продолжительному использованию пика кормовой базы, и этот процесс усиливается похолоданием. Сохранение весеннего размножения было возможным только у видов, зимующих в пресных водах рек и озер недалеко от расположенных в верховьях нерестилищ (хариусы, таймени, ленки и микижи Камчатки). Так как эти виды строго адаптированы к размножению в верховьях рек, то начинают нерест непосредственно после прогрева воды на нерестилищах, который в процессе прогрессирующего похолодания смещался на более поздний срок.

2. Зимовавшие в море полупроходные и проходные лососеобразные до начала размножения совершали длительную миграцию к нерестилищам. При похолодании климата более позднее начало нерестового хода в совокупности с постепенно увеличивающимся временем развития отложенной икры приводило к запаздыванию освоения короткого в высоких широтах пика кормовой базы личинок, а этот период является

наиболее критическим в жизненном цикле рыб [Никольский, 1974]. Поэтому они были вынуждены начинать нерест раньше, и эволюционный отбор шел в сторону закрепления более успешного раннего нереста.

В настоящее время этот процесс хорошо виден только у наименее подвергнувшегося влиянию похолодания климата тихоокеанского побережья Северной Америки, где наиболее северные популяции лосося Кларка и микижи начинают нерест намного раньше (зима-весна), чем южные, размножающиеся весной [Everest, 1973; Behnke, 1992; Тихоокеанские благородные лососи..., 2001]. Если воздействие холода продолжить, то нерест будет переноситься на еще более ранний срок — зимний, что и произошло в плиоцене после открытия Арктики около 5,5 млн лет назад [Marincovich, Gladenkov, 2001; Гладенков, Гладенков, 2004] и формирования там наиболее холодноводных популяций. Часть этих популяций в начале плиоцена мигрировали в Северную Атлантику, что подтверждается наиболее древней находкой вида рода *Salmo* [Владимиров, 1946], и дали там начало кумже и семге с зимним нерестом. Северные популяции этих видов при дальнейшем похолодании в конце плиоцена и в плейстоцене были вынуждены перейти на еще более раннее размножение — осенне-зимнее, а затем и осеннее.

У побережья Азии активное похолодание началось намного раньше — с формирования современной системы течений северной части Тихого океана в конце олигоцена [Богданов и др., 1978; Ушаков, Ясаманов, 1984]. Поэтому начало перехода на более раннее размножение у проходных и полупроходных лососеобразных рыб можно датировать, видимо, началом миоцена. Вследствие этого к открытию Арктического бассейна на рубеже миоцена и плиоцена они уже практически перешли на летне-осеннее размножение, однако необходимость раньше начинать нерест в более холодных северных широтах хорошо прослеживается и в настоящее время.

Следует заметить, что отсутствие у проходных и полупроходных лососеобразных рыб пресноводных популяций с весенним типом нереста указывает на их морское происхождение.

Интересно формирование времени размножения лососеобразных рыб в крупных и глубоких озерах, в которых по сравнению с реками кормовая база намного более разнообразная и богатая. Это приводит к образованию в них нескольких экологических форм: донных, придонных и пелагических, освоивших пищевые ниши бентофагов, планктофагов и хищников, а также имеющих смешанное питание [Решетников, 1980; Савваитова, 1989]. Сбалансированное в озерных экосистемах разнообразие кормовых объектов рыб, стремящееся к оптимальному использованию условий среды водоемов, приводит к образованию пика повышенной численности и биомассы кормовых объектов личинок и ранней молоди не только весной, но и в другие сезоны года. Поэтому переход на внешнее питание личинок в крупных озерах возможен в разное время года, что делает возможным размножение экологических форм видов в разное время, изменяющееся при смене условий среды. Изменчивость условий размножения в озерах выражена не только в сроках. Некоторые экоформы и виды лососевых, не имеющие подходящего нерестового субстрата или ставшие в процессе эволюции мелкоразмерными (паляя Световидова *Salvelinus svetovidovi*, карликовая форма ишхана *Salmo ischchan* — боджак и часть гольцов рода *Salvelinus* Арктики), утратили способность закапывать икру в бугры и откладывают ее прямо на грунт [Атлас..., 2002; Черешнев и др., 2002].

Посленерестовая смертность у лососеобразных напрямую связана с балансом их численности и кормовой базы. У пресноводных и полупроходных видов, нагуливающих в эстуарно-прибрежной зоне (хариусы, таймени, ленки, гольцы, лосось Кларка, кумжа), этот баланс естествен, численность видов относительно невысокая, ограничена кормовой базой их ареалов и ее доступностью. Во время нерестового хода и нереста происходит уменьшение интенсивности питания или его временное прекращение. После нереста погибают только ослабленные или больные особи преимущественно старших возрастов.

Естественный баланс между численностью видов и их кормовой базой нарушился в результате формирования проходных видов лососевых. Освоение морской и океанической кормовой базы привело к значительному увеличению численности проходных рыб, для которых пищи в реках во время нерестового хода и после нереста катастрофически не хватает. Промежуточным вариантом этого процесса являются освоившие морской нагул относительно недавно микижа и семга. Идущая на нерест микижа в пресных водах питается очень слабо, а прошедший через Арктику предок семги адаптировался к полному отсутствию питания, хотя рефлекс на рыболовные приманки еще остался. Численность этих видов уже относительно высока, но на порядок меньше, чем тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*. Микижа и семга размножаются обычно раз в жизни, реже два раза, а доля рыб, нерестящихся 5–6 раз, чрезвычайно мала [Берг, 1934; Атлас..., 2002; Черешнев и др., 2002].

Максимальный дисбаланс наблюдается у представителей рода *Oncorhynchus*, которые в результате длительной эволюции освоили океаническую пищевую нишу и приобрели огромную численность. Такое обилие исключает возможность питания не только идущих на нерест рыб, но даже молоди наиболее массовых видов — горбуши и кеты. Длительная голодовка в совокупности с огромным расходом накопленной в море энергии на миграцию к нерестилищам против течения и созревание половых продуктов вызывает в организме рыб необратимый процесс дегенерации органов и приводит к неизбежной гибели. Этот процесс закреплен генетически, на что указывает, например, размножение горбуши и кеты на юге их ареала в маленьких речках, в которые рыбы входят со значительно развитыми гонадами и сразу нерестятся в нескольких километрах от моря [Смирнов, 1975]. И несмотря на малый расход энергии, они погибают.

Нерестовый ход

Как показано выше, самой архаичной экологией с весенним нерестом обладают лососевые рыбы рода *Parasalmo* тихоокеанского побережья Северной Америки, которые на протяжении всего кайнозоя были наименее подвержены влиянию прогрессирующего похолодания климата [Ушаков, Ясаманов, 1984]. Более южный из них лосось Кларка имеет прибрежный нагул и, соответственно, небольшую численность. Кроме этого, тепловодность его ареала и в море, и в реках способствует достаточно быстрому развитию гонад у идущих на нерест рыб. Поэтому нерестовый ход у этого вида очень короткий, поздней осенью-зимой из прибрежья в реки, по которым он редко поднимается выше чем на 100 км [Behnke, 1992]. Более северная и холодноводная микижа, у которой половые продукты и в море, и в реках созревают намного медленнее, а созревание идущих на нерест рыб приходится на самый холодный зимний период, вынуждена заходить в реки раньше — летом-осенью. К этому вынуждает также более раннее начало нереста из-за длительного развития отложенной икры и, видимо, увеличение численности вида, который заполняет нерестилища на расстоянии до 1600 км от устьев рек [Behnke, 1992].

В настоящее время у обоих видов рода *Parasalmo* американского побережья Тихого океана хорошо прослеживается общая закономерность — размножение и, соответственно, начало нерестового хода смещены на севере на более ранний срок [Behnke, 1992; Busby et al., 1996; Тихоокеанские благородные лососи..., 2001; и др.].

После открытия Арктического бассейна процесс адаптации обоих видов к обитанию в более холодных условиях продолжился. Результат эволюции размножения благородных лососей виден на примере экологии североатлантических семги и кумжи, полученной их предками в начале плиоцена в Арктике. У южных популяций этих видов, оттесненных похолоданием конца плиоцена к южной Европе, нерест происходит в зимнее время, а заход в реки — почти на год раньше [Берг, 1934; Атлантический лосось, 1998]. Биологического смысла в этом в относительно теплых регионах нет, однако эти характеристики закреплены при формировании видов и пока еще поддерживаются естественным отбором.

В наиболее северных популяциях семги и кумжи (Баренцево и Белое моря) результатом похолодания конца плиоцена стало дальнейшее смещение нерестового хода и нереста на более ранние сроки: нерестовый ход начинается с августа, а начало размножения — с сентября следующего года. Зимнее выхолаживание побережья стало настолько сильным, что в холодный период года заход в реки стал невозможен и единый нерестовый ход, в отличие от хода в более южных популяциях, прерывается [Берг, 1934; Никольский, 1974]. При этом их разделение на осенний и весенне-летний ход не приводит к более полному освоению ресурсов в местах обитания (семга, например, в реках не питается), не обеспечивает освоение одних и тех же нерестилищ в разное время года, и удлинение нерестового сезона у этих видов не наблюдается. К тому же семга наиболее раннего хода («заледка») является опоздавшей зайти в реки поздней осенью, зимует в море перед устьями и ранней весной восполняет зимний перерыв хода. В связи с этим крайне интересно наличие в наиболее южных регионах и летнего перерыва в нерестовом ходе (кумжа Каспийского моря и сима Японского моря) из-за сильного прогрева воды в побережье и устьях нерестовых рек. Следует также учитывать молодость популяций семги и кумжи Белого, Баренцева и Балтийского морей, образовавшихся лишь в голоцене после окончания последнего оледенения. Аналогичные перерывы в нерестовом ходе имеются и у других групп рыбообразных и рыб, обитающих в экстремальных условиях (миноги, осетровые, карповые) [Берг, 1934, 1948; Казанский, 1962].

Следовательно, нет оснований считать рыб осеннего и весенне-летнего нерестового хода на севере ареала и зимне-весеннего и осеннего на юге сезонными расами. Это единый нерестовый ход с естественной очередностью захода размерно-возрастных групп и степенью зрелости их половых продуктов, временно прерванный зимним охлаждением или летним прогревом побережья и низовьев рек.

В условиях еще более продолжительной в самых холодных регионах зимы осенний нерестовый ход становится излишне энергозатратным, биологически нецелесообразным и исчезает. Остается только «яровой» ход, сформировавшийся к настоящему времени у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*. Нерестовый ход и нерест ограничены холодным периодом года и в северных широтах из-за более длительного развития отложенной икры и более короткого лета начинаются раньше.

«Сезонные расы» Тихого океана

В северной части Тихого океана в качестве главного доказательства наличия сезонных рас приводится пример летней и осенней кеты, послуживший обоснованию наличия сезонных рас у лососеобразных рыб [Берг, 1934; Шмидт, 1947; Абакумов, 1961; Иванков, 1967; Никольский, 1971, 1974; Смирнов, 1975; Бирман, 1981; Глубоковский, 1995; и др.]. Становление сезонных рас предполагает наличие улучшенных условий для размножения, так как связано с более полным использованием нерестилищ и удлинением нерестового сезона [Никольский, 1980]. Трудно объяснить наличие таких условий в наиболее холодной северо-западной части Охотского моря, где совместно обитают летняя и осенняя кета и по логике должен располагаться центр их формирования. И совсем необъяснимым с точки зрения теории сезонных рас является тот факт, что первой на нерест идет мелкая летняя кета, которая размножается в нижнем течении р. Амур (как горбуша), а крупная осенняя форма поднимается позже летней вверх до 1700 км. Если бы это был единый нерестовый ход, то по биологической целесообразности, выработанной в процессе эволюции у всех проходных и полупроходных рыб, первыми должны были мигрировать крупные производители с незрелыми половыми продуктами, а затем более мелкие с гораздо более созревшими гонадами. В действительности наблюдается два отдельных нерестовых хода с естественной очередностью размерно-возрастных рыб и их зрелости.

Ситуация объясняется при рассмотрении формирования ареала кеты в плиоплейстоцене. До похолодания конца плиоцена у побережья Азии имела непрерывная цепь

популяций с клинальной изменчивостью эколого-морфологических характеристик, становление которых обсуждалось выше. Северные популяции адаптированы к более раннему нересту из-за длительного развития отложенной икры и к короткому нерестовому ходу вследствие более короткого теплого сезона. Кроме этого, кета северных популяций более мелкая (как и горбуша) и из-за отсутствия ключей (исключая более теплую Камчатку), вызванного развитием вечной мерзлоты, вынуждена нереститься в подрусловом потоке. Кета южных популяций размножается исключительно в зоне выхода подземных вод, более крупная и плодовитая размножается позже, поднимаясь высоко по рекам [Никольский, 1971; Шунтов, Темных, 2008]. Во время значительного и длительного похолодания конца плейстоцена, а затем и в период оледенений конца плейстоцена [Горбаренко и др., 2003; Цой и др., 2003; Плетнев, 2004, 2015] заход кеты и других проходных рыб на нерест в Охотское море был невозможен, и на огромном протяжении побережья Азии (от Японии до юго-восточной Камчатки) их популяции вымирали. С наступлением межледникового популяции кеты и других проходных рыб с восточных побережий Японии и Камчатки вновь заселяли побережье Охотского моря, встречаясь в его северо-западном районе, где, как мы видим теперь, обитают симпатрично. Аналогичная картина наблюдается и у американского побережья, где ранние и поздние формы лососеобразных рыб (горбуша, кета, чавыча *O. tshawytscha*, микижа) образовались при похолоданиях в результате вымирания их популяций в реках юго-восточной Аляски и Британской Колумбии, стекающих с Берегового хребта. В настоящее время ранние и поздние формы этих рыб широко симпатричны во вновь заселенных ими реках этого региона [Burgner, 1991; Heard, 1991; Salo, 1991; Иванков, 1997].

Большой интерес представляет современное распределение северной и южной форм азиатской горбуши, самого многочисленного и холодноводного вида тихоокеанских лососей, значительно утратившего в процессе эволюции хоминг [Глубоковский, Животовский, 1986]. Перечисленные характеристики позволили северной форме горбуши в плейстоцене расселиться в Японское море, вытеснив из него ее южную форму. Южная горбуша сохранилась только у восточной Японии, откуда приходит на нерест в реки Хоккайдо, южных Курильских островов и южного Сахалина, а в годы высокой численности и к материковому побережью Татарского пролива [Иванков, 1997; Каев, Ромасенко, 2001; Золотухин, 2006].

В зонах совместного размножения северных и южных форм наблюдается наиболее продолжительный нерест, являющийся наложением времени нереста обеих форм. Если длительный нерест кеты в р. Амур при желании можно объяснять огромностью реки, то его длительность в реках Сахалина объяснить намного сложнее. И совершенно невозможно объяснить с этой точки зрения размножение горбуши в мелких речках южных Курильских островов (особенно о. Итуруп), в которых оно продолжается 4,0–4,5 мес. и части приходящей позже южной горбуши приходится нереститься в солоноватых эстуариях рек [Иванков, 1997; Kaev et al., 2006]. Это же наблюдается и в реках побережья Северной Америки, где размножаются обе формы горбуши — северная (ранняя) и южная (поздняя) [Royce, 1962].

Следовательно, наблюдаемые разнообразные сезонные формы лососей в Тихом океане не являются экологическими расами, сформировавшимися для наиболее полного использования пресноводных биотопов, а образованы изоляцией видовых ареалов с последующим соединением значительно различающихся групп популяций.

Во время оледенений второй половины плейстоцена районы симпатрического обитания сформировавшихся в конце плейстоцена ранних и поздних форм лососеобразных рыб снова неоднократно изолировались у побережья Азии и Северной Америки. Расселение азиатской горбуши показывает, что изоляции в основном подвергались популяции северных (ранних) форм, вытесняемые похолоданием южнее. Образующиеся изоляты имели свой нагульный ареал, время нерестового хода и в настоящее время представляют все внутривидовое многообразие лососеобразных рыб Тихого океана [Шунтов, Темных, 2008].

Заключение

Освоение новых адаптивных зон привело общего предка к дивергенции на более глубоководных *Argentiniiformes* и прибрежных *Osmeriformes* и *Salmoniformes*, все семейства которых (*Osmeridae*, *Retropinnidae* и *Salmonidae*) состоят из видов, перенесших размножение в пресные воды. Лишь 5 видов корюшковых еще нерестятся в эстуариях рек и прибрежной полосе морей. Среди размножающихся в пресных водах закапывание отложенной икры сохранилось и развилось только у лососевых рыб, получивших эту возможность вследствие значительного, по сравнению с родственными группами рыб, увеличения размеров тела в результате приобретения ими полиплоидии.

Основным фактором, влиявшим на эволюцию экологии лососеобразных рыб, было похолодание климата кайнозоя и связанное с ним изменение их кормовой базы. Этот процесс у азиатского побережья северной части Тихого океана начался намного раньше, чем у американского, и проходил намного интенсивнее.

При похолодании климата в конце олигоцена (и особенно в конце миоцена) зимнее выхолаживание побережья привело к формированию проходных видов, зимующих в море, и полупроходных, зимующих в пресных и солоноватых водах низовьев рек, эстуариев и распресненных участков морей. При дальнейшем похолодании плиоцена и плейстоцена некоторые виды полупроходных рыб утратили прибрежную часть популяций и стали полностью пресноводными.

Количество экоформ у вида зависит от богатства и доступности кормовой базы. При похолодании климата и уменьшении количества пищи исчезают проходные экоформы, а с формированием круглогодичного ледового покрова в морском побережье — и полупроходные. В пресных водах первыми исчезают ручьевые экоформы, затем речные, а более обеспеченные пищей озерные экоформы — последними. С уменьшением кормовой базы пресных вод под воздействием похолодания у лососевых происходило постепенное изменение структуры популяций: изначальное созревание в реках самцов и самок сменялось созреванием только самцов, которые при более неблагоприятной обстановке также исчезали. На этом уровне кормовой базы питания хватает только для подрастающей молодежи, которая через несколько лет уходит в море, а для видов с максимальной численностью (горбуша, кета) ее настолько мало, что их молодежь скатывается в море в первый год после выхода из бугров.

У видов с относительно небольшой численностью (в том числе у более древних лососеобразных и всех современных пресноводных форм) баланс численности видов и их кормовой базы находится в полном соответствии. В результате этого смертность естественна: после нереста погибают только ослабленные старые и больные особи. Освоение морского нагула привело к многократному увеличению численности видов и ее значительному дисбалансу с количеством пищи в пресных водах. Даже если идущие на нерест рыбы продолжают питаться (микижа), недостаток корма приводит к истощению и гибели большинства производителей. Наибольший дисбаланс наблюдается у представителей рода *Oncorhynchus*. Их численность настолько велика, что пропорциональная ей кормовая база в пресных водах практически отсутствует. Длительная голодовка при больших затратах энергии на нерестовый ход и созревание половых продуктов приводит к истощению, необратимому процессу редукции органов и функций и полной смертности производителей после нереста.

Вследствие «привязки» размножения к весенней «вспышке» кормовой базы личинок и увеличения времени развития отложенной икры в условиях похолодания климата проходные и полупроходные лососеобразные рыбы были вынуждены начинать изначальное весенний нерест раньше — зимой-весной. С начала миоцена он постепенно стал сначала зимним, а затем осенним. Начало нерестового хода в реки также смещалось с осенне-зимнего на более ранний срок — весну-лето, а затем на зиму и осень, но в условиях максимально холодного плиоплейстоцена Арктики и северо-западной

Пацифики осенне-зимний ход стал невозможен и остался весенне-летний («яровой»). В крупных озерах с более разнообразной, чем в реках, кормовой базой сроки, когда достаточно корма для перехода личинок на внешнее питание, значительно растянуты. Поэтому и нерест рыб растягивается (или смещается) на несколько сезонов.

С конца плиоцена в наиболее северных популяциях семги и кумжи в холодный период года заход в реки стал невозможен, и единый нерестовый ход разделился на осенний («озимый») и весенне-летний («яровой»). Однако это не привело к более полному освоению ресурсов места обитания, не обеспечивает освоение одних и тех же нерестилищ в разное время года, и удлинения нерестового сезона у этих видов не наблюдается. В южных регионах также имеется перерыв нерестового хода, но летний (кумжа Каспийского моря, сима юга Японского моря) из-за сильного прогрева устьев нерестовых рек. Следовательно, нет оснований считать рыб осеннего и весенне-летнего нерестового хода на севере ареала и зимне-весеннего и осеннего на юге сезонными расами. Это единый нерестовый ход, временно прерванный зимним охлаждением или летним прогревом побережья и низовьев рек.

Существовавшие вдоль северо-восточного побережья Азии популяции лососеобразных рыб с клинальной изменчивостью эколого-морфологических характеристик в конце плиоцена были широко и надолго разобщены охлаждением Охотского моря. В результате длительной изоляции рыбы северных и южных популяций настолько дивергировали, что при повторном заселении Охотского моря обитают симпатрично и в р. Амур наблюдается 2 самостоятельных нерестовых хода кеты. Аналогичная ситуация отмечается и у американского побережья, где ранние и поздние формы лососей сформировались вследствие вымирания в конце плиоцена их популяций в реках юго-восточной Аляски и Британской Колумбии. Поэтому современные сезонные формы лососей Тихого океана не являются экологическими расами и их следует рассматривать в качестве отдельных таксонов.

В эпоху оледенений конца плейстоцена часть ареала северных (ранних) форм неоднократно вытеснялась южнее и затем изолировалась тем же способом, что и в конце плиоцена. В результате образовалось современное многообразие внутривидовых форм с собственными местами нагула и временем нерестового хода.

Наиболее древняя дивергенция лососеобразных рыб произошла по способу размножения — с закапыванием отложенной икры или без этого. Это привело к освоению экологических ниш с разными биотопами и кормовой базой. Нерестящиеся в верховьях рек лососевые адаптировались к обитанию в условиях небольшого количества пищи и отсутствия планктона. Их личинки питаются бентосом, но подрастающая молодь имеет большой рот, позволяющий потреблять более разнообразную пищу. Эврифагия с рыбной составляющей способствовала также и нагулу в более широкой полосе побережья, что в свою очередь привело к освоению морского нагула с началом зимнего охлаждения прибрежных вод. Экологическая эволюция сиговых рыб значительно отличалась. Размножение в средних и нижних участках рек с откладыванием икры на грунт и более быстрый, чем у лососевых, скат личинок вниз по течению ориентирован на питание планктонными организмами. Включение в онтогенезе в пищевой рацион бентоса позволяло предковой форме сиговых занимать пищевую нишу нехищных эврифагов с небольшим ртом в низовьях рек и эстуарно-прибрежной зоне. При дальнейшей пищевой дифференциации появились специализированные планктофаги, бентофаги и единственный хищник с большим ртом — нельма. Такой эволюционный сценарий позволяет рассматривать лососевых и сиговых рыб в ранге отдельных семейств.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарен рецензентам за интерес, проявленный к работе.
The author is grateful to the reviewers for their interest to the study.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

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

The author declares no conflict of interest.

Список литературы

Абакумов В.А. Сезонные расы проходных рыб // *Вопр. ихтиол.* — 1961. — Вып. 17. — С. 179–190.

Атлантический лосось : сб. статей / ред. Р.В. Казаков. — СПб. : Наука, 1998. — 575 с.

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

Берг Л.С. О происхождении форелей и других пресноводных лососевых // *Памяти академика С.А. Зернова.* — М. ; Л. : АН СССР, 1948. — С. 159–172.

Берг Л.С. Яровые и озимые расы у проходных рыб // *Изв. АН СССР. Отд. математ. и естест. наук.* — 1934. — Т. 5. — С. 711–732.

Бирман И.Б. Морские миграции и происхождение сезонных рас проходных лососей (Salmonidae) // *Вопр. ихтиол.* — 1981. — Т. 21, № 1. — С. 37–48.

Богданов Ю.А., Каплин П.А., Николаев С.Д. Происхождение и развитие океана : моногр. — М. : Мысль, 1978. — 160 с.

Владимиров В.И. Форель из диатомовых отложений плиоцена Армении // *ДАН АрмССР.* — 1946. — Т. 4, № 4. — С. 123–128.

Гладенков А.Ю., Гладенков Ю.Б. Начало формирований межокеанических связей Пацифики и Арктики через Берингов пролив в неогене // *Стратиграфия. Геол. корреляция.* — 2004. — Т. 12, № 2. — С. 72–89.

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

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

Горбаренко С.А., Лесков В.Ю., Артемова А.В. и др. Ледовый покров Охотского моря в последнем оледенении и голоцене // *ДАН.* — 2003. — Т. 388, № 5. — С. 678–682.

Долганов В.Н. Генезис рыб отряда Salmoniformes // *Биол. моря.* — 2022а. — Т. 48, № 5. — С. 291–297. DOI: 10.31857/S0134347522050047.

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

Золотухин С.Ф. Ход горбуши в реки материковой части Татарского пролива в сентябре 2006 г. // *Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей».* — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — С. 168–171.

Золотухин С.Ф., Семенченко А.Ю., Беляев В.А. Таймени и ленки Дальнего Востока России : моногр. — Хабаровск : ХФТИНРО, 2000. — 128 с.

Иванков В.Н. Изменчивость и микроэволюция рыб : моногр. — Владивосток : ДВГУ, 1997. — 124 с.

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

Каев А.М., Ромасенко Л.В. Дифференциация пространственно-временных группировок горбуши Сахалино-Курильского региона на основании изучения склеритограмм // *Вопр. рыб-ва.* — 2001. — Т. 2, № 4(8). — С. 638–652.

Казанский Б.Н. Экспериментальный анализ сезонности размножения осетровых Волги в связи с явлением внутривидовой биологической дифференциации // *Учен. зап. ЛГУ.* — 1962. — № 311. Сер. биол. наук, вып. 48. — С. 19–45.

- Леванидов В.Я.** Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в при-
токах Амура : Изв. ТИНРО. — 1969. — Т. 67. — 242 с.
- Лисицын А.П.** Палеоокеанология // Океанология. Геология океана. Геологическая история
океана. — М. : Наука, 1980. — С. 386–405.
- Никольский Г.В.** Структура вида и закономерности изменчивости рыб : моногр. — М. :
Пищ. пром-сть, 1980. — 182 с.
- Никольский Г.В.** Частная ихтиология : моногр. — М. : Высш. шк., 1971. — 472 с.
- Никольский Г.В.** Экология рыб : моногр. — М. : Высш. шк., 1974. — 367 с.
- Парин Н.В.** Рыбы открытого океана : моногр. — М. : Наука, 1988. — 272 с.
- Плетнев С.П.** Историко-геологическое развитие острова Сахалин // Растительный и
животный мир острова Сахалин. — Владивосток : Дальнаука, 2004. — Ч. 1. — С. 11–22.
- Плетнев С.П.** Палеоокеанология Японского моря на раннем этапе развития // Геология
и полезные ископаемые Мирового океана. — 2015. — № 2. — С. 159–169.
- Решетников Ю.С.** Экология и систематика сиговых рыб : моногр. — М. : Наука, 1980. — 310 с.
- Саввантова К.А.** Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы
хозяйственного использования) : моногр. — М. : Агропромиздат, 1989. — 224 с.
- Смирнов А.И.** Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. :
МГУ, 1975. — 335 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М.** Рыбы залива Петра Великого :
моногр. — 2-е изд., испр. и доп. — Владивосток : Дальнаука, 2011. — 431 с.
- Сычевская Е.К.** Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии : моногр. —
М. : Наука, 1986. — 157 с. (Тр. Совмест. Сов.-Монгол. палеонтол. экспедиции, вып. 29.)
- Сычевская Е.К.** Пресноводные рыбы из неогеновых отложений Приморья // Тез. докл.
14-го Тихоокеан. науч. конгр. Комитет В. — Хабаровск, 1979. — Т. 2. — С. 113.
- Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии** : моногр. / Д.С. Павлов, К.А. Сав-
ваитова, К.В. Кузищин и др. — М. : Научный мир, 2001. — 199 с.
- Ушаков С.А., Ясаманов Н.А.** Дрейф материков и климаты Земли : моногр. — М. : Мысль,
1984. — 206 с.
- Цой И.Б., Терехов Е.П., Горовая М.Т. и др.** Кайнозойское осадконакопление на западном
склоне Южно-Охотской котловины Охотского моря // Тихоокеанская геология. — 2003. — Т.
22, № 4. — С. 19–34.
- Цыгир В.В., Иванков В.Н.** Жилая сима *Oncorhynchus masou* из бассейна Артемовского
водохранилища (Приморский край) // Вопр. ихтиол. — 1987. — Т. 27, № 4. — С. 576–583.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В.** Лососевидные рыбы Се-
веро-Востока России : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 496 с.
- Шестаков А.В.** Биология молоди сиговых рыб бассейна реки Анадырь : моногр. — Вла-
дивосток : Дальнаука, 1998. — 113 с.
- Шмидт П.Ю.** Миграции рыб : моногр. — М. ; Л. : АН СССР, 1947. — 362 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экоси-
стемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экоси-
стемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.
- Behnke R.J.** Native trout of Western North America. — Amer. Fish. Soc., 1992. — 275 p.
- Burgner R.L.** Life history of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific Salmon Life
Histories / ed. C. Groot and L. Margolis. — Vancouver, Canada : UBC Press, 1991. — P. 3–117.
- Busby P.J., Johnson O.W., Wainwright T.C. et al.** Status review for Oregon's Illinois River
winter steelhead. — U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-10, 1996. — 85 p.
- Cavender T.M., Miller R.R.** *Smilodonichthys rastrousus*: a new Pliocene Salmonid fish from
western United States : Bull. Mus. Nat. Hist. Univ. Oregon. — 1972. — № 18. — 44 p.
- Everest F.H.** Ecology and management of summer steelhead in the Rouge river. — Corvallis,
Or. : Oregon State University, 1973. — 48 p.
- Hart J.L.** Pacific fishes of Canada : Bull. Fish. Res. Board Can. — 1973. — № 180. — 740 p.
- Heard W.R.** Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Pacific Salmon Life
Histories / eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 119–230.
- Johnson G.D., Patterson C.** Relationships of lower euteleostean fishes // Interrelationships of fishes /
ed. M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti, G.D. Johnson. — San Diego : Academic Press, 1996. — P. 251–332.
- Kaev A.M., Chupakhin V.M., Kruchinin M.Yu.** Reproduction indices of the Iturup Island
pink salmon (Kuril Islands) : NPAFC. — 2006. — Doc. 977. — 18 p.

- Marincovich L., Gladenkov A.Y.** New evidence for the age of Bering Strait // Quaternary Sci. Rev. — 2001. — Vol. 20, Iss. 1–3. — P. 329–335. DOI: 10.1016/S0277-3791(00)00113-X.
- McAllister D.E.** A revision of the smelt family Osmeridae : Bull. Natl. Mus. Can. — 1963. — № 191. — 53 p.
- Nelson J.S.** Fishes of the world. — Third edition. — N.Y. : John Wiley & Sons, Inc., 1994. — 600 p.
- Royce W.F.** Pink salmon fluctuations in Alaska // Symp. on pink salmon. — Vancouver, 1962. — P. 15–36.
- Salo E.O.** Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Pacific Salmon Life Histories / eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 231–310.
- Smith G.R., Cossel J.** Fishes from the Late Miocene Poison Creek and Chalk Hills formations, Owyhee county, Idaho // Idaho Mus. Nat. Hist. — 2002. — № 37. — P. 23–35.
- Smith G.R., Swirydchuk K., Kimmel P.G., Wilkinson B.H.** Fish biostratigraphy of Late Miocene to Pleistocene sediments of the Western Snake river plain, Idaho // Cenozoic geology of Idaho : Idaho Bureau Mines Geol. Bull. — 1982. — № 26. — P. 519–541.
- Tomoda Y., Kodera H., Nakajima T., Yasu N.** Fossil freshwater fishes from Japan // Tisicigarcuronaja. — 1977. — № 14. — P. 221–243.

References

- Abakumov, V.A.,** Seasonal races of migratory fish, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1963, no. 17, pp. 179–190.
- Atlantic salmon*, Kazakov, R.V., ed., St. Petersburg: Nauka, 1998.
- Atlas presnovodnykh ryb Rossii* (Atlas of Freshwater Fishes in Russia), Reshetnikov, Yu.S., ed., Moscow: Nauka, 2002, vol. 1.
- Berg, L.S.,** On the origin of trout and other freshwater salmonids, *Pamyati akademika S.A. Zernova* (In memory of Academician S.A. Zernov), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1948, pp. 159–172.
- Berg, L.S.,** Summer and winter races in anadromous fishes, *Izv. Akad. Nauk SSSR, Otd. Mat. Estestv. Nauk*, 1934, vol. 5, pp. 711–732.
- Birman, I.B.,** Marine migrations and the origin of seasonal races of anadromous salmon (Salmonidae), *Vopr. Ikhtiolog.*, 1981, vol. 21, no. 1, pp. 37–48.
- Bogdanov, Yu.A., Kaplin, P.A., and Nikolaev, S.D.,** *Proiskhozhdeniye i razvitiye okeana* (Origin and development of the ocean), Moscow: Mysl', 1978.
- Vladimirov, V.I.,** Trout from diatom deposits of the Pliocene of Armenia, *Dokl. Armyanskoy Akad. Nauk SSSR*, 1946, vol. 4, no. 4, pp. 123–128.
- Gladenkov, A.Yu. and Gladenkov, Yu.B.,** Onset of connections between the Pacific and Arctic Oceans through the Bering Strait in the Neogene, *Stratigraphy and Geological Correlation*, 2004, vol. 12, no. 2, pp. 175–187.
- Glubokovsky, M.K.,** *Evolutsionnaya biologiya lososevykh ryb* (Evolutionary Biology of Salmonid Fishes), Moscow: Nauka, 1995.
- Glubokovskii, M.K. and Zhivotovskii, L.A.,** Population structure of pink salmon: System of fluctuating stocks, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1986, vol. 12, no. 2, pp. 39–43.
- Gorbarenko, S.A., Leskov, V.Yu., Artemov, A.V., Tiedemann, R., Biebow, N., and Nuernberg, D.,** Ice cover of the Sea of Okhotsk during the last glaciation and holocene, *Dokl. Earth Sci.*, 2003, vol. 389, no. 2, pp. 208–211.
- Dolganov, V.N.,** The genesis of fishes from the order Salmoniformes, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2022, vol. 48, no. 5, pp. 303–308. doi 10.1134/s1063074022050157
- Dolganov, V.N.,** Salmoniformes: a marine or freshwater origin?, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2022, vol. 48, no. 7, pp. 541–546. doi 10.1134/s1063074022070033
- Zolotukhin, S.F.,** The course of pink salmon in the rivers of the mainland of the Tatar Strait in September 2006, in *Byull. N 1 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoi programmy izucheniya tikhoookeanskikh lososei"* (Bull. No. 1 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006, pp. 168–171.
- Zolotukhin, S.F., Semenchenko, A.Yu., and Belyaev, V.A.,** *Taymeni i lenki Dal'nego Vostoka Rossii* (Taimen and Lenki of the Far East of Russia), Khabarovsk: KhFTINRO, 2000.
- Ivankov, V.N.,** *Izmenchivost' i mikroevolutsiya ryb* (Variability and microevolution of fish), Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 1997.
- Ivankov, V.N.,** On seasonal races of pink salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 61, pp. 143–151.
- Kaev, A.M. and Romasenko, L.V.,** Differentiation of spatial and temporal groups of pink salmon of the Sakhalin-Kuril region based on the study of scleritograms, *Vopr. Rybolov.*, 2001, vol. 2, no. 4(8), pp. 638–652.

- Kazansky, B.N.**, Experimental analysis of the seasonality of reproduction of Volga sturgeon in connection with the phenomenon of intraspecific biological differentiation, *Uchenye Zapiski Leninskogo Gos. Univ.*, 1962, no. 311, Ser. biol. nauk, vol. 48, pp. 19–45.
- 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.
- Lisitsyn, A.P.**, Paleooceanology, in *Okeanologiya. Geologiya okeana. Geologicheskaya istoriya okeana* (Oceanology. Geology of the ocean. Geological history of the ocean), Moscow: Nauka, 1980, pp. 386–405.
- Nikolsky, G.V.**, *Struktura vida i zonomernosti izmenchivosti ryb* (Structure of the species and patterns of variability of fish), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1980.
- Nikolsky, G.V.**, *Chastnaya ikhtiologiya* (Private ichthyology), Moscow: Vysshaya Shkola, 1971.
- Nikolsky, G.V.**, *Ekologiya ryb* (Ecology of fish), Moscow: Vysshaya Shkola, 1974.
- Parin, N.V.**, *Ryby otkrytogo okeana* (Fishes of the Open Ocean), Moscow: Nauka, 1988.
- Pletnev, S.P.**, Geological development of Sakhalin Island, in *Flora and fauna of Sakhalin Island*, Vladivostok: Dal'nauka, 2004, pt 1, pp. 11–22.
- Pletnev, S.P.**, Paleooceanology of the Sea of Japan at early stage of evolution, *Geology and Mineral Resources of World Ocean*, 2015, no. 2, pp. 159–169.
- Reshetnikov, Yu.S.**, *Ekologiya i sistematika sigovykh ryb* (Ecology and systematics of whitefishes), Moscow: Nauka, 1980.
- Savaitova, K.A.**, *Arkticheskiye gol'tsy (struktura populyatsionnykh sistem, perspektivy khozyaystvennogo ispol'zovaniya)* (Arctic char (structure of population systems, prospects for economic use)), Moscow: Agropromizdat, 1989.
- Smirnov, A.I.**, *Biologiya, razmnozhenie i razvitie tikhookeanskikh lososei* (Biology, Reproduction, and Development of Pacific Salmon), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1975.
- Sokolovsky, A.S., Sokolovskaya, T.G., and Yakovlev, Yu.M.**, *Ryby zaliva Petra Velikogo* (Fishes of Peter the Great Bay), Vladivostok: Dal'nauka, 2011.
- Sychevskaya, E.K.**, *Presnovodnaya paleogenovaya ikhtiofauna SSSR i Mongolii* (Freshwater Paleogene ichthyofauna of the USSR and Mongolia), Moscow: Nauka, 1986.
- Sychevskaya, E.K.**, Freshwater fish from the Neogene deposits of Primorye, in *Tezisy dokl. 14-go Tikhookean. nauch. kongr. Komitet V* (Proc. 14th Pacific. Sci. Congr., Committee V), Khabarovsk, 1979, vol. 2, p. 113.
- Tikhookeanskiye blagorodnyye lososi i foreli Azii* (Pacific noble salmon and trout of Asia), Pavlov, D.S., Savvaitova, K.A., Kuzishchin, K.V., Gruzdeva, M.A., Pavlov, S.D., Mednikov, B.M., and Maksimov, S.V., Moscow: Nauchnyy mir, 2001.
- Ushakov, S.A. and Yasamanov, N.A.**, *Dreyf materikov i klimaty Zemli* (Continental drift and climates of the Earth), Moscow: Mysl', 1984.
- Tsoy, I.B., Terekhov, Ye.P., Gorovaya, M.T., Shastina, V.V., and Mozherovskiy, A.V.**, Cenozoic sedimentation on the western slope of the Yuzhno-Okhotsk Basin, Sea of Okhotsk, *Russian Journal of Pacific Geology*, 2003, vol. 22, no. 4, pp. 19–34.
- Tsygir, V.V. and Ivankov, V.N.**, The freshwater masu *Oncorhynchus masou* from the Artemovsk reservoir basin (the Maritime Province of the USSR Pacific coast), *Vopr. Ikhtiol.*, 1987, vol. 27, no. 4, pp. 576–583.
- Chereshnev, I.A., 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.
- Shestakov, A.V.**, Biology of Juvenile Whitefishes, Vladivostok: Dal'nauka, 1998.
- Schmidt, P.Yu.**, *Migratsii ryb* (Migrations of fish), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1947.
- Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S.**, *Tikhookeanskii 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.**, *Tikhookeanskii lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Marine and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011, vol. 2.
- Behnke, R.J.**, Native trout of Western North America, Amer. Fish. Soc., 1992.
- Burgner, R.L.**, Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds, Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 3–117.
- Busby, P.J., Johnson, O.W., Wainwright, T.C., Waknitz, F.W., and Waples, R.S.**, Status review for Oregon's Illinois River winter steelhead, U.S. Dep. Commer., *NOAA Tech. Memo*, NMFS-10, 1996.
- Cavender, T.M. and Miller, R.R.**, *Smilodonichthys rastrosus*: a new Pliocene Salmonid fish from western United States, *Bull. Mus. Nat. Hist. Univ. Oregon*, 1972, no. 18.

Everest, F.H., *Ecology and management of summer steelhead in the Rouge river*, Corvallis, Or.: Oregon State University, 1973.

Hart, J.L., Pacific fishes of Canada, *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 1973, no. 180.

Heard, W.R., Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 119–230.

Johnson, G.D. and Patterson, C., Relationships of lower euteleostean fishes, *Interrelationships of fishes*, Stiassny, M.L.J., Parenti, L.R., Johnson, G.D., ed., San Diego: Academic Press, 1996, pp. 251–332.

Kaev, A.M., Chupakhin, V.M., and Kruchinin, M.Yu., Reproduction indices of the Iturup Island pink salmon (Kuril Islands), *NPAFC*, 2006, doc. 977.

Marincovich, L. and Gladenkov, A.Y., New evidence for the age of Bering Strait, *Quaternary Sci. Rev.*, 2001, vol. 20, no. 1–3, pp. 329–335. doi 10.1016/S0277-3791(00)00113-X

McAllister, D.E., A revision of the smelt family Osmeridae, *Bull. Natl. Mus. Can.*, 1963, no. 191.

Nelson, J.S., *Fishes of the world*, 3rd ed., New York: John Wiley & Sons, Inc., 1994.

Royce, W.F., Pink salmon fluctuations in Alaska, in *Symp. on pink salmon*, Vancouver, 1962, pp. 15–36.

Salo, E.O., Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 231–310.

Smith, G.R. and Cossel, J., Fishes from the Late Miocene Poison Creek and Chalk Hills formations, Owyhee county, Idaho, *Idaho Mus. Nat. Hist.*, 2002, no. 37, pp. 23–35.

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

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

Поступила в редакцию 7.02.2024 г.

После доработки 12.04.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

*The article was submitted 7.02.2024; approved after reviewing 12.04.2024;
accepted for publication 5.06.2024*

Научная статья

УДК 597–155.3(265.5)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-295-308

EDN: LXEDBS



ИХТИОЦЕН ВЕРХНЕЙ ЭПИПЕЛАГИАЛИ ТИХООКЕАНСКИХ ВОД РОССИИ В ПЕРИОД «РЕНЕССАНСА» ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ САРДИНЫ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

О.А. Иванов, В.И. Радченко, В.П. Шунтов, А.Н. Старовойтов*

Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),

690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. В контексте новой вспышки численности дальневосточной сардины *Sardinops melanostictus* обсуждается межгодовая динамика интегральных показателей видовой структуры ихтиоценов верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов в 2019–2023 гг. Методом многомерного шкалирования показана обособленность траловых съемок 2004–2013 гг. — до периода массовой экспансии сюда субтропических мигрантов — дальневосточной сардины и японской скумбрии *Scomber japonicus*. В этот период по биомассе доминировали мезопелагические виды рыб сем. *Mystophidae* и *Microstomatidae* и горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*. Начиная с 2014 г. и по настоящее время доминирующие позиции в исследуемом ихтиоценозе «контролируют» 2 вида — дальневосточная сардина и японская скумбрия — с уменьшением роли скумбрии. За последние 5 лет мониторинга (2019–2023 гг.) видовая структура пелагического ихтиоценоза тихоокеанских вод России не претерпела кардинальных изменений, но при этом усилилась тенденция неравномерности распределения общей ихтиомассы среди всех видов сообщества в пользу дальневосточной сардины. Достоверно ($P < 0,05$, t-критерий — 4,33) снизилось значение индекса полидоминантности ($с\ 4,85 \pm 0,44$ в период 2004–2013 гг. до $2,37 \pm 0,21$ в 2019–2022 гг.) и выравненности ($P < 0,05$, t-критерий — 5,25) видовой структуры ($с\ 0,41 \pm 0,04$ до $0,15 \pm 0,02$). Рост отечественного и зарубежного вылова дальневосточной сардины за последние 8 лет свидетельствует в пользу наступления периода ее «ренессанса» в начале XXI века.

Ключевые слова: верхняя эпипелагаль, ихтиоцен, динамика, видовое богатство и разнообразие, сезонные миграции, дальневосточная сардина, японская скумбрия

Для цитирования: Иванов О.А., Радченко В.И., Шунтов В.П., Старовойтов А.Н. Ихтиоцен верхней эпипелагиали тихоокеанских вод России в период «ренессанса» дальневосточной сардины в начале XXI века // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 295–308. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-295-308. EDN: LXEDBS.

* Иванов Олег Альбертович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, oliv60@yandex.ru, ORCID 0000-0003-3868-6952; Радченко Владимир Иванович, кандидат биологических наук, помощник руководителя, vladimir.radchenko@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-4048-077X; Шунтов Вячеслав Петрович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, shuntov.vp@yandex.ru, ORCID 0000-0001-8542-8484; Старовойтов Александр Николаевич, кандидат биологических наук, начальник экспедиции, sansea@inbox.ru, ORCID 0000-0001-5617-776X.

Original article

Ichthyocenosis of the upper epipelagic layer in the Pacific waters of Russia during japanese sar-dine «renaissance» in the beginning of the 21st century

Oleg A. Ivanov*, Vladimir I. Radchenko, Vyacheslav P. Shuntov***, Alexander N. Starovoitov******

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

* D.Biol., principal researcher, oliv60@yandex.ru, ORCID 0000-0003-3868-6952

** Ph.D., assistant head, vladimir.radchenko@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-4048-077X

*** D.Biol., professor, principal researcher, shuntov.vp@yandex.ru, ORCID 0000-0001-8542-8484

**** Ph.D., expedition leader, sansea@inbox.ru, ORCID 0000-0001-5617-776X

Abstract. Dynamics of integral parameters for the species structure in ichthyocenosis of the upper epipelagic layer in the Pacific waters off the Kuril Islands in 2019–2023 is discussed in compare with previously published data since 2004 in context of a new bloom of japanese sardine *Sardinops melanostictus*. Results of trawl surveys are clustered using the method of multi-dimensional scaling. Species composition in the trawl catches in 2004–2013, before the time of mass expansion of subtropical migrants, as japanese sardine and chub mackerel *Scomber japonicus*, was distinguished by domination of mesopelagic fishes of families Myctophidae and Microstomatidae and pink salmon *Oncorhynchus gorbusha*. From 2014 to the present, the dominant positions in the ichthyocenosis were held by japanese sardine and chub mackerel, with a decreasing role of the latter. In the last pentade (2019–2023), the species structure of pelagic ichthyocenosis in the Pacific waters of Russia has not undergone fundamental changes. At the same time, the tendency has increased for uneven distribution of biomass between the species of fish community in favor of japanese sardine. The polydominance index decreased significantly ($P < 0.05$, t-test 4.33) from 4.85 ± 0.44 in 2004–2013 to 2.37 ± 0.21 in 2019–2022, and the index of evenness of species structure decreased from 0.41 ± 0.04 to 0.15 ± 0.02 ($P < 0.05$, t-criterion 5.25). Growth of domestic and foreign catches of japanese sardine in the second decade of the 21 century is a sign of this species bloom beginning.

Keywords: upper epipelagic layer, ichthyocenosis, catch dynamics, species richness, species diversity, seasonal migration, japanese sardine, chub mackerel

For citation: Ivanov O.A., Radchenko V.I., Shuntov V.P., Starovoitov A.N. Ichthyocenosis of the upper epipelagic layer in the Pacific waters of Russia during japanese sardine «renaissance» in the beginning of the 21st century, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 295–308. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-295-308. EDN: LXEDBS.

Введение

В XXI веке значительные структурные изменения ихтиоценоза верхней эпипелагиали тихоокеанских вод России были зафиксированы в 2014 г. во время траловых учетных съемок «лососевой» направленности, проводимых здесь в начале лета во время преднерестовых миграций тихоокеанских лососей. На основе анализа динамики интегральных показателей его видовой структуры за период 2004–2018 гг. было установлено, что «переломный» отрезок времени кардинальных структурных изменений сообщества пришелся на 2013–2014 гг. [Ivanov, Khoruzhiy, 2019]. В основе этих изменений стало массовое появление в уловах субтропических мигрантов — дальневосточной сардины *Sardinops melanostictus*, японской *Scomber japonicus* и южноазиатской *S. australasicus* скумбрий, что было вызвано расширением в умеренные воды их нагульных ареалов, масштабы которых определяются общей численностью каждого из вышеперечисленных видов [Шунтов, Иванов, 2021]. Начиная с 2016 г. и по настоящее время (2023 г.) в экономической зоне тихоокеанских вод России стал возможным эффективный промысел японской скумбрии и дальневосточной сардины. Вылов этих видов российскими рыбодобывающими предприятиями за эти годы (8 лет) не прекращался и суммарно превысил 2 млн т (сардина — свыше 1,6 млн т, скумбрия — 462 тыс. т)*.

* Рекомендуемый вылов (РВ) на 2024 г. дальневосточной сардины — 500 тыс. т, японской скумбрии — 250 тыс. т.

По мере возможности тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО) после 2018 г. продолжил отслеживать ситуацию по статусу рыб в ихтиоцене верхней эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана. За последующие пять лет (2019–2023 гг.) было выполнено восемь специализированных пелагических траловых съемок. Из них пять было «лососевых», а три имели «сардино-скумбриевую» направленность, т.е. выполнялись во второй половине лета по учету численности и биомассы компонентов ихтиоцена в период нагульных миграций дальневосточной сардины и японской скумбрии.

Цель настоящего сообщения — приобщить новые материалы (июнь–август 2019–2023 гг.) по видовой структуре пелагического ихтиоцена тихоокеанских вод России к материалам 2004–2018 гг., дать оценку и выявить тенденции изменений, происходящих в данном сообществе.

Материалы и методы

В настоящей работе используемые термины, все процедуры с материалом и методы исследований соответствуют, принятым в публикации О.А. Иванова и А.А. Хоружего [Ivanov, Khoruzhiy, 2019]. По существу, к материалам из этой публикации были добавлены данные о видовом составе и обилии компонентов ихтиоцена прикурильских вод Тихого океана, полученные в 2019–2023 гг. при выполнении эпипелагических траловых съемок. Количественные данные о тралениях и их локализации по акватории района исследований отражены в табл. 1 и на рис. 1. Приведенные здесь данные по тралениям

Таблица 1

Распределение траловых станций по биостатистическим районам (рис. 1) в верхней эпипелагиали (0–50 м) прикурильских вод Тихого океана летом 2004–2023 гг.

Table 1

Distribution of trawl hauls in the upper epipelagic layer (0–50 m) in the Pacific waters off the Kuril Islands in summer of 2004–2023, by biostatistical areas (see Fig. 1)

Год	Биостатистические районы							Итого	Ночные траления	Площадь, тыс. км ²
	5	6	7	8	9	10	13			
2004	6	8	12	14	2	6	28	76	20	1013,0
2006	6	6	13	22	2	12	16	77	26	917,1
2007	8	13	20	14	3	12	18	88	32	883,0
2008	2	4	14	14	3	12	27	76	24	920,5
2009	14	22	14	19	2	13	24	108	36	1042,7
2010	6	12	13	17	2	13	42	105	34	1226,2
2011	3	9	15	17	2	13	25	84	28	945,7
2012	5	12	14	18	2	12	31	94	34	1077,4
2013	6	13	14	19	3	16	45	116	41	1332,0
2014	6	13	14	18	3	16	33	103	34	1229,0
2015	10	14	12	16	3	9	29	93	30	1086,7
2016	3	9	13	16	3	13	31	88	31	1097,0
2017	3	10	13	16	3	12	17	74	30	955,0
2018	5	12	13	16	4	12	26	88	30	1152,1
2019	5	12	10	18	4	12	23	84	33	1093,9
2020	5	12	10	18	3	12	33	93	31	1180,0
2021	5	11	10	15	3	7	66	117	41	1700,0
2022	4	12	10	17	3	9	36	91	34	1091,0
2023	4	13	12	20	3	11	32	95	38	1157,0
2015*	–	–	7	20	7	19	30	83	31	592,0
2016*	–	–	9	29	5	25	21	89	33	494,9
2017*	–	–	6	19	4	19	16	64	25	529,8
2020*	–	–	3	17	6	22	–	48	18	302,5
2021*	–	–	16	32	5	29	–	82	32	498,0
2022*	–	–	4	12	4	12	33	65	32	494,0

* «Сардино-скумбриевые» съемки.

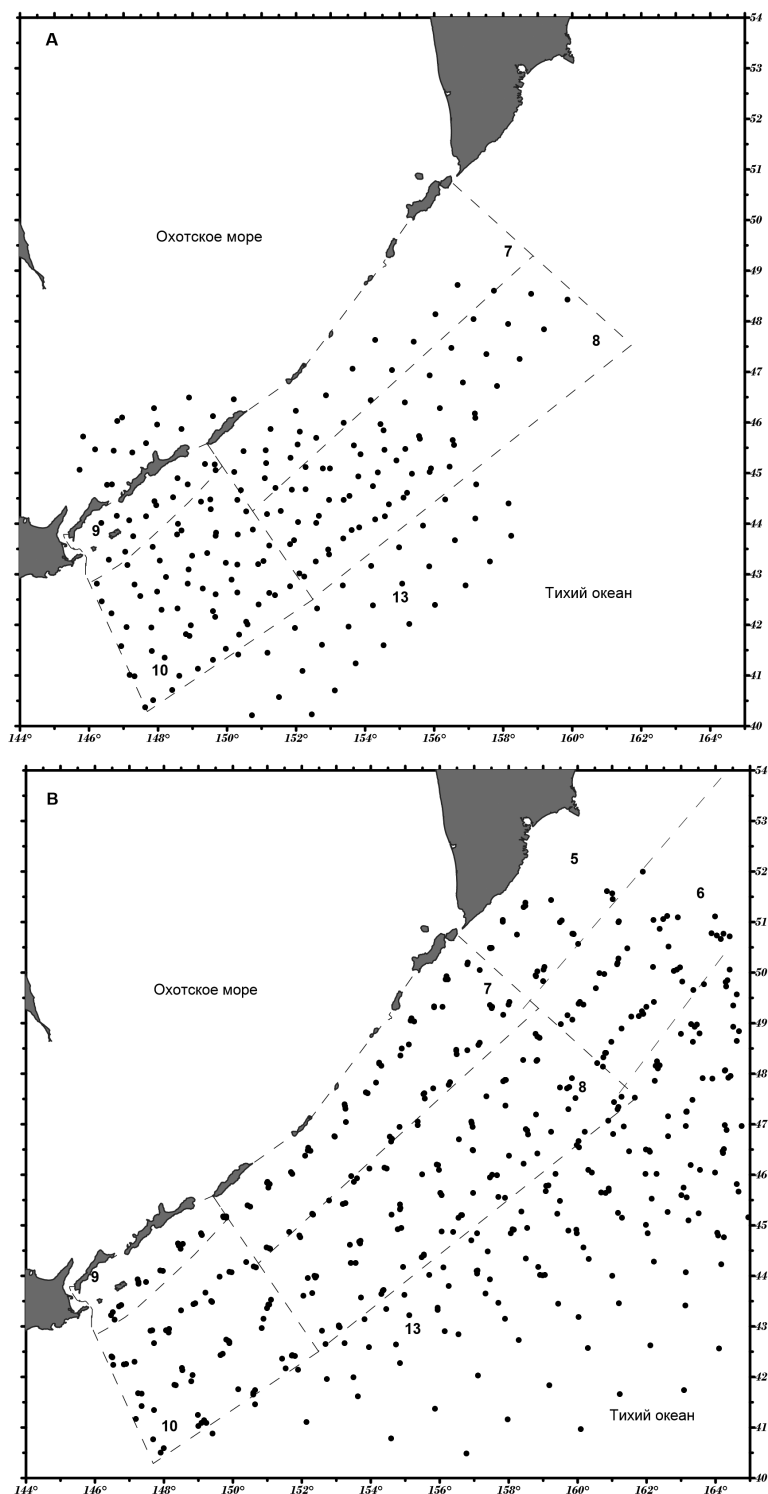


Рис. 1. Схема района исследований с точками тралений: **А** — съемки «сардино-скумбриевой» направленности (август 2020–2022 гг., 211 тралений); **В** — съемки «лососевой» направленности (июль 2019–2023 гг., 480 тралений). Цифрами (5–10 и 13) обозначены биостатистические районы

Fig. 1. Scheme of the study area with position of trawl hauls: **A** — surveys focused on sardine and mackerel research in August 2020–2022, 211 trawl hauls; **B** — surveys focused on pacific salmon research in June-July of 2019–2023, 480 trawl hauls. Biostatistical areas are numbered as 5–10 and 13

соотнесены с биостатистическими районами, которые приняты и используются в практике рыбохозяйственных исследований ТИНРО с середины 1980-х гг. [Волвенко, 2003].

Траления выполнялись на однотипных судах НИС «ТИНРО» и «Профессор Кагановский» в верхнем слое эпипелагиали (0–50 м) разноглубинным тралом 80/396 м с мелкойчейной вставкой в кутце [Нектон..., 2005]. Его раскрытие определялось датчиком прибора SIMRAD FS 20/25, а в качестве распорных средств использовались крыловидно-конические доски площадью 6 м² и массой 1300 кг.

Видовые названия приняты по Эшмайеру [Eschmeyer, 1998], высшие таксоны рыб и рыбообразных — по Нельсону [Nelson, 2006]. Видовые обилия оценивались площадным способом по биостатистическим районам с учетом коэффициентов уловистости, дифференцированных по размерным группам [Нектон..., 2005]. В качестве основного показателя обилия использовалась биомасса (удельная или абсолютная). Видовая структура по каждой съемке оценивалась интегрально (суммарно по всем биостатистическим районам).

Вся первичная обработка материала (определения, биоанализ) и оценка обилия гидробионтов проводились на судне по принятому в наших исследованиях стандарту [Нектон..., 2005]. Последующую обработку данных осуществляли на компьютере в среде пакетов MS Access, MS Excel, NCSS 12 (статистические расчеты) и Surfer 10 (картография).

Задействованные в работе синэкологические понятия, определяющие интегральные свойства сообществ — биомасса и численность, видовое богатство и разнообразие, выравненность (равномерность распределения видов по обилию в сообществе) видовой структуры, — были приняты в трактовках А.П. Левича [1980] и Ю.А. Песенко [1982]. Оценка видового разнообразия ихтиоценов осуществлялась по индексам Симпсона, Маргалефа, Шеннона и Пайлоу [Песенко, 1982; Одум, 1986; Мэгарран, 1992]. При сравнении видовой структуры ихтиоценов за меру сходства (различия) был принят коэффициент Сёренсена-Чекановского для количественных признаков, а графическая реализация этих результатов осуществлялась методом многомерного шкалирования.

Результаты и их обсуждение

В период исследований 2019–2023 гг. в уловах из верхнего слоя пелагиали тихоокеанских вод России было зарегистрировано 65 видов рыб и рыбообразных. Ранее, во время аналогичных исследований 2004–2018 гг., видовой список был больше и включал 88 наименований. В итоге объединенный список рыб и рыбообразных за эти два периода исследований расширился до 102 видов, из которых 14 стали дополнением к опубликованному ранее списку [Ivanov, Khoruzhiy, 2019]. В это добавление к общему списку включены один вид из класса хрящевых рыб (Chondrichthyes) — *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832) и 13 видовых таксонов из класса костных рыб (Actinopterygii) — *Oncorhynchus masou* (Brevoort, 1856); *Nanobranchium regale* (Gibert, 1892); *Velifer hypselopterus* Bleeker, 1879; *Poromitra crassiceps* (Günther, 1878); *Blepsias bilobus* Cuvier et Valenciennes, 1830; *Bothrocarina nigrocaudata* Suvorov, 1935; *Anarhichas orientalis* Pallas, 1814; *Takifugu porphyreus* (Temminck et Schlegel, 1850); *Sternoptyx diaphana* Hermann, 1781; *Cheilopogon heterurus* (Rafinesque, 1810); *Nealotus tripes* Johnson, 1865; *Thunnus alalunga* (Bonnaterre, 1788); *Cubiceps whiteleggii* (Waite, 1894). Все эти «новые» виды в районе исследований немногочисленны и были редки в уловах. Тем не менее эти материалы были добавлены в базу данных, что обусловило перерасчет оценки сходства (различий) межгодовых изменений видовой структуры ихтиоценов верхней эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана за весь период исследований (2004–2023 гг.). Результаты этого перерасчета проиллюстрированы графиком многомерного шкалирования (рис. 2). По этой иллюстрации хорошо заметна обособленность (справа внизу) траловых съемок «лососевой» направленности 2004–2013 гг., т.е. до периода значительного подъема численности дальневосточной

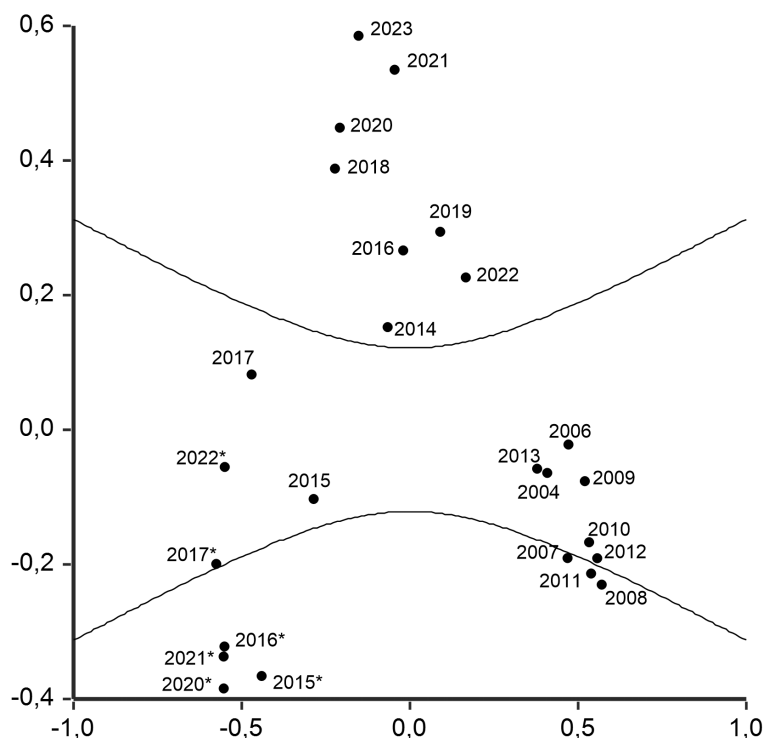


Рис. 2. Классификация траловых съемок по видовой структуре ихтиоценоза в 2004–2023 гг. методом многомерного шкалирования. Звездочкой помечены съемки «сардино-скумбриевой» направленности, линии — доверительный интервал

Fig. 2. Clustering of trawl surveys by species structure of ichthyocenosis in 2004–2023 using multi-dimensional scaling procedure. The surveys focused on sardine and mackerel research are marked by asterisk; lines show confidence area

сардины и японской скумбрии. По видовой структуре уловов на графике не наблюдается и смешения лососевых съемок 2014–2023 гг. со съемками «сардино-скумбриевой» направленности. Таким образом, по набору видов в уловах с характеристиками их обилия (видовая структура) исследуемый ихтиоцен за последние пять лет наблюдений не претерпел заметных качественных изменений.

Во время проведения «лососевых» съемок (июнь, 2019–2023 гг.) ядро видовой структуры ихтиоценоза (условно ядром ихтиоценоза мы называем группу видов в его составе с удельной (или относительной, т/км²) биомассой выше 1 %) составляли 6–10 видов. Доля этих видов от общей биомассы сообщества — от 96,7 до 99,0 %. Из этой группы видов только 4 вида — дальневосточная сардина, японская скумбрия, японский нотоскопел *Notoscopelus japonicus* и горбуша (рис. 3) — в ранге по биомассе занимали 1-е и 2-е места (доминант и субдоминант). В период 2004–2013 гг., до появления в уловах в массовых количествах дальневосточной сардины и японской скумбрии, в ранге доминирования 1-е и 2-е места занимали рыбы сем. Myctophidae и Microstomatidae и горбуша [Ivanov, Khoruzhiy, 2019]. В съемках «сардино-скумбриевой» направленности (август, 2020–2022 гг.) ядро ихтиоценоза по биомассе составляли от 4 до 7 видов, с долей от общей биомассы сообщества от 97,9 до 99,0 %. Первые две ранговые позиции по биомассе в структуре сообщества во всех случаях занимали только 2 вида — дальневосточная сардина и японская скумбрия, причем в последние три года наблюдений с явным трендом уменьшения значимости второго вида в ядре ихтиоценоза (рис. 4). Статистика вылова японской скумбрии российскими рыбаками также свидетельствует об этом (рис. 5). Доминирующие ранее (2004–2013 гг.) виды переместились на следующие ранговые позиции.

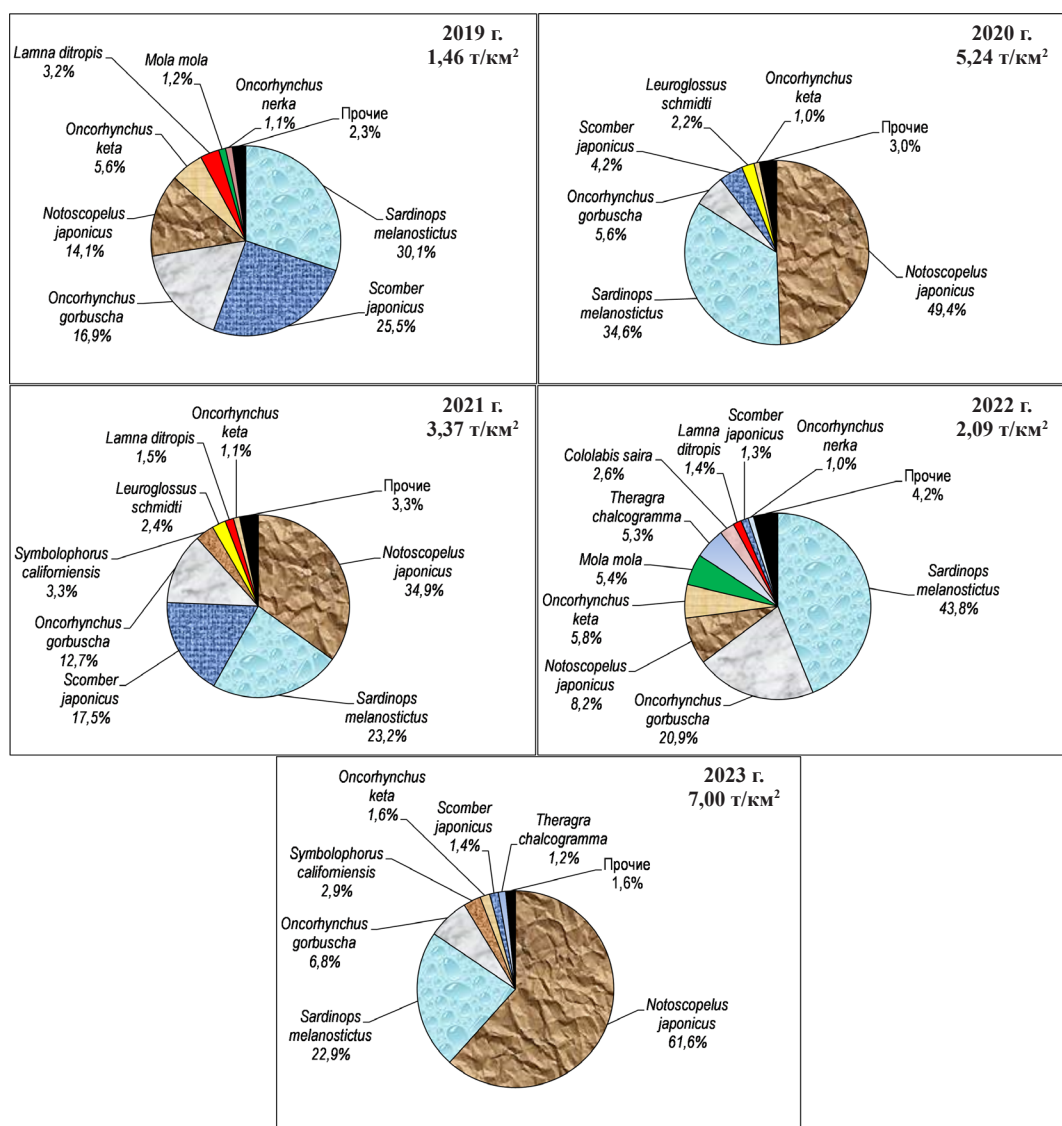


Рис. 3. Видовая структура ихтиоценоза в период «лососевых» съемок 2019–2023 гг.

Fig. 3. Species structure of ichthyocenosis in the surveys focused on pacific salmon research in 2019–2023

По изменениям показателей видового разнообразия ихтиофауны верхней пелагиали тихоокеанских вод России в этих съемках (табл. 2) можно заключить, что наметившаяся после 2013 г. тенденция перестройки ихтиоценоза от олигодоминантного к бидоминантному типу сообщества сохранилась. Это особенно заметно по августовским съемкам, когда анадромные миграции тихоокеанских лососей через тихоокеанские воды Курильских островов практически заканчиваются, а нагульные миграции массовых пелагических субтропических мигрантов — дальневосточной сардины и японской скумбрии — пребывают в самом разгаре.

Наиболее понятный для трактовки (в отличие от информационного индекса Шеннона) и имеющий биологический смысл индекс видового разнообразия [Песенко, 1982] — индекс полидоминантности Симпсона — достоверно ($P < 0,05$, t-критерий Стьюдента — 2,75, все тесты на нормальность выборки, включая Шапиро-Уилка, не отвергли нормальность) снизился в сравнении с «лососевыми» съемками периодов 2004–2013 и 2014–2023 гг. с $4,85 \pm 0,44$ до $3,41 \pm 0,44$. Очевидно, это снижение

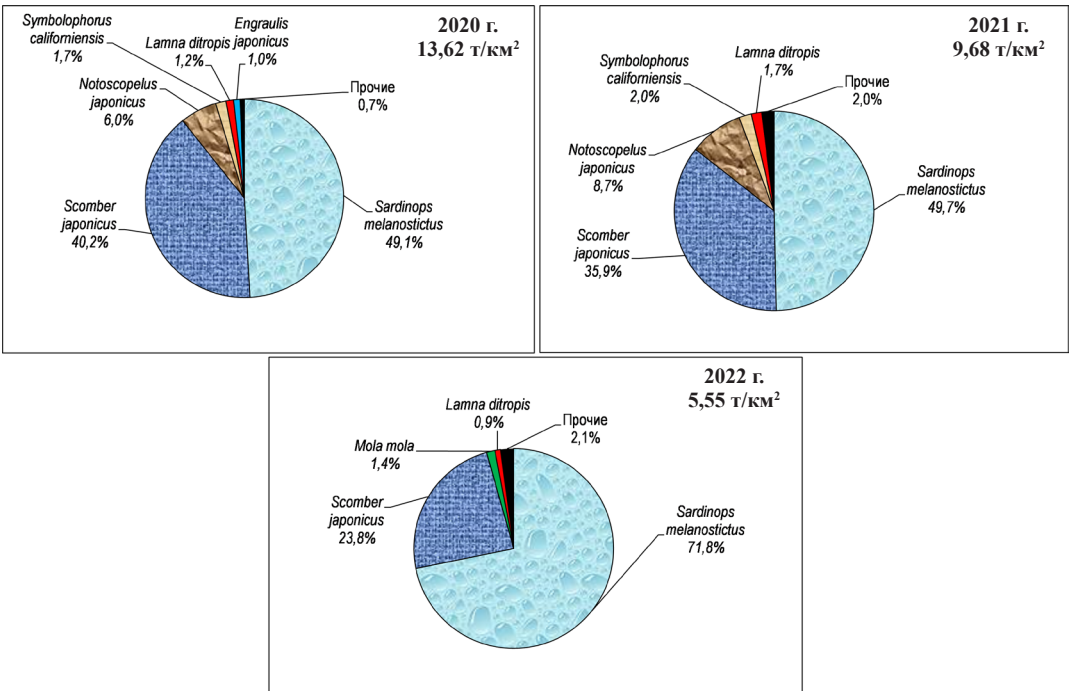


Рис. 4. Видовая структура ихтиоценоза в период «сардино-скупбриевых» съемок 2020–2022 гг.
Fig. 4. Species structure of ichthyocenosis in the surveys focused on sardine and mackerel research in 2020–2022

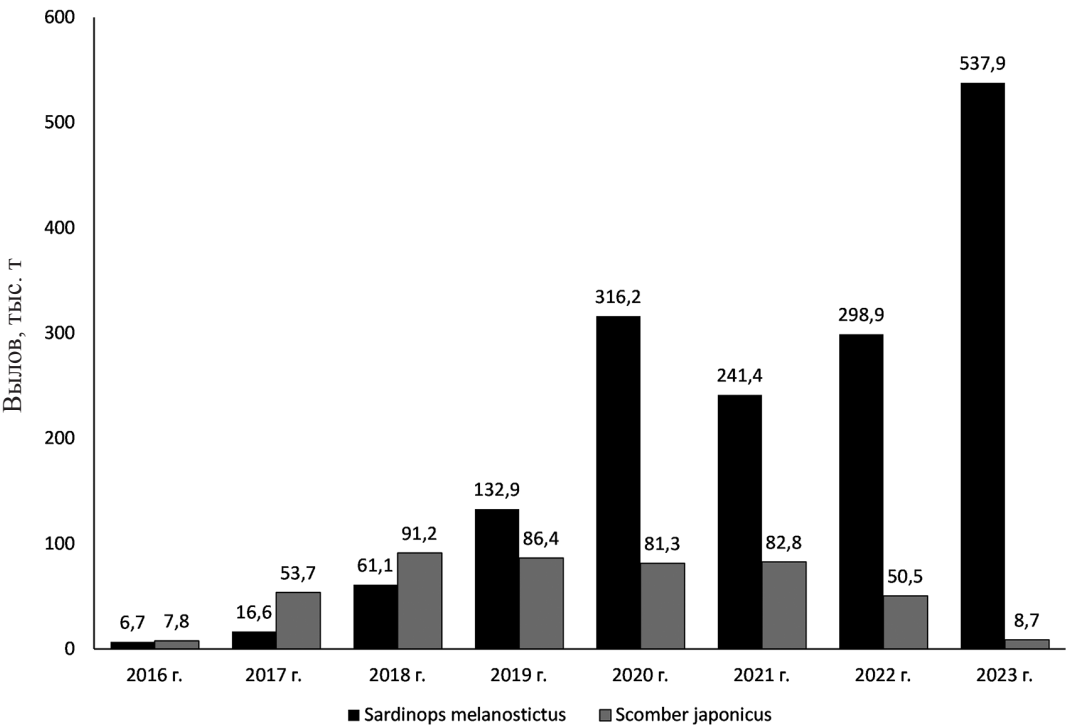


Рис. 5. Межгодовая динамика российского вылова дальневосточной сардины и японской скумбрии
Fig. 5. Interannual dynamics of the Russian annual catch of japanese sardine and chub mackerel (10³ t)

Таблица 2

Некоторые показатели видового разнообразия ихтиофауны верхней эпипелагиали российских вод Тихого океана по траловым съемкам 2004–2023 гг.

Table 2

Some indices of species diversity for fish fauna of the upper pelagic layer in the Pacific waters of Russia, on the data of trawl surveys in 2004–2023

Год	S	B	D	1/D	D _{Mg}	H'	E
2004	39	3,67	0,16	6,51	3,04	3,02	0,53
2006	40	1,81	0,19	5,77	3,16	2,89	0,45
2007	45	3,73	0,22	3,31	3,26	2,83	0,38
2008	43	1,71	0,15	6,50	3,41	3,08	0,51
2009	48	1,83	0,17	5,76	4,12	3,24	0,53
2010	39	0,97	0,21	4,61	3,54	2,89	0,46
2011	36	1,98	0,25	3,92	2,92	2,40	0,31
2012	37	1,29	0,24	4,18	3,31	2,44	0,31
2013	50	2,74	0,30	3,08	4,10	2,48	0,24
2014	40	2,34	0,30	3,36	3,75	2,41	0,28
2015	42	3,84	0,48	2,08	3,76	1,80	0,14
2016	37	2,38	0,23	4,36	3,35	2,58	0,36
2017	34	10,34	0,29	3,50	2,69	2,11	0,24
2018	35	7,74	0,36	2,72	2,75	2,03	0,22
2019	29	1,46	0,21	4,80	2,68	2,98	0,68
2020	34	5,24	0,37	2,71	2,77	1,89	0,19
2021	38	3,37	0,22	4,45	3,21	2,57	0,34
2022	34	2,09	0,26	3,82	3,33	2,57	0,37
2023	35	7,00	0,44	2,28	2,74	1,74	0,16
2015*	56	9,82	0,53	1,89	4,73	1,52	0,08
2016*	46	10,27	0,30	3,29	3,62	2,20	0,20
2017*	31	5,87	0,39	2,59	2,63	1,78	0,19
2020*	26	13,62	0,45	2,23	1,91	1,59	0,20
2021*	38	9,68	0,53	1,88	3,58	1,16	0,08
2022*	36	5,55	0,43	2,34	3,21	1,72	0,14
Lim	26–56	0,97–13,62	0,15–0,53	1,88–6,51	1,91–4,73	1,16–3,24	0,08–0,68
Means	38,72±1,33	4,77±0,70	0,310±0,002	3,68±0,28	3,26±0,12	2,32±0,11	0,30±0,03
St. dev.	6,67	3,48	0,12	1,40	0,59	0,56	0,16

Примечание. S — видовое богатство; B — удельная биомасса, т/км²; D — индекс видового разнообразия Симпсона; 1/D — индекс полидоминантности Симпсона; D_{Mg} — индекс видового богатства Маргалефа (использовалась удельная численность, экз./км²); H' — информационно-статистический индекс Шеннона; E — выравненность видовой структуры по Пайлоу.

* Съемки «сардино-скумбриевой» направленности.

произошло за счет массовой экспансии в тихоокеанские воды Курильских островов высокообильных субтропических мигрантов (сардина, скумбрия). По сути, значение этого индекса указывает на число доминирующих видов в сообществе. В монодоминантном сообществе его величина приближается к единице (но не меньше), а при равновыравненном обилии всех видов в сообществе — принимает значение, равное видовому богатству (S).

В августовских съемках (2015–2017 и 2020–2022 гг.) значение индекса полидоминантности снизилось в еще большей степени — до $2,37 \pm 0,21$ — и достигло более чем двукратного уменьшения ($P < 0,05$, t-критерий — 4,33) в сравнении с периодом исследований 2004–2013 гг. Разумеется, достоверно ($P < 0,05$, t-критерий — 5,25) снизилась и выравненность (E) видовой структуры ихтиоцены в эти два выделенных периода (с $0,41 \pm 0,04$ до $0,15 \pm 0,02$), что указывает на тенденцию уменьшения равномерности распределения биомассы по видам в сообществе. Количественная мера концентрации

видового богатства (индекс Маргалефа) ихтиоцены за весь период исследований имели пределы изменений от 1,91 до 4,73 ($3,26 \pm 0,12$), но достоверных различий между средними величинами этого индекса по принятым в работе временным интервалам исследований не установлено. Этот факт вполне очевиден, поскольку за 20-летний период исследований практически на одной и той же акватории ожидать резкого увеличения видового богатства не приходится.

Таким образом, за последние 5 лет мониторинга доля сардины в биомассе ихтиоцены тихоокеанских вод России увеличилась и тенденций к снижению ее обилия пока не замечено, что и подкрепляется данными российского промысла (рис. 5).

Восьмилетний период промысла дальневосточной сардины в тихоокеанских водах Курильских островов (2016–2023 гг.) очевидно свел на нет полемику о наступлении ее очередной вспышки численности [Кляшторин, Любушин, 2005; Хоружий и др., 2015; Булатов и др., 2016; Котенев и др., 2017; Ivanov, Khoruzhiy, 2019; Шунтов, Иванов, 2021]. По показателям промысла она наступила (рис. 5). Это подтверждается и иностранным промыслом. Так, японская статистика вылова дальневосточной сардины, представляемая в Комиссию по рыболовству в северной части Тихого океана (СТО), демонстрирует его поступательный рост традиционным кошельковым промыслом начиная с 2009 г. В 2011 г. он превысил 100 тыс. т и достиг максимума в 614,7 тыс. т в 2020 г. Вылов сардины судами КНР в районе действия Конвенции СТО вырос с 26 тыс. т в 2018 г. до 233 тыс. т в 2023 г. (рис. 6).

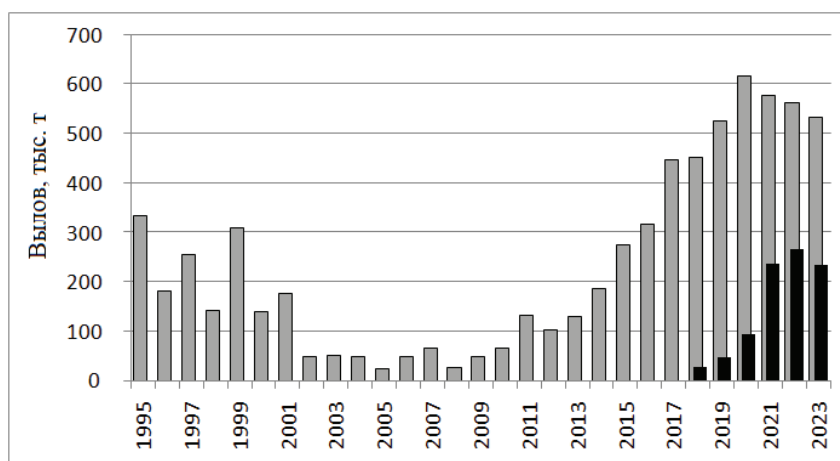


Рис. 6. Вылов дальневосточной сардины в северо-западной части Тихого океана Японией (*серые столбцы*) и КНР (*темные столбцы*) по данным Комиссии по рыболовству в северной части Тихого океана (www.npfc.int)

Fig. 6. Annual catch of Japanese sardine in the North-West Pacific by Japan (*gray columns*) and the People's Republic of China (*dark columns*), on the data of North Pacific Fisheries Commission (www.npfc.int)

На фоне столь значительного роста вылова высказывалось мнение о необходимости ввести мораторий на количество флота, выставляемого на промысел сардины, которое не нашло общей поддержки в СТО. Некоторые специалисты считают, что подобные меры преждевременны, так как промысловый запас находится в хорошем состоянии и проявляет тенденцию к росту. Наиболее оптимистическая оценка, полученная в результате моделирования, свидетельствует о возможности устойчивой эксплуатации запасов дальневосточной сардины на среднесрочную перспективу (5–10 лет) с общим выловом всеми странами на уровне 1 224–1 700 тыс. т [Yang et al., 2023].

Вылов японской скумбрии в водах Тихого океана рыбаками Японии и КНР в последние три года сократился с 400 до 260 тыс. т. Ее промысел в северо-западной части Тихого океана, включая окраинные моря, в текущем столетии велся с ежегодным выловом, в основном не превышающим максимально устойчивый уровень в 1 300 тыс. т [Hong et al., 2023]. Частично это снижение связывают с перераспределением скумбрии

в нагульный период в более удаленные от побережья районы как под влиянием изменения положения оси течения Куроисио, так и в связи с возможной пищевой конкуренцией с растущими запасами дальневосточной сардины [Wang et al., 2021; Han et al., 2023]. Российский крупнотоннажный флот в открытых водах океана в основном занят на промысле сардины, который в настоящее время экономически более эффективен.

В соответствии со схемой влияния зимней климатической ситуации на динамику продуктивности нижних трофических уровней разработана схема изменчивости четырех индексов, характеризующих структуру рыбных сообществ в водах, прилегающих к Японии [Tian et al., 2023]. Авторы предложенной схемы считают, что чередование положительных и отрицательных значений выделенных индексов имеет циклическую природу с периодичностью около 50 лет (рис. 7). Снижение индекса MTL (средний трофический уровень) является следствием роста биомассы сардины ($TL = 3,0$) по

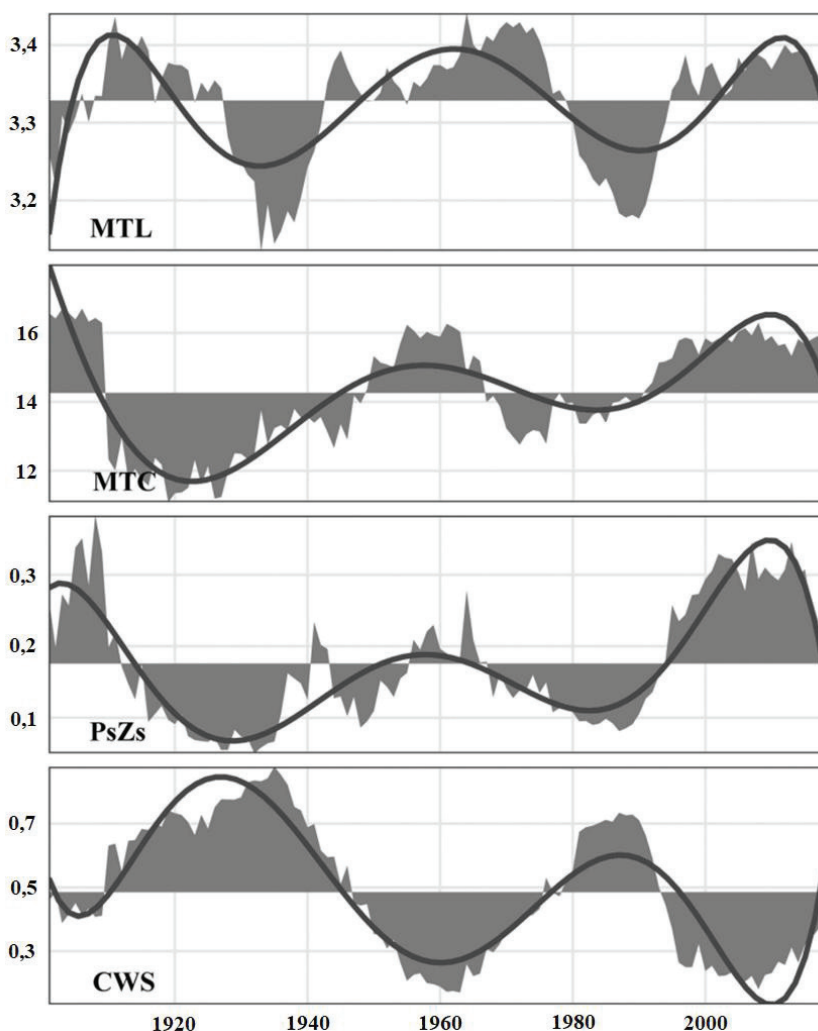


Рис. 7. Динамика индексов рыбных сообществ в водах вокруг Японии в результате смены климато-океанологического режима, 1901–2018 гг.: *MTL* — средний трофический уровень; *MTC* — средняя температура воды в местах вылова рыб; *PsZs* — соотношение биомассы хищных рыб и зоопланктофагов; *CWS* — доля холодноводных видов в общей ихтиомассе пелагического сообщества [по: Tian et al., 2023]

Fig. 7. Dynamics of fish community indices for the Pacific waters off Japan under changes of climate-oceanographic regime in 1901–2018: *MTL*, mean trophic level of the catch; *MTC*, mean sea surface temperature on the fishing grounds; *PsZs*, ratio of piscivorous to zooplanktivorous fish; and *CWS*, ratio of coldwater species to the total biomass in pelagic fish community [by Tian et al., 2023]

сравнению с биомассой скумбрии (TL = 3,4) и сайры (TL = 3,3). Об этом же свидетельствует уменьшение значения индекса PsZs, характеризующего соотношение биомассы хищных рыб и зоопланктофагов.

Понижение температуры воды в местах вылова (индекс МТС) также отражает, с одной стороны, смещение нагульных скоплений сардины и скумбрии на север и северо-восток, а с другой — более благоприятную температуру для формирования пополнения сардины [Oozeki, 2000]. Этот индекс коррелирует с индексом CWS (обратная связь), отражающим долю холодноводных видов в общей ихтиомассе пелагического сообщества. Согласно предполагаемой динамике структуры рыбных сообществ, в распоряжении рыбаков для освоения ресурсов сардины имеется еще около 25 лет (с 2018 г.) второй половины цикла, после которой структура сообщества вновь изменится под влиянием климатических и океанологических факторов [Tian et al., 2023].

Заключение

Видовая структура пелагического ихтиоцена тихоокеанских вод России в период нагульных миграций массовых субтропических рыб за последние годы наблюдений (2019–2023) не претерпела кардинальных изменений. На основе показателей обилия его компонентов, как и в период 2014–2018 гг., по биомассе преобладают 2 вида — дальневосточная сардина и японская скумбрия — с уменьшением роли последнего. Интегральные показатели видового разнообразия исследуемого сообщества показывают тенденцию его трансформации от олигодоминантного к бидоминантному типу с усилением неравномерности при распределении общей ихтиомассы среди всех видов. Рост отечественного и зарубежного вылова дальневосточной сардины за последние 8 лет свидетельствует в пользу наступления периода ее «ренессанса» в начале XXI века.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы искренне благодарят всех участников научно-исследовательских рейсов в тихоокеанских водах России с 2004 по 2023 г. и выражают свою признательность сотрудникам лабораторий ТИНРО, усилиями которых были выполнены и продолжают выполняться комплексные работы по изучению биоты пелагиали дальневосточных морей.

The authors are thankful sincerely to all participants of research cruises in the Pacific waters of Russia conducted from 2004 to 2023 and to the colleagues in laboratories of TINRO laboratories, with whose efforts the complex studies of pelagic biota in the Far Eastern Seas and Pacific Ocean are continued.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not sponsored.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены. 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. Bibliographical references to all data from other authors used in the work are formatted in accordance with the rules of this publication.

Список литературы

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

Волвенко И.В. Морфометрические характеристики стандартных биостатистических районов для биоценологических исследований рыболовной зоны России на Дальнем Востоке // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 27–42.

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

Котенев Б.Н., Кровнин В.В., Маслеников В.В. и др. Перспективы развития мирового рыболовства в связи с изменениями климата // Учен. зап. РГГУ. — 2017. — № 48. — С. 167–185.

Левич А.П. Структура экологических сообществ : моногр. — М. : МГУ, 1980. — 182 с.

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

Нектон северо-западной части Тихого океана. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 544 с.

Одум Ю. Экология : моногр. — М. : Мир, 1986. — Т. 1. — 328 с.; Т. 2. — 376 с.

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

Хоружий А.А., Сомов А.А., Емелин П.О. и др. Появление высокоурожайных поколений японской скумбрии и дальневосточной сардины в прикурильских водах северо-западной части Тихого океана // Рыб. хоз-во. — 2015. — № 6. — С. 74–77. EDN: TKKVET.

Шунтов В.П., Иванов О.А. «Неверная рыба» или неверные гипотезы: что происходит с нектоном прикурильских океанических вод? // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 1. — С. 3–23. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-3-23.

Eschmeyer W.N. Catalog of fishes : 3 vols. — San Francisco, 1998. — 2905 p.

Han H., Yang C., Jiang B. et al. Construction of chub mackerel (*Scomber japonicus*) fishing ground prediction model in the northwestern Pacific Ocean based on deep learning and marine environmental variables // Mar. Pol. Bull. — 2023. — Vol. 193. 115158. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2023.115158.

Hong J.-B., Kim D.-Y., Kim D.-H. Stock assessment of chub mackerel (*Scomber japonicus*) in the Northwest Pacific Ocean based on catch and resilience data // Sustainability. — 2023. — Vol. 15, Iss. 1. 358. DOI: 10.3390/su15010358.

Ivanov O.A., Khoruzhiy A.A. Interannual Dynamics of the Fish Community's Integral Characteristics in the Upper Epipelagic Layer of the Pacific Ocean's Russian Part in June–September 2004–2018 // J. Ichthyol. — 2019. — Vol. 59, № 5. — P. 727–742. DOI: 10.1134/S0032945219050047. EDN: MRYELO.

Nelson J. Fishes of the world. Hoboken. — New Jersey : John Wiley & Sons, Inc., 2006. — 601 p.

Oozeki Y. Mechanism causing the variability of the Japanese sardine population: Achievements of the Bio-Cosmos Project in Japan // PICES Press. — 2000. — Vol. 8, № 1. — P. 20–23.

Tian Y., Fu C., Yatsu A. et al. Long-term variability in the fish assemblage around Japan over the last century and early warning signals of regime shifts // Fish and Fisheries. — 2023. — Vol. 24. — P. 675–694. DOI: 10.1111/faf.12754.

Wang L., Ma S., Liu Y. et al. Fluctuations in the abundance of chub mackerel in relation to climatic/oceanic regime shifts in the northwest Pacific Ocean since the 1970s // J. Mar. Syst. — 2021. — Vol. 218. 103541. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2021.103541.

Yang C., Han H., Zhang H. et al. Assessment and management recommendations for the status of Japanese sardine *Sardinops melanostictus* population in the Northwest Pacific // Ecological Indicators. — 2023. — Vol. 148. 110111. DOI: 10.1016/j.ecolind.2023.110111.

References

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

Volvenko, I.V., Morphometric characteristic of standard biostatistical regions for biocenological researches of Russian fishing zone on Far East, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 132, pp. 27–42.

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

Kotenev, B.N., Krovnnin, A.S., Maslennikov, V.V., Mordasova, N.V., and Moury, G.P., Development prospects of world fisheries in relation to climate change, *Uchen. zap. Ross. Gos. Gidrometeorol. Un-ta*, 2017, no. 48, pp. 167–185.

- Levich, A.P.**, *Struktura ekologicheskikh soobshchestv* (Structure of ecological communities), M.: Mosk. Gos. Univ., 1980.
- Magurran, A.E.**, *Ecological Diversity and Its Measurement*, London: Croom Helm, 1988.
- Nekton of the Northwestern Pacific. Abundance, Biomass and Species Ratio**, Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2005.
- Odum, E.P.**, *Ecology*, New York: Holt, Rinehart and Winston, 1963.
- Pesenko, Yu.A.**, *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh* (Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies), Moscow: Nauka, 1982.
- Khoruzhiy, A.A., Somov, A.A., Emelin, P.O., Starovoytov, A.N., and Vanin, N.S.**, Appearance of chub mackerel and japanese sardine high-yielding generations in the Kuril waters of western North Pacific, *Rybn. Khoz.*, 2015, no. 6, pp. 74–77.
- Shuntov, V.P. and Ivanov, O.A.**, “Unreliable Fish” or Unreliable Hypotheses: What Happens to Nekton in Ocean Waters off the Kuril Islands?, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2021, vol. 47, no. 7, pp. 519–533. doi 10.1134/S1063074021070075
- Eschmeyer, W.N.**, *Catalog of fishes*, 3 vols, San Francisco, 1998.
- Han, H., Yang, C., Jiang, B., Shang, C., Sun, Y., Zhao, X., Xiang, D., Zhang, H., and Shi, Y.**, Construction of chub mackerel (*Scomber japonicus*) fishing ground prediction model in the north-western Pacific Ocean based on deep learning and marine environmental variables, *Mar. Pol. Bull.*, 2023, vol. 193, 115158. doi 10.1016/j.marpolbul.2023.115158
- Hong, J.-B., Kim, D.-Y., and Kim, D.-H.**, Stock assessment of chub mackerel (*Scomber japonicus*) in the Northwest Pacific Ocean based on catch and resilience data, *Sustainability*, 2023, vol. 15, no. 1, 358. doi 10.3390/su15010358
- Ivanov, O.A. and Khoruzhiy, A.A.**, Interannual Dynamics of the Fish Community’s Integral Characteristics in the Upper Epipelagic Layer of the Pacific Ocean’s Russian Part in June–September 2004–2018, *J. Ichthyol.*, 2019, vol. 59, no 5, pp. 727–742. doi 10.1134/S0032945219050047
- Nelson, J.**, *Fishes of the world*. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, Inc., 2006.
- Oozeki, Y.**, Mechanism causing the variability of the Japanese sardine population: Achievements of the Bio-Cosmos Project in Japan, *PICES Press.*, 2000, vol. 8, no. 1, pp. 20–23.
- Tian, Y., Fu, C., Yatsu, A., Watanabe, Y., Liu, Y., Li, J., Liu, D., Pang, Y., Cheng, J., Ho, C.-H., and Ma, S.**, Long-term variability in the fish assemblage around Japan over the last century and early warning signals of regime shifts, *Fish and Fisheries*, 2023, vol. 24, pp. 675–694. doi 10.1111/faf.12754
- Wang, L., Ma, S., Liu, Y., Li, J., Liu, S., Lin, L., and Tian, Y.**, Fluctuations in the abundance of chub mackerel in relation to climatic/oceanic regime shifts in the northwest Pacific Ocean since the 1970s, *J. Mar. Syst.*, 2021, vol. 218, 103541. doi 10.1016/j.jmarsys.2021.103541
- Yang, C., Han, H., Zhang, H., Shi, Y., Su, B., Jiang, P., Xiang, D., Sun, Y., and Li, Y.**, Assessment and management recommendations for the status of Japanese sardine *Sardinops melanostictus* population in the Northwest Pacific, *Ecological Indicators*, 2023, vol. 148, 110111. doi 10.1016/j.ecolind.2023.110111

Поступила в редакцию 27.05.2024 г.

После доработки 4.06.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

*The article was submitted 27.05.2024; approved after reviewing 4.06.2024;
accepted for publication 5.06.2024*

Научная статья

УДК 597.552.511–154.343

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-309-320

EDN: JKINKN



**МИГРАЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ НЕРКИ
РАННЕЙ РАСЫ В ПРИТОКАХ НАЧИКИНСКОГО ОЗЕРА
(ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)**

О.М. Запорожец, Г.В. Запорожец*

Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),

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

Аннотация. Детальное исследование захода производителей ранней нерки в притоки Начикинского озера и последующего нереста показало, что процесс состоит из нескольких этапов: созревания производителей на глубине, сосредоточения больших скоплений в устьях основных притоков, захода небольших стай на короткие расстояния, движения значительных стай вверх, их разрежения, образования пар, нереста и гибели отнерестовавших рыб. Выявлено, что особенности этой популяции — в многолокусной задержке не готовых к нересту особей в речных ямах и уловах и образовании хорошо видимых компактных скоплений, рассеивающихся по мере созревания рыб. В устьях притоков образуются другие долговременные скопления рыб, выбирающих в процессе хоминга путь дальнейшего движения на основе декодирования импринтинговой информации. В таких местах можно наблюдать процесс дифференциации производителей на отдельные стаи, идущие на нерест в разные места. Порядок заполнения нерестилищ в притоках обусловлен их спецификой и в целом имеет куполообразный характер. Для р. Табуретка до впадения в нее притоков характерен восходящий тренд, для самих же притоков свойственны нисходящие тренды. Приведены данные по заполнению притоков за последние пять лет. Максимальный вклад в общее воспроизводство ранней начикинской нерки вносят р. Табуретка — 41 % и ее приток р. Верхняя — 20 %, остальные — заметно ниже. На фоне деградации части нерестилищ из-за повышения антропогенной нагрузки становится актуальной задача сохранения всех имеющихся субпопуляций максимально продуктивными.

Ключевые слова: нерка, расы, производители, миграция, хоминг, нерест

Для цитирования: Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Миграционное поведение производителей нерки ранней расы в притоках Начикинского озера (западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 309–320. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-309-320. EDN: JKINKN.

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

Migration behavior for sockeye salmon adults of early race in the tributaries of Lake Nachikinskoye (western Kamchatka)

Oleg M. Zaporozhets*, Galina V. Zaporozhets**

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

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

* D.Biol., leading researcher, kamzaporozh@gmail.com, ORCID 0000-0001-7448-7817

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

Abstract. Several stages are determined in the early run of sockeye salmon into tributaries of Lake Nachikinskoye: i) maturation of adults at depth, ii) concentration of adults in the mouths of the main tributaries, iii) entry of small flocks of the spawners into tributaries over a short distance, iv) upstream movement of larger flocks, v) thinning of flocks and formation of pairs, vi) spawning, and vii) death of spawned fish. In the large, stable accumulations formed in the mouths of tributaries, salmon choose paths for onward movement in the process of homing, by decoding imprinting information. There, aggregations of spawners are differentiated into separate flocks going to spawn on different spawning grounds. A peculiarity of this population of sockeye salmon is the retention of individuals not ready for spawning in many pits and catches of the rivers, with formation of well-visible compact schools, which dissipate as the fish mature. Filling of the spawning grounds in tributaries is determined by their characteristics, and typically occurs with a dome-shaped dynamics of intensity. The upward long-term trend in filling of the spawning grounds is observed in the lower Taburetka River (before its tributaries), while the downward trend — in the tributaries. Data on the filling for the last 5 years are presented. The greatest contribution to reproduction of the early sockeye salmon in Lake Nachikinskoye is provided by the lower reaches of the Taburetka River (41 %), whereas its tributary, the Verkhnyaya River, contributes 20 % and inputs of other tributaries are noticeably lower. In conditions of degradation for a part of the spawning grounds due to increased anthropogenic impact, all existing subpopulations should be preserved as productive as possible.

Keywords: sockeye salmon, salmon race, salmon adults, migration, homing, spawning

For citation: Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Migration behavior for sockeye salmon adults of early race in the tributaries of Nachikinskoye Lake (western Kamchatka), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 309–320. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-309-320. EDN: JKINKN.

Введение

Известно, что сроки анадромной миграции и время нереста лососей во многом синхронизированы с процессом их созревания. При этом время захода производителей в реку эволюционно связано с ее специфическим температурным режимом так, чтобы нерест осуществлялся в соответствующий для развития и появления весной личинок период, что очень важно для максимального выживания потомства [Pacific salmon..., 1991; Cooke et al., 2004].

О поведении нерки *Oncorhynchus nerka*, нерестующей в озерах, ключах и реках, имеется немало сведений [Остроумов, 1970; Burgner, 1991; Quinn et al., 2012; Quinn, 2018; и др.], а этологические особенности нереста в небольших озерных притоках освещены относительно слабо. Кроме того, описания некоторых обнаруженных нами явлений мы не нашли в литературе.

Производители ранней расы начикинской нерки мигрируют по р. Большой и далее по р. Плотникова около 200 км к местам нереста с начала мая до конца июля, созревают в озерной котловине и нерестуют с июля до конца августа в основном в притоках озера, а также в небольшом количестве в ключах [Семко, 1935; Крохин, Крогиус, 1937; Запорожец, Запорожец, 2017, 2018] и в минимальной степени — на озерной литорали [Запорожец, Запорожец, 2022].

Численность нерестовой части этой популяции по данным наших съемок 2018–2023 гг. колебалась в пределах 100–400 тыс. экз. (в среднем 224 тыс. экз.). Расчеты при этом выполняли по фотографиям с квадрокоптера, подсчитывая количество рыб,

стоящих на гнездах, через промежутки времени, близкие к средней продолжительности их жизни на этой стадии [Запорожец, Запорожец, 2021, 2022]. Однако часть интересной информации, фиксируемой нами при обследовании бассейна Начикинского озера, оставалась за рамками предыдущих публикаций, она касалась этологии наиболее сложной для изучения ранней формы нерки и, в частности, отдельных ее субпопуляций — в связи с удаленностью и труднодоступностью той части притоков, где она нерестится, даже для съемок с квадрокоптера.

Цель данной работы — описать особенности миграции и нереста производителей нерки ранней расы в притоках Начикинского озера.

Материалы и методы

Нерест производителей нерки исследовали с помощью квадрокоптера Phantom-4 Pro в оз. Начикинском и его притоках в период 2017–2023 гг. [Запорожец, Запорожец, 2017, 2018, 2022, 2023]. В соответствии с поставленной целью каждые несколько дней выполняли съемки по заранее запланированным маршрутам, проложенным по периметру озера и вдоль его притоков, сначала проводя полеты в ручном режиме, а с 2021 г. — преимущественно в автоматическом, создавая «миссии» (пошаговые программы полетов по точкам) в программе DJI Pilot версии 1.9.0. (dji.com/ru/downloads/djiapp/dji-pilot). «Миссии» загружали с планшета на пульт управления непосредственно перед каждым взлетом.

Производителей, готовящихся к нересту, а затем и нерестующих, фотографировали в притоках и ключах с высоты 7–45 м, на озере — 25–90 м (в основном 35–50 м) в формате RAW с интервалом в 5 с. Фотографии (~ 30 000) анализировали по отдельности в программе ImageJ 1.52 (<https://imagej.nih.gov/ij/>), а также создавая из них мозаики ортотрансформированных снимков (преобразованных в ортогональную проекцию) в программе Photoshop CCx64 14.2.1 (<https://www.adobe.com/ru/products/photoshop.html>). Для работы со снимками использовали также программы Krita 3.3.3 (<https://krita.org/>) и Paint.net 4.3.10. Результаты обработаны в программе Excel. Описание Начикинского озера и его притоков, а также методы расчета плотности производителей на нерестилищах даны нами ранее [Запорожец, Запорожец, 2018, 2022; Запорожец и др., 2020].

Результаты и их обсуждение

Детальное исследование захода производителей ранней нерки в притоки Начикинского озера показало, что после этапа созревания рыб на глубине (который Квин [Quinn, 2018] относит к элементам процесса синхронизации функционирования организма лососей с изменениями условий среды для оптимизации сроков нереста) они постепенно выходят к устьям рек, образуя там большие скопления (в сотни и тысячи особей). Эти стаи зачастую совершают петлеобразные движения, отходя от берега или проходя вдоль него (рис. 1), а порой собираются в плотный клубок и выпрыгивают «фонтаном» вверх.

Потом небольшие стайки производителей отделяются от этих скоплений и начинают заходить в реки, поднимаясь на несколько сотен метров на короткое время и возвращаясь обратно. Оценка состояния гонад этих рыб, проведенная нами в 2023 г. в низовьях р. Табуретка (впадающей в озеро с юга), показала неготовность их по большей части к нересту: в одной группе рыб, пойманной на 200 м выше устья, было 75 % особей на 3-й стадии зрелости, 25 % — на 4-й стадии; в другой группе, отловленной еще в 100 м выше по течению, 55 % — на 4-й, 45 % — на 5-й стадии зрелости.

По мере созревания части рыб они собираются в заметные стаи и длинной, местами широкой, лентой начинают совместное движение вверх (рис. 2,верху). Затем проявляется разность скоростей, стаи разреживаются, превращаются в стайки отдельных особей (рис. 2,внизу).



Рис. 1. Фрагмент стаи нерки на свале глубин оз. Начикинского и у приустьевой отмели р. Табуретка

Fig. 1. A fragment of a flock of sockeye salmon at the slope of Lake Nachikinskoye and at the shoal in the mouth of Taburetka River

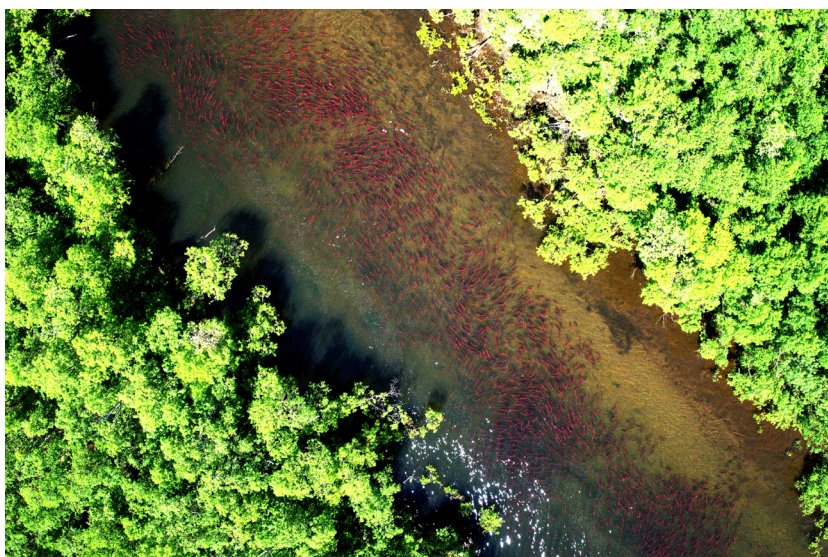


Рис. 2. Начало захода стай в р. Табуретка (**вверху**) и разрежение стай по мере их продвижения вверх по течению (**внизу**), 6 июня 2022 г.

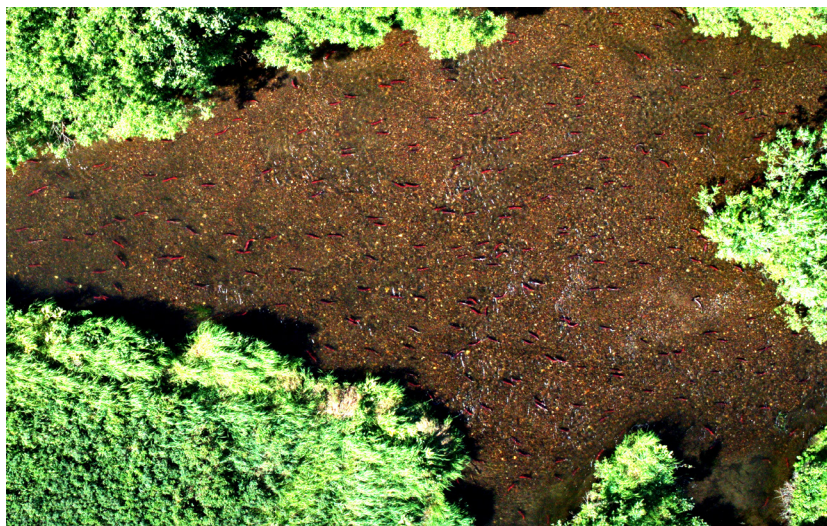
Fig. 2. The beginning of the sockeye salmon flocks run into the Taburetka River (**upper panel**) and the flocks thinning as they move upstream (**lower panel**) on June 6, 2022



Достигая нерестилищ, расположенных, как правило, на некотором расстоянии от устья, производители образуют пары и приступают к брачным играм и собственно к нересту (рис. 3), заканчивающемуся гибелью отнерестившихся рыб.

Рис. 3. Нерест нерки на р. Прямой, 15 июня 2022 г.

Fig. 3. Sockeye salmon spawning in the Pryamaya River, June 15, 2022



Весьма интересно, что не все зашедшие в реку на нерест производители нерки ведут себя вышеописанным образом. Часть, по-видимому, еще не готовых к нересту особей, захваченных общим движением вверх [Quinn, 2018], особенно на пике нерестового хода, задерживаются в речных ямах и ўловах на некоторое время, образуя весьма плотные компактные скопления достаточно далеко от устья (рис. 4).



Рис. 4. Временно фиксированные скопления производителей в речных ямах и ўловах (слева — в р. Прямой, справа — в р. Табуретка)

Fig. 4. Temporary shoals of sockeye salmon adults in the river pits and whirlpools (left panel — in the Pryamaya River, right panel — in the Taburetka River)

По мере созревания эти скопления распределяются по ближним и дальним нерестилищам, а также их рассеивают непрерывно курсирующие вдоль берегов медведи и чайки, что мы неоднократно наблюдали сами (рис. 5).

По аналогии с данными о предпочтении анадромного движения лососей в более медленных потоках воды вдоль отмелей [Burgner, 1991] можно предположить, что агрегация рыб в ямах позволяет экономить энергию в процессе созревания. Количество таких особей может составлять пятую-шестую часть от всех прошедших на нерестилища.

Само же появление таких групп, отличающихся сроками созревания от окружающей их массы рыб, может быть объяснено тем, что скорость развития эмбрионов зависит от температуры инкубации в конкретном локусе, а особи этих небольших субпопуляций эволюционно адаптированы к иным (более высоким), чем у других, температурным условиям в точках нереста; их задержка в ямах и противотоках обусловлена более поздним созреванием и должна способствовать синхронизации во времени сроков появления потомства следующей весной с оптимальными условиями среды [Burgner, 1991].

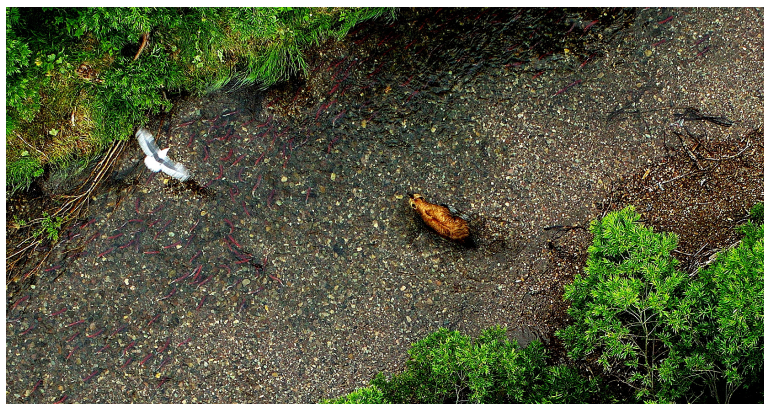


Рис. 5. Медведь и чайка на совместной охоте

Fig. 5. A bear and a seagull at a joint hunt

Следует отличать временные концентрации рыб на непрерывных участках русла от похожих скоплений, образующихся обычно в устьях притоков, где, как известно, плывущие вверх по реке лососи в процессе хоминга декодируют последовательность гидрохимических, геофизических и биологических маркеров (включая феромоны), которые были запечатлены ими ранее (на стадии молоди) при скате вниз по реке в озеро и далее — в морские воды [Nordeng, 1977; Hasler, Scholz, 1983; Quinn, 2018]. Такие скопления мы постоянно регистрировали в одних и тех же точках, и сохраняются они часто на протяжении всего периода нереста. Нередко в означенных локусах мы также наблюдали процесс дифференциации производителей на отдельные стаи, идущие на нерест в разные места (рис. 6).

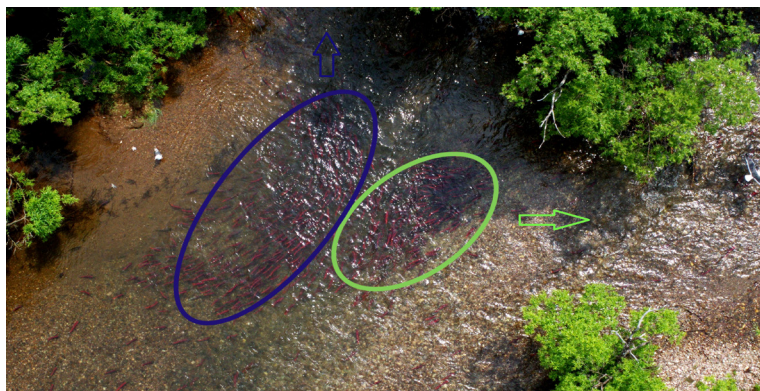


Рис. 6. Дифференциация нерки на отдельные стаи при впадении в реку крупного притока (**вверху**) и на слиянии двух водотоков в один (**внизу**). Стрелками показано направление движения стай

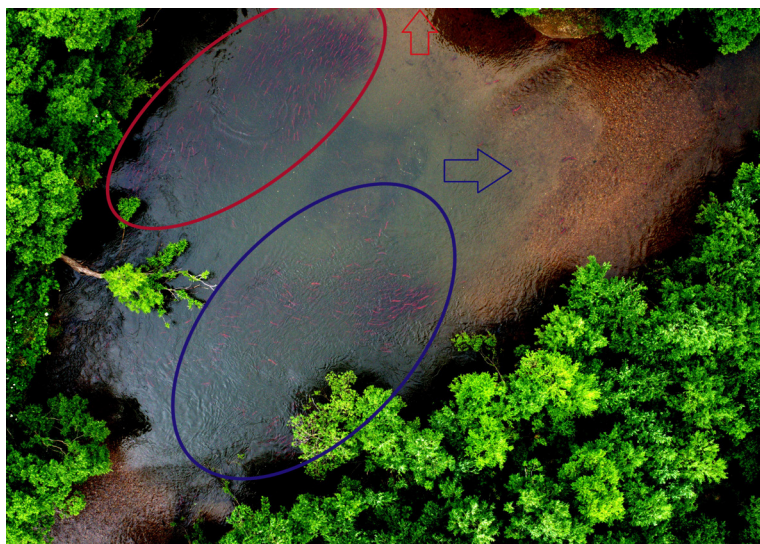


Fig. 6. Differentiation of sockeye salmon into separate flocks at the confluence of a large tributary into the river (**upper panel**) and at the confluence of two streams into one (**lower panel**). Direction of the flocks movement is shown by arrows

Порядок заполнения достаточно обширных нерестилищ в притоках оз. Начикинского обусловлен их топографическими и геоморфологическими особенностями: наличием и качеством галечного субстрата, связанного с расположением морен, а также подходящих источников воды для инкубации и выживания икры. Так, вблизи берега озера грунт зачастую заилен и потому беден кислородом, а в самых верховьях впадающих в озеро рек сильное течение затрудняет нерест, и в зимний период здесь недостаточен дебет воды для успешной инкубации икры в гнездах. Кроме того, плотность распределения производителей на нерестилищах может зависеть и от размеров субпопуляционных группировок, достигших этих участков в конкретном году (прошедших мимо многочисленных сетей).

В таких притоках озера, как реки Прямая, Ягодная и Бабья, не связанных между собой, распределение плотности производителей на нерестилищах по длине водотока в целом имеет куполообразный характер (рис. 7). Но если в р. Прямой (а также в р. Ягодной) максимальная концентрация рыб характерна для среднего течения (рис. 7,верху), то в р. Бабьей — для нижнего, где преимущественно сконцентрированы нерестилища (рис. 7, внизу); при этом, естественно, в зависимости от фазы нереста меняется абсолютная величина показателя.

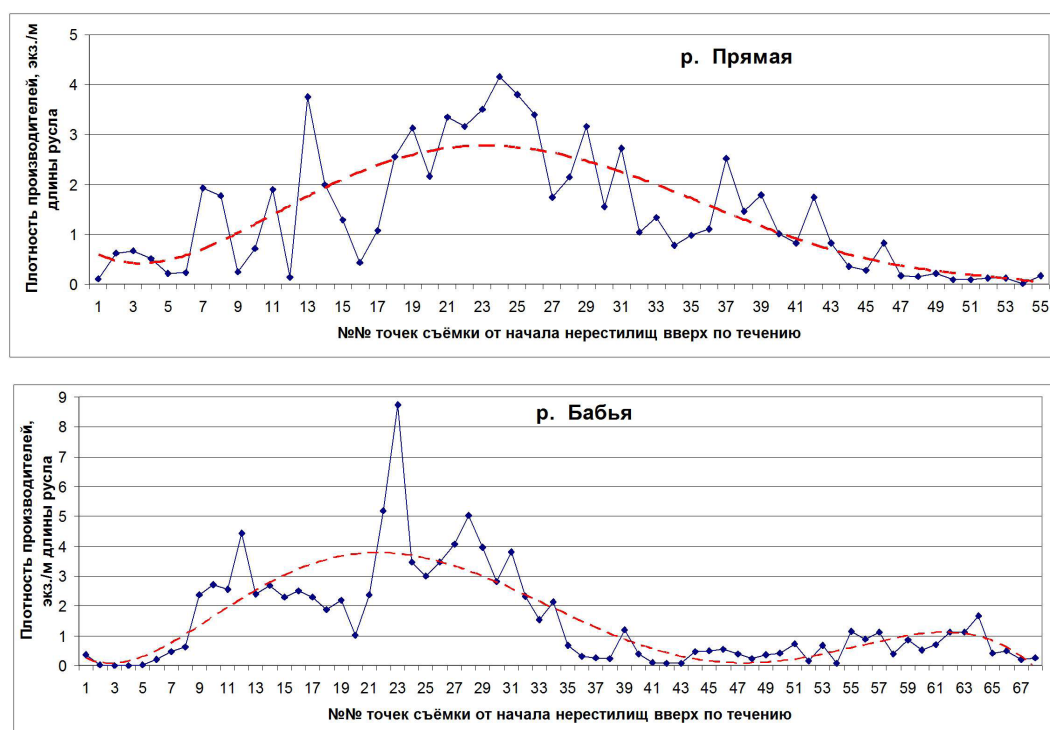


Рис. 7. Распределение плотности нереста производителей по длине нерестилищ в реках Прямой и Бабьей в середине июля 2023 г.

Fig. 7. Spatial distribution of the spawning density for sockeye salmon adults along the Pryamaya and Babya rivers in the middle of July 2023

Для р. Табуретка до впадения в нее притоков (рек Густой и Верхней и ручья Медвежьего) характерен восходящий тренд, для самих же притоков, соответственно, свойственны нисходящие тренды (рис. 8). В целом надо воспринимать р. Табуретка с ее притоками как единый гидрологический комплекс.

Одним из практических результатов наших исследований нерестилищ нерки в бассейне оз. Начикинского в период 2018–2023 гг. стало определение вклада разных групп в общее воспроизводство ранней начикинской нерки: так, доля субпопуляции р. Табуретка составляла в среднем 41 %, ее притока р. Верхней — 20 %, остальных —

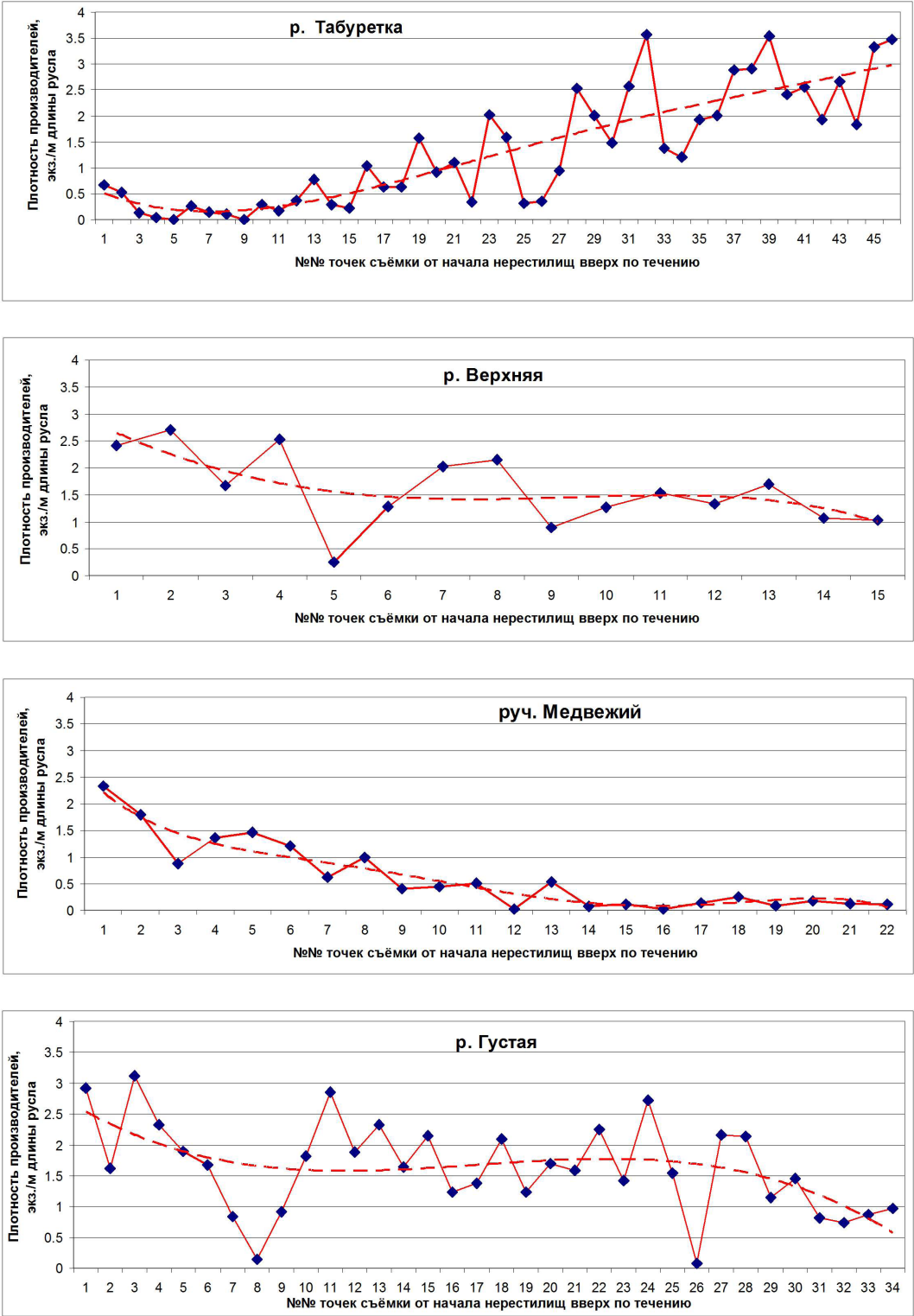


Рис. 8. Распределение плотности нереста производителей по длине нерестилищ в реках Табуретка, Верхняя, ручье Медвежий и р. Густой в середине июля 2023 г.

Fig. 8. Spatial distribution of the spawning density for sockeye salmon adults along the Pryamaya, Taburetka, Verkhnyaya rivers, Medvezhiy Creek and Gustaya River in the middle of July 2023

заметно ниже (см. таблицу). Но судя по данным Е.М. Крохина и Ф.В. Крогиус [1937], в первой половине прошлого века вклад производителей нерки р. Прямой в воспроизводство был близок к таковому для р. Табуретка, затем под действием незаконного изъятия нерест нерки в ней уменьшался и только в последние годы снова достиг заметной величины (13 %).

Вклад субпопуляций отдельных притоков Начикинского озера в общее воспроизводство ранней расы нерки за период 2018–2023 гг., экз.

Contribution of the subpopulations in certain tributaries to the total reproduction of early race sockeye salmon in the basin of Lake Nachikinskoye in 2018–2023, ind.

Год	Р. Табуретка	Р. Верхняя	Ручей Медвежий	Р. Густая	Р. Бабыя	Р. Ягодная	Р. Прямая
2018	48642	31680	4886	3754	4635	2480	2064
2019	91121	32574	26138	7059	1166	11470	10282
2020	152415	67440	46223	38422	4219	17305	52041
2021	101180	53481	23441	22292	24170	14487	44816
2022	89509	48966	19830	17682	10236	10517	33622
2023	71256	32435	15424	13486	5111	9949	26177
Среднее	92354	44429	22657	17116	8256	11035	28167
%	41,23	19,83	10,11	7,64	3,69	4,93	12,57

Стоит отметить, что в настоящее время в связи с ростом антропогенной нагрузки на бассейн (а это браконьерский вылов и коммерческий туризм на моторных лодках), как минимум, одна из начикинских субпопуляций нерки (р. Гришкиной) потеряла свою былую значимость, а другая (бухты Весенней) — утрачена полностью. Понятно, что количество отдельных субъединиц общей популяции начикинской ранней расы во многом определяет ее устойчивость к многочисленным биотическим и абиотическим факторам риска, в том числе, антропогенного характера, поэтому так важно продолжать исследовать и сохранять разнообразие имеющихся субпопуляций и их продуктивность и не дать им исчезнуть.

Заключение

Исследование захода производителей ранней нерки в притоки Начикинского озера и последующего нереста показало, что он состоит из нескольких этапов: созревания производителей на глубине, сосредоточения больших скоплений рыб в устьях основных притоков, рекогносцировочных заходов небольших стай на короткие расстояния, движения значительных созревающих стай вверх, разрежения стай, образования брачных пар и нереста, заканчивающегося гибелью отнерестовавших рыб.

В результате научных исследований в бассейне оз. Начикинского в 2018–2023 гг. выявлены особенности миграционного поведения ранней расы начикинской нерки:

— во-первых, часть не готовых к нересту особей, захваченных общим движением вверх, задерживается в речных ямах и уловах на некоторое время, достаточно далеко от устья, образуя весьма плотные компактные скопления, которые по мере созревания рыб распределяются по ближним и дальним нерестилищам;

— во-вторых, в устьях притоков образуются другие долговременные скопления рыб, выбирающих путь дальнейшего движения на основе информации, запечатленной ими при скате в озеро и далее в морские воды. В таких местах можно наблюдать процесс дифференциации производителей на отдельные стаи, идущие на нерест в разные места.

Порядок заполнения нерестилищ в притоках оз. Начикинского обусловлен их топографией и геоморфологией и в не связанных между собой водотоках в целом имеет куполообразный характер. Для р. Табуретка до впадения в нее притоков характерен восходящий тренд, для самих же притоков свойственны нисходящие тренды.

Максимальный вклад в общее воспроизводство ранней начкинской нерки за последние пять лет вносят р. Табуретка — 41 % и ее приток р. Верхняя — 20 %, остальные — заметно ниже. На фоне деградации части нерестилищ из-за повышения антропогенной нагрузки становится еще более важной задача сохранения всех имеющихся субпопуляций максимально продуктивными.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Благодарим за помощь при проведении полевых работ общественного инспектора по рыболовству Ассоциации рыбопромышленников Камчатского края «Река Большая» А.Н. Калинова.

The authors would like to thank A.N. Kalinov, public fishery inspector of the Association of Fishermen «Bolshaya River», for his assistance in the field works.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена в рамках бюджетного финансирования.

The study was conducted within budget funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и институциональные принципы использования животных (рыб) были соблюдены.

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

Список литературы

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

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Использование фото- и видеofиксации для оценки количества производителей лососей на нерестилищах и путях их миграций: некоторые методические подходы // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2017. — Вып. 47. — С. 77–90. DOI: 10.15853/2072-8212.2017.47.77-90.

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

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Результаты инструментального учета численности ранней нерки в притоках Начикинского озера (бассейн реки Большой, западная Камчатка) в 2018 г. // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 149–152.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Экспериментальное определение продолжительности жизни производителей нерки на нерестилище в литорали оз. Начикинского (Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 2. — С. 313–323. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-313-323.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Фельдман М.Г. Исследования нереста нерки в бассейне Начикинского озера (юго-западная Камчатка) с помощью квадрокоптера в 2018 г. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2020. — Вып. 56. — С. 35–62. DOI: 10.15853/2072-8212.2020.56.35-62.

Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем (из работ Камчатского отделения ТИНРО) : Изв. ТИНРО. — 1937. — Т. 9. — 156 с.

Остроумов А.Г. Результаты аэровизуального учета и аэрофотосъемки красной и ее нерестилищ в бассейне озера Курильского // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 78. — С. 17–32.

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

Burgner R.L. Life history of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific Salmon Life Histories / ed. C. Groot and L. Margolis. — Vancouver, Canada : UBC Press, 1991. — P. 3–117.

Cooke S.J., Hinch S.G., Farrell A.P. et al. Abnormal Migration Timing and High en route Mortality of Sockeye Salmon in the Fraser River, British Columbia // Fisheries. — 2004. — Vol. 29, Iss. 2. — P. 22–33. DOI: 10.1577/1548-8446(2004)29[22:AMTAHE]2.0.CO;2.

Hasler A.D., Scholz A.T. Olfactory imprinting and homing in salmon. — Springer Berlin, Heidelberg, 1983. — 138 p. DOI: 10.1007/978-3-642-82070-0.

Nordeng H. A pheromone hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids // Oikos. — 1977. — Vol. 28, № 2–3. — P. 155–159. DOI: 10.2307/3543965.

Pacific Salmon Life Histories / ed. C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC Press, 1991. — 564 p.

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

Quinn T.P., Rich H.B. Jr, Gosse D., Schtickzelle N. Population dynamics and asynchrony at fine spatial scales: a case history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population structure in Alaska, USA // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2012. — Vol. 69, № 2. — P. 297–306.

References

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

Zaporozhets, O. M. and Zaporozhets, G.V., Using the photo- and video records for assessment of pacific salmon escapement on migration routes and spawning grounds: some of methodical approaches, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2017, no. 47, pp. 77–90. doi 10.15853/2072-8212.2017.47.77-90

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

Zaporozhets, O. M. and Zaporozhets, G.V., Results of instrumental census of the abundance of early sockeye salmon in tributaries of Lake Nachikinskoye (Bolshoi River basin, western Kamchatka) in 2018, in *Byull. N 13 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 13 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-tsentr, 2018, pp. 149–152.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Experimental determination of residence time for sockeye salmon spawners on spawning grounds in the littoral zone of Lake Nachikinskoye (Kamchatka), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 2, pp. 313–323. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-313-323

Zaporozhets, O.M., Zaporozhets, G.V., and Feldman, M.G., Investigation of the spawning sockeye salmon in the pool of the Nachikinskoye Lake (south-western Kamchatka) with the help of a quadcopter in 2018, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2020, vol. 56, pp. 35–62. doi 10.15853/2072-8212.2020.56.35-62

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

Ostroumov, A.G., Results of aerial visual counting and aerial photographic surveying of *Oncorhynchus nerka* (Walb.) and its spawning grounds in the basin of Lake Kuril, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 78, pp. 17–32.

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

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

Cooke, S.J., Hinch, S.G., Farrell, A.P., Lapointe, M.F., Jones, S.R.M., Macdonald, J.S., Patterson, D.A., Healey, M.C., and Van Der Kraak, G., Abnormal Migration Timing and High en route Mortality of Sockeye Salmon in the Fraser River, British Columbia, *Fisheries*, 2004, vol. 29, no. 2, pp. 22–33. doi 10.1577/1548-8446(2004)29[22:AMTAHE]2.0.CO;2

Hasler, A.D. and Scholz, A.T., *Olfactory imprinting and homing in salmon*, Springer Berlin, Heidelberg, 1983. doi 10.1007/978-3-642-82070-0

Nordeng, H., A pheromone hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids, *Oikos*, 1977, vol. 28, no. 2–3, pp. 155–159. doi 10.2307/3543965

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

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

Quinn, T.P., Rich, H.B. Jr, Gosse, D., and Schtickzelle, N., Population dynamics and asynchrony at fine spatial scales: a case history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population structure in Alaska, USA, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2012, vol. 69, no. 2, pp. 297–306.

Поступила в редакцию 27.02.2024 г.

После доработки 2.05.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

*The article was submitted 27.02.2024; approved after reviewing 2.05.2024;
accepted for publication 5.06.2024*

Научная статья

УДК 597.552.511(282.257.41)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-321-338

EDN: KSARQY



**АНАЛИЗ ИЗМЕНЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК
И ЗАПАСОВ КИЖУЧА *ONCORHYNCHUS KISUTCH*
РЕКИ БОЛЬШОЙ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА) В 1941–2023 ГГ.**

О.М. Запорожец, Г.В. Запорожец, А.М. Бирюков*

Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),

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

Аннотация. Охарактеризованы изменения нерестовой части популяции больше-рецкого кижуча в 1941–2023 гг. Анализ собранных данных позволил оценить долго-временные тенденции важнейших биологических характеристик производителей: в частности, у возвращающихся рыб уменьшаются размеры, масса (за исключением массы самок поздней расы) и плодовитость. Проведены статистические сравнения биологических показателей рыб разных рас и пола за различные промежутки времени и между собой, а также их частотный анализ. Оценено влияние продолжительности пресноводного и морского нагула на размеры, массу и плодовитость особей. Доля кижуча в уловах лососей в бассейне р. Большой в 1941–2023 гг. достигала в среднем 19 %, что ставит его на второе место после горбуши. С 2007 по 2023 г. вылов и кратность воспроизводства кижуча превысили средние значения за предыдущий период (1972–2002 гг.) на порядок, а данные по пропуску в реку уменьшились в 3 раза (за счет недоучета заходов на нерест). Предложено повышение финансирования авиа-учетов кижуча для увеличения их обширности, детальности и продолжительности, а также реконструкция пропуска на нерестилища на основе показателя кратности воспроизводства.

Ключевые слова: кижуч, расы, биологические характеристики, динамика, нерест, учет численности

Для цитирования: Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Бирюков А.М. Анализ изменения биологических характеристик и запасов кижуча *Oncorhynchus kisutch* реки Большой (западная Камчатка) в 1941–2023 гг. // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 321–338. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-321-338. EDN: KSARQY.

* Запорожец Олег Михайлович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, katzaporozh@gmail.com, ORCID 0000-0001-7448-7817; Запорожец Галина Васильевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, g.zaporozhets@kamniro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-0364-9772; Бирюков Антон Михайлович, ведущий специалист, a.biryukov@kamniro.vniro.ru, ORCID 0009-0006-6653-9545.

Analysis of changes in biological parameters and stocks of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the Bolshaya River (western Kamchatka) in 1941–2023

Oleg M. Zaporozhets*, Galina V. Zaporozhets**, Anton M. Biryukov***

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

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

* D.Biol., leading researcher, kamzaporozh@gmail.com, ORCID 0000-0001-7448-7817

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

*** leading specialist, a.biryukov@kamniro.vniro.ru, ORCID 0009-0006-6653-9545

Abstract. Changes in the spawning part of the Bolshaya River population of coho salmon are considered for 1941–2023. Long-term trends are revealed for the most important biological parameters of adults, in particular, decreasing in size, weight (except of late-race females), and fecundity of returning fish. The parameters for different races and sexes in different periods of time are compared statistically, with frequency analysis. Influence of duration of freshwater and marine feeding on size, weight and fecundity of coho salmon is estimated. The portion of this species in salmon catches in the Bolshaya River basin was 19 %, on average, in 1941–2023, the second after pink salmon. In 2007–2023, the catch and reproduction rate of coho salmon exceeded the average values for 1972–2002 by an order, though their registered escapement to the river decreased in 3 times. Obviously, the spawning runs were underestimated. Increasing the funding of aerial surveys on coho salmon is proposed, to make them longer and more extended and detailed. Besides, the passing of salmon to the spawning grounds can be modeled on the data of reproduction multiplicity.

Keywords: coho salmon, coho races, biological parameter, spawning stock dynamics, spawning, salmon accounting

For citation: Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V., Biryukov A.M. Analysis of changes in biological parameters and stocks of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the Bolshaya River (western Kamchatka) in 1941–2023, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 321–338. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-321-338. EDN: KSARQY.

Введение

Кижуч *Oncorhynchus kisutch* — один из шести видов тихоокеанских лососей, воспроизводящихся на Камчатке. Наиболее многочисленны его подходы в реки западного побережья полуострова — Большую, Воровскую, Крутогорову, Пымту, Кихчик [Зорбиди, 2010].

Изучением состояния запасов этого вида в бассейне р. Большой в разные годы занимались И.И. Кузнецов [1928], И.Ф. Правдин [1928], П.А. Двинин [1934], Е.М. Крохин и Ф.В. Крогиус [1937], Р.С. Семко [1954], Ж.Х. Зорбиди [2010] и др. В 2000-е гг. сбор и анализ биологических характеристик большерецкого кижуча начали проводить и авторы этой работы [Запорожец, Запорожец, 2007, 2015; Запорожец и др., 2013, 2017].

За прошедшие годы накопилось достаточно много различных данных, в том числе неопубликованных, поэтому цель настоящей работы — проанализировать состояние запасов большерецкого кижуча, включая его биологию и численность, за период 1941–2023 гг.

Материалы и методы

Река Большая — самая протяженная на западном побережье Камчатки, образуется при слиянии двух главных притоков — рек Быстрой и Плотникова (рис. 1).

В работе использованы данные по биологическим характеристикам производителей кижуча, собранные сотрудниками КоТИНРО, КамчатНИРО и Севвострыбвода (ранее — Камчатрыбвода): в р. Большой (1949–2023 гг.) — 24198 экз., в р. Быстрой (1977–2023 гг.) — 3685 экз., в р. Плотникова (2006–2023 гг.) — 356 экз., в оз. Начинском (2023 г.) — 1 экз. Данные по характеристикам позднего кижуча р. Большой начали собирать только с 1981 г.

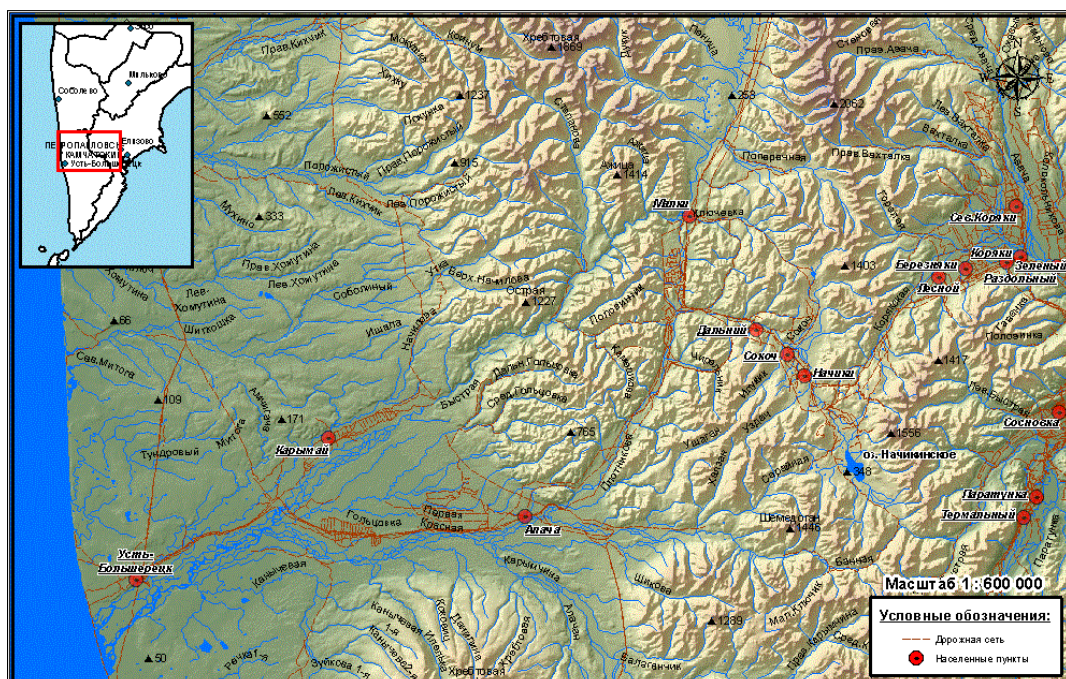


Рис. 1. Карта бассейна р. Большой (выполнена В.Е. Кириченко)

Fig. 1. Scheme of the Bolshaya River basin (courtesy of V.E. Kirichenko)

Научно-исследовательский лов лососей (рыболовство в научно-исследовательских и контрольных целях) осуществляли в разных местах (рис. 1): в р. Большой — в основном на участке от пос. Октябрьского (~20 км от устья) до Усть-Большерецка (~40 км от моря); в р. Быстрой — у пос. Карымай (~70 км от моря), в устье р. Ключевка (~140 км от моря) и выше устья р. Пеница (~170 км от моря); в бассейне р. Плотникова — в устьях рек Данилина (~75 км от моря), Карымчина (~85 км от моря), Банной (~100 км от моря), Озерной (~170 км от моря) и в реках Банной (~115 км от моря) и Карымчина (~140 км от моря).

При биологическом анализе рыб определяли основную (стандартную) длину тела АС (по Смитту), массу тела и гонад, пол, плодовитость самок, отбирали чешую. Возраст большинства рыб в имеющихся выборках по 2015 г. включительно определен по чешуе Ж.Х. Зорбиди, позже — А.М. Бирюковым и частично О.М. Запорожцем; для его обозначения применяли систему классификации, при которой пресноводный возраст (гг.) отделяется точкой от морского, а общий возраст (возврата) получается суммированием пресноводного и морского [Кoo, 1962].

Для оценки заполнения нерестилищ с 1972 по 2023 г. использовали информацию, полученную в ходе авиаучетных работ КамчатНИРО (ранее — КоТИНРО). Данные по вылову кижуча основаны на материалах промысловой статистики Камчатрыбвода и Северо-восточного территориального Управления Росрыболовства (Севвострыбвода).

Результаты исследований обработаны с помощью программ Statistica и Excel. В ходе дисперсионного анализа биологических данных сравнивали основные характеристики (длину, массу, плодовитость, возраст) рыб разных темпоральных рас, пола и выловленных в разных притоках. При рассмотрении размерной и возрастной структуры субпопуляций использовали частотный анализ, взаимодействий факторов — корреляционный и множественный регрессионный анализы. Аппроксимировали данные линейными уравнениями и методом взвешенных относительно расстояния наименьших квадратов.

Результаты и их обсуждение

Заходы кижуча в р. Большую обычно регистрировали с конца июля до конца октября (рис. 2, сверху), хотя имеются данные о заходах отдельных производителей этого вида в конце ноября и даже в начале декабря (А.М. Бирюков, неопубликованные данные). Причем нерестовый ход кижуча зачастую делят на две неравные части — ранний (или летний) и поздний (или осенний и зимний) [Грибанов, 1948; Смирнов, 1975]. Сам же нерест продолжается с начала сентября до февраля [Грибанов, 1948].

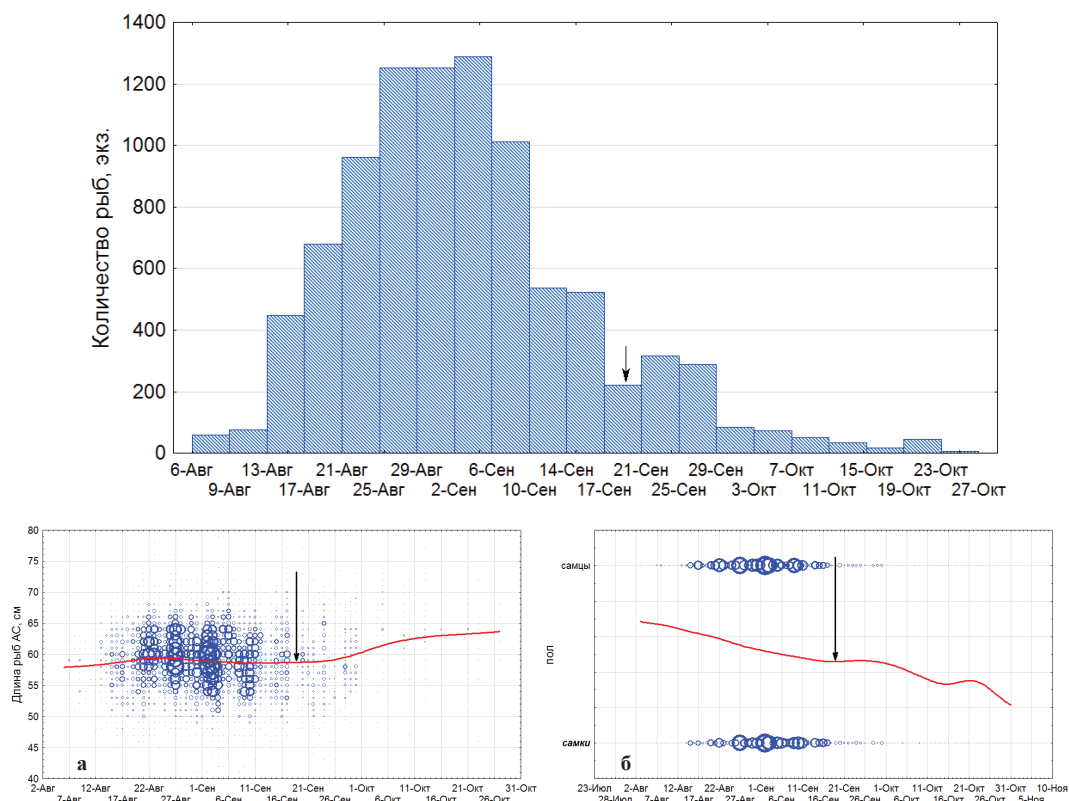


Рис. 2. Динамика встречаемости производителей большерецкого кижуча в научно-исследовательских уловах (**вверху**) и пузырьковые диаграммы рассеяния длины АС кижуча (**а**) и соотношения полов (**б**) в период нерестового хода в низовьях р. Большой в 2006–2023 гг. (**внизу**)

Fig. 2. Dynamics of coho salmon adults occurrence in research catches (**top panel**) and bubble scattering diagrams of the coho length AC (**a**) and sex ratio (**б**) during the spawning season in the lower reaches of the Bolshaya River in 2006–2023 (**bottom panel**)

Совокупности особей раннего и позднего хода относят соответственно к ранней и поздней расе [Зорбиди, 2010], некоторые исследователи выделяют различные эколого-темпоральные группировки (ТГ) [Иванков, Иванкова, 2013], представляющие отдельные единицы запаса. Границу между расами кижуча по дате хода в р. Большой проводили ранее в конце первой — начале второй декады сентября [Зорбиди, 2010; Запорожец и др., 2013], в том числе используя графики степени зрелости гонад [Запорожец и др., 2017]. В настоящей работе, взяв для анализа период 2006–2023 гг., мы решили уточнить эту границу для большерецкого кижуча еще двумя методами — по размерам рыб и соотношению полов (рис. 2, внизу).

На рис. 2 (внизу) видно (у стрелки) почти полное отсутствие точек (уловов) в конце второй декады сентября. Примерно в эти же дни меняются направления аппроксимирующих трендов: уменьшавшиеся перед этим размеры производителей снова начинают расти (**а**), как и доля самцов в уловах (**б**) (при этом вторую «волну» позднего

хода кижуча здесь мы не принимаем во внимание — ее доля ~0,5 % от всей выборки). Таким образом, оба эти метода подтверждают выявленную ранее по динамике коэффициентов зрелости гонад временную границу раздела темпоральных группировок в низовьях р. Большой [Запорожец и др., 2017]. Отметим, что у большеерецкого кижуча на раннюю расу приходится ~90 % особей и самцы почти ежегодно численно несколько преобладают над самками, в том числе в последние 20 лет (2004–2023 гг.): 47 % особей составляют самки, 53 % — самцы.

Хотя данные по вылову кижуча и его характеристикам в притоках р. Большой по сравнению с низовьями менее многочисленны, анализ динамики хода (по вылову) в верховьях речного бассейна, несомненно, представляет интерес. Для этого рассмотрим соответствующие диаграммы. На первой из них, относящейся к р. Быстрой (рис. 3), главный пик вылова приходится на самый конец сентября, т.е. смещен по сравнению с нижним течением р. Большой (см. рис. 2) примерно на 3 нед, а по условной дате времени раздела раннего и позднего хода — на две-три недели. Подробный анализ этих данных по годам показал, что такие тенденции наблюдаются, но это не всегда: в некоторые годы есть и обратный сдвиг. Поэтому в целом означенную информацию о различиях динамики научно-исследовательского лова кижуча в реках Большой и Быстрой следует воспринимать, скорее, как среднестатистическую картину за конкретный период. Однако следует иметь в виду, что кижуч, как правило, поднимается по рекам в течение длительного периода времени [Грибанов, 1948] и может задерживаться на месяц и более до нереста [Quinn, 2018].

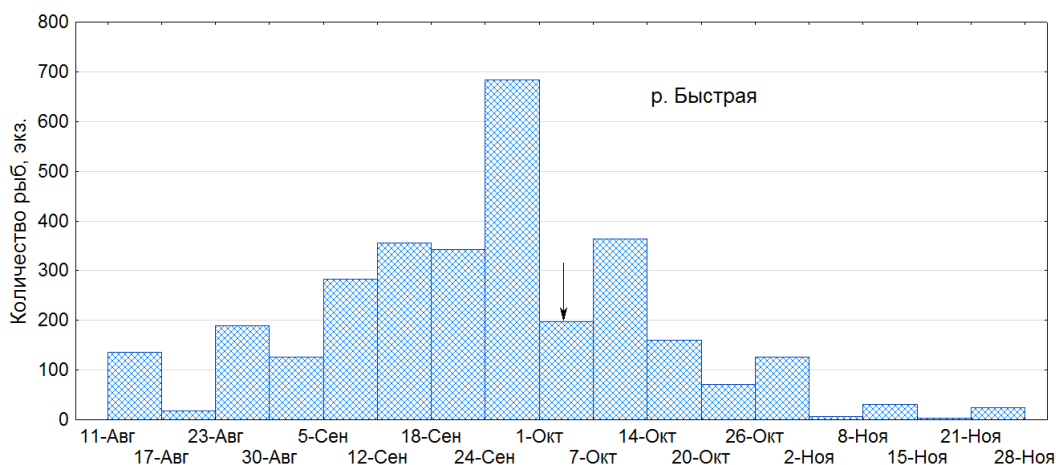


Рис. 3. Динамика встречаемости производителей кижуча в научно-исследовательских уловах в р. Быстрой

Fig. 3. Dynamics of coho salmon adults occurrence in research catches in the Bystraya River

По усредненным данным о вылове кижуча в другом притоке р. Большой — р. Плотникова — сдвиг максимума по сравнению с главной рекой бассейна меньше, чем на р. Быстрой, — примерно 2 нед, а по дате раздела раннего и позднего хода — три-четыре недели (рис. 4). Однако воспринимать особей кижуча, выловленных ранее 4 октября в р. Быстрой (см. рис. 3) и 16 октября в р. Плотникова (см. рис. 4), как представителей ранней ТГ, а после этих дат — поздней, *совпадающих* с таковыми в р. Большой, по-видимому, не следует, так как многомерный анализ на основе их биологических признаков (длины АС, массы, плодовитости, пресноводного и морского возраста) показал высоко достоверные различия ($p < 0,00001$) между «аналогичными» группами на разных реках (в р. Большой и в ее притоках).

Далее, перед тем как сравнить по основным биологическим характеристикам производителей кижуча раннего и позднего хода, пойманных в низовьях р. Большой,

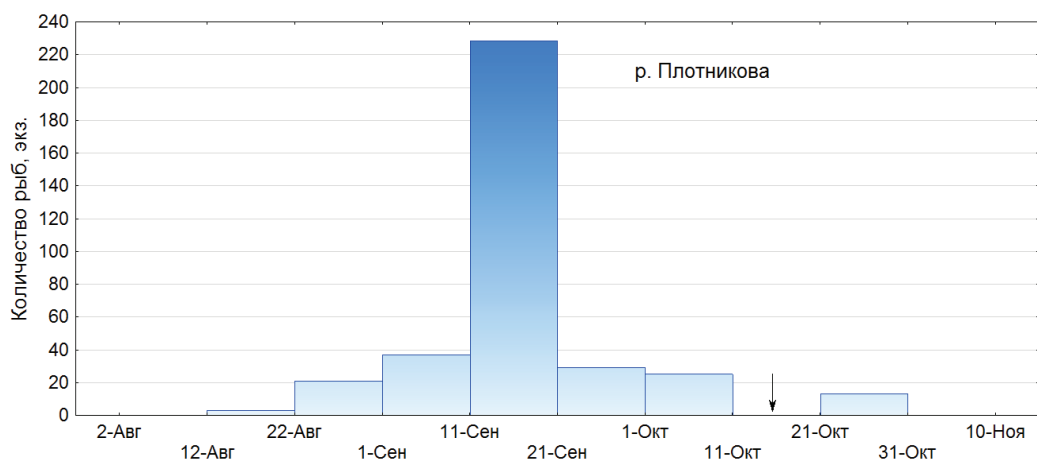


Рис. 4. Динамика встречаемости производителей кижуча в научно-исследовательских уловах в р. Плотникова

Fig. 4. Dynamics of coho salmon adults occurrence in research catches in the Plotnikova River

рассмотрим динамику этих признаков и их долговременные тренды в исследуемый период (рис. 5 и 6).

Обратим внимание, во-первых, на то, что, хотя средневзвешенные квадратичные тренды длины, массы и пресноводного возраста у особей обеих рас в целом близки, а годовые паттерны по каждому показателю у самцов и самок ранней расы почти совпадают (рис. 5), линейные тренды могут различаться углом наклона. Например, линейные тренды длины и массы рыб ранней расы отрицательны (см. коэффициенты при x), но если на одном временном промежутке эти параметры у самцов раннего хода убывают в 1,5 раза быстрее, чем у самок, то у позднего длина АС убывает еще быстрее, а масса самок увеличивается (т.е. меняются пропорции тела); у самцов же поздней расы масса убывает медленнее, чем у ранней. Пресноводный возраст самок кижуча очень медленно растет, а у самцов постепенно падает, но эти изменения статистически недостоверны из-за значительных вариаций параметра. Плодовитость самок обеих рас с начала 1980-х гг. заметно уменьшилась (рис. 6) ($p < 0,00001$).

Учитывая обозначенные выше вариации показателей (см. рис. 5 и 6), приведем сравнения между характеристиками особей разных рас за последние 10 лет (2014–2023 гг.) — на этапе относительной стабилизации (рис. 7).

Как видим на рис. 7, статистические различия между особями большерецкого кижуча каждого пола из разных рас в рассматриваемый период высоко достоверны (95 %-ные интервалы параметров не пересекаются) как по длине их тела АС ($p < 0,0001$), так и по массе ($p < 0,0001$). Кроме того, самки ранней расы крупнее ($p < 0,01$) и старше ($p < 0,02$) самцов. Различия между рыбами из разных рас по возрасту возврата и плодовитости недостоверны.

Теперь сравним эти же биологические характеристики у кижуча, пойманного в реках Большой, Быстрой и Плотникова в 2014–2023 гг. (рис. 8). В данном случае достоверно крупнее по длине АС ($p < 0,02$) и по массе ($p < 0,0002$) оказались самцы и самки, отловленные в низовьях р. Большой, по сравнению с производителями из р. Быстрой, а с кижучем из р. Плотникова — только самцы ($p < 0,0002$). Это, предположительно, можно объяснить тем, что в нижнем течении р. Большой в уловах заметно выше доля более крупных рыб ранней расы (см. рис. 2 и 7), чем в реках Быстрой и Плотникова. Кроме того, в низовьях еще не прошел селективный отбор рыб с помощью браконьерских и иных сетей [Запорожец, Запорожец, 2007]. Все различия по возрасту возврата между рыбами с разных участков речного бассейна были недостоверны. Плодовитость оказалась самой высокой у самок из р. Плотникова по сравнению с самками из р. Боль-

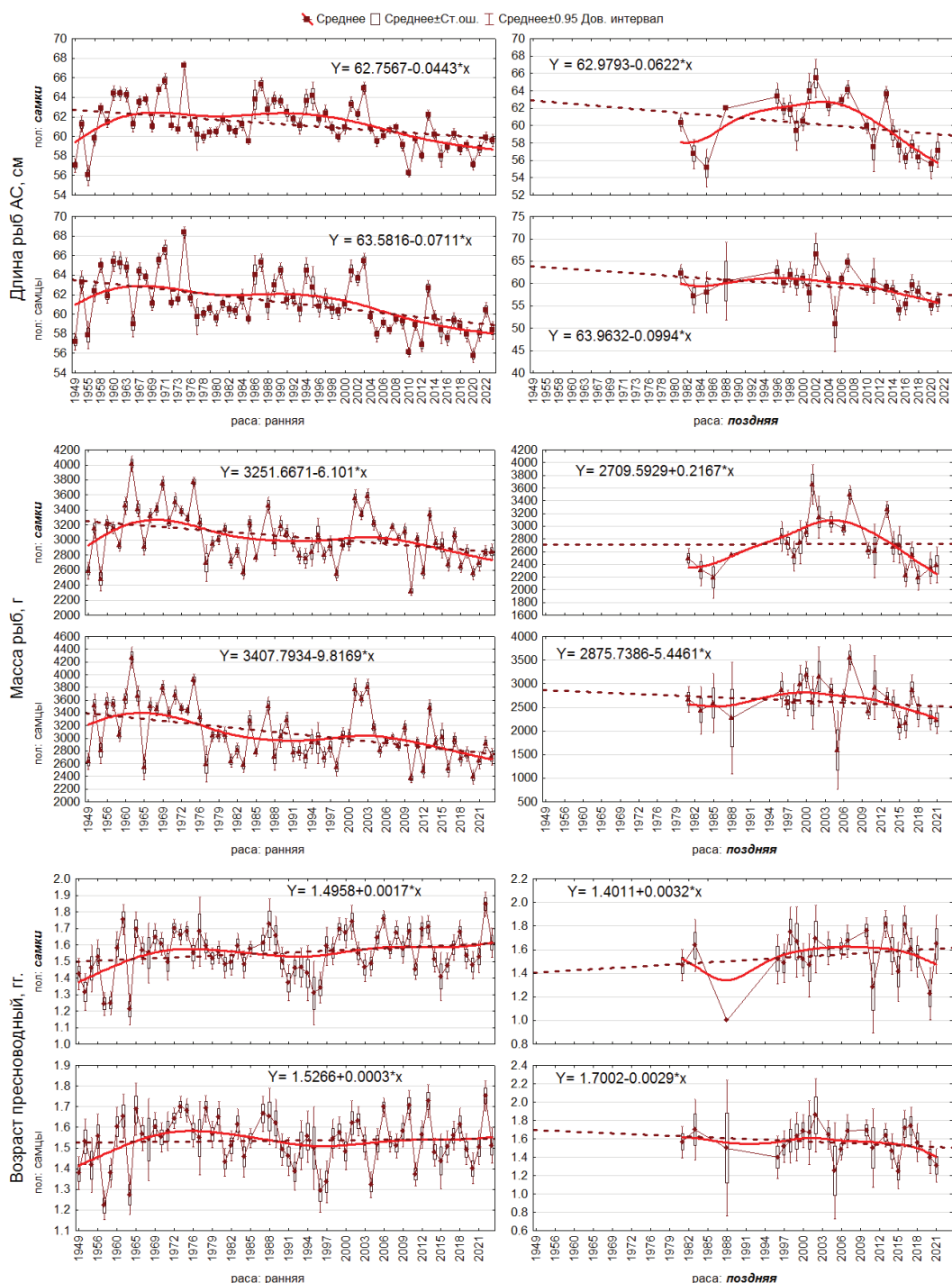


Рис. 5. Динамика длины тела АС, массы и пресноводного возраста у кижуча ранней и поздней рас, пойманного в низовьях р. Большой в 1949–2023 гг.

Fig. 5. Dynamics of AC body length, weight and freshwater age for coho salmon of the early and late races caught in the lower reaches of the Bolshaya River in 1949–2023

шой ($p < 0,0001$) и р. Быстрой ($p < 0,0002$). При этом самой мелкой была икра кижуча с низовьев р. Большой ($0,079 \pm 0,001$ г): из р. Быстрой — $0,104 \pm 0,002$ г ($p < 0,00003$), р. Плотникова — $0,092 \pm 0,003$ г ($p < 0,003$).

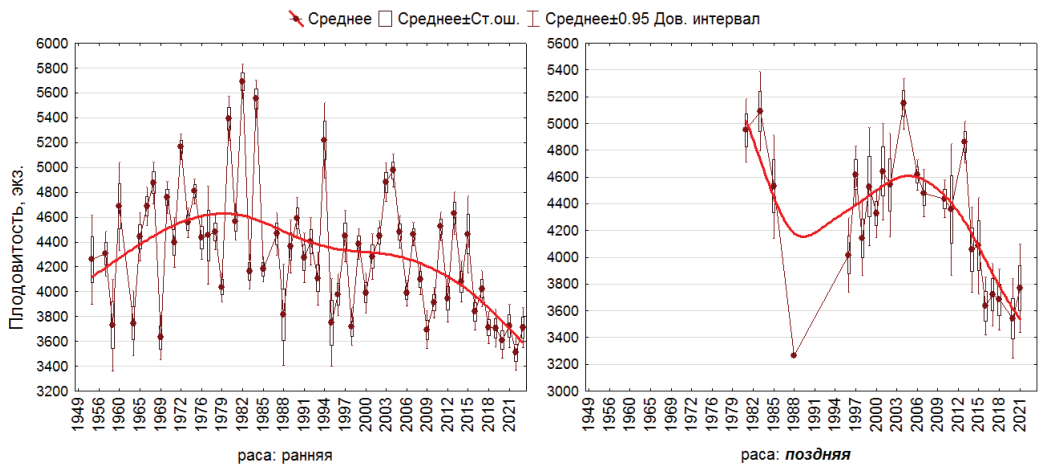


Рис. 6. Динамика плодовитости у кижуча ранней и поздней рас, пойманного в низовьях р. Большой в 1949–2023 гг.

Fig. 6. Fecundity dynamics for coho salmon of the early and late races caught in the lower reaches of the Bolshaya River in 1949–2023

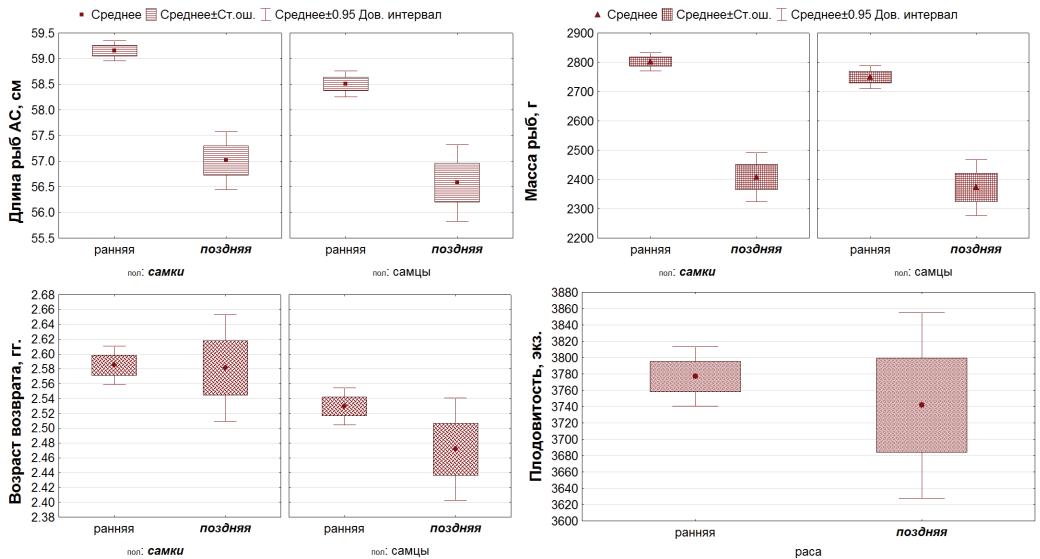


Рис. 7. Сравнение длины АС, массы тела, возраста возврата и плодовитости у производителей кижуча разных рас, пойманного в низовьях р. Большой в 2014–2023 гг.

Fig. 7. Comparison of size, body weight, age of return, and fecundity for coho salmon adults belonged to different races from the lower reaches of the Bolshaya River in 2014–2023

Поскольку структура показателей внутри групп производителей по рекам может сильно различаться, а ее изменения — свидетельствовать о долговременных процессах в популяциях [Запорожец, Запорожец, 2023], мы выполнили частотный анализ длины рыб АС (рис. 9) и возрастной структуры групп (табл. 1 и рис. 10) для двух периодов: последнего десятилетия (2014–2023 гг.) и предыдущего (2004–2013 гг.).

Изменения частотных распределений по длине тела АС у кижуча в рассматриваемых группах к концу исследованного периода (2014–2023 гг.) по сравнению с предыдущим (2004–2013 гг.) проявились по-разному: у рыб из р. Большой стало больше мелких рыб; у рыб из р. Быстрой не только произошел сдвиг моды на гистограммах размеров тела влево, но и правосторонняя асимметрия сменилась на левостороннюю (убавилось количество крупных особей); для кижуча из р. Плотникова проявилась

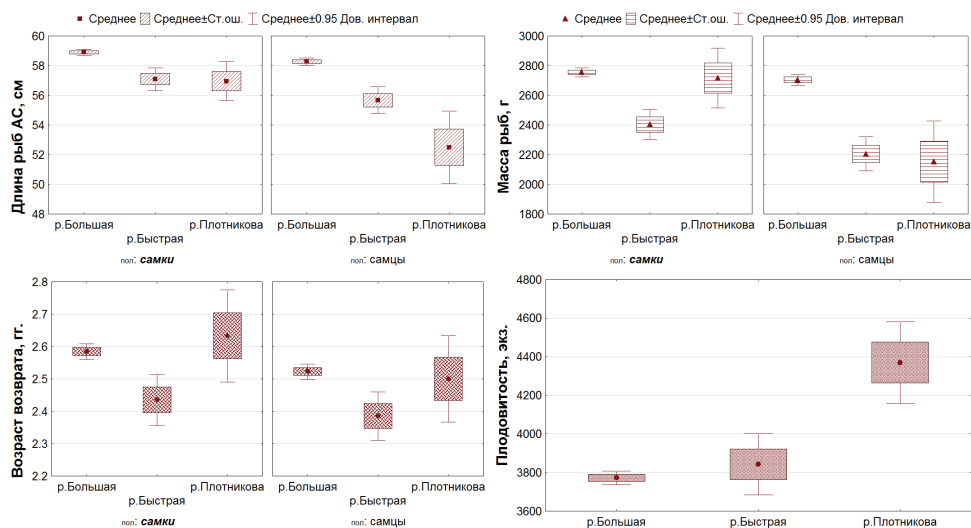


Рис. 8. Сравнение размеров, массы тела, возраста возврата и плодовитости у кижуча, пойманного в реках Большой, Быстрой и Плотникова в 2014–2023 гг.

Fig. 8. Comparison of size, body weight, age of return, and fecundity for coho caught in the Bolshaya, Bystraya and Plotnikova Rivers in 2014–2023

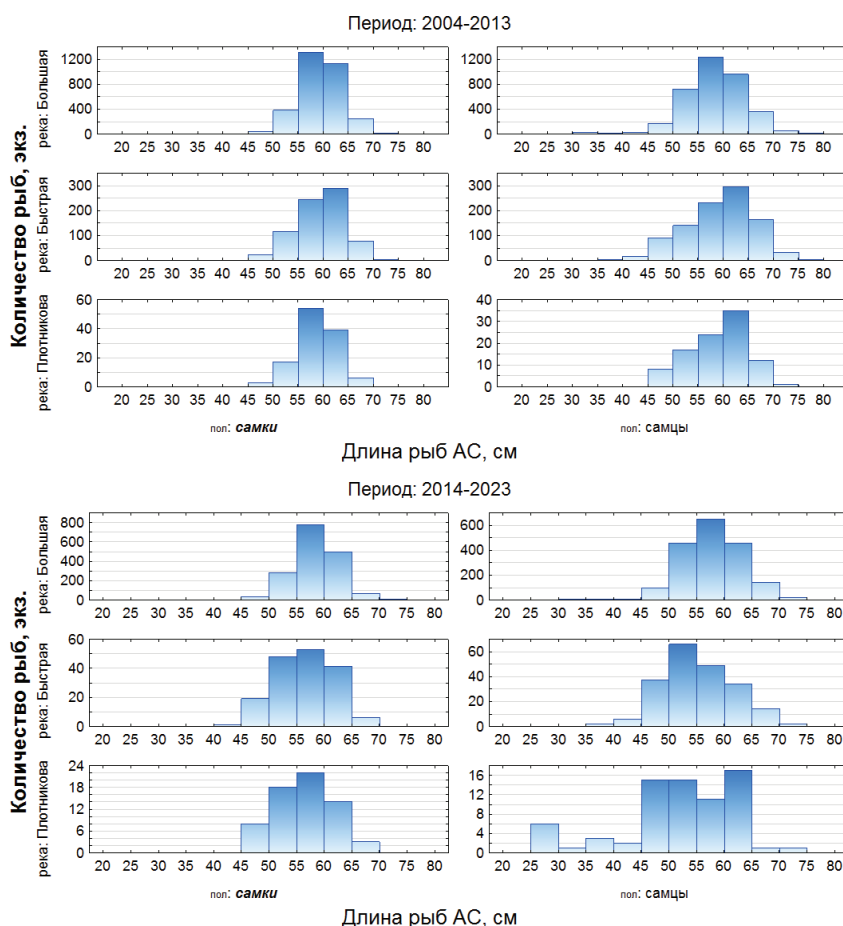


Рис. 9. Гистограммы длины АС кижуча, пойманного в реках Большой, Быстрой и Плотникова в 2004–2013 и 2014–2023 гг.

Fig. 9. Histograms of length AC for coho salmon caught in the Bolshaya, Bystraya and Plotnikova Rivers in 2004–2013 and 2014–2023

Таблица 1

Возрастная структура стада кижуча р. Большой в 1949–2023 гг., %

Table 1

Age structure of the coho herd in the Bolshaya River in 1949–2023, %

Пол	Возраст							
	1.0	1.1	1.2	2.0	2.1	2.2	3.0	3.1
Все	0,07	44,18	0,42	0,21	53,70	0,48	0,05	0,89
Самки	—	43,00	0,40	—	55,00	0,48	—	1,12
Самцы	0,13	45,23	0,44	0,41	52,53	0,48	0,09	0,69
N, экз.	17	11333	109	55	13776	123	12	229

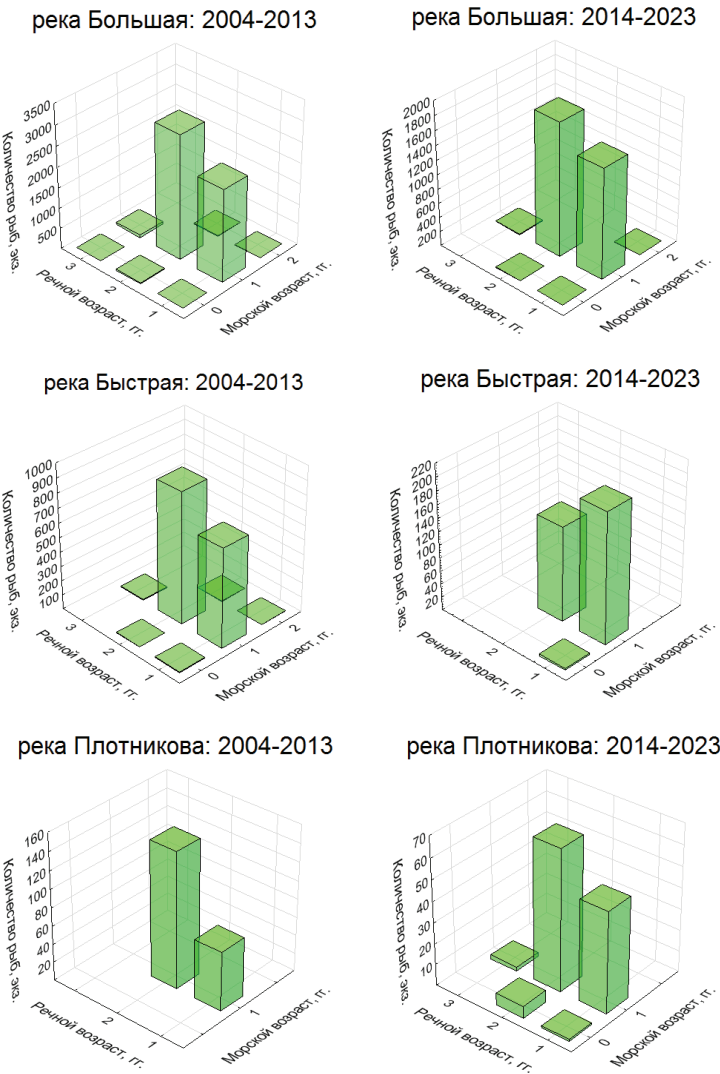


Рис. 10. Трехмерные гистограммы возрастной структуры у кижуча, пойманного в реках Большой, Быстрой и Плотникова в 2004–2013 гг. (слева) и 2014–2023 гг. (справа)

Fig. 10. Three-dimensional histograms of age structure for coho caught in the Bolshaya, Bystraya and Plotnikova Rivers in 2004–2013 (left panel) and 2014–2023 (right panel)

фрагментация распределения на группы «мелких», «средних» и «крупных», чего не было заметно ранее. Скорее всего, последнее обстоятельство связано с поимкой в 2023 г. небольшого количества каюрок (особей, проживших в море менее года) в верховьях этой реки, но не только с этим.

Далее рассмотрим возрастную структуру большерецкого кижуча. По имеющимся данным, у азиатского кижуча известно 10 возрастных групп, из них на Камчатке — 9: 1.0, 2.0, 3.0, 1.1, 2.1, 3.1, 1.2, 2.2 и 4.1 [Смирнов, 1975; Зорбиди, 2010]. В р. Большой к настоящему времени обнаружено 8 групп (табл. 1). Обратим внимание, что у самцов полный набор возрастных классов, а у самок отсутствуют каюрки (1.0, 2.0, 3.0). При этом и у самцов, и у самок доминирует возраст 2.1.

В целом возраст возврата большерецкого кижуча достаточно сложно осциллирует, (как, в частности, и пресноводный возраст — см. рис. 5), его общий линейный тренд начиная с 1973 г. у самок практически горизонтальный ($Y = 1,7442 + 0,0004 \cdot x$; $p < 0,3$), а у самцов — слабо отрицательный ($Y = 7,1454 - 0,0022 \cdot x$; $p < 0,000001$).

На рис. 10 отражены изменения возрастной структуры возврата, произошедшие за последние десятилетия, отдельно в главной реке бассейна и двух ее основных притоках. Происходит уменьшение количества возрастных классов у рыб в реках Большой и Быстрой (и, следовательно, снижение биологического разнообразия). Кроме того, молодь кижуча, нерестующего в р. Быстрой, в основном скатывается в море на год раньше — в возрасте 1+, а в р. Плотникова количество возрастных классов увеличилось с двух до пяти. Однако надо иметь в виду, что доля последних двух выборок от общей совокупности невелика: первой — 13 %, второй ~1 %, и это не оказывает значительного влияния на общую картину.

В принципе известно, что на размеры, массу и плодовитость лососей по-разному влияет их возраст — пресноводный и морской [Quinn, 2018], но публикации с расчетами и (или) представлением аналитических связей этих переменных крайне малочисленны. В результате множественного регрессионного анализа массива биологических данных кижуча р. Большой за последние 20 лет (2004–2023 гг.) нами были получены коэффициенты для уравнений зависимости длины АС, массы и плодовитости производителей от их пресноводного (AgF) и морского (AgS) возраста (табл. 2). Анализ этих данных показал, что продолжительность и пресноводного, и морского нагула достоверно положительно ($p < 0,00001$) влияет на размеры и массу самцов (пол=1) и самок (пол=0), причем воздействие второй переменной (морского возраста) в 4–7 раз больше, чем первой (особенно у самцов). Об этом свидетельствуют коэффициенты (В)

Таблица 2

Итоги множественного регрессионного анализа зависимости длины АС, массы и плодовитости производителей кижуча от их возраста — пресноводного (AgF) и морского (AgS) в период 2004–2023 гг.

Table 2

Results of a multiple regression analysis of the length AC, body weight and fecundity of coho adults dependence on their freshwater (AgF) and marine (AgS) age in 2004–2023

Длина АС самцы	R= .45126007 R2= .20363565 Скоррект. R2= .20336611 F(2,5909)=755.49 p<0.0000 Станд. ошибка оценки: 5.4837 Условие включения: пол=1 & v2>2003						Длина АС самки	R= .20870259 R2= .04355677 Скоррект. R2= .04318670 F(2,5169)=117.70 p<0.0000 Станд. ошибка оценки: 4.1373 Условие включения: пол=0 & v2>2003					
	БЕТА	Ст.Ош. БЕТА	В	Ст.Ош. В	t(5909)	p-знач.		БЕТА	Ст.Ош. БЕТА	В	Ст.Ош. В	t(5169)	p-знач.
Св.член			33.32410	0.675690	49.31861	0.00	Св.член			49.44820	1.704209	29.01534	0.000000
AgF	0.264124	0.011633	3.17420	0.139808	22.70392	0.00	AgF	0.200175	0.013603	1.66782	0.113339	14.71537	0.000000
AgS	0.383343	0.011633	20.69974	0.628180	32.95194	0.00	AgS	0.060567	0.013603	7.52504	1.690087	4.45245	0.000009
Масса рыб самцы	R= .34262693 R2= .11739321 Скоррект. R2= .11708913 F(2,5805)=386.05 p<0.0000 Станд. ошибка оценки: 833.81 Условие включения: пол=1 & v2>2003						Масса рыб самки	R= .17885821 R2= .03199026 Скоррект. R2= .03160719 F(2,5054)=83.511 p<0.0000 Станд. ошибка оценки: 645.48 Условие включения: пол=0 & v2>2003					
	БЕТА	Ст.Ош. БЕТА	В	Ст.Ош. В	t(5805)	p-знач.		БЕТА	Ст.Ош. БЕТА	В	Ст.Ош. В	t(5054)	p-знач.
Св.член			200.257	102.8518	1.94705	0.051577	Св.член			1467.875	265.9103	5.52019	0.000000
AgF	0.249531	0.012357	432.728	21.4293	20.19329	0.000000	AgF	0.170344	0.013840	219.576	17.8399	12.30816	0.000000
AgS	0.251716	0.012357	1945.880	95.5262	20.37012	0.000000	AgS	0.055788	0.013840	1062.880	263.6796	4.03095	0.000056
N=4612													
R= .05414395 R2= .00293157 Скоррект. R2= .00249891 F(2,4609)=6.7757 p<0.0115 Станд. ошибка оценки: 902.85 Условие включения: пол=0 & v2>2003													
Плодовитость			БЕТА	Ст.Ош. БЕТА	В	Ст.Ош. В	t(4609)	p-знач.					
Св.член					2820.997	372.278	7.578	0.000000					
AgF			0.017	0.015	29.956	26.113	1.147	0.251365					
AgS			0.052	0.015	1293.472	368.839	3.507	0.000458					

при соответствующих переменных (AgF и AgS). На плодовитость самок достоверно положительное влияние ($p < 0,0005$) оказывает только длительность морского нагула.

Положительное влияние длительности морского нагула на рост лососей не вызывает вопросов [Запорожец, Запорожец, 2008, 2023; Запорожец и др., 2013; Quinn, 2018]. Мы предполагаем, что аналогичное, хоть и более слабое, воздействие продолжительности пресноводного нагула у большещечного кижуча вызвано в первую очередь опережающим ростом в море более крупной молоди доминантной группы 2+ по сравнению с субдоминантной — 1+ (см. табл. 1 и рис. 10), что объяснимо возможностью первых питаться добычей большего размера и массы — в основном рыбами и кальмарами [Шунтов, Темных, 2011]. Во всяком случае выполненный нами регрессионный анализ неопубликованных данных производителей кижуча из рек Авачинского залива (Авачи, Паратунки, Налычева) выявил аналогичное воздействие длительности пресноводного (X) и морского (Y) нагула на длину АС производителей (L_{AC}): $L_{AC} = 40,1 + 2,8 \cdot X + 12,3 \cdot Y$, $N = 6894$; $p < 0,00001$. Полагаем, что это явление требует дальнейшего изучения и осмысления.

Установлена также достоверно отрицательная корреляция между средней массой кижуча в уловах и численностью подходов горбуши к устью р. Большой в 2008–2023 гг.:

$$M_{\text{кижуча}} = 2825 - 0,011 \cdot N_{\text{горбуши}}; R = -0,5247, p < 0,05.$$

Переходя к динамике численности исследуемого объекта, отметим, что доля кижуча в промысловых уловах тихоокеанских лососей р. Большой по данным Камчатрыбвода и Севвострыбвода, имеющихся в КамчатНИРО, в период 1941–2023 гг. менялась от 0,2 % (2000 г.) до 76,0 % (1985 г.) (рис. 11), составляя в среднем 19 %, что ставит его по этому показателю на второе место после горбуши.

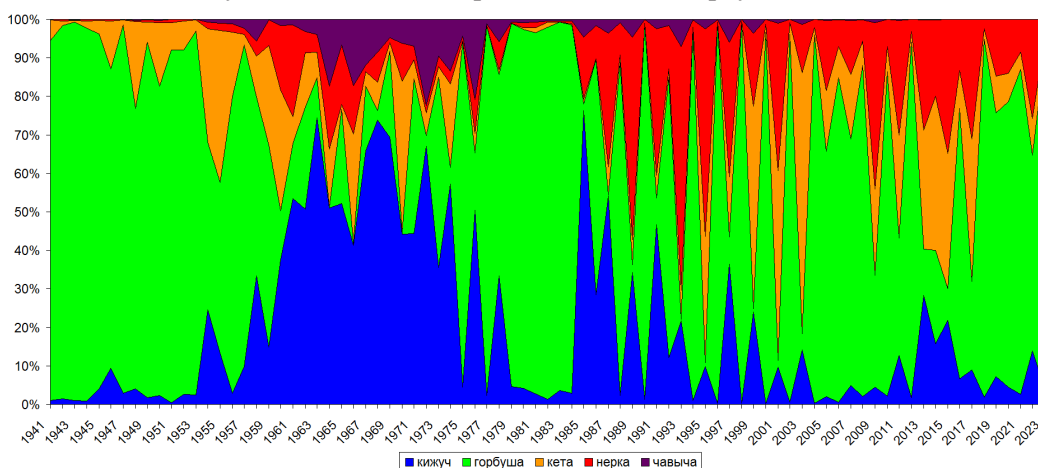


Рис. 11. Изменения доли видов в промысловых уловах тихоокеанских лососей р. Большой в 1941–2023 гг.

Fig. 11. Dynamics of salmon species ratio in commercial catches in Bolshaya River in 1941–2023

В свою очередь численность подходов кижуча (состоящих из уловов и пропуска) подвержена значительным колебаниям (рис. 12, сверху): можно условно отметить три большие «волны» увеличения уловов кижуча, первая заканчивается в конце 1970-х гг. (под давлением японского дрейфтерного промысла [Зорбиди, 2010; Куклина, 2017]), вторая — в начале 2000-х гг. (в связи с массовым браконьерством в конце 1990-х гг. [Запорожец, Запорожец, 2007]) и плавно переходит к подъему, продолжающемуся и в настоящее время. Последний подъем касается также и большещечной кеты, как и в целом численности запасов горбуши, нерки и кеты в российских водах [Темных и др., 2019].

Привлекает внимание то, что на протяжении длительного периода времени (с 1972 по 2002 г.) пропуск кижуча на нерест был незначительно меньше вылова. С 2007 г. ситуация кардинально изменилась. Если средняя кратность воспроизводства кижуча р. Большой в период с 1972 по 2006 г. составляла 3,3, то в 2007–2019 гг. — 37,5, а за отдельные годы она

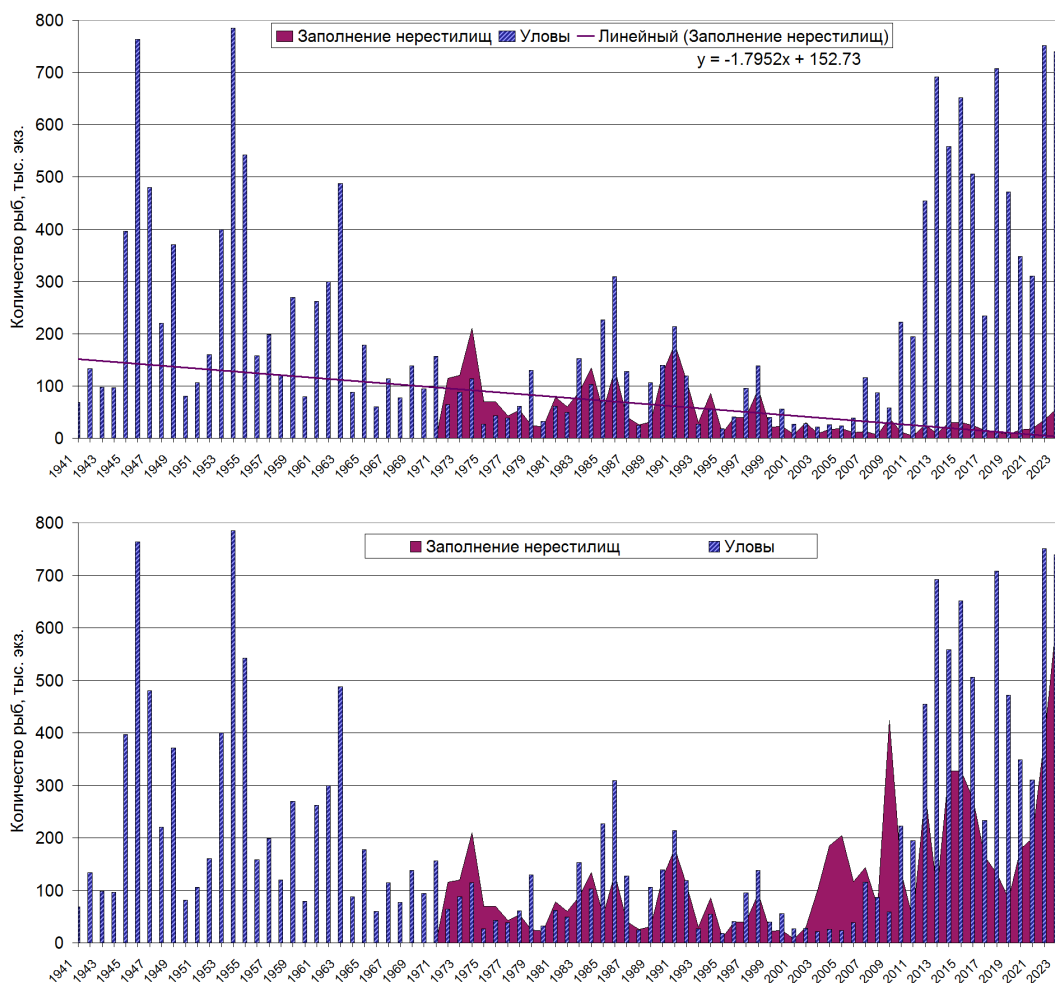


Рис. 12. Уловы кижуча в 1941–2023 гг. и его заходы на нерест в бассейн р. Большой в 1972–2023 гг. по данным авианаблюдений (**вверху**) и реконструированные за последние 20 лет с учетом кратности возврата в предыдущие годы (**внизу**)

Fig. 12. Dynamics of coho salmon annual catch in 1941–2023 and its escapement to the Bolshaya River basin on the data of aerial surveys in 1972–2023 (**top panel**) and the model based on multiplicity of returns in previous years for the last 20 years (**bottom panel**)

достигала значения 173,0. Анализ данных в целом по Камчатско-Курильской подзоне показал картину, аналогичную наблюдаемой в бассейне р. Большой: средняя кратность воспроизводства кижуча до 2006 г. близка к 4, а в последующем — на порядок больше, около 40. Ясно, что проявился явный недоучет заходящих на нерест производителей в последний период, связанный, в частности, с недостаточным финансированием авианаблюдений. Аналогичный вывод был сделан ранее М.Г. Фельдманом с соавторами [2014]. Понимая это, мы попытались реконструировать возможные значения пропуска кижуча на нерестилища в эти годы, используя кратность воспроизводства за предыдущий период (рис. 12, внизу).

Чтобы понять, почему авиаучеты кижуча, заходящего на нерестилища бассейна р. Большой (и не только) в последние десятилетия, дают неполную картину его распределения и тем более численности, рассмотрим этот аспект несколько подробнее.

По данным Е.М. Крохина и Ф.В. Крогиус [1937], нерестилища кижуча в бассейне р. Большой были расположены практически повсеместно, но в первую очередь — в верховьях притоков второго-третьего порядков: реках Банной, Карымчиной, Гольцов-

ка, Удошк, а также в ключах-лимнокренах вдоль центрального русла. Основное русло главной реки бассейна и притоков первого порядка (рек Плотниковой и Быстрой) кижуч для нереста выбирал в меньшей степени.

С начала учетов кижуча авианаблюдателями (1972 г.) динамика пропуска производителей на нерестилища в целом имела отрицательный линейный тренд (рис. 12, вверху). Возможных причин этому две: во-первых, собственно снижение численности производителей в реке на фоне интенсивного промышленного, любительского и незаконного лова, во-вторых, сокращение финансирования авиаучетных работ и, соответственно, уменьшение полетного времени, что ограничивает охват нерестилищ учетами (более характерно для периода с начала 2010-х гг.). Фактически специализированный учет кижуча с воздуха проводится обычно один раз в сезон, примерно в середине сентября (в зависимости от погоды), хотя нерест заканчивается гораздо позже.

По данным авиаучетов, производители после захода в лиман поднимаются вдоль берега, избегая глубины, и только ближе к выходу из лимана начинают идти по руслу реки более равномерно. Далее кижуч распределяется по многочисленным протокам (что усложняет его подсчет), а затем непосредственно для нереста — по притокам. В настоящее время нерест кижуча практически не наблюдают и в основном русле, и в системе проток нижней части главной реки бассейна, в отличие от р. Гольцовка. Реки Амчигача и Начилова обследованиями не охвачены из-за недостатка полетного времени.

В системе р. Быстрой кижуча фиксируют, как правило, в ее верхней части — на Ганальском участке, где рыба нерестится как в основном русле, так и в большом количестве ключей и проток, а также в реках Немтик, Дукук, Ключевка и Степанова (где численность производителей в отдельные годы достигала тысячи особей и более), но при единичных пролетах наблюдателей учеты не охватывают весь период нереста.

В бассейне р. Плотникова кижуча наблюдали чаще всего в левых притоках — в реках Карымчиной и Банной, где его численность в последние годы регистрировали от трех и более тысяч особей, а также в средней части основного русла реки (5–7 тыс. особей). В то же время в ряде притоков — рек Апачан, Толмачева — либо производителей не обнаруживали, либо они присутствовали в единичных экземплярах. Впрочем, стоит отметить, что в системе перечисленных рек есть большое количество ключей, которые учетами не охвачены за недостатком полетного времени.

Описанная ситуация показывает ограниченную возможность авиаучета заходящих на нерест производителей на современном этапе при текущих объемах оплаты этих работ. Поэтому считаем необходимым добиться увеличения финансирования полетов, необходимых для подготовки надежных прогнозов. А пока это не реализовано, стоит использовать реконструкцию пропуска на нерестилища на основе показателя кратности воспроизводства, близкого к реальности, опирающегося на данные, полученные в периоды предыдущих, более обширных авиаобследований.

Заключение

Проведенный анализ подтверждает, что в бассейне р. Большой кижуч представлен двумя расами (темпоральными группировками) — преобладающей ранней (90 % особей) и малочисленной поздней, временная граница между которыми обычно проходит в конце второй — начале третьей декады сентября, о чем свидетельствуют изменения не только степени зрелости гонад, но и размеров производителей и соотношения полов. Главный пик хода (вылова) в р. Большой приходится на начало сентября, в р. Плотникова — на середину сентября, а в Быстрой — на конец сентября. Нерест продолжается с сентября до февраля.

В период исследований линейные тренды динамики показателей длины и массы рыб ранней расы убывают у самцов быстрее, чем у самок, у самцов поздней расы длина АС снижается еще быстрее; масса последних с годами уменьшается медленнее, чем у «ранних», а масса «поздних» самок увеличивается. Плодовитость самок обеих рас с начала 1980-х гг. заметно уменьшилась.

У большещерецкого кижуча самцы почти ежегодно численно преобладают над самками — 53 и 47 %. Статистические различия между особями большещерецкого кижуча каждого пола из разных рас высоко достоверны как по длине их тела АС, так и по массе. Самки и самцы, отловленные в низовьях р. Большой, крупнее по длине АС и по массе по сравнению с производителями из р. Быстрой. Кроме того, у кижуча из последнего притока уменьшилось количество крупных рыб по сравнению с предыдущим десятилетием, а в р. Плотникова появилась фрагментация распределения на «мелких», «средних» и «крупных».

В р. Большой к настоящему времени обнаружено 8 возрастных групп кижуча: 1.0; 1.1; 1.2; 2.0; 2.1; 2.2; 3.0; 3.1; 3.2. При этом у самцов полный набор возрастных классов, а у самок отсутствуют каюрки (1.0, 2.0, 3.0); и у самцов, и у самок доминирует возраст 2.1. Возраст возврата большещерецкого кижуча начиная с 1973 г. у самцов постепенно падает, у самок практически не меняется. За последние 20 лет уменьшилось количество возрастных классов у рыб в реках Большой и Быстрой, а в р. Плотникова, наоборот, увеличилось, но (как и в других группах) выросла доля рыб, скатывающихся в море после 1 года жизни в реке.

Продолжительность пресноводного и морского нагула достоверно положительно влияет на размеры и массу самцов и самок, причем влияние морского возраста в 4–7 раз больше, чем пресноводного, особенно у самцов. Эта тема требует дальнейших исследований.

Доля кижуча в уловах тихоокеанских лососей в бассейне р. Большой в 1941–2023 гг. изменялась от 0,2 до 76,0 %, составляя в среднем 19 %, что ставит его по этому показателю на второе место после горбуши. В динамике подходов кижуча можно отметить три большие «волны» увеличения уловов, первая закончилась в конце 1970-х гг., вторая — в начале 2000-х гг. и плавно перешла к подъему, продолжающемуся как минимум до 2023 г.

На протяжении длительного периода (с 1972 по 2002 г.) пропуск кижуча на нерест был незначительно меньше вылова. С 2007 г. соотношение родители-потомки увеличилось до неправдоподобно высоких значений: средняя кратность воспроизводства кижуча р. Большой в первый период составляла 3,3, а в последующий (2007–2019 гг.) — 37,5. Резкое и достаточно длительное увеличение уловов при непрерывном снижении пропуска находятся в явном противоречии и свидетельствует о недоучете заходящих на нерест производителей в последние десятилетия, что требует заметного повышения финансирования авиаучетных работ кижуча для увеличения их обширности, детальности и продолжительности. Пока это не реализовано, можно использовать реконструкцию пропуска на нерестилища на основе показателя кратности воспроизводства, близкого к реальности, опирающегося на данные, полученные в периоды предыдущих, более подробных авиаучетов.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Приносим благодарность Жанне Харитоновне Зорбиди за многолетнюю поддержку и методическую помощь, а также сотрудникам лаборатории динамики численности лососей КамчатНИРО (позже — лаборатории лососевых рыб) за сбор материалов и содействие при проведении полевых работ.

The authors are thankful to Zhanna Zorbidi for her long-term support and methodological assistance and to colleagues from Salmon Population Dynamics Laboratory (later the Salmon Fish Laboratory) of KamchatNIRO for data collection materials and assistance in field work.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена в рамках бюджетного финансирования.
The study was conducted within budget funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все национальные принципы использования животных (рыб) были соблюдены.
All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented.

Список литературы

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

Двинин П.А. Отчет о работе экспедиции в нижнем течении бассейна реки Большой / Камчатское отделение ТИНРО. № 107. — Петропавловск-Камчатский, 1934. — 36 с.

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

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

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Лососи реки Паратунки (Восточная Камчатка): история изучения и современное состояние : моногр. — Петропавловск-Камчатский : СЭТО-СТ Плюс, 2008. — 132 с.

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

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

Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Зорбиди Ж.Х. Темпоральные группировки у производителей тихоокеанских лососей реки Большой (Западная Камчатка) // 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. 182–189.

Зорбиди Ж.Х. Кижуч азиатских стад : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2010. — 308 с.

Иванков В.Н., Иванкова Е.В. Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальное сходство и видовые различия) // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 103–118.

Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем (из работ Камчатского отделения ТИНРО) : Изв. ТИНРО. — 1937. — Т. 9. — 156 с.

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

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

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

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

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

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

Фельдман М.Г., Шевляков Е.А., Зорбиди Ж.Х. Прогнозирование подходов лососевых (на примере кижуча западной Камчатки) с использованием моделей экстраполяции временных рядов и моделей «запас-пополнение» // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2014. — Вып. 34. — С. 87–106.

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

Koo T.S.Y. Age designation in salmon // Studies of Alaska red salmon / T.S.Y. Koo (ed.). — Seattle : Univ. of Washington Press, 1962. — P. 37–48.

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

References

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

Dvinin, P.A., *Otchet o rabote ekspeditsii v nizhnem techenii basseyna reki Bol'shoy* (Report on the work of the expedition in the lower reaches of the Bolshoi River basin), Available from Kamchatka branch of TINRO, 1934, Petropavlovsk-Kamchatsky, no. 107.

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

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

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., *Lososi reki Paratunki (Vostochnaya Kamchatka): istoriya izucheniya i sovremennoye sostoyaniye* (Salmon of the Paratunka River (Eastern Kamchatka): history of study and current status), Petropavlovsk-Kamchatsky: SETO-ST Plyus, 2008.

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

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

Zaporozhets, O.M., Zaporozhets, G.V., and Zorbidi, Zh.Kh., Temporal groupings of Pacific salmon producers of the Bolshoi River (Western Kamchatka), 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. 182–189.

Zorbidi, J.H., *Kizhuch aziatskikh stad* (Coho salmon of Asian herds), Petropavlovsk-Kamchat-sky: KamchatNIRO, 2010.

Ivankov, V.N. and Ivankova, E.V., Intraspecific reproductive strategies of Pacific salmon gen. *Oncorhynchus* (fundamental similarity and species differences), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 173, pp. 103–118.

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

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

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

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

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

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

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

Feldman, M.G., Shevlyakov, E.A., and Zorbidi, Zh.Kh., Forecasting the runs of Pacific salmon (for example — a coho salmon of the Western Kamchatka) on the base of “stock–recruitment” models and time series extrapolation simulations, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2014, vol. 34, pp. 87–106.

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

Koo, T.S.Y., Age designation in salmon, in *Studies of Alaska red salmon*, Seattle: Univ. of Washington Press, 1962, pp. 37–48.

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

Поступила в редакцию 3.05.2024 г.

После доработки 15.05.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

*The article was submitted 3.05.2024; approved after reviewing 15.05.2024;
accepted for publication 5.06.2024*

Обзорная статья

УДК 582.273:664.86

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-339-354

EDN: LALRVX

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РЕСУРСОВ
КРАСНОЙ ВОДОРΟΣЛИ АНФЕЛЬЦИИ ТОБУЧИНСКОЙ

Н.М. Аминина, В.Н. Акулин*

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

Аннотация. Обсуждаются вопросы запасов красной водоросли *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) и объемов ее штормовых выбросов в Охотском и Японском морях. Представлены данные по перспективным направлениям использования разных химических соединений анфельции в пищевой промышленности и сельском хозяйстве.

Ключевые слова: анфельция, запасы, промысел, химический состав, растениеводство

Для цитирования: Аминина Н.М., Акулин В.Н. Рациональное использование ресурсов красной водоросли анфельции тобучинской // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 339–354. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-339-354. EDN: LALRVX.

Review article

Rational use of resources of red algae *Ahnfeltia tobuchiensis*

Natalya M. Aminina*, Valery N. Akulin**

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

* Ph.D., head of laboratory, natalia.aminina@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-7002-9154

** Ph.D., chief specialist, valerii.akulin@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0009-6032-2056

Abstract. Resources of red algae *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) and volumes of this alga storm releases in the Okhotsk and Japan Seas are considered. In the last decade, the stable commercial stocks are maintained in the Izmena Bay (about $70 \cdot 10^3$ t) and Peter the Great Bay (about $45 \cdot 10^3$ t); the field in Aniva Bay is depressed with a tendency to disappear. Storm releases accumulate annually on shores of Peter the Great Bay about 5,000 t of *A. tobuchiensis* suitable for use in agriculture. Prospects for using the red algae as a source of various chemical compounds in the food industry and agriculture are described. Particular attention is paid to polysaccharides, pigments, polyphenols, peptides and other biologically active compounds. Recommendations are given for processing the storm emissions of *A. tobuchiensis*, primarily in organic farming.

Keywords: *Ahnfeltia tobuchiensis*, marine biological resources, chemical composition, food industry, agriculture

* Аминина Наталья Михайловна, кандидат биологических наук, заведующая лабораторией, natalia.aminina@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-7002-9154; Акулин Валерий Николаевич, кандидат биологических наук, главный специалист, valerii.akulin@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0009-6032-2056.

For citation: Aminina N.M., Akulin V.N. Rational use of resources of red algae *Ahnfeltia tobuchiensis*, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 339–354. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-339-354. EDN: LALRVX.

Введение

Морские водоросли являются неотъемлемой частью морских прибрежных экосистем и имеют большое экологическое значение, поскольку помогают насыщать море кислородом и выступают в качестве одного из основных производителей в морской пищевой цепи [Chan et al., 2006]. Макроводоросли на протяжении веков широко использовались в качестве источника пищи и сырья для производства пищевых добавок — альгината, каррагинана и агара. В российских морях, особенно на дальневосточном побережье, сосредоточены огромные запасы бурых водорослей [Вилкова, 2010]. Красные водоросли по биомассе уступают бурым водорослям, но отличаются значительным видовым разнообразием [Ресурсы..., 2020]. Наиболее востребованы красные водоросли рода *Ahnfeltia*, главным образом *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) Makienko, используемая для производства агара в России с начала 30-х гг. XX в. Основные потребители агара — пищевая промышленность, медицина, биотехнология. Анфельция тобучинская является ценным сырьем для производства микробиологического агара, важным продуктом переработки этой водоросли в СССР. В период с 1953 по 1963 г. на Дальнем Востоке выпускали 30–40 т агара, в том числе 2–3 т микробиологического [Кизеветтер и др., 1967]. Масштабный выпуск агара в России во второй половине XX в. стал тормозиться из-за значительного сокращения запасов анфельции в основных районах ее промысла. Отсутствие государственных дотаций для предприятий в период реформы экономики в конце 1980-х гг. привело к полной остановке существующих предприятий. В настоящее время вновь появилась необходимость производства микробиологического агара для обеспечения фармацевтической безопасности нашей страны. Рентабельность такого производства можно повысить за счет внедрения комплексной переработки сырья и выпуска продукции разного назначения для пищевой промышленности и сельского хозяйства. В связи с этим необходимо провести всесторонний анализ существующих возможностей запасов анфельции и их рационального использования.

Запасы и промысел анфельции тобучинской

До недавнего времени на тихоокеанском побережье России были зарегистрированы три вида рода *Ahnfeltia*: *A. tobuchiensis*, *A. fastigiata* и *A. plicata*. В настоящее время обнаружен еще один вид, встречающийся в северной части Тихого океана, *Ahnfeltia borealis* [Skriptsova, Zhigadlova, 2022]. Кроме того, по мнению А.В. Скрипцовой, Г.Г. Жигадловой [Skriptsova, Zhigadlova, 2022], вид *A. tobuchiensis* конспецифичен с *A. fastigiata* и должен быть сведен к подвиду *A. fastigiata* var. *tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) Skriptsova, Zhigadlova. Промысловым видом можно считать только анфельцию тобучинскую [Евсеева, 2016].

Анфельция тобучинская — многолетний вид, которому присущи высокие колебания биомассы в связи с неприкрепленной формой ее существования и низкими темпами воспроизводства. Ее ареал охватывает Японское и Охотское моря: лагуна Буссе в зал. Анива (южная часть о. Сахалин), зал. Измены (о. Кунашир), зал. Петра Великого (Приморский край). В лагуне Буссе анфельцию стали добывать японские рыбопромышленники еще в 1916 г., ее общий запас составлял около 100 тыс. т [Сарочан, 1969]. Были построены два агаровых завода, один из которых в г. Корсаков продолжал работать после 1945 г. уже на нужды СССР. Промысел прекратился в 1943 г. из-за сокращения запаса анфельции до критических значений в 19 тыс. т [Огородников, Сергеев, 2001]. Позже промысел анфельции возобновился, но в 1970 г. был вновь остановлен в связи с резким уменьшением запаса. Был разрешен только сбор предштормовых

скоплений на мелководье и штормовых выбросов на берегу в северной и западной частях лагуны. Обследование поля анфельции в 2012 г. показало, что общие запасы водоросли составляют 26,3 тыс. т [Евсеева, 2016]. Считается, что в настоящее время в лагуне Буссе поле анфельции находится в депрессивном состоянии с тенденцией к исчезновению, а промысловый запас составляет всего лишь 4–5 тыс. т*. В связи с этим рекомендовано запретить промысел водоросли в этом районе на ближайшие 10–15 лет [Галанин, Прохорова, 2023].

В зал. Измены в южной части о. Кунашир расположено самое крупное по запасам поле анфельции. Ее промысел здесь в пределах 0,5 тыс. т начался еще в 30-е гг. XX столетия для обеспечения производства агара на японском предприятии (о. Кунашир). В послевоенные годы в заливе продолжили добывать анфельцию для агаровых предприятий Сахалино-Курильского района, ее промысел в этот период достигал 12 тыс. т. В результате в 1974 г. было отмечено значительное сокращение запасов анфельции — до 50,8 тыс. т**. Рост запаса анфельции в зал. Измены начался с момента остановки крупного агарового предприятия в г. Корсаков в конце 1990-х гг., и в 2004 г. величина общей биомассы анфельции составила 205,7 тыс. т (табл. 1). По официальным данным промысел в этот период не велся до 2017 г. и вновь прекратился в 2020 г., а максимальный вылов в 2019 г. составил 9,0 тыс. т. В настоящее время площадь поля относительно стабильна, по данным 2015 г. общий запас определен в 157,6 тыс. т [Евсеева, 2016], а в 2019 г. — 119,3 тыс. т***. Промысловый запас анфельции тобучинской в зал. Измены в последние годы остается на уровне 70 тыс. т (табл. 1).

Таблица 1

Объемы общего и промыслового запасов анфельции тобучинской в дальневосточных морях в 1998–2019 гг., тыс. т*

Table 1

Total and commercial stocks of *Ahnfeltia tobuchiensis* in the Far-Eastern Seas of Russia in 1998–2019, 10³ t

Запас	1998	2001	2004	2005	2006	2007	2011	2015	2019
<i>Зал. Измены</i>									
Общий	125,0	121,2	205,7	167,1	185,0	181,3	131,9	157,6	119,3
Промысловый	90,0	90,9	170,5	100,3	120,0	117,0	88,5	90,0	71,6
<i>Зал. Петра Великого</i>									
Общий	65,0	88,1	80–85	80–85	65–75	65–75	65–75	70–80	75,0
Промысловый	—	—	—	—	—	—	—	40–45	42,0

* Данные взяты из прогнозов ТИПРО.

На основе исследований состояния ценопопуляции водоросли [Новожилов, 1989; Титлянов и др., 1993] были разработаны рекомендации по рациональной эксплуатации ее в зал. Измены в случае возобновления интенсивного промысла [Евсеева, 2014]. Отрыв частей пласта анфельции от основного поля и выброс их на берег являются естественным процессом, что способствует увеличению продуктивности поля [Новожилов, 1989; Титлянов и др., 1993]. Объем штормовых выбросов анфельции при активном промысле в зал. Измены ежегодно в среднем составляет около 6–12 тыс. т [Балконская, Евсеева, 2003]. Однако в отсутствии промысла объем береговых выбросов не превышает 1 тыс. т в год [Евсеева, 2016].

* Состояние промысловых ресурсов Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна — 2023. Владивосток: ТИПРО, 2023. 422 с.

** Сарочан В.Ф., Андреева М.Т., Размахин А.Н. Результаты исследований по определению запасов и состоянию зарослей анфельции в заливе Измены и лагуне Буссе и перспективы ведения промысла : отчет о НИР / СахТИПРО. Инв. № 3075. Южно-Сахалинск, 1974. 64 с.

*** Состояние промысловых ресурсов... [2023].

В зал. Петра Великого анфельция образует отдельные поля в прол. Старка, бухтах Перевозная, Баклан, Северная, Троицы, Ильмовая и в прибрежье у горы Столовой [Жильцова и др., 2006]. Запуск агарового предприятия во Владивостоке в 1935 г. и выпуск в 1950-е гг. до 20 т агара в год привели к сильной деградации поля анфельции в бухте Ильмовой, а в 1977 г. был временно запрещен промысел и в прол. Старка [Умудова, 1981]. В целях сохранения запасов анфельции с 1992 г. было предложено проводить промысел в рамках контрольного лова. С 1977 по 1999 г. общая биомасса анфельции достигла порядка 65–75 тыс. т [Кулепанов и др., 1999]. На основании имеющихся материалов съемки в зал. Петра Великого в 2000 г. запасы анфельции были определены в объеме 80–85 тыс. т, а в последнее десятилетие запас анфельции рассчитывается в пределах 65–75 тыс. т (табл. 1). В прол. Старка оценка биомассы анфельции, полученная тремя различными методами, составляет около 30 тыс. т [Кузнецов и др., 2014]. По официальным данным (прогнозы ТИНРО) с 2006 по 2015 г. промысел анфельции в Приморье практически не велся, данные по промысловому запасу появились только в 2014 г.* В 2016–2017 гг., а также в 2022 г. в прол. Старка было добыто около 1 тыс. т анфельции для экспорта в Китай [Евсеева и др., 2024].

Структуру полей анфельции описывают как неоднородную, выделяя продукционную, промысловую и предвыбросную зоны [Титлянов и др., 1986; Дзизюров и др., 1998]. Промысел в пределах продукционной зоны не рекомендуется, так как это негативно сказывается на общей годовой продуктивности поля [Звалинский, Силкин, 1980]. Общий допустимый улов в подзоне Приморья определяется количеством биомассы анфельции, однократно накапливаемой в предвыбросных зонах. Это позволяет охарактеризовать не максимально возможный, а стабильный промысел [Планирование..., 2005]. Предвыбросные зоны являются периферийными участками поля и играют роль «накопителей» водорослей из центральной части поля после шторма. Период наполнения этих зон может составлять от нескольких часов до нескольких лет [Титлянов и др., 1986]. Промысловый запас анфельции в подзоне Приморья оценивается в пределах 45 тыс. т, к промышленному лову предлагается только 1 тыс. т водоросли*. В то же время мощные тайфуны и циклоны в Приморье сопровождаются иногда значительными (до нескольких тысяч тонн) выбросами анфельции на берег. И общий объем штормовых выбросов анфельции в зал. Петра Великого ежегодно может достигать порядка 5000 т [Жильцова, Приходченко, 2019].

Таким образом, в настоящее время сырьевые ресурсы анфельции в дальневосточных морях выглядят внушительно только на фоне их слабого освоения. Для запуска крупнотоннажного производства полисахарида (до 150 т в год), значительные объемы которого требуются для пищевой промышленности, реально использовать только промысловый запас водоросли в зал. Измены, возможное изъятие которой составляет около 7 тыс. т. Однако отсутствие агарового завода на о. Кунашир делает это производство в южнокурильском районе малоперспективным. Для использования ресурса на существующем предприятии в г. Корсаков (о. Сахалин) необходимо снижение себестоимости продукта за счет значительного повышения выхода агара из анфельции. Единственным резервом для этого является совершенствование процесса получения агара на всех этапах, начиная от способов первичной обработки водорослей до химической модификации сырья.

В связи с этим в настоящее время, говоря о рациональном использовании анфельции тобучинской, следует прежде всего рассматривать промысел водоросли, а также сбор и переработку ее штормовых выбросов в Приморском крае. В литературе описаны различные подходы к сбору и заготовке качественного сырья из штормовых выбросов водорослей [Жильцова, Приходченко, 2019; Беякова и др., 2020; Станишевский, 2021]. Разработаны рекомендации по переработке штормовых выбросов анфельции как сырья

* Состояние промысловых ресурсов... [2023].

для производства агара [Подкорытова и др., 2022]. Рекомендуемое изъятие анфельции в объеме 1 тыс. т позволяет организовать выпуск из нее микробиологического агара и других ценных продуктов.

Характеристика химического состава анфельции тобучинской

Чтобы выжить в высококонкурентной среде, морские водоросли должны были выработать стратегии защиты, которые привели к метаболизму огромного разнообразия соединений [Cardozo et al., 2007]. Особое внимание в исследованиях пищевой ценности водорослей уделяется полисахаридам, полифенолам, лектинам, пептидам, галогенсодержащим соединениям, пигментам [Lordan et al., 2011]. Многие из этих соединений обладают высокой биологической активностью и имеют большое значение для развития медицинского аспекта пищевой промышленности (табл. 2).

Таблица 2

Функциональные пищевые ингредиенты морских водорослей
и их биологическая активность [Lordan et al., 2011]

Table 2

Functional food ingredients of seaweeds and their biological activity [Lordan et al., 2011]

Функциональный пищевой ингредиент	Биологическая активность
Пептиды	АПФ ингибиторная Антиоксидантная
Полисахариды	Противораковая Антивирусная Кардиопротекторная
Каротиноиды	Противораковая Антиоксидантная Антидиабетическая Ингибирование процесса ожирения
Хлорофиллы	Противораковая
Полифенолы	Антиоксидантная Антидиабетическая

Морские водоросли богаты такими веществами, как пищевые волокна, ω -3 жирные кислоты, незаменимые аминокислоты и витамины А, В, С и Е [Rajapakse, Kim, 2011], что необходимо для производства не только продуктов функционального питания, пищевых добавок, но и космецевтических продуктов [Thomas, Kim, 2013]. Морские водоросли являются известными деликатесами в некоторых частях Азии, а также источником важных пищевых флоротанинов [Nwosu et al., 2011], пигментов [Pangestuti, Kim, 2011] и сульфатированных полисахаридов [Jiao et al., 2011]. Экстракты красных водорослей содержат комплекс биологически активных веществ. Установлено, что спиртовые экстракты *A. tobuchiensis* проявляют антимикробную активность и способны ингибировать рост бактерий [Аминина и др., 2009]. Водные экстракты из анфельции тобучинской содержат вещества, способные ингибировать активные центры ангиотензинконвертирующего фермента, и их можно рекомендовать для производства БАД или функциональных продуктов с целью профилактики гипертонии [Аминина и др., 2009].

Красные водоросли из рода *Ahnfeltia* служат традиционным сырьем для получения агара в России. По данным моносакхаридного состава *A. tobuchiensis* установлено, что в ней содержится от 27,95 до 30,50 % агара [Подкорытова и др., 2019]. Для анфельции тобучинской характерно высокое содержание 2-О-метил-3,6-ангидрогалактозы (9,8 %) по сравнению с другими моносакhariдами. Использование агара связано с его способностью образовывать гели и со специфичными свойствами этих гелей. Агар растворяется в кипящей воде и при охлаждении образует гель. Большая разница между температурой, при которой образуется гель (32–43 °С в зависимости от источника водорослей), и температурой, при которой он плавится (85 °С или выше), необычна

и уникальна для агара. Около 90 % производимого в мире агара предназначено для пищевого использования, остальные 10 % — для бактериологических и других биотехнологических целей [McHugh, 2003].

Перспективным направлением использования агара является его лечебно-профилактическое действие на организм человека. Показано, например, что агар способен снижать всасывание холестерина в кишечнике [Jiménez-Escrig, Sánchez-Muniz, 2000]. Однако медико-биологические и фармакологические свойства агара изучены еще недостаточно.

Повышение рентабельности производства агара связано в первую очередь с получением других продуктов пищевого и кормового значения из отходов переработки анфельции. Из водорослевого остатка можно получить пищевую добавку в виде пищевых волокон (клетчатки) [Подкорытова и др., 2016] или корма для сельскохозяйственных животных [Зими́на и др., 1989].

Кроме агара, обосновано производство из анфельции микрокристаллической целлюлозы, этанола, пептидных и аминокислотных продуктов кормового назначения [Подкорытова и др., 2019].

Анфельция, как и другие красные водоросли, отличается высоким содержанием белка (более 20 %). Для аминокислотного состава анфельции тобучинской характерно преобладание заменимых аминокислот (60 г/100 г белка), особенно пролина и аргинина [Технохимическая характеристика..., 2023]. Среди незаменимых аминокислот отмечается наибольшее количество лизина, а также лейцина и валина.

Главным отличием жирнокислотного состава анфельции, как и других красных водорослей, является высокое содержание полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) — арахидоновой и эйкозапентаеновой. Количество ПНЖК в биомассе анфельции может меняться в пределах 10–30 % от общего содержания липидов в зависимости от условий произрастания [Технохимическая характеристика..., 2023]. Для липидного состава анфельции характерно преобладание таких фосфолипидов, как фосфатидилглицерин и фосфатидилхолин [Фоменко и др., 2019]. Установлено, что комплекс липидов из морской красной водоросли *A. tobuchiensis* с высоким содержанием полиненасыщенных жирных кислот семейства n-3 обладает выраженным антиоксидантным и гепатопротекторным эффектом в условиях токсического поражения печени [Спрыгин и др., 2022]. Исследуемый комплекс липидов из анфельции превосходит эталонный гепатопротектор «Эссенциале» по способности восстанавливать удельную массу печени, активность аланинаминотрансферазы, показатели липидного обмена и процессов перекисного окисления.

Минеральные вещества в анфельции (в среднем до 20 %) могут находиться в виде водорастворимых солей или входить в состав органических веществ. Элементный состав анфельции значительно меняется в зависимости от условий произрастания, больше всего накапливается калия и натрия, меньше — кальция [Технохимическая характеристика..., 2023]. К макроэлементам относится также и магний, содержание которого меньше, чем остальных трех металлов. Среди микроэлементов анфельции, как и в других водорослях, преобладает железо. Отличительной особенностью водоросли является значительное накопление в ней марганца. Для анфельции также характерно большое содержание йода, на уровне ламинариевых водорослей, — более 0,1 % [Технохимическая характеристика..., 2023].

Красные водоросли, в том числе анфельция тобучинская, являются источником некоторых витаминов и пигментов, влияющих на многие метаболические реакции в организме человека и животных. Из водорастворимых витаминов значительный интерес представляет наличие в водорослях витамина B₁₂ [Mabeau, Fleurence, 1993]. Еще одним важным классом вторичных метаболитов в морских растениях, в том числе и в анфельции тобучинской, являются полифенолы, обладающие высокой антиоксидантной активностью [Аминина и др., 2017; Фоменко и др., 2019].

Высокое содержание в анфельции аминокислот, минеральных веществ и других биологически активных соединений предполагает использование ее не только в пищевой промышленности, но и в сельском хозяйстве в качестве кормовых добавок, удобрений или биостимуляторов [Craigie, 2011] (табл. 3).

Таблица 3

Эффекты воздействия экстрактов морских водорослей на сельскохозяйственные растения и животных [Craigie, 2011]

Table 3

Effects of seaweed extracts on crops and animals [Craigie, 2011]

Растения	Животные
Улучшают жизнеспособность растений, развитие корней, синтез хлорофилла	Улучшают общее состояние здоровья
Способствуют более раннему цветению, завязыванию и однородности плодов	Улучшают репродукционные процессы
Улучшают товарное качество, продлевают срок годности продукта	Увеличивают выработку молока
Повышают устойчивость к стрессу, засухе, засоленности и морозам	Снижают температуру тела при тепловом стрессе
Препятствуют развитию бактериальных и грибковых заболеваний	Приводят к благоприятным изменениям желудочно-кишечной флоры
Помогают в борьбе с вредителями, почвенными нематодами	Изменяют структуру отложения жира
Оказывают адъювантное действие в смесях пестицидов	Продлевают срок хранения продукции

Использование анфельции тобучинской в растениеводстве

Загрязнение окружающей среды химическими удобрениями и пестицидами прямо или косвенно связано с проблемами здоровья человека [Chatzissavvidis, Therios, 2014]. Поэтому во всем мире наблюдается тенденция к переходу от традиционного сельского хозяйства, основанного на применении химикатов, к органическому или альтернативному сельскому хозяйству. Неблагоприятное воздействие неорганических удобрений на почву и окружающую среду мотивирует поиск новых биологических препаратов и биоудобрений [Metting et al., 1990; Colavita et al., 2011]. В последние десятилетия значительно возрос интерес к сельскохозяйственному использованию морских водорослей в компостах из-за увеличения биомассы водорослей в результате прогрессирующей эвтрофикации некоторых прибрежных экосистем [Morand, Briand, 1996]. Более того, поскольку учащение биотических и абиотических стрессов, вероятно, связанных с изменением климата, приведет к дальнейшему снижению урожайности сельскохозяйственных культур, приоритетными становятся исследования по разработке устойчивых методов смягчения этих стрессов [Khan et al., 2009]. Недавние исследования показали, что экстракты морских водорослей защищают растения от ряда биотических и абиотических стрессов и могут применяться в полевых условиях [Khan et al., 2009].

В течение последних 60 лет морские водоросли широко используются в качестве удобрения для улучшения роста растений и повышения урожайности [Craigie, 2011]. Они содержат осмолиты (например, бетаин), гормоны (ауксин, цитокинин, абсцизовая кислота и др.), минералы (карбонат кальция). Кроме того, морские водоросли синтезируют полисахариды, которые проявляют разнообразную биологическую активность и участвуют в защитных механизмах как растений, так и животных [Chatzissavvidis, Therios, 2014]. Эти и другие вещества морских растений (например, полифенолы, галогенсодержащие соединения, лектины) дают устойчивость к многочисленным стрессам, таким как засуха, мороз, вирусные и грибковые заболевания.

Известно, что растения, выращенные на почвах, обработанных компостом из морских водорослей или экстрактами из них, проявляют широкий спектр реакций.

Положительные реакции включают улучшенную всхожесть семян, развитие корневой системы, темпы роста растений и устойчивость к патогенам. Кроме того, для большого числа как травянистых, так и деревянистых видов культур отмечены преимущества в формировании цветов, производстве плодов и товарных качествах плодов [Chatzissavvidis, Therios, 2014].

Традиционно прибрежные страны используют морские водоросли в качестве удобрения и для улучшения структуры почвы [McKinnon et al., 2000]. Удобряющий эффект компостированных морских водорослей зависит от их биохимического состава, характера минерализации и синхронизации этих веществ в соответствии с потребностью растений [Naq et al., 2011]. Помимо удобрительного эффекта, компост из морских водорослей может действовать в качестве кондиционера для почвы. В наши дни в качестве почвенных добавок чаще применяют сушеные и измельченные водоросли. Добавление морских водорослей улучшает качество почвы и активность почвенных микробов. Положительный эффект от применения морских водорослей в органическом земледелии признан во всем мире [Metting et al., 1990].

С этой точки зрения особое внимание привлекает огромное количество морских водорослей, образующих штормовые выбросы. Возможность применения этой биомассы в земледелии не только избавляет от экологических кризисов, но и значительно повышает ее ценность как сырья для промышленной переработки [Ali et al., 2021]. В нашей стране в Японском море наиболее экономически выгодным сырьем для улучшения качества почвы являются штормовые выбросы анфельции тобучинской. Они являются оптимальным вариантом растительного сырья по содержанию азота, йода, макро- и микроэлементов для применения в качестве органического удобрения [Aminina et al., 2021]. Исследования влияния анфельции на развитие сельскохозяйственных растений проводили с использованием сушеных измельченных водорослей. В результате биологических испытаний установлено, что штормовые выбросы водоросли оказывают заметное действие на рост и развитие такой культуры, как кресс-салат [Aminina et al., 2021]. Внесение удобрения из анфельции положительно влияло на структуру почвы и на скорость развития растений. Эффективность применения удобрения из анфельции зависела от размера её частиц. Оптимальные условия для развития кресс-салата в условиях защищенного грунта были созданы при использовании анфельции со степенью измельчения от 1 до 5 мм. Масса собранного урожая при этом была максимальной, в среднем на 87 % выше, чем в контроле. Установлено положительное влияние удобрения из анфельции на качество продукции [Aminina et al., 2021]: в образцах кресс-салата отмечается увеличение содержания минеральных веществ в целом и отдельных элементов (калия, кальция, марганца и др.). Особенно значимым является факт накопления в листьях кресс-салата йода — до 12–17 мг/100 г (на сухой вес) — при использовании измельченной анфельции менее 5 мм.

Результаты этих исследований подтверждаются данными по влиянию удобрения из анфельции на культуру салата сорта Московский парниковый в условиях открытого грунта [Аминина и др., 2023]. Внесение в почву измельченной анфельции оказывает ростостимулирующий эффект на растения салата и приводит к повышению его продуктивности и урожайности. Внесение удобрений в почву приводит к увеличению высоты и диаметра розетки, высоты растений и количества листьев. При этом наблюдаются изменения в метаболизме растений: в листьях салата повышается содержание минеральных веществ, усиливается обмен азотистых веществ, накапливается йод — до 10 мг/100 г (на сухой вес).

Удобрение из анфельции влияет также на физиологическое состояние и химический состав растений огурца [Аминина и др., 2022]. В результате проведенных испытаний отмечено увеличение общей длины боковых побегов, количества и площади листьев, количества мужских и женских цветов, что приводит к повышению урожайности этой культуры. Одновременно с этим в листьях огурца увеличивается количество

азота, йода и легкогидролизуемых полисахаридов, а в плодах снижается содержание клетчатки. Это свидетельствует о влиянии анфельции на метаболизм овощной культуры и, следовательно, на качество плодов. Установлено, что лучшие результаты получены при внесении в почву удобрения анфельции с размером частиц менее 1 мм в расчете 15 г/растение.

В последнее время большое внимание в научной литературе уделяется экстрактам на основе морских водорослей. Исследования показали, что эти сложные смеси содержат биостимулирующие соединения, такие как различные формы углеводов, аминокислоты, небольшие количества фитогормонов, осмопротекторы и белки [Khan et al., 2009; Du Jardin, 2015]. Экстракты морских водорослей содержат также большое количество органических веществ, а также неорганических элементов. Положительные результаты были получены при исследовании влияния внекорневой обработки экстрактом из анфельции тобучинской на томаты (гибрид «Тоггег F1») в условиях защищенного грунта [Калиман и др., 2020]. Даже после однократного опрыскивания экстрактом анфельции растений в фазе плодоношения наблюдались изменения в скорости роста и количестве плодов. Показано, что степень влияния на культуру томата зависит от концентрации экстрактивных веществ. При использовании 10 %-ного экстракта растения томата увеличили силу роста на 48 %, а количество плодов — на 18 % по сравнению с контролем [Калиман и др., 2020].

Положительные эффекты от продуктов из морских водорослей зависят от вида водорослей, качества и состава экстракта, а также от способа получения и частоты применения [Ali et al., 2021]. Все усиленные эффекты физиологического воздействия на растения наблюдались только при использовании цельного экстракта, что подчеркивает синергетическую активность компонентов экстракта морских водорослей на рост и функции растений [Ali et al., 2021].

Заключение

Таким образом, анфельция тобучинская — эндемичный вид Дальнего Востока — является уникальным сырьем для производства агара и агарозы, а также других продуктов в виде пищевых и кормовых добавок, удобрений и биостимуляторов. Своеобразный химический состав морских водорослей является обнадеживающей предпосылкой для их широкого вовлечения в практическое использование в растениеводстве. Промысловый запас анфельции в зал. Измены на уровне 70 тыс. т дает возможность для крупнотоннажного производства пищевого агара, но необходимо повысить его рентабельность за счет внедрения комплексной переработки сырья и совершенствования технологии агара. В Приморском крае сохраняется стабильный запас водоросли, позволяющий организовать выпуск микробиологического агара и других продуктов пищевого и кормового назначения, а также значительный объем штормовых выбросов, которые являются перспективным сырьем для получения удобрений.

Как возобновляемые биоресурсы, морские водоросли безусловно могут обеспечить сырьем постоянно растущие потребности производства продукции сельского хозяйства и пищевой промышленности. Мероприятия по сбору штормовых выбросов способствуют максимально эффективному использованию имеющейся сырьевой базы анфельции. Следовательно, исследования и разработки в этих направлениях должны продолжаться, чтобы максимально использовать потенциальную полезность морских водорослей для развития пищевой промышленности и сельского хозяйства.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

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

The authors are grateful to the reviewers, whose constructive comments have contributed greatly to improvement of the manuscript.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The article does not concern to animal studies.

The authors declare that they have no conflict of interest.

Список литературы

Аминина Н.М., Вишневецкая Т.И., Караулова Е.П., Якуш Е.В. Содержание полифенолов и антиоксидантная активность экстрактов из некоторых видов морских водорослей // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 189. — С. 184–191. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-189-184-191.

Аминина Н.М., Галкина А.Н., Пак Х.Е., Ким Е.К. Биологическая активность экстрактов бурых и красных водорослей // Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки : мат-лы Третьей Междунар. науч.-практ. конф. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 161–165.

Аминина Н.М., Киртаева Т.Н., Кадникова И.А. и др. Влияние удобрений из морских водорослей на биометрические показатели и химический состав растений салата московский парниковый // Современное состояние органического сельского хозяйства в мире [Электронный ресурс] : мат-лы Междунар. круглого стола / отв. ред. И.И. Бородин. — Уссурийск, 2023. — С. 113–118. Режим доступа: <http://www.primacad.ru/images/files/books/2023/OSH23.pdf>

Аминина Н.М., Киртаева Т.Н., Кадникова И.А., Дуденко Г.А. Влияние красной водоросли *Ahnfeltia tobuchiensis* на биометрические показатели и химический состав растений огурца сорта Восток // Аграрный вестник Приморья. — 2022. — № 2(26). — С. 5–11.

Балконская Л.А., Евсеева Н.В. Состояние ресурсов анфельции тобучинской в Сахалинской области // Мат-лы 11-го съезда Рус. ботан. о-ва «Ботанические исследования в Азиатской России». — Барнаул : АзБука, 2003. — Т. 1. — С. 78–79.

Белякова И.А., Чернявская С.Л., Есина Л.М. и др. Возможные направления использования штормовых выбросов макрофитов Азово-Черноморского рыбохозяйственного бассейна (обзор) // Водные биоресурсы и среда обитания. — 2020. — Т. 3, № 4. — С. 77–88. DOI: 10.47921/2619-1024_2020_3_4_77.

Вилкова О.Ю. Место России в мировой добыче морских водорослей // Рыбпром: технологии и оборудование для переработки водных биоресурсов. — 2010. — № 3. — С. 4–8.

Галанин Д.А., Прохорова Н.Ю. Современные ресурсы промысловых беспозвоночных и водорослей лагуны Буссе (о. Сахалин) и перспективы их рационального использования // Рыбохозяйственный комплекс России: проблемы и перспективы развития : мат-лы 1-й Междунар. науч.-практ. конф. — М. : ВНИРО, 2023. — С. 88–93.

Дзизюров В.Д., Кулепанов В.Н., Жильцова Л.В. Заросли анфельции в заливе Петра Великого и подходы к их рациональной эксплуатации // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков : тез. докл. 2(10) съезда Русского бот. общества. — СПб. : Ботан. ин-т РАН, 1998. — Т. 2. — С. 93.

Евсеева Н.В. Динамика состояния ценопопуляции *Ahnfeltia tobuchiensis* (Ahnfeltiaceae) в заливе Измены острова Кунашир (южные Курильские острова) // Раст. ресурсы. — 2014. — Т. 50, № 4. — С. 513–525.

Евсеева Н.В. Современное состояние ресурсов анфельции тобучинской Сахалино-Курильского региона и перспективы их рационального использования // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : мат-лы 7-й всерос. науч.-практ. конф. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2016. — С. 85–88.

Евсеева Н.В., Матюшкин В.Б., Березина М.О. и др. Состояние ресурсов и промысел водорослей и морских трав в морях России в 2000–2020 гг. // Тр. ВНИРО. — 2024. — Т. 195. — С. 232–248. DOI: 10.36038/2307-3497-2024-195-232-248.

Жильцова Л.В., Дзизюров В.Д., Галак И.И. Современное состояние промысла анфельции тобучинской *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) Mak. в Приморье // Вопр. рыб-ва. — 2006. — Т. 7, № 1(25). — С. 126–136.

Жильцова Л.В., Приходченко А.В. Рациональный подход к сбору штормовых выбросов анфельции в Приморье // Актуальные проблемы биоразнообразия и природопользования : мат-лы 2-й Нац. науч.-практ. конф., посвящ. 20-летию кафедры экологии моря ФГБОУ ВО «КГМТУ». — Симферополь : ИТ «Ариал», 2019. — С. 300–305.

Звалинский В.И., Силкин В.А. Оценка годовой продукции пласта промыслового поля анфельции в проливе Старка // Биология анфельции. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1980. — С. 84–91.

Зими́на Л.С., Кушева О.А., Врищ Э.А. Пути использования отходов агарового производства в народном хозяйстве // Проблемы технологии переработки нетрадиционного сырья из объектов дальневосточного промысла. — Владивосток : ТИНРО, 1989. — С. 111–115.

Калиман Н.С., Аминина Н.М., Кириленко Н.С. Изучение влияния экстракта анфельции тобучинской на растение томата гибридного «Тоггеге F1» в условиях защищенного грунта // Роль аграрной науки в развитии лесного и сельского хозяйства Дальнего Востока : мат-лы 4-й Нац. (Всерос.) науч.-практ. конф. : в 4 ч. — Уссурийск : Приморская ГСХА, 2020. — Ч. 3. — С. 98–106.

Кизеветтер И.В., Грюнер В.С., Евтушенко В.А. Переработка морских водорослей и других промысловых водных растений : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1967. — 416 с.

Кузнецов М.Ю., Жильцова Л.В., Убарчук И.А., Сыроваткин Е.В. Гидроакустические исследования запасов и распределения морской водоросли анфельции тобучинской *Ahnfeltia tobuchiensis* в заливе Петра Великого // Вопр. рыб-ва. — 2014. — Т. 15, № 1. — С. 140–150.

Кулепанов В.Н., Дзизюров В.Д., Жильцова Л.В. Современное состояние полей *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) Mak. в заливе Петра Великого (Японское море) // Раст. ресурсы. — 1999. — Т. 35, № 1. — С. 116–122.

Новожилов А.В. Влияние гидродинамических условий на структуру и продуктивность природных полей анфельции тобучинской : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 1989. — 25 с.

Огородников В.С., Сергеенко В.А. История промысла и состояние запасов анфельции лагуны Буссе // Рыб. хоз-во. — 2001. — № 1. — С. 34–35.

Планирование, организация и обеспечение исследований рыбных ресурсов дальневосточных морей России и северо-западной части Тихого океана / отв. ред. Л.Н. Бочаров, И.В. Мельников. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 231 с.

Подкорытова А.В., Архипов Л.О., Межонов А.В. Морские водоросли-макрофиты и их роль в решении проблем продовольственного и фармацевтического обеспечения населения России в современных условиях // Теория и практика мировой науки. — 2022. — № 12. — С. 109–113.

Подкорытова А.В., Игнатова Т.А., Бурова Н.В., Усов А.И. Перспективные направления рационального использования промысловых красных водорослей рода *Ahnfeltia*, добываемых в прибрежных зонах морей России // Тр. ВНИРО. — 2019. — Т. 176. — С. 14–26.

Подкорытова А.В., Игнатова Т.А., Родина Т.В. Комплексная ресурсосберегающая технология переработки красных водорослей *Ahnfeltia plicata*, Белое море: получение агара, пищевых волокон и кормовых продуктов // Тр. ВНИРО. — 2016. — Т. 159. — С. 130–142.

Ресурсы и национальное использование морских водорослей и трав дальневосточных морей России : моногр. / под общ. ред. В.Н. Акулина. — Владивосток : ТИНРО, 2020. — 268 с.

Сарочан В.Ф. Изучение анфельции в лагуне Буссе с помощью водолазной техники // Морские подводные исследования. — М. : Наука, 1969. — С. 120–126.

Спрыгин В.Г., Кушнерова Н.Ф., Фоменко С.Е. Влияние липидного комплекса из морской красной водоросли *Ahnfeltia tobuchiensis* на метаболические реакции печени при экспериментальном токсическом гепатите // Изв. РАН. Сер. биол. — 2022. — № 1. — С. 5–14. DOI: 10.31857/S1026347022010140.

Станишевский П.А. Проблемы в организации промысла и сбора штормовых выбросов анфельции в Приморье в 2020 г. и пути их решения // Инновационное развитие рыбной отрасли в контексте обеспечения продовольственной безопасности Российской Федерации : мат-лы 4-й Нац. науч.-техн. конф. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2021. — С. 134–138.

Технохимическая характеристика и рациональное использование промысловых гидробионтов Дальневосточного бассейна : моногр. / В.Н. Акулин, Н.М. Аминина, Е.П. Караулова и др. — Владивосток : ТИНРО, 2023. — 233 с.

Титлянов Э.А., Новожилов А.В., Буторин П.В. Естественные поля анфельции в проливе Старка Японского моря и рекомендации по их рациональной эксплуатации // Биол. моря. — 1986. — № 5. — С. 58–66.

Титлянов Э.А., Новожилов А.В., Чербаджи И.И. Анфельция тобучинская: биология, экология, продуктивность : моногр. — М. : Наука, 1993. — 224 с.

Умудова Л.Л. Динамика запасов анфельции в заливе Петра Великого (1975–1979 гг.) // Промысловые водоросли и их использование. — М. : ВНИРО, 1981. — С. 64–67.

Фоменко С.Е., Кушнерова Н.Ф., Спрыгин В.Г. и др. Сравнительное исследование липидного состава, содержания полифенолов и антирадикальной активности некоторых представителей морских водорослей // Физиол. растений. — 2019. — Т. 66, № 6. — С. 452–460. DOI: 10.1134/S0015330319050051.

Ali O., Ramsubhag A., Jayaraman J. Biostimulant properties of seaweed extracts in plants: implications towards sustainable crop production // Plants. — 2021. — Т. 10(3). — P. 531–558. DOI: 10.3390/plants10030531.

Aminina N.M., Kirtaeva T.N., Kadnikova I.A. et al. The influence of red algae *Ahnfeltia tobuchiensis* on the growth and development of cress salad under protected ground // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. — 2021. — Iss. 723. Art. 022025. DOI: 10.1088/1755-1315/723/2/022025.

Cardozo K.H., Guaratini T., Barros M.P. et al. Metabolites from algae with economical impact // Comp. Biochem. Physiol. C Toxicol. Pharmacol. — 2007. — Vol. 146 (1–2). — P. 60–78. DOI: 10.1016/j.cbpc.2006.05.007.

Chan C., Ho C., Phang S. Trends in seaweed research // Trends in Plant Science. — 2006. — Vol. 11(4). — P. 165–166. DOI: 10.1016/j.tplants.2006.02.003.

Chatzissavvidis C.A., Therios I.N. Role of algae in agriculture // Seaweeds: agricultural uses, biological and antioxidant agents. — Nova Science Publishers, Inc., 2014. — P. 1–38.

Colavita G.M., Spera N., Blackhall V., Sepulveda G.M. Effect of seaweed extract on pear fruit quality and yield // Acta Horticulturae. — 2011. — Vol. 909. — P. 601–607. DOI: 10.17660/ActaHortic.2011.909.72.

Craigie J.S. Seaweed extract stimuli in plant science and agriculture // J. Appl. Phycol. — 2011. — Vol. 23. — P. 371–393. DOI: 10.1007/s10811-010-9560-4.

Du Jardin P. Plant biostimulants: definition, concept, main categories and regulation // Sci. Hortic. (Amst.). — 2015. — Vol. 196. — P. 3–14. DOI: 10.1016/j.scienta.2015.09.021.

Haq T., Khan F.A., Begum R., Munshi A. Bioconversion of drifted seaweed biomass into organic compost collected from the Karachi Coast // Pakistan Journal of Botany. — 2011. — Vol. 43(6). — P. 3049–3051.

Jiao G., Yu G., Zhang J., Ewart H.S. Chemical structures and bioactivities of sulfated polysaccharides from marine algae // Mar. Drugs. — 2011. — Vol. 9(2). — P. 196–223. DOI: 10.3390/md9020196.

Jiménez-Escrig A., Sánchez-Muniz F.J. Dietary fibre from edible seaweeds: Chemical structure, physicochemical properties and effects on cholesterol metabolism // Nutrition research. — 2000. — Vol. 20, Iss. 4. — P. 585–598. DOI: 10.1016/S0271-5317(00)00149.

Khan W., Rayirath U.P., Subramanian S. et al. Seaweed extracts as biostimulants of plant growth and development // J. Plant Growth Regul. — 2009. — Vol. 28. — P. 386–399. DOI: 10.1007/s00344-009-9103-x.

Lordan S., Ross R.P., Stanton C. Marine bioactives as functional food ingredients: potential to reduce the incidence of chronic diseases // Mar. Drugs. — 2011. — Vol. 9(6). — P. 1056–1100. DOI: 10.3390/md9061056.

Mabeau S., Fleurence J. Seaweed in food products: biochemical and nutritional aspects // Trends in Food Science & Technology. — 1993. — Vol. 4, Iss. 4. — P. 103–107. DOI: 10.1016/0924-2244(93)90091-N.

McHugh D.J. A Guide to the Seaweed Industry : FAO Fisheries Technical Paper 441. — Rome, 2003. — 105 p.

McKinnon K., Holm A., Henriksen T. Tang som gjødsel: praktiske erfaringer og forsøk. — NORSØK — GAN Forlag AS, 2000. — 30 p. (in Norwegian).

Metting B., Zimmerman W.J., Crouch I.J., Van Staden J. Agronomic uses of seaweed and microalgae // Introduction to applied phycology / I.A. Katsuka (ed.). — SPB, The Hague, the Netherlands, 1990. — P. 589–627.

Morand P., Briand X. Excessive growth of macroalgae: a symptom of environmental disturbance // Bot. Mar. — 1996. — Vol. 39. — P. 491–516. DOI: 10.1515/botm.1996.39.1-6.491.

Nwosu F., Morris J., Lund V.A. et al. Anti-proliferative and potential anti-diabetic effects of phenolic-rich extracts from edible marine algae // Food Chem. — 2011. — Vol. 126, Iss. 3. — P. 1006–1012. DOI: 10.1016/j.foodchem.2010.11.111.

Pangestuti R., Kim S.K. Biological activities and health benefit effects of natural pigments derived from marine algae // *J. Funct. Foods*. — 2011. — Vol. 3, Iss. 4. — P. 255–266. DOI: 10.1016/j.jff.2011.07.001.

Rajapakse N., Kim S.K. Nutritional and Digestive Health Benefits of Seaweed // *Advances in Food and Nutrition Research*. — 2011. — Vol. 64. — P. 17–28. DOI: 10.1016/B978-0-12-387669-0.00002-8.

Skriptsova A.V., Zhigadlova G.G. A revision of the red algal genus *Ahnfeltia* on the Russian coast of the North Pacific // *Phycologia*. — 2022. — Vol. 61, Iss. 4. — P. 396–402. DOI: 10.1080/00318884.2022.2061154.

Thomas N.V., Kim S.K. Beneficial effects of marine algal compounds in cosmeceuticals // *Mar. Drugs*. — 2013. — Vol. 11(1). — P. 146–164. DOI: 10.3390/md11010146.

References

Aminina, N.M., Vishnevskaya, T.I., Karaulova, E.P., and Yakush, E.V., Content of polyphenols and antioxidant activity of extracts from certain species of seaweeds, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 189, pp. 184–191. doi 10.26428/1606-9919-2017-189-184-191

Aminina, N.M., Galkina, A.N., Pak, He.E., and Kim, E.K., Biological activity of brown and red algae extracts, in *Marine coastal ecosystems. Seaweeds, invertebrates and products of their processing* : Proc. of Third Intern. Sci.-Pract. Conf., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2009, pp. 161–165.

Aminina, N.M., Kirtayeva, T.N., Kadnikova, I.A., Dudenko, G.A., and Tuichiev, M.Yu., The effect of fertilizers from seaweed on biometric indicators and chemical composition of lettuce plants Moscow greenhouse, in *Sovremennoye sostoyaniye organicheskogo sel'skogo khozyaystva v mire* (Current state of organic agriculture in the world [Electronic resource]: materials of the International. round table), Borodin, I.I., ed., Ussuriysk, 2023, pp. 113–118. URL: <http://www.primacad.ru/images/files/books/2023/OSH23.pdf>

Aminina, N.M., Kirtaeva, T.N., Kadnikova, I.A., and Dudenko, G.A., Influence of red alga *Ahnfeltia tobuchiensis* on the biometric parameters and chemical composition of Vostok cucumber plants, *Agrarnyy vestnik Primor'ya*, 2022, no. 2(26), pp. 5–11.

Balkonskaya, L.A. and Evseeva, N.V., State of the resources of *Ahnfeltia tobuchinskaya* in the Sakhalin region, in *Mater. 11 S'ezda Russ. bot. o-va. "Botanicheskiye issledovaniya v Aziatskoi Rossii"* (Proc. 11th Meet. Bot. Soc. "Botanical Research in Asian Russia"), Barnaul: AzBuka, 2003, vol. 1, pp. 78–79.

Belyakova, I.A., Chernyavskaya, S.L., Esina, L.M., Bogomolova, V.V., and Krivonos, O.N., Prospective uses of the macrophyte storm debris in the wrack zone of the Azov and Black Sea fishery basin (review), *Vodnyye bioresursy i sreda obitaniya*, 2020, vol. 3, no. 4, pp. 77–88. doi 10.47921/2619-1024_2020_3_4_77

Vilkova, O.Yu., Russia's place in the world production of seaweed, *Rybprom: tekhnologii i oborudovaniye dlya pererabotki vodnykh bioresurov*, 2010, no. 3, pp. 4–8.

Galanin, D.A. and Prokhorova, N.Yu., Modern resources of commercial invertebrates and algae of the Busse Lagoon (Sakhalin Island) and prospects for their rational use, in *Mater. 1 Mezhdunar. nauch.-prakt. Konf. "Rybokhozyaystvennyy kompleks Rossii: problemy i perspektivy razvitiya"* (Proc. of the 1st Intern. Sci. and Prac. Conf. "Fishery industry of Russia: problems and development prospects"), Moscow: VNIRO, 2023, pp. 88–93.

Dzizyurov, V.D., Kulepanov, V.N., and Zhiltsova, L.V., Thickets of *Ahnfeltia* in Peter the Great Bay and approaches to their rational exploitation, in *Problems of the botanical sciences at the boundary of XX–XXI centuries*: abstracts of the II(X) Congress of the Russian Botanical Society, St. Petersburg: Komarov Botanical Institute, 1998, vol. 2, pp. 93.

Yevseeva, N.V., Dynamics of coenopopulation status of *Ahnfeltia tobuchiensis* (Ahnfeltiaceae) in the Izmena Bay of Kunashir Island (Southern Kuriles Islands), *Rastitelnye Resursy*, 2014, vol. 50, no. 4, pp. 513–525.

Evseeva, N.V., Current state of *Ahnfeltia tobuchinskaya* resources in the Sakhalin-Kuril region and prospects for their rational use, in *Mater. 7 Vseros. Nauch.-Prakt. Conf. "Prirodnyye resursy, ikh sovremennoye sostoyaniye, okhrana, promyslovoye 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. 85–88.

Evseeva, N.V., Matyushkin, V.B., Berezina, M.O., Melnik, R.A., Levitsky, A.L., Vlasov, D.O., Saenko, E.M., Zhiltsova, L.V., Belyj, M.N., Dulenin, A.A., Prokhorova, N.Y., Sologub, D.O.,

and Botnev, D.A., State of resources and fishery of commercial seaweeds and seagrasses in the seas of Russia in 2000–2020, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 195, pp. 232–248. doi 10.36038/2307-3497-2024-195-232-248

Zhil'tsova, L.V., Dzizyurov, V.D., and Galak, I.I., The state of fishery of the *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) Mak. in Primorye, *Vopr. Rybolov.*, 2006, vol. 7, no. 1(25), pp. 126–136.

Zhil'tsova, L.V. and Prikhodchenko, A.V., A rational approach to collecting *Ahnfeltia* storm emissions in Primorye, in *Mater. 2 Nats. nauchno-prakt. konf., posvyashch. 20-letiyu kafedry ekologii morya FGBOU VO "KGMTU" "Aktual'nye problemy bioraznoobraziya i prirodopol'zovaniya"* (Proc. 2th Nat. Sci. Prakt. Conf., dedicated 20th anniversary of the Department of Marine Ecology of the Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education "KGMTU" "Actual problems of biodiversity and nature management"), Simferopol': IT "Arial", 2019, pp. 300–305.

Zvalinsky, V.I. and Silkin, V.A., Estimation of the annual production of the formation of the Anfeltsia fishing field in the Stark Strait, in *Biologiya anfel'tsii* (Biology of Anfeltsia), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsent. Akad. Nauk SSSR, 1980, pp. 84–91.

Zimina, L.S., Kusheva, O.A., and Vrishch, E.A., Ways to use waste from agar production in the national economy, in *Problemy tekhnologii pererabotki netraditsionnogo syr'ya iz ob'yektov dal'nevostochnogo promysla* (Problems of technology for processing non-traditional raw materials from Far Eastern fisheries), Vladivostok: TINRO, 1989, pp. 111–115.

Kaliman, N.S., Aminina, N.M., and Kirilenko, N.S., Study of the influence of *Ahnfeltia tobuchinskaya* extract on the hybrid tomato plant "Torrero F1" in protected soil conditions, in *Rol' agrarnoy nauki v razvitiy lesnogo i sel'skogo khozyaystva Dal'nego Vostoka: mat-ly 4-y Nats. (Vseros.) nauch.-prakt. konf.: v 4 chastyakh* (The role of agricultural science in the development of forestry and agriculture of the Far East: materials of the 4th National. (All-Russian) scientific-practical. conf., at 4 parts, Ussuriysk: Primorskaya gosudarstvennaya sel'skokhozyaystvennaya akademiya, 2020, pt 3, pp. 98–106.

Kizevetter, I.V., Gruner, V.S., and Evtushenko, V.A., *Pererabotka morskikh vodorosley i drugikh promyslovnykh vodnykh rasteniy* (Processing of seaweed and other commercial aquatic plants), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1967.

Kuznetsov, M.Yu., Giltsova, L.V., Ubarchuk, I.A., and Syrovatkin, E.V., Hydroacoustic researches of distribution and stocks of seaweed *Ahnfeltia tobuchinsky Ahnfeltia tobuchiensis* in the Great Peter Bay, *Vopr. Rybolov.*, 2014, vol. 15, no. 1, pp. 140–150.

Kulepanov, V.N., Dzizyurov, V.D., and Zhil'tsova, L.V., Contemporary stage of fields of *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) Mak. in the Bay of Peter the Great (Japan sea), *Rastitelnye Resursy*, 1999, vol. 35, no. 1, pp. 116–122.

Novozhilov, A.V., The influence of hydrodynamic conditions on the structure and productivity of natural fields of *Ahnfeltia tobuchinsky*, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Otd. Akad. Nauk. SSSR, 1989.

Ogorodnikov, V.S. and Sergeyenkov, V.A., History of fishery and state of *Ahnfeltia* stocks in the Bousse lagoon, *Rybn. Khoz.*, 2001, no. 1, pp. 34–35.

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

Podkorytova, A.V., Arkhipov, L.O., and Mezhonov, A.V., Marine algae-macrophytes and their role in solving the problems of food and pharmaceutical provision of the population of Russia in modern conditions, *Teoriya i praktika mirovoy nauki*, 2022, no. 12, pp. 109–113.

Podkorytova, A.V., Ignatova, T.A., Burova, N.V., and Usov, A.I., Perspective directions of efficient utilization of commercial red seaweeds of the genus *Ahnfeltia* collected from the coastal waters of Russia's Seas, *Tr. Vses. Nauchno-issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 176, pp. 14–26.

Podkorytova, A.V., Ignatova, T.A., and Rodina, T.V., Complex resource-saving technology of red alga *Ahnfeltia plicata* from the White Sea: obtaining of agar, food fiber and feeding products, *Tr. Vses. Nauchno-issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 159, pp. 130–142.

Resursy i natsional'noye ispol'zovaniye morskikh vodorosley i trav dal'nevostochnykh morey Rossii (Resources and national use of seaweeds and herbs of the Far Eastern seas of Russia), Akulin, V.N., ed., Vladivostok: TINRO, 2020.

Sarochan, V.F., Study of *Ahnfeltia* in Busse Lagoon using diving equipment, in *Morskiye podvodnyye issledovaniya* (Marine underwater research), Moscow: Nauka, 1969, pp. 120–126.

Spygin, V.G., Kushnerova, N.F., and Fomenko, S.E., Effect of Lipid Complex From Marine Red Algae *Ahnfeltia tobuchiensis* on the Metabolic Reactions of the Liver in Experimental Toxic Hepatitis, *Biol. Bull.*, 2022, no. 1, pp. 5–14. doi 10.31857/S1026347022010140

Stanishevsky, P.A., Problems in the organization of fishing and collection of storm emissions from Anhfeltia in Primorye and ways to solve them in 2020, in *Innovatsionnoye razvitiye rybnoy otrasli v kontekste obespecheniya prodovol'stvennoy bezopasnosti Rossiyskoy Federatsii : mat-ly 4-y Nats. nauch.-tekhn. konf.* (Innovative development of the fishing industry in the context of ensuring food security of the Russian Federation: materials of the 4th National. scientific-technical conf.), Vladivostok: Dal'rybvuz, 2021, pp. 134–138.

Akulin, V.N., Aminina, N.M., Karaulova, E.P., Shulgina, L.V., and Yakush, E.V., *Tekhnokhimicheskaya kharakteristika i ratsional'noye ispol'zovaniye promyslovykh gidrobiontov Dal'nevostochnogo basseyna* (Technochemical characteristics and rational use of commercial hydroids of the Far Eastern basin), Vladivostok: TINRO, 2023.

Titlyanov, E.A., Novozhilov, A.V., and Butorin, P.V., Natural fields of anhfeltia in the Stark Strait of the Sea of Japan and recommendations for their rational exploitation, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1986, no. 5, pp. 58–66.

Titlyanov, E.A., Novozhilov, A.V., and Cherbadzhi, I.I., *Anfel'tsiya tobuchinskaya: biologiya, ekologiya, produktivnost'* (Anhfeltia tobuchinskaya: biology, ecology, productivity), Moscow: Nauka, 1993.

Umudova, L.L., Dynamics of Anhfeltia stocks in Peter the Great Bay (1975–1979), in *Promyslovyye vodorosli i ikh ispol'zovaniye* (Commercial Seaweeds and Their Utilization), M.: VNIRO, 1981, pp. 64–67.

Fomenko, S.E., Kushnerova, N.F., Sprygin, V.G., Drugova, E.S., Lesnikova, L.N., Meryakov, V.Y., and Momot, T.V., Lipid composition, content of polyphenols, and antiradical activity in some representatives of marine algae, *Russian Journal of Plant Physiology*, 2019, vol. 66, no. 6, pp. 942–949. doi 10.1134/S1021443719050054

Ali, O., Ramsubhag, A., and Jayaraman, J., Biostimulant properties of seaweed extracts in plants: implications towards sustainable crop production, *Plants*, 2021, vol. 10, no. 3, pp. 531–558. doi 10.3390/plants10030531

Aminina, N.M., Kirtaeva, T.N., Kadnikova, I.A., Goncharenko, S.I., and Elkin, O.I., The influence of red algae anhfeltia tobuchiensis on the growth and development of cress salad under protected ground, *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*, 2021, no. 723, art. 022025. doi 10.1088/1755-1315/723/2/022025

Cardozo, K.H., Guaratini, T., Barros, M.P., Falcão, V.R., Tonon, A.P., Lopes, N.P., Campos, S., Torres, M.A., Souza, A.O., Colepicolo, P., and Pinto, E., Metabolites from algae with economical impact, *Comp. Biochem. Physiol. C Toxicol. Pharmacol.*, 2007, vol. 146, no. 1–2, pp. 60–78. doi 10.1016/j.cbpc.2006.05.007

Chan, C., Ho, C., and Phang, S., Trends in seaweed research, *Trends in Plant Science*, 2006, vol. 11, no. 4, pp. 165–166. doi 10.1016/j.tplants.2006.02.003

Chatzissavvidis, C.A. and Therios, I.N., Role of algae in agriculture, in *Seaweeds: agricultural uses, biological and antioxidant agents*, Nova Science Publishers, Inc., 2014, pp. 1–38.

Colavita, G.M., Spera, N., Blackhall, V., and Sepulveda, G.M., Effect of seaweed extract on pear fruit quality and yield, *Acta Horticulturae*, 2011, vol. 909, pp. 601–607. doi 10.17660/ActaHortic.2011.909.72

Craigie, J.S., Seaweed extract stimuli in plant science and agriculture, *J. Appl. Phycol.*, 2011, vol. 23, pp. 371–393. doi 10.1007/s10811-010-9560-4

Du Jardin, P., Plant biostimulants: definition, concept, main categories and regulation, *Sci. Hortic.* (Amst.), 2015, vol. 196, pp. 3–14. doi 10.1016/j.scienta.2015.09.021

Haq, T., Khan, F.A., Begum, R., and Munshi, A., Bioconversion of drifted seaweed biomass into organic compost collected from the Karachi Coast, *Pakistan Journal of Botany*, 2011, vol. 43, no. 6, pp. 3049–3051.

Jiao, G., Yu, G., Zhang, J., and Ewart, H.S., Chemical structures and bioactivities of sulfated polysaccharides from marine algae, *Mar. Drugs*, 2011, vol. 9, no. 2, pp. 196–223. doi 10.3390/md9020196

Jiménez-Escrig, A. and Sánchez-Muniz, F.J., Dietary fibre from edible seaweeds: Chemical structure, physicochemical properties and effects on cholesterol metabolism, *Nutrition research*, 2000, vol. 20, no. 4, pp. 585–598. doi 10.1016/S0271-5317(00)00149

Khan, W., Rayirath, U.P., Subramanian, S., Jithesh, M.N., Rayorath, P., Hodges, D.M., Critchley, A.T., Craigie, J.S., Norrie, J. and Prithiviraj, B., Seaweed extracts as biostimulants of plant growth and development, *J. Plant Growth Regul.*, 2009, vol. 28, pp. 386–399. doi 10.1007/s00344-009-9103-x

Lordan, S., Ross, R.P., and Stanton, C., Marine bioactives as functional food ingredients: potential to reduce the incidence of chronic diseases, *Mar. Drugs*, 2011, vol. 9, no. 6, pp. 1056–1100. doi 10.3390/md9061056

Mabeau, S. and Fleurence, J., Seaweed in food products: biochemical and nutritional aspects, *Trends in Food Science & Technology*, 1993, vol. 4, no. 4, pp. 103–107. doi 10.1016/0924-2244(93)90091-N

McHugh, D.J., A Guide to the Seaweed Industry, *FAO Fisheries Technical Paper 441*, Rome, 2003.

McKinnon, K., Holm, A., and Henriksen, T., *Tang som gjødelse: praktiske erfaringer og forskning*, NORSØK — GAN Forlag AS, 2000 (in Norwegian).

Metting, B., Zimmerman, W.J., Crouch, I.J., and Van Staden, J., Agronomic uses of seaweed and microalgae, in *Introduction to applied phycology*, Katsuka, I.A., ed., SPB, The Hague, the Netherlands, 1990, pp. 589–627.

Morand, P. and Briand, X., Excessive growth of macroalgae: a symptom of environmental disturbance, *Bot. Mar.*, 1996, vol. 39, pp. 491–516. doi 10.1515/botm.1996.39.1-6.491

Nwosu, F., Morris, J., Lund, V.A., Stewart, D., Ross, H.A., and McDougall, G.J., Anti-proliferative and potential anti-diabetic effects of phenolic-rich extracts from edible marine algae, *Food Chem.*, 2011, vol. 126, no. 3, pp. 1006–1012. doi 10.1016/j.foodchem.2010.11.111

Pangestuti, R. and Kim, S.K., Biological activities and health benefit effects of natural pigments derived from marine algae, *J. Funct. Foods*, 2011, vol. 3, no. 4, pp. 255–266. doi 10.1016/j.jff.2011.07.001

Rajapakse, N. and Kim, S.K., Nutritional and Digestive Health Benefits of Seaweed, *Adv. Food Nutr. Res.*, 2011, vol. 64, pp. 17–28. doi 10.1016/B978-0-12-387669-0.00002-8

Skriptsova, A.V. and Zhigadlova, G.G., A revision of the red algal genus *Ahnfeltia* on the Russian coast of the North Pacific, *Phycologia*, 2022, vol. 61, no. 4, pp. 396–402. doi 10.1080/00318884.2022.2061154

Thomas, N.V. and Kim, S.K., Beneficial effects of marine algal compounds in cosmeceuticals, *Mar. Drugs*, 2013, vol. 11, no. 1, pp. 146–164. doi 10.3390/md11010146

Sarochan, V.F., Andreeva, M.T., and Razmakhin, A.N., *Rezultaty issledovaniy po opredeleleniyu zapasov i sostoyaniyu zarosley anfel'tsii v zalive Izmeny i lagune Busse i perspektivy vedeniya promysla* (Results of studies to determine the stocks and condition of *Ahnfeltia* thickets in Izmena Bay and Busse Lagoon and prospects for fishing), Available from SakhNIRO, 1974, Yuzhno-Sakhalinsk, inv. no. 3075.

Sostoyaniye promyslovykh resursov Dal'nevostochnogo rybnokhozyaystvennogo basseyna — 2023 (State of commercial resources of the Far Eastern fishery basin — 2023), Vladivostok: TINRO, 2023.

Поступила в редакцию 10.04.2024 г.

После доработки 31.05.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

The article was submitted 10.04.2024; approved after reviewing 31.05.2024; accepted for publication 5.06.2024

**УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ
ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES**

Научная статья

УДК 574.58(282.257.3)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-355-382

EDN: KFKZJR

**ПЛАНКТОН И БЕНТОС ОЗЕРА БЛАГОДАТНОГО (ОСТРОВ ИТУРУП)
В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД ГОДА**

**В.С. Лабай¹, И.В. Мотылькова¹, Д.С. Заварзин¹, А.В. Литвиненко²,
И.А. Атаманова¹, Е.В. Абрамова¹, О.Н. Березова¹, Т.С. Шпилько¹,
А.И. Водопьянова¹, О.Б. Шарлай^{1*}**

¹ Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),
693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196;

² Сахалинский государственный университет,
693000, г. Южно-Сахалинск, просп. Коммунистический, 33

Аннотация. Описаны структура, количественные показатели, особенности распределения в озере, сезонная изменчивость и основные сообщества фитопланктона, зоопланктона и макрозообентоса оз. Благодатного (о. Итуруп, Курильские острова) в летний период 2021 г. Физиологическим методом рассчитана продукция планктона и макрозообентоса в рассматриваемый период, показаны энергетические связи между компонентами водного сообщества.

Ключевые слова: озеро Благодатное, Итуруп, фитопланктон, зоопланктон, макрозообентос, плотность, биомасса, сообщество, продукция

Для цитирования: Лабай В.С., Мотылькова И.В., Заварзин Д.С., Литвиненко А.В., Атаманова И.А., Абрамова Е.В., Березова О.Н., Шпилько Т.С., Водопьянова А.И., Шарлай О.Б. Планктон и бентос озера Благодатного (остров Итуруп) в летний период года // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 355–382. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-355-382. EDN: KFKZJR.

* Лабай Вячеслав Степанович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, *v.labaj@yandex.ru*, ORCID 0000-0002-0845-6059; Мотылькова Ирина Викторовна, кандидат биологических наук, ведущий специалист, *surirella@mail.ru*, ORCID 0000-0003-2449-4933; Заварзин Денис Сергеевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, *zds@mail@inbox.ru*, ORCID 0009-0007-4764-5139; Литвиненко Анна Владимировна, кандидат биологических наук, доцент, *litvinenko.av@bk.ru*, ORCID 0000-0002-3423-3860; Атаманова Инга Алексеевна, ведущий специалист, *atamanova2021@mail.ru*, ORCID 0009-0004-7474-4042; Абрамова Евгения Владимировна, старший специалист, *evgesha.abramova.76@mail.ru*, ORCID 0000-0002-7095-4980; Березова Ольга Николаевна, старший специалист, *olga.berezova@mail.ru*, ORCID 0009-0001-5656-4599; Шпилько Татьяна Сергеевна, старший специалист, *tat.shpilko@yandex.ru*, ORCID 0009-0000-6598-4985; Водопьянова Алена Игоревна, специалист, *ms.alenochk@mail.ru*, ORCID 0009-0001-8865-8215; Шарлай Оксана Борисовна, специалист, *oksana.sharlay@yandex.ru*, ORCID 0009-0007-1126-238X.

Original article

Plankton and benthos in Lake Blagodatnoye (Iturup Island) in summer

**Vyacheslav S. Labay^{*1}, Irina V. Motylkova^{*2}, Denis S. Zavarzin^{*3},
Anna V. Litvinenko^{*4}, Inga A. Atamanova^{*5}, Eugenia V. Abramova^{*6},
Olga N. Berezova^{*7}, Tatiana S. Shpilko^{*8}, Alena I. Vodop'janova^{*9},
Oksana B. Sharlay^{*10}**

^{*1–*3, *5–*10} Sakhalin branch of VNIRO (SakhNIRO),

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

^{*4} Sakhalin State University, 33, Kommunisticheskoy Ave., Yuzhno-Sakhalinsk, 693000, Russia

^{*1} D.Biol., leading researcher, v.labaj@yandex.ru, ORCID 0000-0002-0845-6059

^{*2} Ph.D., leading specialist, surirella@mail.ru, ORCID 0000-0003-2449-4933

^{*3} Ph.D., leading researcher, zdsmail@inbox.ru, ORCID 0009-0007-4764-5139

^{*4} Ph.D., associate professor, litvinenko.av@bk.ru, ORCID 0000-0002-3423-3860

^{*5} leading specialist, atamanova2021@mail.ru, ORCID 0009-0004-7474-4042

^{*6} senior specialist, evgesha.abramova.76@mail.ru, ORCID 0000-0002-7095-4980

^{*7} senior specialist, olga.berezova@mail.ru, ORCID 0009-0001-5656-4599

^{*8} senior specialist, tat.shpilko@yandex.ru, ORCID 0009-0000-6598-4985

^{*9} specialist, ms.alenochk@mail.ru, ORCID 0009-0001-8865-8215

^{*10} specialist, oksana.sharlay@yandex.ru, ORCID 0009-0007-1126-238X

Abstract. Lake Blagodatnoye is an oligohaline meromictic reservoir with the two-layer vertical structure — a typical lagoon lake for the southern Far East of Russia. Its upper layer is occupied by fresh water and the lower layer — by brackish water. The greatest warming of water (up to 22 °C) is observed at the lake surface in late July — early August. In total, 274 species are found in phytoplankton of the lake that is the largest number among all surveyed lagoon lakes in the south of Sakhalin-Kuril region. Bacillariophyta form the basis of the phytoplankton species composition (64 % of species). Abundance and biomass of the phytoplankton vary widely from $1.15 \cdot 10^6$ to $160.44 \cdot 10^6$ cells/L and from 0.41 to 6.14 g/m³, respectively. Several peaks are noted in seasonal dynamics of these indices. Zooplankton in the lake includes 25 species. All these species are typical for lagoon lakes in the south of Sakhalin-Kuril region. Wide variations in abundance and biomass are noted for the zooplankton: from 10550 to 99350 ind./m³ and from 47.1 to 231.0 mg/m³, respectively. Two types of species composition are identified in the summer succession of the phyto- and zooplankton communities. The phytoplankton groups change at the border between June and July, when temperature at the surface passes the value of 14–16 °C. The key species of the early-summer phytoplankton are Cyanobacteria of genera *Aphanocapsa*, *Chroococcus*, *Microcystis*, *Anabaena* and Bacillariophyta of the genus *Asterionella*, whereas *Aulacoseira granulata* and *A. granulata* var. *angustissima* are the most abundant in late summer. For zooplankton, the boundary between the early-summer and late-summer seasons is shifted to middle July when the water temperature rises to 17–18 °C. Rotifera of *Asplanchna priodonta*, Cladocera of *Bosmina* sp., younger copepodites of *Cyclops* and *Eurytemora caspica tethysiana* dominate in early summer, whereas *Bosmina* sp. and juveniles of *Cyclops* — in late summer. Macrozoobenthos in the lake is represented by 25 species of invertebrates. The basis of species diversity is formed by amphibiotic insects. Number of species and total distribution density and biomass of macrozoobenthos mostly declined with the depth: there were 18 species, 370 ± 50 ind./m², 3.023 ± 0.459 g/m² in the intertidal zone, 14 species, 580 ± 59 ind./m², 3.477 ± 0.447 g/m² in the elittoral zone, and 10 species, 364 ± 36 ind./m², 2.110 ± 0.248 g/m² in the profundal zone, and dominant species were changed from Amphipoda *Eogammarus barbatulus* in the intertidal zone to Chironomidae *Chironomus dorsalis* in the elittoral zone and to Gastropoda *Cincinna japonica*, Oligochaeta *Lumbriculus variegatus* and Chironomidae *C. dorsalis* in the profundal zone. The phytoplankton production in the coastal zone (depth of 0–3 m) was estimated as 552.86 kcal/m² in June–August. Zooplankton consumed only 0.7 % of this production and produced 767 cal/m². The production of non-predatory zoobenthos was 8644 cal/m², with the inputs of 70.2 % for detritus feeders of 70.2 %, 11.8 % for macroalgae feeders, 11.6 % for deposit feeders, 5.8 % for grazers, and 0.6 % for filtered suspension feeders. A part of this production (6.9 %) was transmitted to the feed of carnivorous zoobenthos, so 8286 cal/m² of the macrozoobenthos production could be used for fish feeding in the coastal zone. The phytoplankton production in the open waters (depth of 3–9 m) was estimated in 2580 kcal/m². Zooplankton consumed 1.01 % of this production and produced 3578 cal/m². The production of non-predatory zoobenthos in this zone was 6179 cal/m².

(detritus feeders 68.1 %, deposit feeders 18.8 %, grazers 6.6 %, macroalgae feeders 3.0 %, and filtered suspension feeders 3.5 %). The portion of 12.7 % of this production was transmitted to the feed of carnivorous zoobenthos. The total macrozoobenthos production in the open waters was 5708 cal/m². The total reserve of food for fish, including zooplankton and benthos, was evaluated in 9286 cal/m².

Keywords: Lake Blagodatnoye, Iturup Island, phytoplankton, zooplankton, macrozoobenthos, distribution density, biomass, plankton community, production

For citation: Labay V.S., Motylkova I.V., Zavarzin D.S., Litvinenko A.V., Atamanova I.A., Abramova E.V., Berezova O.N., Shpilko T.S., Vodop'janova A.I., Sharlay O.B. Plankton and benthos in Lake Blagodatnoye (Iturup Island) in summer, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 355–382. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-355-382. EDN: KFKZJR.

Введение

В современной научной литературе давно закрепился термин «лососевая река», однако источник этого термина неизвестен. В.Я. Леванидов [1981] определяет этот термин как горный или предгорный поток с галечно-каменистым ложем и быстро текущей холодной водой. Однако это определение не несет в себе смысловой нагрузки названия «лососевая». В этой же работе автор пишет: «Так называемые лососевые реки для тихоокеанских лососей не только место рождения, в них молодь лососей питается и растет до миграции в океан». Итак, лососевой рекой можно считать водоток, в котором происходит воспроизводство и нагул (или только нагул) хотя бы части возрастных генераций лососей.

По аналогии с понятием «лососевая река» можно ввести термин «лососевое озеро» — это водоем, в котором осуществляется воспроизводство и нагул (или только нагул) лососевых рыб. Здесь следует оговориться: из всего обширного списка лососевых рыб следует учитывать моноцикличные виды, которые оказывают значительное влияние на экосистемы озер, являясь поставщиками большого количества аллохтонного органического вещества, т.е. совершающие массовые нерестовые и покатные миграции, — тихоокеанских лососей (в условиях Дальнего Востока России).

Под новое понятие «лососевое озеро» подходит не так уж много водоемов. На о. Сахалин таковыми являются озера, через которые проходят массовые нерестовые миграции тихоокеанских лососей и в которых осуществляется частичный нагул молоди, но нет нерестилищ этих рыб [Лабай и др., 2014; Водная биота..., 2016]. Лососевые озера вполне обычны на Курильских островах: Лагунное, Ильинское, Валентины, Михайловское, Алигер, Длинное, Песчаное, Серебряное на о. Кунашир [Каев, Ромасенко, 2017], Доброе, Сопочное, Благодатное, Касатка, Красивое, Куйбышевское, Рейдовое на о. Итуруп, Токотан на о. Уруп, Зеркальное, Глухое на о. Парамушир [Рыбы..., 2012]. Есть такие озера на п-ове Камчатка и на Чукотке: Азабачье, Кроноцкое, Нерпичье, Саранное, Толмачевское водохранилище и др. [Куренков, 1977, 1979, 1999; Бугаев, Кириченко, 2008].

Если экосистемы озер о. Сахалин активно изучаются, по результатам этих исследований вышло несколько монографий [Лабай и др., 2010, 2014; Водная биота..., 2016], то исследования экосистем лососевых озер Курильских островов находятся на начальном этапе изучения.

Первые сведения о гидробионтах озер о. Итуруп отражены в работах японских исследований. В публикациях Уэно [Ueno, 1933, 1934] на основе материала, собранного в июле 1932 г., приводятся видовой состав, доминирующие виды фито- и зоопланктона оз. Благодатного (японское название Tosimoe-ko). В обзорной статье Такаясу с соавторами [Takayasu et al., 1954] по данным комплексных исследований, проведенных в летний период 1933 и 1934 гг., содержатся сведения о видовом составе и количественных показателях фито- и зоопланктона 13 озер (включая оз. Благодатное) о. Итуруп. Позднее в работах Хироси Фукусима [Fukushima, 1955–1958] был представлен сводный список пресноводных микроводорослей Курильских островов, включая о. Итуруп. Сведения

об альгофлоре водоемов и водотоков последнего изложены и в публикациях российских ученых [Барина, 1989; Никулина, 2002]. Сведения о видовом составе донных гидробионтов озер Курильских островов содержатся в работах японских и российских ученых [Miyadi, 1933, 1938a–c; Растительный и животный мир..., 2002]. Данные о количественных характеристиках бентоса и донных сообществах озер Курильских островов в открытой печати отсутствуют. Гидрологический режим оз. Благодатного, некоторые характеристики ихтиоценоза и питание рыб в теплый период года описаны в статье В.С. Лабая с соавторами [2023]. Отдельные характеристики сообщества зоопланктона озера представлены в статье А.В. Литвиненко с соавторами [2021].

В июне-августе 2021 г. на оз. Благодатном о. Итуруп сотрудниками СахНИРО, СахГУ и ООО «Континент» были проведены комплексные гидрологические, гидробиологические и ихтиологические исследования (измерения глубины, температуры воды, солености, pH) на всех планктонных и бентосных станциях, собран зоопланктон и зообентос. Результаты этих исследований положены в основу данной работы.

Материалы и методы

Комплексные гидрологические и гидробиологические исследования проводились на оз. Благодатном о. Итуруп (в районе муниципального образования «Курильский городской округ» Сахалинской области) с июня по август 2021 г. включительно. В ходе работ в соответствии со схемой исследований (рис. 1) еженедельно произведены гидрологические измерения (температуры, солености воды, концентрации растворенного кислорода, pH), отобраны пробы фитопланктона, зоопланктона и макробентоса (однократно). Общее количество проб и координаты станций показаны в табл. 1 и 2.

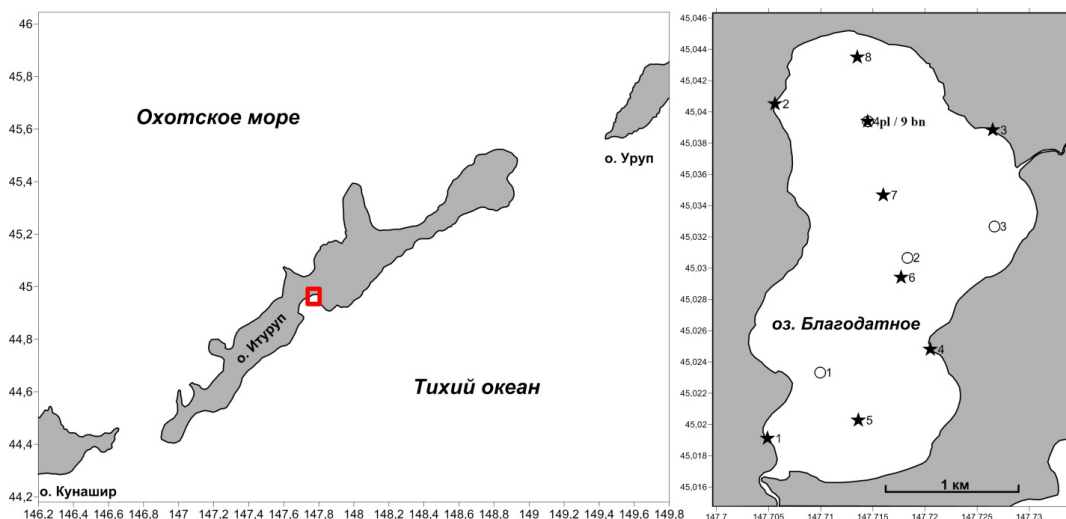


Рис. 1. Карта-схема района исследований, *кружками* обозначены станции отбора проб планктона, *звездочками* — станции отбора проб макробентоса

Fig. 1. Scheme of the study area, *circles* — plankton samplings, *stars* — macrozoobenthos samplings

С помощью зондов OxyGuard HENDY Polaris и Hanna HI98304 параллельно отбору проб планктона произведены измерения температуры воды ($^{\circ}\text{C}$), солености (psu), pH и концентрации растворенного кислорода (мл/дм^3).

Пробы *фитопланктона* отбирали батометром Паталаса со среднего горизонта на каждой станции в литровые пластиковые емкости. Консервацию фитопланктонных проб производили раствором Утермеля. Пробы концентрировали методом обратной фильтрации через нуклеопоровые лавсановые фильтры диаметром пор 3 мкм [Радченко и др., 2010]. При идентификации видов использовали световой микроскоп Leica DM LS2.

Таблица 1

Объем собранного гидрологического и гидробиологического материала в 2021 г., пробы

Table 1

Amount of collected materials, 2021, samples

Дата	Гидрологические измерения	Фитопланктон	Зоопланктон	Зообентос
05–06.06	13 станций	4	4	27
19.06	4 станции	4	4	—
26.06	4 станции	4	4	—
15.07	4 станции	4	4	—
21.07	4 станции	4	4	—
28.07	4 станции	4	4	—
05.08	4 станции	4	4	—
15.08	4 станции	4	4	—
Всего	41 станция	32	32	27

Таблица 2

Координаты (WGS-84: Decimal Degree System) станций отбора проб

Table 2

List of the sampling stations coordinates (WGS-84: Decimal Degree System)

№ станции, компонент биоты	С.ш.	В.д.
1, бентос	45,0191	147,7049
2, бентос	45,0405	147,7056
3, бентос	45,038833	147,7265
4, бентос	45,0248	147,7205
5, бентос	45,020273	147,713614
6, бентос	45,0294	147,7177
7, бентос	45,034667	147,716
8, бентос	45,0435	147,7135
9, бентос	45,03938	147,714515
1, планктон	45,023321	147,709944
2, планктон	45,030667	147,718333
3, планктон	45,032667	147,726667
4, планктон	45,03938	147,714515

Подсчет клеток проводили в камере Нажотта объемом 0,05 мл при увеличении $\times 320$. Учитывались как планктонные, так и бентосные формы микроводорослей. К видам, формирующим доминантный комплекс, относили те, численность или биомасса которых равнялась или превышала 20 % от общей численности или биомассы [Коновалова, 1984].

Пробы зоопланктона отбирали тотальным обловом слоя от дна до поверхности сетью Джели с диаметром входного отверстия 18 см и номинальным размером отверстий газа 100 мкм [Руководство..., 1983]. На мелководье количественные пробы брали путем зачерпывания 100 л воды и процеживания ее через планктонную сеть. Спуск сетей проводили на скорости 0,5 м/с, подъем — 1,0 м/с. Отобранные пробы фиксировались 4 %-ным раствором нейтрализованного формалина. Обработку проводили стандартным счетным методом [Свирская, 1987]. Коэффициенты недолова для сетей не применяли. При работе с пробами использовали микроскопы Olympus BX51 и Olympus SZX10. Вес организмов определяли по имеющимся в литературе таблицам средних масс и формулам линейной зависимости между длиной и массой [Уломский, 1952; Мордухай-Болтовской, 1954; Брагинский, 1957; Боруцкий, 1960; Балушкина, Винберг, 1979а, б], при отсутствии данных — по номограммам Л.Л. Численко [1968].

Отбор проб макрозообентоса в сублиторали производился с помощью малого дночерпателя Ван-Вина (0,025 м²), на литорали использовали складной бентометр (0,12 м²) [Руководство..., 1983; Методические рекомендации..., 2003]. На каждой стан-

ции отбирали по три пробы. Пробы промывались на сите с ячейей 1×1 мм. Фиксацию отфильтрованных гидробионтов производили 4 %-ным раствором нейтрализованного формалина. Обработку проб осуществляли под бинокулярным микроскопом Carl Zeiss Stemi-2000C. Определяли видовой состав, численность и биомассу каждого вида. Организмы бентоса взвешивали на электронных весах с точностью до 0,1 мг.

Для количественной характеристики биоты применялись следующие параметры: количество видов/длина видового списка (S); плотность (N); биомасса (B); относительная биомасса; частота встречаемости (ЧВ). Определяющим при структуризации сообществ был коэффициент относительности (КО), рассчитываемый как произведение относительной средней биомассы на частоту встречаемости [Палий, 1961] и имеющий четкое ограничение максимально возможной величиной 10000. Вид считался доминирующим при КО, равном 10000–1000; характерным 1-го порядка — 1000–100; характерным 2-го порядка — 100–10; второстепенным 1-го порядка — 10–1; второстепенным 2-го порядка — менее 1.

Для сравнительных процедур использовались индекс видового разнообразия (энтропийный индекс) Шеннона (H, бит/экз.) [Shannon, 1948; Shannon, Weaver, 1949], отдельно для плотности (H_N) и биомассы (H_B) ABC-метод (abundance-biomass comparison method) [Warwick, 1986] по ABC-индексу (I_{ABC} , %) [Meire and Dereu, 1990].

Кластеризация станций при описании сообществ гидробионтов производилась по индексу сходства, впервые введенному Чекановским [Czekanowski, 1909; Sørensen, 1948]: $C_{1,2} = 2 \sum (MIN x_{1i}, x_{2i}) / (\sum x_{1i} + \sum x_{2i})$, где x_i — величина обилия i -го вида (N или B) на условных станциях соответственно 1 и 2. Станции объединялись в единое сообщество при превышении значения индекса 40 %. Это значение соответствует условию, что N или B вида-доминанта составляет не менее 10 % от общей при частоте встречаемости 100 %. Кластеризацию исходных матриц выполняли методом невзвешенных парно-групповых средних (unweighted pair-group average) [Дюран, Одел, 1977].

Энергетические траты видов зоопланктона и макрозообентоса оценивали по степенному уравнению зависимости дыхания от массы: $R = aW^b$, где R — скорость потребления кислорода, мгO₂/ч·г; W — средняя масса особи в популяции, г; b — показатель степени; a — коэффициент интенсивности дыхания, или траты на обмен в единицу времени особью массой, равной единице, мгO₂/ч·г. Полученную величину умножали на 24 (количество часов в сутках). Для перевода единиц кислорода и массы в единицы энергии использовали переходные коэффициенты: 3,48 ккал/гO₂, 3,15 мгO₂/мгC, 44,77 Дж/мгC [Алимов, 1989]. Продукция (P) приближенно оценивалась физиологическим методом: $P = R(K_2/(1 - K_2))$, где K_2 — коэффициент утилизации пищи на рост [Умнов, Алимов, 1979; Методические рекомендации..., 1984]. Значение K_2 для ветвистоусых рачков равно 0,3–0,4, для веслоногих раков, в зависимости от продолжительности развития, — 0,1–0,3 [Умнов, Алимов, 1979]. Для всех остальных организмов зоопланктона брали среднюю величину 0,26 [Умнов, Алимов, 1979; Методические рекомендации..., 1984]. Для изопод и амфиопод K_2 принимался равным 0,50 [Хмелева, 1973], для мизид — 0,44 [Пастернак, 1972]. Для всех остальных бентосных организмов использовалась средняя величина 0,5. Продукцию биоценоза (P_b) рассчитывали по равенству: $P_b = P_m + P_x - C_x$, где P_m — суммарная P популяций мирных животных; P_x — суммарная P популяций хищников; C_x — суммарный рацион популяций хищников [Алимов, 1989]. Величину ассимилированной энергии для всех основных видов и групп рассчитывали по формуле $A = P + R$, где A — ассимилированная энергия, кал/м²; P — продукция, кал/м²; R — траты на обмен, кал/м². Физиологический рацион, или количество потребленной пищи (C), определяли по балансовому уравнению Г.Г. Винберга [1956] $C = (P + R)/u$, где C — физиологический рацион, кал/м²; u — коэффициент усвояемости пищи; R — траты на обмен, кал/м². При оценке физиологического рациона для мирного зообентоса использовали u , равный 0,6, для облигатных хищников — 0,8 [Комендантов, Орлова, 1990, 2003].

Определение типа питания отдельных видов макрозообентоса выполнено по работам А.С. Константинова [1959], Э.И. Извековой [1980], Макдоналда с соавторами [Macdonald et al., 2010]. По типу питания применена номенклатура наименований: Br — макроизмельчитель, De — грунтофаг, Dt — собирающий детритофаг, Gr — соскребатель, Pr — хищник, Sp — сосущий паразит, Su — сестонофаг (фильтратор). Для некоторых видов характерно совмещение нескольких типов питания, что выражалось в смешанной характеристике, например Dt, Gr, Su или Dt, Pr.

Результаты и их обсуждение

Краткая характеристика района исследований. Озеро Благодатное расположено на о. Итуруп и соединено протокой (р. Благодатная) с зал. Касатка. Река Корсунь является самым крупным бассейновым водотоком озера. Площадь озера равна 4 км², длина — 3 км, ширина — 2 км. Водосборная площадь составляет 75,6 км² [Ресурсы..., 1964; Южные Курильские острова, 1992]. Глубина озера достигает 19,0 м [Макоедов и др., 2011*], по другим данным — 15,7 м [Южные Курильские острова, 1992]. В наших исследованиях максимальная зарегистрированная глубина составила 10,4 м. Берега озера с северной и восточной сторон сложены галечниками, с западной и южной — выражены песчаные косы, близ истока р. Благодатной наблюдаются илистые отложения (собственные данные). Озеро имеет корытообразную форму с крутым и узким глинистым (часто с песком) подводным склоном и обширной пологой илисто-песчаной профундалью.

Озеро Благодатное является меромиктическим водоемом и имеет двухслойную структуру вод. Верхний слой толщиной около 2 м с соленостью от 0 до 1,1 psu. Нижний слой в пределах изобат 2,0–10,4 м олигогалинный — 3,3–6,3 psu (в среднем — 5,1 psu). Температура воды возрастала от 13,5–13,8 °C в первой-второй декадах июня до 22,2 °C в конце июля (рис. 2). На протяжении августа температура воды снизилась до 18,3 °C в середине августа. Концентрация растворенного кислорода составляла 12,0–13,4 мг/дм³ в слое воды 0–2 м, 4,7–5,8 дм³ — в слое 2–7 м и 3,26–3,9 мг/дм³ — в придонном слое профундали. Водородный показатель воды в верхнем слое составлял 5,73–7,75, глубже 2 м pH варьировался от нормального до слегка щелочного в пределах 7,3–9,1.

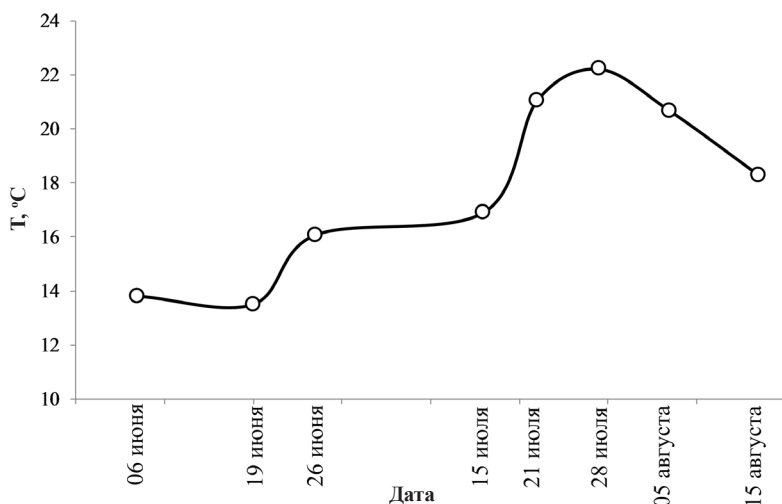


Рис. 2. Динамика температуры (T, °C) поверхностного слоя воды в оз. Благодатном в летний сезон 2021 г.

Fig. 2. Dynamics of temperature (T, °C) in the upper layer of Lake Blagodatnoye in the summer 2021

* Макоедов А.Н., Леман В.Н., Микодина Е.В. и др. Рыбоводно-биологическое обоснование строительства лососевого рыбоводного завода на озере Благодатное (о. Итуруп) : отчет о НИР / ВНИРО. М., 2011. 90 с.

Фитопланктон. Видовой состав фитопланктона разнообразен и включает 274 вида и внутривидовых таксона водорослей и цианобактерий из 8 отделов: Bacillariophyta, Charophyta, Chlorophyta, CRYPTISTA (Cryptophyta), Miozoa (Dinophyta), Euglenozoa (Euglenophyta), Ochrophyta (Chrysophyta), Cyanobacteria. Таксономический список с эколого-географической характеристикой видов водорослей представлен в статье Т.В. Никулиной и И.В. Мотыльковой [2023]. Ведущими группами по количеству видов являются диатомовые (64 % от общего количества видов), зеленые микроводоросли (16 %) и цианобактерии (13 %), что характерно для многих озерных экосистем умеренной зоны [Сиделев, Бабаназарова, 2008].

Среди всех обследованных лагунных озер Сахалино-Курильского региона оз. Благодатное имеет наибольший видовой список — 274 вида против 110 видов в летнем фитопланктоне оз. Тунайча, 175 видов — в озерах Вавайско-Чибисанской системы и 203 видов в оз. Невском [Лабай и др., 2010, 2014; Водная биота..., 2016], хотя оз. Благодатное обладает наименьшей площадью акватории и наименьшим биотопическим разнообразием, расположено на относительно небольшом о. Итуруп (по сравнению с о. Сахалин), что должно было привести к сокращению длины видового списка за счет островного изоляционизма. Данный факт требует отдельного осмысления в будущем.

Плотность фитопланктона по станциям за весь период наблюдений варьировала в пределах 1,15–160,44 млн кл./дм³, биомасса — 0,41–6,14 г/м³. Минимальные значения плотности отмечены 21 июля на станции 4, биомассы — в это же время на станции 3. Максимальные показатели, за счет вегетации колониальных цианобактерий *Aphanocapsa planctonica* (G.M.Sm.) Komárek & Anagn., *Microcystis pulverea* (H.C. Wood) Forti и диатомовых *Aulacoseira granulata* (Ehrenb.) Simonsen 1979 и *A. granulata* var. *angutissima* (O.F. Müller) Simonsen, 1979 наблюдались 15 июля на станции 4. Средняя плотность фитопланктона за теплый период составила 23,58 млн кл./дм³, биомасса — 2,49 г/м³.

Динамика плотности микроводорослей, как и биомассы, характеризуется чередой пиков, непрерывно сменяющих друг друга. Флюктуации плотности и биомассы фитопланктона, обусловленные переходным периодом исследований от биологической весны к лету и естественной сменой сообществ, в значительной степени определялись развитием цианобактерий и диатомовых водорослей. Во все периоды преобладали мелкие виды, размеры клеток которых не превышали 30 мкм. На высоком уровне развития фитопланктон находился 15 июля, 28 июля и 15 августа. Основу его численности в это время формировали колониальные цианобактерии, биомассы — диатомовые водоросли (до 92 %) (рис. 3).

Кластеризацией по индексу ценотического сходства на рассматриваемом отрезке времени выделены две фитопланктонные группировки. Смена группировок происходит между июнем и июлем, приурочена к резкому подъему температуры воды в озере с 14 до 16 °C (рис. 4).

В первой группировке, развивающейся в июне, основу плотности составляли колониальные цианобактерии родов *Aphanocapsa*, *Chroococcus*, *Microcystis*. По биомассе доминировали нитчатые цианобактерии р. *Anabaena* и колониальные диатомовые водоросли р. *Asterionella*. Видовой состав в этот период формировали 134 вида из семи отделов (охрофитовые, динофитовые, эвгленовые, криптофитовые, зеленые, диатомовые и цианобактерии), среди которых преобладали диатомовые (69 % от общего количества видов в первый период). Средняя плотность фитопланктона составляла 23,43 млн кл./дм³, средняя биомасса — 1,61 г/м³.

Во второй группировке, наблюдаемой с 15 июля по 15 августа, видовой состав за счет увеличения количества видов цианобактерий (на 12 видов), зеленых (на 14) и диатомовых водорослей (на 34) на 60 видовых и внутривидовых таксонов больше, чем в предшествующий период. Биомасса, основу которой составляли *A. granulata* и *A. granulata* var. *angutissima*, возросла почти в два раза, индекс видового разнообразия по биомассе снизился почти в два раза. Плотность, за счет мелкоклеточных колониальных цианобактерий *Aphanocapsa*, *Chroococcus*, *Microcystis*, осталась практически неизменной (табл. 3).

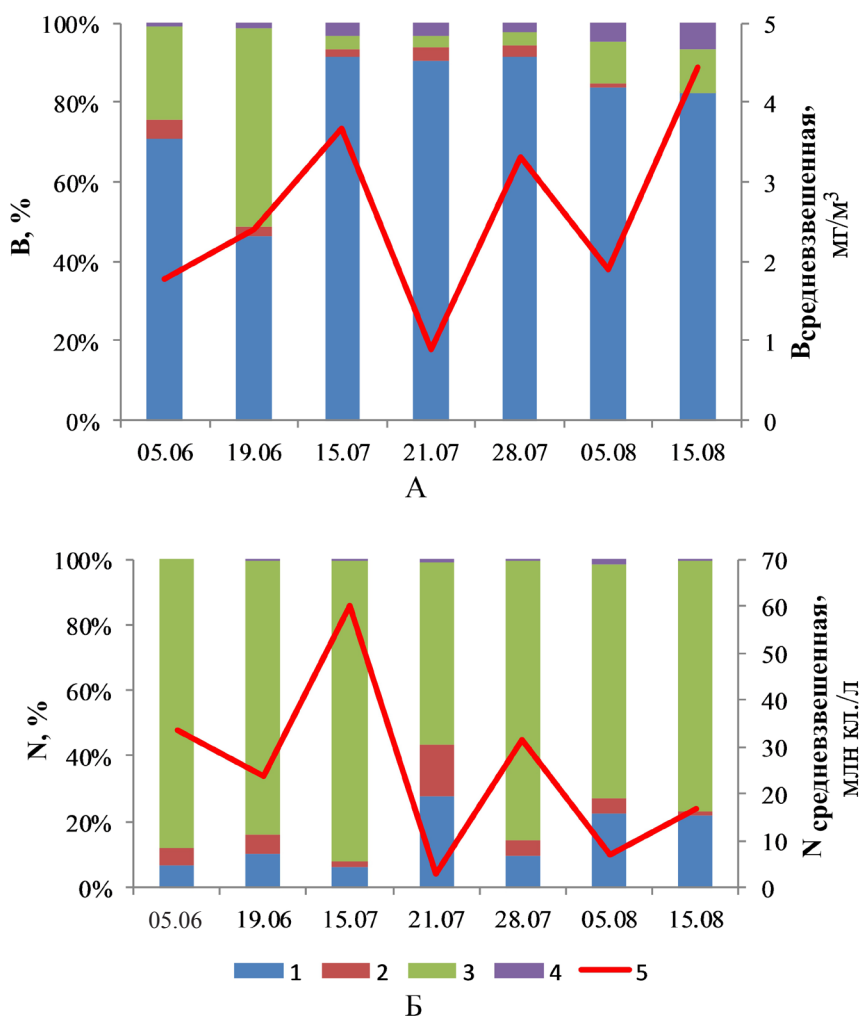


Рис. 3. Биомасса (А) и плотность (Б) основных отделов фитопланктона в оз. Благодатном летом 2021 г.: 1 — диатомовые, 2 — зеленые, 3 — цианобактерии, 4 — прочие, 5 — средневзвешенная В (А), средневзвешенная N (Б)

Fig. 3. Biomass (А) and abundance (Б) of the main phyla of phytoplankton in Lake Blagodatnoye in the summer 2021: 1 — Bacillariophyta, 2 — Chlorophyta, 3 — Cyanobacteria, 4 — other, 5 — weighted average biomass (А), weighted average abundance (Б)

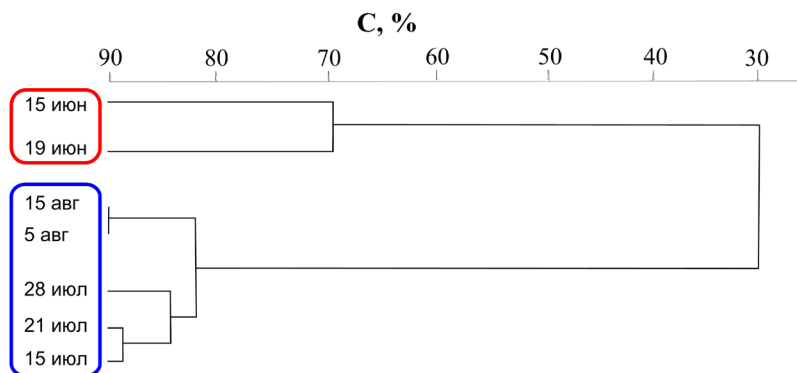


Рис. 4. Дендрограмма ценотического сходства (С, %) по плотности сезонных группировок фитопланктона в оз. Благодатном в 2021 г.

Fig. 4. Dendrogram of coenotic similarity (C, %) for species composition of phytoplankton in Lake Blagodatnoye in 2021, by taxonomic groups abundance

Таблица 3

Характеристика сезонных фитопланктонных комплексов оз. Благодатного в 2021 г.

Table 3

Characteristics of seasonal phytoplankton complexes in Lake Blagodatnoye in 2021

Название группировки	Период	Количественные показатели					Доминирующие отделы	Доминирующие виды
		S	N, млн кл./дм ³	B, г/м ³	H _N	H _B		
<i>Anabaena</i> sp. + <i>Asterionella formosa</i>	15–19.06	134	23,4	1,61	2,07	2,38	Цианобактерия (85 % (N)); Bacillariophyta (64 % (B))	<i>Anabaena</i> sp. (28 % (N)); <i>A. formosa</i> (28 % (B))
<i>Aulacoseira granulata</i> + <i>A. granulata</i> var. <i>angutissima</i>	15.07–15.08	194	23,6	2,83	2,39	1,32	Цианобактерия (85 % (N)), Bacillariophyta (11 % (N), 87 % (B))	<i>A. granulata</i> + <i>A. granulata</i> var. <i>angutissima</i> (78 % (B))

Зоопланктон. Всего в составе зоопланктона озера отмечены 25 видов из четырех крупных таксонов ранга тип/класс (табл. 4). Выявлено по сравнению с более ранними исследованиями [Ueno, 1934] появление типичных для олигогалинных вод Сахалина и

Таблица 4

Видовой состав зоопланктона оз. Благодатного

Table 4

Species composition of zooplankton in Lake Blagodatnoye

№ п/п	Таксон	Вид, форма	30.07.1932*	05.06–15.08.2021
1	Ciliata	<i>Vorticella campanula</i> Ehrenberg, 1831	***	+
2	Rotifera	<i>Keratella cochlearis cochlearis</i> (Gosse, 1851)	****	+
3		<i>Keratella irregularis</i> (Lauterborn, 1898)	–	+
4		<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	+	+
5		<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	+	+
6		<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	+	+
7		<i>Synchaeta stylata</i> Wierzejski, 1893	+	+
8		<i>Polyarthra</i> sp.	*****	+
9		<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)	+	+
10		<i>Filinia terminalis</i> (Plate, 1886)	–	+
11		<i>Trichotria pocillum</i> (Müller, 1766)	–	+
12	Cladocera	<i>Bosmina</i> (<i>Eubosmina</i>) sp.	*****	+
13		<i>Diaphanosoma</i> sp.	–	+
14		<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776) s.lato	–	+
15		<i>Coronatella rectangula</i> (G.O. Sars, 1862)	–	+
16		<i>Alona guttata</i> G.O. Sars, 1862	–	+
17		<i>Leydigia leydigi</i> (Schödler, 1863)	–	+
18		<i>Monospilus dispar</i> G.O. Sars, 1862	–	+
19		<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844) s.str.	+	+
20	Copepoda	<i>Eurytemora caspica tethysiana</i> Sukhikh, Zavarzin & Alekseev, 2023	–	+
21		<i>Sinocalanus tenellus</i> (Kikuchi K., 1928)	–	+
22		<i>Ergasilus</i> sp.	–	+
23		<i>Acanthocyclops</i> sp. (cop)	–	+
24		<i>Cyclops</i> sp. (cop)	+	+
25		Harpacticoida indet	–	+

* По Ueno [1934].

** Как *Vorticella campanulata*.

*** Как *Anuraea cochlearis*.

**** Как *Polyarthra platyptera*.

***** Как *Bosmina coregoni*.

прилегающих территорий копепоид, таких как *Sinocalanus tenellus*, *Eurytemora caspica tethysiana*. В отсутствие наблюдений мы предполагаем, что изменения могут быть связаны как с эволюцией озера, так и с возможной периодической сменой солености в соединенном короткой протокой с морем водоеме (например, периоды замытой и размытой протоки). Планктофауна озера не уникальна — все обнаруженные виды обычны в лагунных озерах о. Сахалин, а группировка видов из пресноводно-олигогалинных коловраток пресноводного происхождения и солоноватоводных каляноид морского происхождения типична для олигогалинных вод. Общее количество обнаруженных видов также находится в пределах среднего для лагунных озер Сахалино-Курильского региона — 25 видов против 28 в сообществе летнего зоопланктона оз. Тунайча, 14 видов в оз. Невском и 40 видов в озерах Вавайско-Чибисанской системы [Боруцкий, Богословский, 1964; Лабай и др., 2010, 2014; Водная биота..., 2016].

Большая часть видов относится к эупланктонным формам, в небольшом количестве встречены мейобентические (*Alona*, *Coronatella*, *Leydigia*, *Monospilus*) хидориды и гарпактикоиды, хидорусы и эвритеморы могут как обитать в открытой пелагиали, так и перемещаться по поверхности растений. По количеству видов преобладали коловратки. В структуре зоопланктонного сообщества — компоненты мелкой фракции.

Состав и показатели обилия зоопланктона значительно варьировали в течение теплого периода, что обусловлено переходным периодом от биологической весны к лету и естественной сменой сообществ. Плотность и биомасса с июня по август заметно менялись соответственно от 10550 до 99350 экз./м³ и от 47,1 до 231,0 мг/м³, без ярко выраженной привязки к температуре (рис. 5, 6). Максимум плотности во второй половине июня обусловлен массовым развитием науплиев эвритеморы, наибольшая биомасса во второй половине июля соотносится с развитием ветвистоусых рачков *Bosmina*.

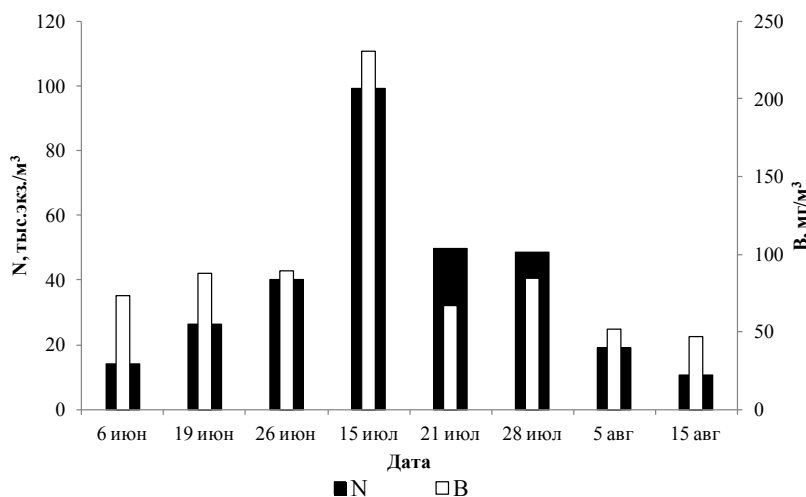


Рис. 5. Сезонная динамика количественных показателей зоопланктона оз. Благодатного в 2021 г.
Fig. 5. Seasonal dynamics of zooplankton abundance and biomass in Lake Blagodatnoye in 2021

В течение всего рассматриваемого периода преобладал мирный планктон (более 63 % биомассы зоопланктона). Роль эврифагов (в основном *Asplanchna*, *Eurytemora* и *Cyclopoidea*) была наиболее значимой в первую половину июля. Облигатные хищники были представлены клadoцерами *Leptodora kindtii*, их роль невелика и заметна только в июле-августе (рис. 7).

Кластеризацией по индексу ценотического сходства за весь период исследований выделены две сезонные группировки. Смена группировок происходила между первой и второй декадами июля при температуре поверхностного слоя 17–18 °C (рис. 8).

Первая сезонная группировка охватывает временной период с начала июня по середину июля. В сообществе зоопланктона доминируют хищные коловратки *Asplanchna*

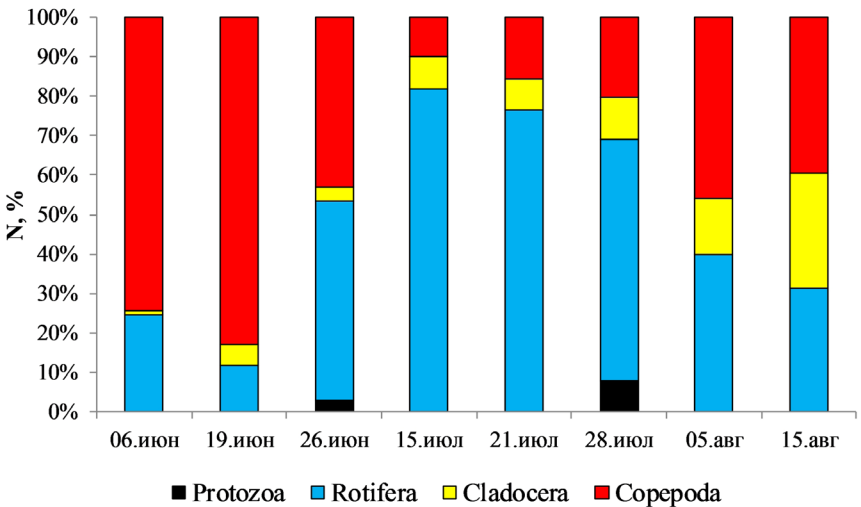
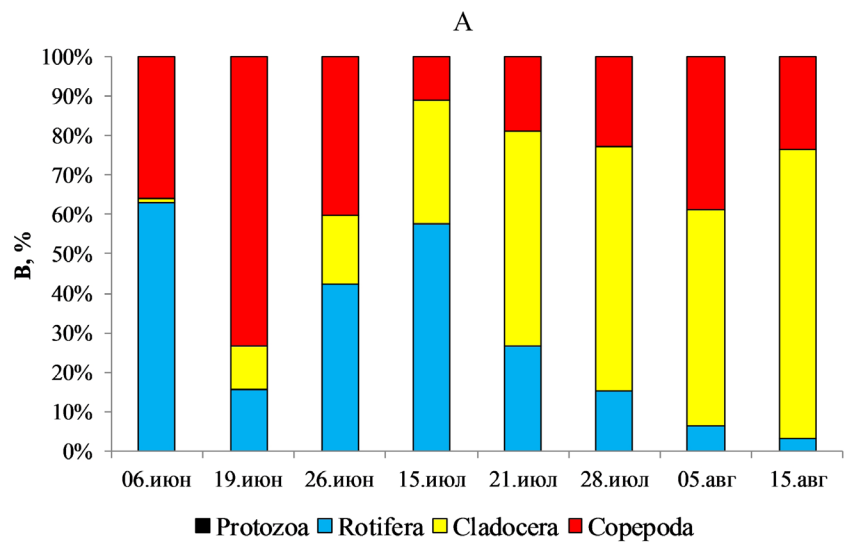


Рис. 6. Сезонная динамика относительной плотности (А) и биомассы (Б) основных групп зоопланктона в оз. Благодатном летом 2021 г.

Fig. 6. Seasonal dynamics of relative abundance (А) and biomass (Б) for the main groups of zooplankton in Lake Blagodatnoye in 2021



Б

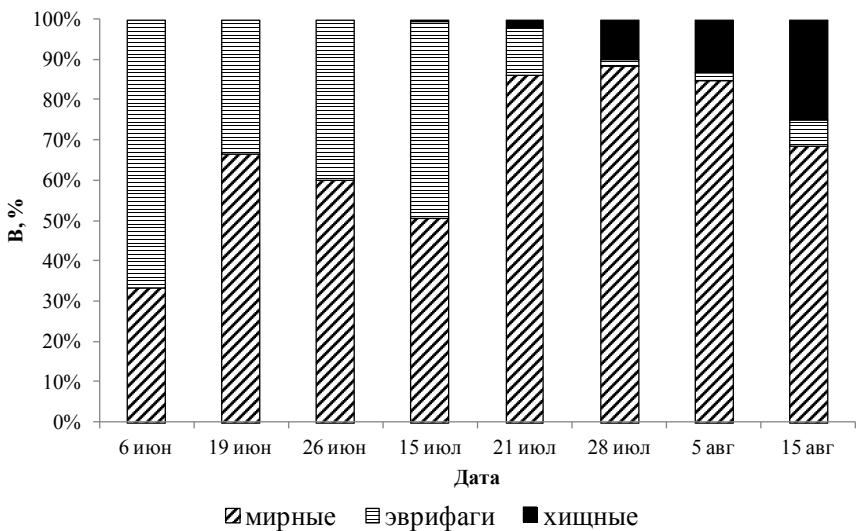


Рис. 7. Соотношение трофических групп зоопланктона по биомассе в оз. Благодатном в 2021 г.

Fig. 7. Ratio of zooplankton trophic groups in Lake Blagodatnoye in 2021, by biomass

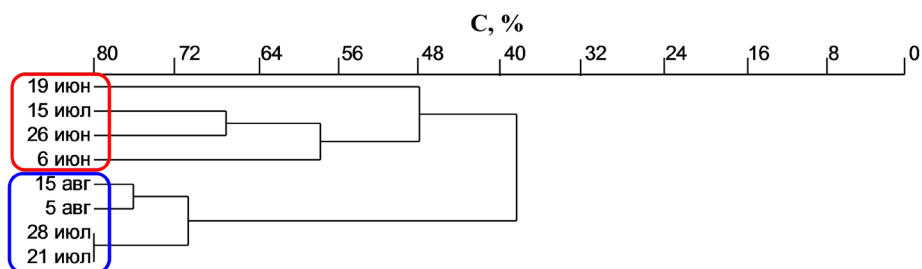


Рис. 8. Дендрограмма ценотического сходства (С, %) по биомассе сезонных группировок зоопланктона в оз. Благодатном в 2021 г.

Fig. 8. Dendrogram of coenotic similarity (C, %) for species composition of phytoplankton in Lake Blagodatnoye in 2021, by taxonomic groups biomass

priodonta, ветвистоусые раки р. *Bosmina* (*Eubosmina*) sp., младшие копеподиты циклопов и темориды *E. caspica tethysiana* (табл. 5). В группу характерных видов I порядка попали коловратки *Keratella cochlearis* (с некоторой примесью *K. irregularis*) и *Euchlanis dilatata*, науплии эвритеморы и циклопов. Показатели плотности и биомассы находились на высоком уровне. Общую биомассу зоопланктона определяли коловратки при несколько меньшем вкладе копепод и кладоцер.

Таблица 5

Количественные характеристики сезонных группировок зоопланктона оз. Благодатного в 2021 г.

Table 5

Quantitative parameters for seasonal groupings of zooplankton in Lake Blagodatnoye in 2021

Параметр		6 июня — 15 июля	21 июля — 15 августа
Т, °С (поверхностный слой)		13,5–16,9	18,3–22,2
S		24	20
N, экз./м ³		44931 ± 5077	31955 ± 3363
В, мг/м ³		120,2 ± 12,5	62,4 ± 6,1
Доминанты		<i>Asplanchna priodonta</i> , <i>Bosmina</i> (<i>Eubosmina</i>) sp., <i>Cyclopoida</i> indet., cop., <i>Eurytemora caspica tethysiana</i>	<i>Bosmina</i> (<i>Eubosmina</i>) sp., <i>Cyclopoida</i> indet., cop.
В доминант, %		84,5	62,7
В, %	Ciliata	0,001	0,006
	Rotifera	47,9	14,3
	Copepoda	31,5	25,2
	Cladocera	20,6	60,6
H _N , бит/вид		1,88	1,98
H _B , бит/вид		1,78	1,77

Вторая сезонная группировка (с середины июля по середину августа) отличалась резким снижением показателей обилия и доминированием босмин и молоди циклопов (табл. 5). К группе характерных видов I порядка относятся хищные кладоцеры *L. kindtii*, коловратки *K. cochlearis* и *K. irregularis*, *Ploesoma truncatum*, *A. priodonta*, науплии циклопид, темориды *E. caspica tethysiana* (как копеподиты, так и науплии). Снижение общей биомассы сопровождалось уменьшением биомассы коловраток и копепод при росте значимости кладоцер.

Изменения в структуре зоопланктона можно охарактеризовать как переход от весенне-летнего типа сообществ с преобладанием коловраток к летнему с превалированием рачкового компонента, который типичен для олигогалинных озер о. Сахалин. Аналогичный переход от летне-весеннего к летнему типу сообществ зоопланктона от фазы *Keratella*–*Sinocalanus* к фазе *Sinocalanus*–*Eurytemora* в близком по гидрологии оз. Тунайча происходит при температуре воды в миксолимнионе 15–17 °С [Лабай и др., 2014; Водная биота..., 2016].

Макрозообентос. В составе макрозообентоса оз. Благодатного в июне 2021 г. зарегистрированы 25 видов донных беспозвоночных из 11 таксономических групп разного порядка (табл. 6). По сравнению с прочими олигогалинными водоемами юга Дальнего Востока России отмечается значительное сокращение видового состава, что обусловлено островным изоляционизмом [Ушаков, 1948; Ключарева и др., 1964; Волова, 1974; Волова, Козьменко, 1984; Кафанов, 1984; Табунков и др., 1988; Иванков и

Таблица 6

Видовой состав макрозообентоса оз. Благодатного в июне 2021 г.

Table 6

Species composition of macrozoobenthos in Lake Blagodatnoye in June 2021

№ п/п	Таксон
	Тип Nematoda
1	Nematoda indet.
	Тип Annelida
	Класс Clitellata
	Подкласс Oligochaeta
2	<i>Lumbriculus variegatus</i> O.F. Muller, 1773
3	<i>Paranais litoralis</i> (Müller, 1780)
4	<i>Specaria josinae</i> Vejdovsky, 1883
5	<i>Tubifex tubifex</i> (Müller, 1773)
	Подкласс Hirudinea
6	Hirudinea indet.
	Тип Mollusca
	Класс Gastropoda
7	<i>Anisus iturupensis</i> (Prozorova et Starobogatov, 1997)
8	<i>Anisus</i> sp.
9	<i>Cincinna japonica</i> (Martens, 1877)
10	<i>Lymnaea zarenkovi</i> (Kruglov et Starobogatov, 1989)
	Класс Bivalvia
11	<i>Euglesa</i> sp.
	Тип Arthropoda
	Подтип Crustacea
	Класс Malacostraca
	Отряд Amphipoda
12	<i>Eogammarus barbatus</i> (Tzvetkova, 1965)
	Отряд Isopoda
13	<i>Gnorimosphaeroma kurilense</i> Kussakin, 1974
	Отряд Tanaidacea
14	<i>Sinelobus stanfordi</i> (Richardson, 1901)
	Отряд Mysida
15	<i>Neomysis awatschensis</i> (Brandt, 1851)
	Класс Hexapoda
	Отряд Trichoptera
16	<i>Goera</i> indet. (larv.)
	Отряд Diptera
17	<i>Chironomus (Lobochironomus) dorsalis</i> Meigen, 1818 (larv.)
18	<i>Cricotopus</i> gr. <i>sylvestris</i> (larv.)
19	<i>Demicryptochironomus (Irmakia) fastigatus</i> Townes (larv.)
20	<i>Dicrotendipes pulsus</i> (Walker, 1856)
21	<i>Glyptotendipes</i> gr. <i>paripes</i> Edw. (larv.)
22	<i>Orthocladius (Orthocladius) defensus</i> Makar. et Macar. (larv.)
23	<i>Polypedilum (Tripodura) scalaenum</i> Schrank (larv.)
24	<i>Procladius</i> gr. <i>choreus</i> (larv.)
25	<i>Tanytarsus</i> indet. (larv.)

др., 1999; Печенева и др., 2002; Кафанов и др., 2003; Лабай, 2011, 2015; Лабай и др., 2013, 2014; Водная биота..., 2016]. Для сравнения, в оз. Тунайча длина видового списка макрозообентоса составляет 61 вид, в оз. Айнском — 41 вид, в оз. Невском — 43 вида, в Вавайско-Чибисанской системе озер — 93 вида. Подтверждением этому выводу служит сокращение видового богатства за счет гомотопных водных гидробионтов — ракообразных, моллюсков и аннелид, в то время как амфибиотические насекомые в целом составляют основу видового списка — 10 видов из 25.

По числу видов наиболее разнообразны двукрылые насекомые, ракообразные в целом, брюхоногие моллюски и малощетинковые черви, прочие группы представлены одним видом. Осредненные показатели обилия: плотность — 409 ± 45 экз./м², биомасса — $2,846 \pm 0,388$ г/м². Основу общей плотности формируют олигохеты (34,3 %), ракообразные в целом (29,9 %; бокоплавы — 21,9 %) и двукрылые (20,2 %). Наибольший вклад в общую биомассу характеризует ракообразных в целом (46,9 %; бокоплавы — 40,8 %), двукрылых (24,8 %), гастропод (13,7 %) и олигохет (10,8 %). Доминирующим видом бентоса по озеру являются бокоплавы *Eogammarus barbatus* (40,8 % общей биомассы). Еще пять субдоминантных видов — олигохеты *Lumbriculus variegatus*, личинки хирономид *Chironomus (Lobochironomus) dorsalis*, брюхоногие моллюски *Cincinna japonica*, изоподы *Gnорimosphaeroma kurilense* и двустворчатые моллюски *Euglesa* sp. — создают 47,8 % общей биомассы.

На волновой озерной литорали (до глубины 0,5 м) на песках, гальке и крупной гальке обитают 18 видов макрозообентоса (табл. 7). Осредненные показатели обилия

Таблица 7

Количественные характеристики макрозообентоса оз. Благодатного

Table 7

Quantitative parameters of macrozoobenthos in Lake Blagodatnoye

Группа	S	N, экз./м ²	N, %	B, г/м ²	B, %
Волновая озерная литораль до глубины 0,5 м; N_N = 1,83, N_B = 1,03; I_{ABC} = 12,2 %					
Amphipoda	1	171	46,20	2,248	74,4
Gastropoda	3	5	1,27	0,275	9,1
Isopoda	1	43	11,69	0,218	7,2
Oligochaeta	4	99	26,76	0,206	6,8
Diptera	6	45	12,11	0,037	1,2
Trichoptera	1	1	0,28	0,024	0,8
Bivalvia	1	5	1,41	0,011	0,4
Hirudinea	1	1	0,28	0,004	0,1
Всего по волновой литорали	18	370	100	3,023	100
Элитораль; N_N = 2,21, N_B = 1,32; I_{ABC} = 19,0 %					
Diptera	5	213	36,78	2,382	68,50
Gastropoda	3	60	10,34	0,359	10,30
Oligochaeta	2	187	32,18	0,351	10,10
Bivalvia	1	73	12,64	0,236	6,80
Isopoda	1	33	5,75	0,143	4,10
Amphipoda	1	7	1,15	0,005	0,10
Tanaidacea	1	7	1,15	0,001	0,04
Всего по элиторали	14	580	100	3,477	100
Профундаль; N_N = 1,69, N_B = 1,59; I_{ABC} = 11,5 %					
Diptera	3	62	17,07	0,778	36,9
Gastropoda	1	53	14,63	0,611	29,0
Oligochaeta	2	182	50,01	0,456	21,6
Bivalvia	1	53	14,63	0,121	5,7
Mysida	1	4	1,22	0,102	4,8
Nematoda	1	4	1,22	0,031	1,5
Isopoda	1	4	1,22	0,012	0,5
Всего по профундали	10	362	100	2,111	100

составили: плотность — 370 ± 50 экз./м², биомасса — $3,023 \pm 0,459$ г/м². Основу общей плотности формировали ракообразные в целом, олигохеты и двукрылые. Наибольший вклад в общую биомассу характеризовал ракообразных в целом, преимущественно амфипод. Доминировали амфиподы *E. barbatus* (74,4 % от общей биомассы). Субдоминантные виды (характерные I порядка), изоподы *G. kurilense* и олигохеты *L. variegatus*, совместно формировали 12,3 % от общей биомассы.

С ростом глубины до 0,5–5,0 м на элиторали в составе макрозообентоса отмечены 14 видов с интегральной средней плотностью 580 ± 59 экз./м² и биомассой $3,477 \pm 0,447$ г/м² (табл. 7). Наиболее значимый вклад по плотности имеют двукрылые и олигохеты. Основу общей биомассы формируют двукрылые. Доминантами в донном сообществе являются личинки хирономид *C. dorsalis* (65,5 % общей биомассы). Субдоминанты — олигохеты *L. variegatus*, двустворчатые моллюски *Euglesa* sp., брюхоногие моллюски *Lymnaea zarenkovi* и изоподы *G. kurilense* — совокупно формируют еще 27,2 % общей биомассы.

При увеличении глубины более 5 м грунт дна сменяется на илисто-песчаный. Длина видового списка сократилась до 10 видов, что во многом обусловлено влиянием солености в зоне α -хорогалиникума [Хлебович, 1974]. Средняя интегральная плотность составляет 364 ± 36 экз./м², биомасса — $2,110 \pm 0,248$ г/м² (табл. 7). Основу общей плотности формируют олигохеты, двукрылые, брюхоногие и двустворчатые моллюски. Наибольший вклад в общую биомассу вносят двукрылые, гастроподы и олигохеты. Отмечена полидоминанта брюхоногих моллюсков *C. japonica*, олигохет *L. variegatus* и хирономид *C. dorsalis*, которые совместно формируют 83,5 % общей биомассы. На долю субдоминант — двустворчатых моллюсков *Euglesa* sp. и хирономид *Procladius* gr. *choreus* — пришлось еще 9,4 % общей биомассы.

Сообщества макрозообентоса, обнаруженные в оз. Благодатном, вполне обычны в пресноводных и олигогалинных озерах южного Сахалина [Лабай и др., 2010; Водная биота..., 2016].

Сообщество макрозообентоса элиторали является переходным между сообществом литорали и профундали, на что указывают высокие значения индекса видового разнообразия (более 2 бит/вид, против менее 2 бит/вид на литорали и в профундали).

Продукция планктона и бентоса. Для фитопланктона оз. Благодатного соотношение Р/В неизвестно. По данным разных авторов суточная продукция в летний период для мезотрофных озер бореальной зоны России составляет 0,05–0,50 мгС/дм³ · сут, медиана — 0,275 мгС/дм³ · сут, или 2942,51 кал/м³ · сут [Гутельмахер, 1986; Неверова-Дзиопак, Цветкова, 2020]. Средняя биомасса фитопланктона мезотрофных озер изменяется в пределах 1–3 мг/дм³ [Милиус, Кываск, 1979; Трифонова, 1979], в медиане — 2 мг/дм³, или 10500 кал/м³. Отсюда суточный Р/В-коэффициент равен 0,28. В целом за теплый период (92 дня) расчетная величина совокупной продукции фитопланктона в 1 м³ составляет 70,2 г/м³, или 368573 кал/м³ (368,6 ккал/м³).

Продукция зоопланктона изменялась от 0,82 кал/м³ · сут в начале июня до 12,39 кал/м³ · сут в конце июля (рис. 9); максимум обусловлен массовым развитием босмин. Суточный Р/В-коэффициент в среднем за рассматриваемый период составил 0,12. В целом за теплый период (92 дня) совокупная продукция зоопланктона равна 511,2 кал/м³. Продукция мирного зоопланктона превышала продукцию хищного в соотношении 2,5–23,6 (в среднем — 11,6). Наибольшее соотношение (16,8–23,6) отмечается во второй половине июля — начале августа.

Расчет продукции макрозообентоса проведен для литорали, элиторали и профундали в соответствии с температурными поправками.

На литорали в летний период (92 дня) продукция мирного зообентоса составляет 8871 кал/м². Из них 73,9 % приходится на макроизмельчителей — собирающих детритофагов (бокоплавы *E. barbatus*), 9,1 % — на микроизмельчителей (изоподы *G. kurilense*). Третье место в производстве продукции (9,0 %) принадлежит грунтофагам (олигохеты). Прочие трофические группы значительного вклада в общую продукцию

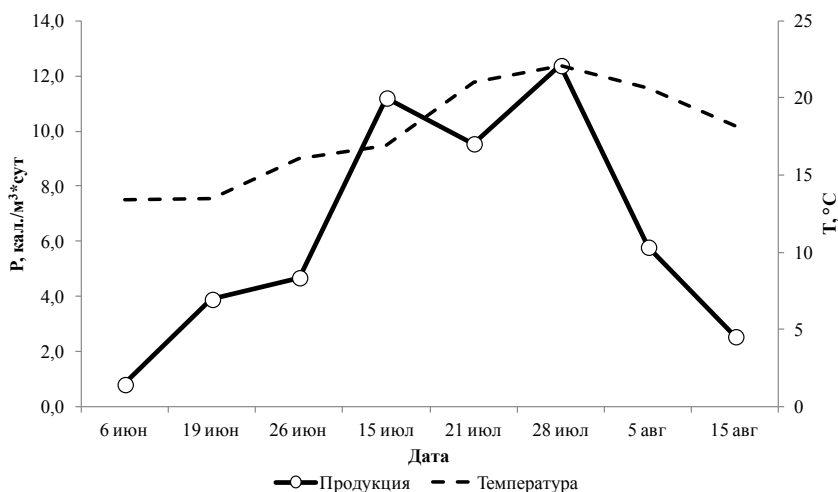


Рис. 9. Динамика продукции (P , кал/м³ · сут) зоопланктона и температуры воды (T , °C) в оз. Благодатном в 2021 г.

Fig. 9. Dynamics of zooplankton production (P , cal/m³day) and water temperature (T , °C) in Lake Blagodatnoye in 2021

не имеют. Суммарный рацион хищных донных гидробионтов составляет 1,3 % общей продукции мирного зообентоса. В целом за летний период продукция макрозообентоса составила 95,671 кал/м² · сут, или 8802 кал/м² (табл. 8).

На элиторали совокупная продукция макрозообентоса несколько сократилась. Продукция мирного зообентоса — 8599 кал/м², в том числе 75,5 % приходится на собирающих детритофагов (ряд видов хирономид, клешненоносные раки, шаровки), 12,1 % — на грунтофагов (малощетинковые черви), 5,6 % принадлежит соскребателям (брюхоногие моллюски). Роль микроизмельчителей ниже — 4,6 %. Доля хищного бентоса равна 8,5 % от общей продукции мирных гидробионтов. Суммарно продукция за летний период составила 8183 кал/м² (88,95 кал/м² · сут) (табл. 8).

В профундали отмечено дальнейшее уменьшение продукции: 49,9 % продукции мирного бентоса относится к собирающим детритофагам (ряд видов хирономид, мизиды, шаровки), 27,1 % — к грунтофагам (малощетинковые черви), 20,8 % принадлежит группе со смешанными характеристиками (детритофаги — соскребатели — фильтраторы), представленной брюхоногим моллюском *C. japonica*. Рацион хищных донных гидробионтов равен 20,7 % от интегральной продукции мирного зообентоса. В целом продукция макрозообентоса за летний период равна 4077 кал/м² (44,311 кал/м² · сут) (табл. 8).

В прибрежной части озера на изобатах 0–3 м продукция фитопланктона за летний период равна 552860 кал/м² (табл. 9). Зоопланктон потребляет всего 0,7 % продукции фитопланктона. Продукция мирного зоопланктона за этот же период составляет 1117 кал/м². Из этой величины 46,3 % уходит на рацион хищного зоопланктона. Совокупная продукция зоопланктона составляет 767 кал/м². В макрозообентосе на питание соскребателей (различные виды брюхоногих моллюсков и ручейники) переходит 1667 кал/м² продукции фитоперифитона. Детритофагами (в сумме, включая долю в составных группах: частично амфиподы, клешненоносные ослики, личинки хирономид, частично брюхоногие моллюски и ручейники) потребляется 20241 кал/м² осаждаемой детритной органики. Грунтофаги (малощетинковые черви) утилизируют 3329 кал/м² органического вещества, захороненного в грунте. Сестонофаги используют еще 169 кал/м² продукции фитопланктона (0,031 %). Измельчители грубой органики (амфиподы и изоподы) потребляют 3410 кал/м². В целом за период июнь–август продукция мирного зообентоса составляет 8644 кал/м²: 70,2 % — детритофаги, 11,8 % — измельчители, 11,6 % — грунтофаги, 5,8 % — соскребатели и 0,6 % — сестонофаги. Из общей продукции мирного

Таблица 8
Расчет продукции макрозообентоса оз. Благодатного в летний период 2021 г. (92 дня),
кал/м²

Table 8
Calculation of macrozoobenthos production in Lake Blagodatnoye in summer 2021
(cal/m² per 92 days)

Трофическая характеристика	Элементы энергетического баланса уравнения			
	R	P	A	C
Волновая озерная литораль до глубины 0,5 м				
Мирный бентос				
Br, Dt	6559,3	6559,3	13118,5	21864,2
De	796,7	796,7	1593,4	2655,6
Dt	254,3	254,3	508,5	847,6
Dt, Gr, Su	80,0	80,0	160,0	266,6
Dt, Pr	33,1	33,1	66,2	110,3
Gr	243,8	243,8	487,6	812,7
Gr, Dt	93,4	93,4	186,7	311,2
mBr	809,3	809,3	1618,6	2697,7
Su	1,5	1,5	2,9	4,9
Всего мирный бентос		8871		29571
Хищный бентос				
Dt, Pr	33,1	33,1	66,2	82,8
Sp	13,2	13,2	26,4	33,0
Всего хищный бентос		46,3		115,8
Всего по литорали		8802		
Элитораль (0,5–5,0 м)				
Мирный бентос				
–	0,0	0,0	0,0	0,0
Br, Dt	20,5	20,5	40,9	68,2
De	1039,1	1039,1	2078,1	3463,5
Dt	6493,3	6493,3	12986,7	21644,4
Dt, Gr, Su	165,2	165,2	330,4	550,6
Gr	481,5	481,5	963,0	1604,9
mBr	399,4	399,4	798,9	1331,4
Всего мирный бентос		8599		28663
Хищный бентос				
Pr	277,0	277,0	554,1	692,6
Всего хищный бентос		277		693
Всего по элиторали		8183		
Профундаль				
Мирный бентос				
–	65,7	65,7	131,3	218,8
Br, Dt	0,0	0,0	0,0	0,0
De	1240,1	1240,1	2480,2	4133,7
Dt	2289,2	2289,2	4578,4	7630,7
Dt, Gr, Su	952,1	952,1	1904,1	3173,6
Gr	0,0	0,0	0,0	0,0
mBr	36,5	36,5	73,0	121,7
Всего мирный бентос		4584		15278
Хищный бентос				
Pr	337,9	337,9	675,9	844,8
Всего хищный бентос		338		845
Всего по профундали		4077		

Таблица 9

Элементы балансового равенства планктонного и бентосного сообщества оз. Благодатного
в летний период 2021 г. (92 дня), ккал/м²

Table 9

Elements of balance equality for production of the planktonic and benthic communities
in Lake Blagodatnoye in summer 2021 (kcal/m² per 92 days)

Компонент биоты	Глубина 0–3 м		Глубина 3–9 м	
	Р	С	Р	С
Фитопланктон	552,86	–	2580	–
Зоопланктон				
Мирный зоопланктон	1,117	4,04	5,211	26,186
Хищный зоопланктон	0,167	0,517	0,780	2,413
Всего зоопланктон	0,767	–	3,578	–
Зообентос				
Мирный зообентос				
Br, Dt	1,110	3,701	0,008	0,027
De	0,999	3,329	1,163	3,876
Dt	5,453	18,178	3,950	13,205
Dt, Gr, Su	0,151	0,503	0,644	2,147
Dt, Pr	0,006	0,018	0	0
Gr	0,442	1,473	0,193	0,642
Gr, Dt	0,016	0,052	0	0
mBr	0,468	1,559	0,182	0,607
Su	0,0002	0,001	0	0
Виды с неизвестной трофической характеристикой	0,0000	0,000	0,039	0,131
Всего мирный бентос	8,644	28,814	6,179	20,636
Хищный зообентос	0,239	0,596	0,314	0,785
Всего зообентос	8,286	–	5,708	–

зообентоса на питание хищного зообентоса переходит 6,9 % общей продукции мирного зообентоса. При ассимиляции этой энергии образуется 239 ккал/м² продукции хищных беспозвоночных. Интегрально резерв продукции зоопланктона и зообентоса, который может быть направлен на питание прибрежных рыб, равен 9053 ккал/м².

Для открытой акватории озера над изобатами 3–9 м продукция фитопланктона составляет 2580 ккал/м² (табл. 9). Зоопланктон потребляет 26186 ккал/м² или всего 1,01 % продукции фитопланктона. Остальная продукция фитопланктона потребляется донными сестонофагами, оседает на дно для дальнейшего участия в детритной цепи питания и частично выносится через протоку в море (неустановленная величина). Продукция мирного зоопланктона равна 5211 ккал/м², 46,3 % этой величины уходит на рацион хищного зоопланктона. Суммарная продукция зоопланктона составляет 3578 ккал/м². В макрозообентосе детритофагами (в сумме, включая долю в составных группах: частично амфиподы, клешненосные ослики, личинки хирономид, частично брюхоногие моллюски) потребляется 14066 ккал/м² осаждаемой органики. Грунтофаги (малощетинковые черви) утилизируют еще 3876 ккал/м² органического вещества грунта. На питание соскребателей (различные виды брюхоногих моллюсков) переходит 1358 ккал/м² продукции фитоперифитона. Сестонофаги используют еще 716 ккал/м² продукции фитопланктона (0,028 %). Измельчители грубой органики (амфиподы и изоподы) потребляют 621 ккал/м². В целом за лето продукция мирного зообентоса равна 6179 ккал/м²: 68,1 % — детритофаги, 18,8 % — грунтофаги, 6,6 % — соскребатели, 3,0 % — измельчители и 3,5 % — сестонофаги. На питание хищного зообентоса используется 12,7 % общей продукции мирного зообентоса. Продукция хищных беспозвоночных равна 314 ккал/м². Продукция макрозообентоса в целом, которую можно принять за кормовую для питания рыб-бентофагов, составляет 5708 ккал/м². Суммарный резерв

кормовых организмов зоопланктона и бентоса для рыб (суммированная продукция) равен 9286 кал/м².

Заключение

Озеро Благодатное является типичным для юга Дальнего Востока России олигогалинным меромиктическим водоемом с двухслойной вертикальной структурой. Верхний слой пресноводно-олигогалинный, нижний — олигогалинно-солонатоводный. Наибольший прогрев воды до 22 °С в поверхностном слое приурочен ко второй половине июля — началу августа.

Фитопланктон озера формируют 274 вида с преобладанием диатомовых водорослей (64 %), что является наибольшей величиной среди всех обследованных лагунных озер юга Сахалино-Курильского региона. Плотность и биомасса фитопланктона изменяются в широких пределах — соответственно от 1,15 до 160,44 млн кл./дм³ и от 0,41 до 6,14 г/м³. В динамике плотности и биомассы микроводорослей наблюдается череда пиков.

Видовой состав зоопланктона включает 25 видов, типичных для лагунных озер южной части Сахалино-Курильского региона. Наблюдалась широкая изменчивость плотности и биомассы — соответственно от 10550 до 99350 экз./м³ и от 47,1 до 231,0 мг/м³.

По изменчивости структуры в фито- и зоопланктоне выделяются по две сезонные группировки. В фитопланктоне смена группировок отмечается на границе июня и июля при переходе через температуру поверхностного слоя 14–16 °С. Ключевыми видами раннелетней группировки являются цианобактерии родов *Aphanocapsa*, *Chroococcus*, *Microcystis*, *Anabaena* и диатомовые водоросли р. *Asterionella*. Во второй летней группировке наиболее значимы *A. granulata* и *A. granulata angustissima*. В зоопланктоне граница между раннелетней и позднелетней группировками сдвинута на середину июля и характеризуется температурой воды 17–18 °С. В раннелетней группировке доминируют коловратки *A. priodonta*, кладоцеры *Bosmina* sp., младшие копеподиты циклопов и *E. caspica tethysiana*. В позднелетней группировке доминантами являются *Bosmina* sp. и молодь циклопов.

Макрозообентос озера объединяет 25 видов беспозвоночных, основу видового разнообразия которых формируют амфибиотические насекомые. Отмечается изменение видового разнообразия, плотности и биомассы от волновой литорали (18 видов, 370 ± 50 экз./м², 3,023 ± 0,459 г/м²) к элиторали (14 видов, 580 ± 59 экз./м², 3,477 ± 0,447 г/м²) и далее к профундали (10 видов, 364 ± 36 экз./м², 2,110 ± 0,248 г/м²). Состав доминант изменяется от амфипод *E. barbatus* на литорали до хирономид *C. dorsalis* на элиторали и до гастропод *C. japonica*, олигохет *L. variegatus* и хирономид *C. dorsalis* в профундали.

В интервале глубин 0–3 м за период июнь–август продукция фитопланктона составляет 552860 кал/м². Зоопланктон потребляет всего 0,7 % продукции фитопланктона. Продукция зоопланктона равна 767 кал/м². Продукция мирного зообентоса составляет 8644 кал/м²: 70,2 % — детритофаги, 11,8 % — измельчители, 11,6 % — грунтофаги, 5,8 % — соскребатели и 0,6 % — сестонофаги. Из общей продукции мирного зообентоса на питание хищного зообентоса переходит 6,9 %. В целом на питание рыб-бентофагов выделяется «резервная» продукция макрозообентоса, равная 8286 кал/м².

В открытой акватории озера над изобатами 3–9 м продукция фитопланктона составляет 2580 ккал/м². Зоопланктон выедает 1,01 % продукции фитопланктона. Продукция зоопланктона составляет 3578 кал/м². Продукция мирного зообентоса составляет 6179 кал/м²: 68,1 % — детритофаги, 18,8 % — грунтофаги, 6,6 % — соскребатели, 3,0 % — измельчители и 3,5 % — сестонофаги. Из общей продукции мирного зообентоса на питание хищного зообентоса переходит 12,7 %. Продукция макрозообентоса в целом составляет 5708 кал/м². Суммарный резерв кормовых организмов зоопланктона и бентоса для рыб (суммированная продукция) равен 9286 кал/м².

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы искренне благодарны сотрудникам ООО «Континент» и студентам Сахалинского государственного университета, принимавшим участие в отборе проб и измерении гидрологических показателей на оз. Благодатном в 2021 г.

The authors are sincerely grateful to staff of Continent Ltd. and students of Sakhalin State University who took part in sampling and assisted in hydrological measurements on Lake Blagodatnoye in 2021.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsorship.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The article does not contain any studies involving animals in the experiments performed by any of the authors.

The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

В.С. Лабай разработал программу исследований, осуществлял общее руководство, участвовал в обработке проб бентоса, полученных данных и в написании статьи. И.В. Мотылькова и Д.С. Заварзин обрабатывали пробы планктона, принимали участие в анализе данных и написании статьи. А.В. Литвиненко на ряде этапов руководила сбором проб, участвовала в анализе данных и написании статьи. И.А. Атаманова руководила отбором проб на начальном этапе исследований и участвовала в написании статьи. Е.В. Абрамова, О.Н. Березова, Т.С. Шпилко, А.И. Водопьянова и О.Б. Шарлай принимали участие в обработке проб бентоса. Все авторы обсуждали полученные результаты.

V.S. Labay developed the research program, provided general management, took part in processing the benthos samples, the data analysis and writing and illustrating the text; I.V. Motylkova and D.S. Zavarzin processed the samples of plankton and took part in the data analysis and writing and illustrating the text; A.V. Litvinenko supervised the samples collection and took part in the data analysis and writing and illustrating the text; I.A. Atamanova supervised the sampling at the initial stage and took part in writing and illustrating the text; E.V. Abramova, O.N. Berezova, T.S. Shpilko, A.I. Vodopyanova, and O.B. Sharlay participated in processing the benthos samples. Results of the study were discussed by all authors jointly.

Список литературы

Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию : моногр. — Л. : Гидрометеиздат, 1989. — 152 с.

Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тел планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. — Л. : ЗИН АН СССР, 1979а. — С. 58–79.

Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. — Л. : Наука, 1979б. — С. 169–172.

Баранова С.С. Пресноводные диатомовые водоросли Курильских островов // Систематика и экология речных организмов. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1989. — С. 138–141.

Боруцкий Е.В. Определитель свободноживущих пресноводных веслоногих раков СССР и сопредельных стран по фрагментам в кишечниках рыб. — М. : АН СССР, 1960. — 218 с.

- Боруцкий Е.В., Богословский А.С.** Зоопланктон озер Южного Сахалина // Озера Южного Сахалина и их ихтиофауна. — М. : МГУ, 1964. — С. 97–140.
- Брагинский Л.П.** Размерно-весовая характеристика руководящих форм прудового зоопланктона // Вопр. ихтиол. — 1957. — Вып. 9. — С. 188–191.
- Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е.** Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2008. — 280 с.
- Винберг Г.Г.** О зависимости интенсивности обмена у членистоногих от величины тела // Уч. зап. Белорус. ун-та. — 1956. — Вып. 26, сер. биол. — С. 243–254.
- Водная биота озера Тунайча (южный Сахалин) и условия ее существования** / Коллектив авторов; под ред. В.С. Лабая. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2016. — 240 с.
- Волова Г.Н.** Макрозообентос солоноватых водоемов Южного Приморья (Японское море) // Гидробиол. журн. — 1974. — Т. 10, № 6. — С. 32–37.
- Волова Г.Н., Козьменко В.Б.** Бентос лагуны Чайво (о. Сахалин) // Фауна и экология морских организмов. — Владивосток : ДВГУ, 1984. — С. 125–136. Деп. в ВИНТИ № 3651-84.
- Гутельмахер Б.Л.** Метаболизм планктона как единого целого. Трофометаболические взаимодействия зоо-и фитопланктона : моногр. — Л. : Наука, 1986. — 155 с.
- Дюран Б., Оделл П.** Кластерный анализ : моногр. : пер. с англ. — М. : Статистика, 1977. — 128 с.
- Иванков В.Н., Андреева В.В., Тяпкина Н.В. и др.** Биология и кормовая база тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни : моногр. — Владивосток : ДВГУ, 1999. — 260 с.
- Извекова Э.И.** Питание // Бентос Учинского водохранилища. — М. : Наука, 1980. — С. 72–101. (Тр. ВГБО АН СССР, т. 23.)
- Каев А.М., Ромасенко Л.В.** Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел) : моногр. — Южно-Сахалинск : СахГУ, 2017. — 124 с.
- Кафанов А.И.** Бентос лагун северо-восточного Сахалина // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов : тез. докл. 2-й науч.-практ. конф. — Южно-Сахалинск : Геогр. об-во СССР, 1984. — С. 147–150.
- Кафанов А.И., Лабай В.С., Печенева Н.В.** Биота и сообщества макробентоса лагун северо-восточного Сахалина : моногр. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2003. — 176 с.
- Ключарева О.А., Коренева Т.А., Сокольская Н.Л., Старобогатов Я.И.** Донные беспозвоночные озер Южного Сахалина // Озера южного Сахалина и их ихтиофауна. — М. : МГУ, 1964. — С. 169–189.
- Комендантов А.Ю., Орлова М.И.** Дальнейшее изучение макрозообентоса реки Гладкой (залив Посьета, Японское море) // Тр. ЗИН АН СССР. — 1990. — Т. 218. — С. 161–174.
- Комендантов А.Ю., Орлова М.И.** Экология эстуарных двустворчатых моллюсков и полихет южного Приморья : Тр. ЗИН РАН. Сер. Исследования фауны морей. — 2003. — Вып. 52(60). — 164 с.
- Коновалова Г.В.** Структура планктонного фитоценоза залива Восток Японского моря // Биол. моря. — 1984. — Т. 10, № 1. — С. 13–23.
- Константинов А.С.** Питание личинок хирономид и некоторые пути повышения кормности водоемов // Тр. 6-го совещ. по проблемам биологии внутренних вод. — М. ; Л., 1959. — С. 260–269.
- Куренков С.И.** Две репродуктивно изолированные группы жилой нерки *Oncorhynchus nerka kannerlyi* (Suckley) Кроноцкого озера // Вопр. ихтиол. — 1977. — Т. 17, № 4. — С. 597–606.
- Куренков С.И.** Популяционная структура кокани Кроноцкого озера : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 1979. — 22 с.
- Куренков С.И.** Результаты интродукции кокани в озера Камчатки // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки : докл. обл. науч.-практ. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчат. печат. двор, 1999. — С. 139–141.
- Лабай В.С.** Видовой состав макрозообентоса лагун о. Сахалин // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 183. — С. 125–144. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-183-125-144.
- Лабай В.С.** Состав и распределение макрозообентоса в озере Невское (остров Сахалин) // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Тр. СахНИРО. — 2011. — Т. 12. — С. 152–166.
- Лабай В.С., Атаманова И.А., Заварзин Д.С. и др.** Водоемы острова Сахалин: от лагун к озерам : моногр. — Южно-Сахалинск : Сахалин. обл. краевед. музей, 2014. — 208 с.
- Лабай В.С., Даирова Д.С., Курилова Н.В., Шпилько Т.С.** Макробентос залива Байкал (остров Сахалин) // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Тр. СахНИРО. — 2013. — Т. 14. — С. 211–236.

Лабай В.С., Заварзин Д.С., Ившина Э.Р., Литвиненко А.В. Питание рыб озера Благодатное (о-в Итуруп, Курильские острова) в летний период // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — 2023. — Вып. 10. — С. 97–113. DOI: 10.25221/levanidov.10.10.

Лабай В.С., Заварзин Д.С., Мухаметова О.Н. и др. Планктон и бентос озер Вавайской системы (южный Сахалин) и условия их обитания : моногр. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2010. — 216 с.

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

Литвиненко А.В., Заварзин Д.С., Гринберг Е.В. Условия подращивания молоди тихоокеанских лососей в озерах о. Итуруп // Балтийский морской форум : мат-лы 9-го Междунар. Балтийского форума. — Калининград : БГАРФ, 2021. — Т. 3. — С. 97–107.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / ред. Г.Г. Винберг и Г.М. Лаврентьева. — Л. : ГосНИОРХ, 1984. — 33 с.

Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России: методическое пособие / отв. ред. Т.М. Тиунова. — М. : ВНИРО, 2003. — 95 с.

Милиус А.Ю., Кываск В.О. О количественных показателях фитопланктона как индикаторах трофности // Изучение и освоение водоемов Прибалтики и Белоруссии : тез. докл. 2-й науч. конф. — Рига : Зинатне, 1979. — С. 132–134.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона // Труды проблемных и тематических совещаний, вып. 2 : Проблемы гидробиологии внутренних вод. — М. ; Л. : АН СССР, 1954. — С. 223–241.

Неверова-Дзюпак Е., Цветкова Л.И. Оценка трофического состояния поверхностных вод : моногр. — СПб. : СПбГАСУ, 2020. — 176 с.

Никулина Т.В. Пресноводные водоросли // Растительный и животный мир Курильских островов. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — С. 21–34.

Никулина Т.В., Мотылькова И.В. Видовой состав фитопланктона оз. Благодатное (о-в Итуруп, Курильские острова, Россия) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — 2023. — Вып. 10. — С. 182–201. DOI: 10.25221/levanidov.10.16.

Палий В.Ф. О количественных показателях при обработке фаунистических материалов // Зоол. журн. — 1961. — Т. 40, вып. 1. — С. 3–6.

Пастернак А.Ф. Усвояемость пищи и коэффициент использования энергии усвоенной пищи на рост япономорской мизиды *Neomysis mirabilis* (Czerniavsky) // Энергетические аспекты роста и обмена водных животных : мат-лы симпоз. — Киев : Наук. думка, 1972. — С. 169.

Печенева Н.В., Лабай В.С., Кафанов А.И. Донные сообщества лагуны Ныйво (северо-восточный Сахалин) // Биол. моря. — 2002. — Т. 28, № 4. — С. 254–261.

Радченко И.Г., Капков В.И., Федоров В.Д. Практическое руководство по сбору и анализу морского фитопланктона. — М. : Мордвинцев, 2010. — 60 с.

Растительный и животный мир Курильских островов : мат-лы Междунар. Курильского проекта / отв. ред. С.Ю. Стороженко. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 160 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Сахалин и Курилы / под ред. И.Ф. Даниловой. — Л. : Гидрометеиздат, 1964. — Т. 18, вып. 3. — 124 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / под ред. В.А. Абакумова. — Л. : Гидрометеиздат, 1983. — 239 с.

Рыбы Курильских островов / под ред. О.Ф. Гриценко. — М. : ВНИРО, 2012. — 384 с.

Свирская Н.Л. Методические указания по исследованию зоопланктона для определения состояния фоновых пресноводных экосистем. — М. : Гидрометеиздат, 1987. — 25 с.

Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Структура фитопланктона высокоэвтрофного озера Неро // Изв. Оренбургского государственного аграрного университета. — 2008. — № 4. — С. 187–190.

Табунков В.Д., Аверинцев В.Г., Сиренко Б.И., Шереметевский А.И. Состав и структура донного населения лагун Набиль и Пильтун (северо-восточный Сахалин) // Биота и сообщества дальневосточных морей: лагуны и заливы Камчатки и Сахалина. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1988. — С. 7–30.

Трифорова И.С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка : моногр. — Л. : Наука, 1979. — 168 с.

- Уломский С.Н.** К вопросу о методике определения видовой биомассы планктона // Изв. ВНИОРХ. — 1952. — Т. 30. — С. 108–118.
- Умнов А.А., Алимов А.Ф.** Соотношение продукции с общим потоком энергии через популяцию // Общие основы изучения водных экосистем. — Л. : Наука, 1979. — С. 133–139.
- Ушаков П.В.** Фауна беспозвоночных Амурского лимана и соседних опресненных участков Сахалинского залива // Памяти акад. С.А. Зернова. — М. ; Л. : АН СССР, 1948. — С. 175–191.
- Хлебович В.В.** Критическая соленость биологических процессов : моногр. — Л. : Наука, 1974. — 235 с.
- Хмелева Н.Н.** Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных : моногр. — Киев : Наук. думка, 1973. — 183 с.
- Численко Л.Л.** Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела : моногр. — Л. : Наука, 1968. — 106 с.
- Южные Курильские острова (природно-экономический очерк)** / Л.М. Алексеева, В.В. Белашко, Г.В. Воронов и др. — Южно-Сахалинск, 1992. — 156 с.
- Czekanowski J.** Zur Differential Diagnose der Neandertalgruppe // Korrespondenz-Blatt der Deutschen Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte. — 1909. — Vol. 40. — P. 44–47.
- Fukushima H.** A list of Japanese freshwater algae. Including the marine species of blue-green algae and fossil diatoms 1 // Journal of the Yokohama Municipal University Series C. — 1955. — Vol. 42. — P. 1–26.
- Fukushima H.A.** A list of Japanese freshwater algae. Including the marine species of blue-green algae and fossil diatoms 2 // Journal of the Yokohama Municipal University Series C. — 1956. — Vol. 46. — P. 1–12.
- Fukushima H.A.** A list of Japanese freshwater algae. Including the marine species of blue-green algae and fossil diatoms 3 // Journal of the Yokohama Municipal University Series C. — 1957. — Vol. 71. — P. 1–24.
- Fukushima H.A.** A list of Japanese freshwater algae. Including the marine species of blue-green algae and fossil diatoms 4 // Journal of the Yokohama Municipal University Series C. — 1958. — Vol. 98. — P. 1–20.
- Macdonald T.A., Burd B.J., Macdonald V.I., van Roodseelaar A.** Taxonomic and feeding guild classification for the marine benthic macroinvertebrates of the Strait of Georgia, British Columbia : Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. — 2010. — № 2874. — 62 p.
- Meire P.M. and Dereu J.** Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities // J. Appl. Ecol. — 1990. — Vol. 27, № 1. — P. 210–223.
- Miyadi D.** Bottom fauna of the lakes in Kunasiri-sima of the South Kurile Islands // Sonderdruck aus international revue der gesamten hydrobiologie und hydrographie. — 1938a. — Bd 37. — P. 125–163.
- Miyadi D.** Ecological studies on marine relics and landlocked animals in inland waters of Nippon // The Philippine Journal of Science. — 1938b. — Vol. 65, № 3. — P. 239–249.
- Miyadi D.** Inland water fauna of Kunasiri-zima, South Kurile Islands // Japanese Journal of Limnology. — 1938c. — Vol. 8, № 3–4. — P. 172–187.
- Miyadi D.** Studies on the bottom fauna of Japanese lakes. XI. Lakes of Etorohu-Sima surveyed at the expense of the Keimei-kwai Fund // Japanese Journal of Zoology. — 1933. — Vol. 5, № 2. — P. 171–187.
- Shannon C.E.** A Mathematical Theory of Communication // The Bell System Technical Journal. — 1948. — Vol. 27, Iss. 3. — P. 379–423. DOI: 10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x.
- Shannon C.E., Weaver W.** The Mathematical Theory of Communication. — Urbana, IL : Univ. of Illinois Press, 1949. — 117 p.
- Sørensen T.** A Method of Establishing Groups of Equal Amplitude in Plant Sociology Based on Similarity of Species and Its Application to Analyses of the Vegetation on Danish Commons // Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. krifter. — 1948. — Bd. 5, № 4. — P. 1–34.
- Takayasu M., Kondo K., Ohigashi S., Watari S.** Limnological studies on the Lakes of Etorup Island // Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery. — 1954. — Vol. 9, № 1, 2. — P. 1–85.
- Ueno M.** Cladocera of Iturup // Proceedings of the Imperial Academy. — 1933. — Vol. 9. — P. 68–71.
- Ueno M.** Plankton of the lakes of the island of Etorofu (Iturup) // Transactions of the Sapporo Natural History Society. — 1934. — Vol. 13, № 3. — P. 298–312.
- Warwick R.M.** A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // Mar. Biol. — 1986. — Vol. 92, Iss. 4. — P. 557–562. DOI: 10.1007/BF00392515.

References

Alimov, A.F., *Vvedeniye v produktsionnyuyu gidrobiologiyu* (Introduction to production hydrobiology), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1989.

Balushkina, E.V. and Vinberg, G.G., The relationship between the length and body mass of planktonic crustaceans, in *Eksperimental'nyye i polevyye issledovaniya biologicheskikh osnov produk-*

tivnosti ozer (Experimental and field studies of the biological basis of lake productivity), Leningrad: Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR, 1979, pp. 58–79.

Balushkina, E.V. and Vinberg, G.G., The relationship between body weight and length in planktonic animals, in *Obshchiye osnovy izucheniya vodnykh ekosistem* (General foundations of the study of aquatic ecosystems), Leningrad: Nauka, 1979, pp. 169–172.

Barinova, S.S., Freshwater diatoms of the Kuril Islands, in *Sistematika i ekologiya rechnykh organizmov* (Systematics and ecology of river organisms), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1989, pp. 138–141.

Borutskiy, Ye.V., *Opredelitel' svobodnozhivushchikh presnovodnykh veslonogikh rakov SSSR i sopredel'nykh stran po fragmentam v kishechnikakh ryb* (Key to free-living freshwater copepods of the USSR and neighboring countries based on fragments in the intestines of fish), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1960.

Borutsky, E.V. and Bogoslovsky, A.S., Zooplankton of lakes of Southern Sakhalin, in *Ozera Yuzhnogo Sakhalina i ikh ikhtiofauna* (Lakes of Southern Sakhalin and their ichthyofauna), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1964, pp. 97–140.

Braginsky, L.P., Size and weight characteristics of the leading forms of pond zooplankton, *Vopr. Ikhtiol.*, 1957, no. 9, pp. 188–191.

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

Vinberg, G.G., On the dependence of the intensity of metabolism in arthropods on the size of the body, *Uch. Zap. Belorus. Univ.*, 1956, no. 26, Ser. Biol., pp. 243–254.

Vodnaya biota ozera Tunaycha (yuzhnyy Sakhalin) i usloviya yeye sushchestvovaniya (Aquatic biota of Lake Tunaicha (southern Sakhalin) and the conditions of its existence) / team of authors; Labay, V.S., ed., Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2016.

Volova, G.N., Macrozoobenthos of brackish water bodies of Southern Primorye (Sea of Japan), *Gidrobiol. Zh.*, 1974, vol. 10, no. 6, pp. 32–37.

Volova, G.N. and Kozmenko, V.B., Benthos of Chayvo Lagoon (Sakhalin Island), in *Fauna i ekologiya morskikh organizmov* (Fauna and ecology of marine organisms), Available from VINITI, Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 1984, pp. 125–136, no. 3651-84.

Gutelmacher, B.L., *Metabolizm planktona kak yedinogo tselogo. Trofometabolicheskiye vzaimodeystviya zoo-i fitoplanktona* (Metabolism of plankton as a whole. Trophometabolic interactions of zoo-and phytoplankton), Leningrad: Nauka, 1986.

Duran, B. and Odell, P., *Cluster Analysis: A Survey*, Berlin: Springer-Verlag, 1974.

Ivankov, V.N., Andreyeva, V.V., Tyapkina, N.V., Rukhlov, F.N., and Fadeyeva, N.P., *Biologiya i kormovaya baza tikhookeanskikh lososey v ranniy morskoy period zhizni* (Biology and food supply of Pacific salmon in the early marine period of life), Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 1999.

Izvekova, E.I., Nutrition, in *Bentos Uchinskogo vodokhranilishcha*, Moskva: Nauka, 1980, pp. 72–101.

Kaev, A.M. and Romasenko, L.V., *Gorbusha i keta ostrova Kunashir (struktura populyatsii, vosproizvodstvo, promysel)* (Pink and Chum salmon of Kunashir Island (Population structure, Reproduction, and Fishing), Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalin. Gos. Univ., 2017.

Kafanov, A.I., Benthos of lagoons of northeastern Sakhalin, in *Tezisy dokl. 2-y nauchno-prakt. konf. "Itogi issledovaniy po voprosam ratsional'nogo ispol'zovaniya i okhrany biologicheskikh resursov Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov"* (Proc. II Sci.-Pract. Conf. "Results of research on the rational use and protection of biological resources of Sakhalin and the Kuril Islands"), Yuzhno-Sakhalinsk: Geogr. ob-vo SSSR, 1984, pp. 147–150.

Kafanov, A.I., Labai, V.S., and Pecheneva, N.V., *Biota i soobshchestva makrobentosa lagun severo-vostochnogo Sakhalina* (Biota and Macrozoobenthos Communities in Lagoons of Northeastern Sakhalin), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2003.

Klyuchareva, O.A., Koreneva, T.A., Sokolskaya, N.L., and Starobogatov, Ya.I., Bottom invertebrates of lakes of Southern Sakhalin, in *Ozera Yuzhnogo Sakhalina i ikh ikhtiofauna* (Lakes of Southern Sakhalin and their ichthyofauna), Moscow: Moscow Gos. Univ., 1964, pp. 169–189.

Komendantov, A.Yu. and Orlova, M.I., Further study of the macrozoobenthos of the Gladkaya River (Posyet Bay, Sea of Japan), *Tr. Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR*, 1990, vol. 218, pp. 161–174.

Komendantov, A.Yu. and Orlova, M.I., Ecology of estuary bivalves and polychaetes of southern Primorye, *Tr. Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk, Ser. Issledovaniya fauny morey*, 2003, no. 52(60).

Konovalova, G.V., Structure of plankton phytocenosis of the East Bay of the Sea of Japan, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1984, vol. 10, no. 1, pp. 13–23.

Konstantinov, A.S., Nutrition of Chironomid larvae and some ways of the increase of food animals in water bodies, in *Tr. 6-go soveshch. po problemam biologii vnutrennikh vod* (Tr. 6th meeting. on problems of biology of inland waters), Moscow; Leningrad, 1959, pp. 260–269.

Kurenkov, S.I., Two reproductively isolated groups of the non-anadromous sockeye *Oncorhynchus nerka* kennerlyi (Suckley) from Lake Kronotsk, *Vopr. Ikhtiol.*, 1977, vol. 17, no. 4, pp. 597–606.

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

Kurenkov, S.I., Results of the introduction of kokanee into the lakes of Kamchatka, in *Dokl. obl. nauch.-prakt. konf. "Problemy okhrany i ratsional'nogo ispol'zovaniya bioresursov Kamchatki"* (Report region scientific-practical conf. "Problems of protection and rational use of biological resources of Kamchatka"), Petropavlovsk-Kamchatskiy: Kamchat. pechat. dvor, 1999, pp. 139–141.

Labay, V.S., Species composition of macrozoobenthos in lagoons of Sakhalin Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 183, pp. 125–144. doi 10.26428/1606-9919-2015-183-125-144

Labay, V.S., Composition and distribution of macrozoobenthos in Lake Nevskoye (Sakhalin Island), in *Biologiya, sostoyaniye zapasov i usloviya obitaniya gidrobiontov v Sakhalino-Kuril'skom regione i sopredel'nykh akvatoriakh* (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.*, 2011, vol. 12, pp. 152–166.

Labay, V.S., Atamanova, I.A., Zavarzin, D.S., Motylkova, I.V., Moukhametova, O.N., and Nikitin, V.D., *Vodoyemy ostrova Sakhalin: ot lagun k ozeram* (Reservoirs of Sakhalin Island: from lagoons to lakes), Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalin. Obl. Kraevedcheskii Muz., 2014.

Labay, V.S., Dairova, D.S., Kurilova, N.V., and Shpilko, T.S., Macroenthos of Baikal Bay (Sakhalin Island), in *Biologiya, sostoyaniye zapasov i usloviya obitaniya gidrobiontov v Sakhalino-Kuril'skom regione i sopredel'nykh akvatoriakh* (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. 211–236.

Labay, V.S., Zavarzin, D.S., Ivshina, E.R., and Litvinenko, A.V., Fish feeding in Lake Blagodatnoe (Iturup Island, Kuril Islands) in summer, in *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2023, vol. 10, pp. 97–113. doi 10.25221/levanidov.10.10

Labay, V.S., Zavarzin, D.S., Mukhametova, O.N., Konovalova, N.V., Motylkova, I.V., and Polupanov, P.V., *Plankton i bentos ozer Vavayskoy sistemy (yuzhnyy Sakhalin) i usloviya ikh obitaniya* (Plankton and benthos of the lakes of the Vavai system (southern Sakhalin) and their habitat conditions), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2016.

Levanidov, V.Ya., Ecosystems of salmon rivers of the Far East, in *Bespozvonochnyye zhivotnyye 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.

Litvinenko, A.V., Zavarzin, D.S., and Grinberg, E.V., Conditions for rearing juvenile Pacific salmon in the lakes of the island. Iturup, in *Mat-ly 9-go Mezhdunar. Baltiyskogo foruma "Baltiyskiy morskoy forum"* (Materials of the 9th International Baltic Forum "Baltic Maritime Forum"), Kaliningrad: Baltiyskaya gosudarstvennaya akademiya rybopromyslovogo flota, 2021, vol. 3, pp. 97–107.

Metodicheskiye rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoyemakh. Zooplankton i yego produktsiya (Methodical recommendations for the collection and processing of materials for hydrobiological research in freshwater reservoirs. Zooplankton and its products), Vinberg, G.G., Lavrentieva, G.M., eds, Leningrad: GosNIORKh, 1984.

Metodicheskiye rekomendatsii po sboru i opredeleniyu zoobentosa pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh vodotokov Dal'nego Vostoka Rossii: metodicheskoye posobiye (Methodological recommendations for the collection and determination of zoobenthos during hydrobiological studies of watercourses of the Russian Far East: methodological manual), Tiunova, T.M., ed., Moscow: VNIRO, 2003.

Milius, A.Yu. and Kyvask, V.O., On quantitative indicators of phytoplankton as indicators of trophicity, in *Tezisy dokl. 2-y nauch. konf. "Izucheniye i osvoyeniye vodoyemov Pribaltiki i Belorussii"* (Proc. 2nd Sci. Conf. "Study and development of water bodies of the Baltic states and Belarus"), Riga : Zinatne, 1979, pp. 132–134.

Mordukhai-Boltovskoy, F.D., Materials on the average weight of aquatic invertebrates of the Don basin, in *Trudy problemnykh i tematicheskikh soveshchaniy, vyp. 2 : Problemy gidrobiologii*

vnutrennikh vod (Proceedings of problem and thematic meetings, vol. 2: Problems of hydrobiology of inland waters), Moscow; Leningrad: Akad. Nauk SSSR, 1954, pp 223–241.

Neverova-Dziopak, Ye. and Tsvetkova, L.I., *Otsenka troficheskogo sostoyaniya poverkhnostnykh vod* (Assessment of the trophic state of surface waters), St. Petersburg: Sankt-Peterburgskiy gosudarstvennyy arkhitekturno-stroitel'nyy universitet, 2020.

Nikulina, T.V., Freshwater algae, in *Rastitel'nyy i zhivotnyy mir Kuril'skikh ostrovov (materialy Mezhdunarodnogo Kuril'skogo proyekta)*, Vladivostok: Dal'nauka, 2002, pp. 21–34.

Nikulina, T.V. and Motylkova, I.V., Species composition of phytoplankton in lake. Blagodatnoye (Iturup Island, Kuril Islands, Russia), in *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2023, vol. 10, pp. 182–201. doi 10.25221/levanidov.10.16

Palii, V.F., On quantitative indicators in processing of faunistic materials, *Zool. Zh.*, 1961, vol. 40, no. 1, pp. 3–6.

Pasternak, A.F., Digestibility of food and the coefficient of use of the energy of digested food on the growth of the Japanese mysid *Neomysis mirabilis* (Czerniavsky), in *Mater. simpoz. "Energeticheskiye aspekty rosta i obmena vodnykh zhivotnykh"* (Mater. Symp. "Energy aspects of growth and metabolism of aquatic animals: materials of the symposium"), Kiev: Naukova Dumka, 1972, p. 169.

Pecheneva, N.V., Labay, V.S., and Kafanov, A.I., Bottom communities of Nyivo Lagoon (northeastern Sakhalin), *Russ. J. Mar. Biol.*, 2002, vol. 28, no. 4, pp. 254–261.

Radchenko, I.G., Kapkov, V.I., and Fedorov, V.D., *Prakticheskoye rukovodstvo po sboru i analizu morskogo fitoplanktona* (A practical guide to the collection and analysis of marine phytoplankton), Moscow: Mordvintsev, 2010.

Rastitel'nyy i zhivotnyy mir Kuril'skikh ostrovov (Flora and fauna of the Kuril Islands), Storozhenko, S.Yu., ed., Vladivostok: Dal'nauka, 2002.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Gidrologicheskaya izuchennost'. Sakhalin i Kurily (Surface water resources of the USSR. Hydrological knowledge. Sakhalin and the Kuril Islands), Danilova, I.F., ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1964, vol. 18, no. 3.

Rukovodstvo po metodam gidrobiologicheskogo analiza poverkhnostnykh vod i donnykh otlozhenij (Guide to methods of hydrobiological analysis of surface water and bottom sediments), Abakumov, V.A., ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1983.

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

Svirskaya, N.L., *Metodicheskiye ukazaniya po issledovaniyu zooplanktona dlya opredeleniya sostoyaniya fonovykh presnovodnykh ekosistem* (Guidelines for the study of zooplankton to determine the state of background freshwater ecosystems), Moscow: Gidrometeoizdat, 1987.

Sidelyov, S.I. and Babanazarova, O.V., The phytoplankton structure of the highly eutrophic Nero lake, *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2008, no. 4, pp. 187–190.

Tabunkov, V.D., Averintsev, V.G., Sirenko, B.I. and Sheremetevsky, A.I., Composition and structure of the bottom population of the Nabil and Piltun lagoons (north-eastern Sakhalin), in *Biota i soobshchestva dal'nevostochnykh morey: laguny i zalivy Kamchatki i Sakhalina* (Biota and communities of the Far Eastern seas: lagoons and bays of Kamchatka and Sakhalin), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1988, pp. 7–30.

Trifonova, I.S., *Sostav i produktivnost' fitoplanktona raznotipnykh ozer Karel'skogo peresheyka* (Composition and productivity of phytoplankton in different types of lakes of the Karelian Isthmus), Leningrad: Nauka, 1979.

Ulomsky, S.N., On the issue of methods for determining plankton species biomass, *Izv. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Ozern. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1952, vol. 30, pp. 108–118.

Umnov, A.A. and Alimov, A.F., Correlation of production with the total energy flow through the population, in *Obshchiye osnovy izucheniya vodnykh ekosistem* (General Bases for the Study of Aquatic Ecosystems), Leningrad: Nauka, 1979, pp. 133–139.

Ushakov, P.V., Invertebrate fauna of the Amur Estuary and neighboring desalinated areas of the Sakhalin Bay, in *Pamyati akademika S.A. Zernova* (In memory of Academician S.A. Zernov), Moscow, Leningrad: Akad. Nauk SSSR, 1948, pp. 175–191.

Khlebovich, V.V., *Kriticheskaya solenost' biologicheskikh protsessov* (Critical Salinity of Biological Processes), Leningrad: Nauka, 1974.

Khmeleva, N.N., *Biologiya i energeticheskiy balans morskikh ravnonogikh rakoobraznykh* (Biology and energy balance of marine isopods), Kiev: Naukova Dumka, 1973.

Chislenko, L.L., *Nomogrammy dlya opredeleniya vesa vodnykh organizmov po razmeram i forme tela* (Nomograms for determining the weight of aquatic organisms by size and body shape), Leningrad: Nauka, 1968.

Alekseeva, L.M., Belashko, V.V., Voronov, G.A., Golubev, V.A., Danchenko, V.Ya., Zlobin, T.K., Kim, Chun Un, Kozynyuk, V.M., Korablev, A.N., Melky, V.A., Nadsadin, A.S., Pavlova, G.N., Pashko, V.F., Piskunov, B.N., Pishchalnik, V.M., Sergeev, K.F., Fedorov, V.P., and Shubin, A.O., *Yuzhnyye Kuril'skiye ostrova (prirodno-ekonomicheskij ocherk)* (Southern Kuril Islands (natural and economic essay)), Yuzhno-Sakhalinsk, 1992.

Czekanowski, J., Zur Differential Diagnose der Neandertalgruppe, *Korrespondenz-Blatt der Deutschen Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte*, 1909, vol. 40, pp. 44–47.

Fukushima, H.A., A list of Japanese freshwater algae. Including the marine species of blue-green algae and fossil diatoms 1, *Journal of the Yokohama Municipal University Series C*, 1955, vol. 42, pp. 1–26.

Fukushima, H.A., A list of Japanese freshwater algae. Including the marine species of blue-green algae and fossil diatoms 2, *Journal of the Yokohama Municipal University Series C*, 1956, vol. 46, pp. 1–12.

Fukushima, H.A., A list of Japanese freshwater algae. Including the marine species of blue-green algae and fossil diatoms 3, *Journal of the Yokohama Municipal University Series C*, 1957, vol. 71, pp. 1–24.

Fukushima, H.A., A list of Japanese freshwater algae. Including the marine species of blue-green algae and fossil diatoms 4, *Journal of the Yokohama Municipal University Series C*, 1958, vol. 98, pp. 1–20.

Macdonald, T.A., Burd, B.J., Macdonald, V.I. and van Roodelaar, A., Taxonomic and feeding guild classification for the marine benthic macroinvertebrates of the Strait of Georgia, British Columbia, *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 2010, no. 2874.

Meire, P.M. and Dereu, J., Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities, *J. Appl. Ecol.*, 1990, vol. 27, no. 1, pp. 210–223.

Miyadi, D., Bottom fauna of the lakes in Kunasiri-sima of the South Kurile Islands, *Sonderdruck aus international revue der gesamten hydrobiologie und hydrographie*, 1938, Bd 37, pp. 125–163.

Miyadi, D., Ecological studies on marine relics and landlocked animals in inland waters of Nippon, *The Philippine Journal of Science*, 1938, vol. 65, no. 3, pp. 239–249.

Miyadi, D., Inland water fauna of Kunasiri-zima, South Kurile Islands, *Japanese Journal of Limnology*, 1938, vol. 8, no. 3–4, pp. 172–187.

Miyadi, D., Studies on the bottom fauna of Japanese lakes. XI. Lakes of Etorohu-Sima surveyed at the expense of the Keimei-kwai Fund, *Japanese Journal of Zoology*, 1933, vol. 5, no. 2, pp. 171–187.

Shannon, C.E., A Mathematical Theory of Communication, *The Bell System Technical Journal*, 1948, vol. 27, no. 3, pp. 379–423. doi 10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x

Shannon, C.E. and Weaver, W., *The Mathematical Theory of Communication*, Urbana, IL: Univ. of Illinois Press, 1949.

Sørensen, T.A., Method of Establishing Groups of Equal Amplitude in Plant Sociology Based on Similarity of Species and Its Application to Analyses of the Vegetation on Danish Common, *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. Krifter*, 1948, Bd. 5, no. 4, pp. 1–34.

Takayasu, M., Kondo, K., Ohigashi, S., and Watari, S., Limnological studies on the Lakes of Etorup Island, *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery*, 1954, vol. 9, № 1, 2, pp. 1–85.

Ueno, M., Cladocera of Iturup, *Proceedings of the Imperial Academy*, 1933, vol. 9, pp. 68–71.

Ueno, M., Plankton of the lakes of the island of Etorofu (Iturup), *Transactions of the Sapporo Natural History Society*, 1934, vol. 13, no. 3, pp. 298–312.

Warwick, R.M., A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities, *Mar. Biol.*, 1986, vol. 92, no. 4, pp. 557–562. doi 10.1007/BF00392515

Makoyedov, A.N., Leman, V.N., Mikodina, Ye.V., Smirnov, B.P., Tochilina, T.G., Presnyakov, A.V., and Frenkel', S.Z., *Otchet Nauchno-Issled. Rab. "Rybovodno-biologicheskoye obosnovaniye stroitel'stva lososevogo rybovodnogo zavoda na ozere Blagodatnoye (o. Iturup)"* (Res. Rep. "Fishery-biological justification for the construction of a salmon fish hatchery on Lake Blagodatnoye (Iturup Island)"), Available from VNIRO, 2011, Moscow.

Поступила в редакцию 1.03.2024 г.

После доработки 6.05.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

The article was submitted 1.03.2024; approved after reviewing 6.05.2024;
accepted for publication 5.06.2024

Научная статья

УДК 574.587(265.54)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-383-398

EDN: HZUVAC



О КРИТИЧЕСКИХ УРОВНЯХ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ: МОДЕЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

А.В. Мощенко*

Дальневосточный региональный научно-исследовательский
гидрометеорологический институт,
690091, г. Владивосток, ул. Фонтанная, 24

Аннотация. В результате обработки карт распределения биотических и косных параметров методом интерполяции получены репрезентативные выборки этих показателей, причем высокая степень соответствия реальных и модельных данных позволила использовать последние для корректного вычисления средней объясненной дисперсии (*MEV*) при помощи регрессионного анализа. Показано, что величина и структура изменчивости *MEV* зависят от силы внешнего воздействия, что доказывает возможность ее применения как меры суммарного влияния косных факторов. Среди множества вариантов вычисления показателя экологического стресса (*ПЭС*) наилучшие результаты при моделировании дает его определение выбором максимальной величины из всех вариантов корреляций индивидуальных плотностей поселения и биомасс таксонов с их суммарными для станций (проб) значениями. Данный способ является и наиболее биологически правдоподобным: донные животные, как и любые другие, весьма разнообразны по размерам и межвидовым связям, и необязательно, что их плотность сильно коррелирует именно с общей плотностью, а не с общей биомассой и наоборот. Результаты натурных исследований зависимости *ПЭС* от *MEV* подтверждены моделированием на основе виртуальных значений *MEV*, причем различия реальных и рассчитанных по моделям величин *ПЭС* статистически незначимы. Модели, полученные на основе виртуальных данных, характеризуются более широким диапазоном *MEV* и менее отчетливым перегибом модельной кривой при ее выходе на плато. Итоговая зависимость имеет S-образную форму, ее наибольшая кривизна приходится на 85,4 % *MEV*, а точка начала роста после достижения минимума (начало выхода модельной кривой на плато) — на 94,0 %, что соответствуют *ПЭС* в 15 и 36 %, причем изменения предиктора объясняют 93,9 % дисперсии предиката. Очевидно, указанные значения являются критическими для сообществ макрозообентоса, причем вычисление *ПЭС* на основе биологически более обоснованного способа позволило скорректировать величину второго критического уровня, определенную ранее в 30 %.

Ключевые слова: экологическое состояние, загрязнение, донные отложения, физически контролируемые и биологически сбалансированные сообщества, макрозообентос, граничные критерии, залив Петра Великого

* Мощенко Александр Владимирович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, atmoshchenko@mail.ru, ORCID 0000-0001-6600-5654.

Для цитирования: Мощенко А.В. О критических уровнях экологического состояния сообществ макрозообентоса залива Петра Великого Японского моря: модельные исследования // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 383–398. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-383-398. EDN: HZUVAC.

Original article

On critical levels of ecological status for macrozoobenthic communities in Peter the Great Bay of the Japan Sea: model 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

Abstract. Representative sets of biotic and abiotic parameters were taken from maps of their distribution at the sea bottom, using interpolation. Good correspondence between real and modeled data was noted that allowed to engage the latter for correct estimation of the mean explained variance (*MEV*) by regression analysis. The magnitude and structure of *MEV* variability depended on external influence that proves possibility of its application as a measure for total effect of abiotic factors. Among many variants of the ecological stress index (*PES*), the more convenient for modeling was that one with the maximum correlation between distribution density or biomass of certain taxa and the total density or biomass of macrozoobenthos at stations (in samples). This approach provides better biological plausibility, as well, so as the benthic dwellers, like other animals, are very diverse in size and interspecific relations, that's why the distribution density of a species correlates well with either total density or total biomass, and the same for biomass of a species. Results of *in situ* studies of *PES* dependence on *MEV* were confirmed by modeling with virtual *MEV* values. The difference between real and modeled *PES* values was statistically insignificant, but the *MEV* ranged wider in the models with virtual values and the dependence curve had weaker inflection when reached a plateau. The final dependence is S-shaped ($r^2 = 0.939$), with the greatest curvature at 85.4 % of *MEV* (*PES* of 15 %), and the point of minimum or beginning of growth (beginning of the model curve plateauing) at 94.0 % of *MEV* (*PES* of 36 %). These levels are critical for macrozoobenthos communities. The *PES* level for the 2nd critical level was previously estimated as 30 %, but this value was corrected to 36 % by calculation with biologically more reasonable method.

Keywords: ecological state, 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: model studies, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 383–398. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-383-398. EDN: HZUVAC.

Введение

Анализ связей количественных характеристик сообществ макрозообентоса и факторов среды позволил определить зависимость показателя экологического стресса от средней объясняемой дисперсии биотических параметров как меры внешнего воздействия (далее — *ПЭС* и *MEV*) [Мощенко и др., 2018а; Мощенко, 2024]. 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. При благоприятных условиях среды *ПЭС* не превышает 15–16 %, а сообщества донной фауны находятся в состоянии, близком к биологически сбалансированному. Величины *ПЭС* в диапазоне 15–30 % свидетельствуют об усилении влияния неких лимитирующих факторов (необязательно антропогенных), но это воздействие не является разрушающим. Значения *ПЭС*, превышающие 30 %, свидетельствуют о резком изменении условий среды обитания и переходе сообществ в иное — физически контролируемое — состояние.

Однако эти результаты можно рассматривать лишь как предварительные из-за недостаточной репрезентативности выборок, которая необходима для определения средней объясненной дисперсии посредством регрессионного анализа. В частности, это касается проверки соответствия данных нормальному распределению — одному из главных требований метода наименьших квадратов (далее — МНК) — основы общих линейных моделей [Кабаков, 2014]. Исправить ситуацию возможно увеличением объема выборок за счет интерполяции значений биотических и косных параметров путем обработки соответствующих файлов решетки, получаемых в среде Surfer. Кроме того, использование *MEV* в качестве меры внешнего воздействия все еще не доказано; также существует довольно много относительно простых вариантов вычисления показателя экологического стресса, что требует сравнительной оценки их пригодности.

Всего было проанализировано чуть больше половины найденных группировок донных животных (18 из 34), что обусловлено главным образом отсутствием натуральных данных по гранулометрическому составу и содержанию органического углерода (далее — $C_{\text{орг}}$) в грунтах целого ряда акваторий [Мощенко, 2024]. Однако, имея карты грунтов, можно получить характеристики их 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 содержания алевропелитов и общего уровня загрязнения TPF_{chem} , которые обладают весьма высоким уровнем детерминации. Это позволит включить в анализ еще шесть-восемь сообществ.

Цель работы — определить величины критических уровней состояния сообществ макрозообентоса на основе зависимости показателя экологического стресса от средней объясненной дисперсии с использованием реальных величин *ПЭС* и *MEV*, вычисленной с соблюдением требований МНК. Для этого необходимо получить репрезентативные выборки значений биотических параметров и факторов среды, доказать возможность применения *MEV* как меры внешнего воздействия и оценить пригодность различных вариантов вычисления *ПЭС*.

Материалы и методы

Используемые данные. В работе анализируются результаты комплексных экологических съемок ДВНИГМИ и ННЦМБ ДВО РАН (1992–2019 гг.) в зал. Петра Великого (заливы Посьета, Стрелок, Амурский и Уссурийский, акватория к северу от устья р. Туманной, прол. Босфор Восточный, бухты Рифовая, Патрокл, Золотой Рог, Диомид и Улисс). 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., 2018б, 2023; Мощенко, 2023], количественные характеристики которых и послужили материалом для анализа (прил. табл. 1*).

Кроме того, использованы данные по содержанию частиц разной размерности, гидрологическим параметрам, концентрациям загрязняющих веществ (далее — *ЗВ*) и $C_{\text{орг}}$ в грунте, а также результаты их факторного анализа (прил. табл. 2). Часть этих данных опубликована [Мощенко и др., 2000, 2001, 2018б, 2019, 2021в], а общая методология такого подхода к снижению размерности применительно к указанным геоэкологическим элементам изложена ранее [Мощенко и др., 2009]. Для бухты Рифовой, заливов Стрелок и Посьета с целью получения данных по фракционному составу осадков использовали карты грунтов, опубликованные в работах О.В. Дударева с соавторами [2002] и Н.И. Григорьевой [2012]. Рисунки сканировали, переносили в среду Surfer, совмещали с картой-схемой расположения станций и считывали типы грунтов в точках реального опробования. Гранулометрический состав каждого типа осадков

* Все приложения размещены на странице статьи на сайте журнала (<http://izvestiya.tinro-center.ru>) как дополнительный файл.

заимствовали у Ф.Р. Лихта с соавторами [1983]. Для определения содержания $C_{\text{орг}}$ в грунтах интактных районов (бухта Рифовая, заливы Стрелок и Посыета) использовали зависимость его концентрации от суммы алевритов и пелитов (частицы $< 0,1$ мм), для загрязненных акваторий (бухта Патрокл и северное побережье о. Русского) — таковую от TPF_{chem} . Эти зависимости выражаются полиномами второй степени, а объясняемая дисперсия составляет около 80 % ($r^2 = 0,793$ и $0,839$, $p = 0,000$)*.

Интерполяцию точек опробования осуществляли в пределах каждого сообщества (15–20 «виртуальных» станций), для которого был вычислен показатель экологического стресса. Файлы решетки для значений биотических параметров и факторов среды рассчитывали на основе реальных данных методом кригинга в среде Surfer. Извлечение значений производили при помощи программы PointsInGrid, разработанной главным специалистом ДВНИГМИ А.В. Шишигиным, которая позволяет одновременную обработку всего пакета файлов*.grd для каждого полигона.

Анализ данных. Данные о фракционном составе осадков применяли для вычисления среднего размера зерен, квадратичного отклонения, нормированной энтропии, коэффициентов асимметрии и эксцесса (прил. табл. 2). Общий уровень загрязнения характеризовали индексом TPF_{chem} [Belan, Moshchenko, 2005; Мощенко, Белан, 2008]. Для количественного описания бентоса использовали биомассу (г/м^2), плотность поселения (экз./м^2 , B и A , далее — плотность), индексы видового богатства Маргалефа (R , в наиболее простом его виде — как число видов в пробе), разнообразия Шеннона-Винера и выравнинности Пиелу (H' и e). Для описания размерного состава применяли W -статистику Кларка**. Экологическое состояние бентоса характеризовали индексами $AMBI$ и $M-AMBI$ [Bořja et al., 2004, 2012; Muxika et al., 2007]. Показатель экологического стресса 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., 2018а; Мощенко, 2024].

Среднюю объясняемую дисперсию вычисляли усреднением индивидуальных суммарных дисперсий биотических показателей (A , B , R , H' , e , W , $AMBI$ и $M-AMBI$), объясненных изменениями стандартного набора параметров среды (прил. табл. 2). Количество предикторов варьировало в соответствии с результатами факторного анализа содержания частиц и концентраций ЗВ (всего 23–30 параметров), поскольку для разных акваторий число экстрагированных «гранулометрических» и «загрязняющих» факторов часто заметно различалось. Всего MEV была определена у 26 сообществ (см. прил. табл. 1). Оставшиеся восемь ассоциаций оказались не пригодными для исследования из-за невозможности вычисления у них $ПЭС$ [Мощенко, 2024].

Статистическая обработка включала стандартные процедуры и тесты, предлагаемые пакетом прикладных программ STATISTICA и средой R [Боровиков, Боровиков, 1998; Кабаков, 2014; R Core Team, 2024***]:

1) тест Шапиро-Уилка для проверки соответствия распределения данных нормальному паттерну (нулевая гипотеза H_0 — распределение соответствует нормальному) и алгоритм Бокса-Кокса для их трансформации;

2) тесты Крускала-Уоллиса и Манна-Уитни, а также Фридмана и Вилкоксона — непараметрические аналоги дисперсионного анализа (ANOVA) и t -критерия Стьюдента соответственно для независимых и зависимых переменных (H_0 — влияние фактора не

* 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.

** Statistical analysis and interpretation of marine community data: reference methods for marine pollution studies. Nairobi: UNEP, 1995. № 64. 75 p.

*** R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2024. <https://www.R-project.org/>.

приводит к сдвигу распределений относительно друг друга и значения двух переменных имеют одно и то же распределение);

3) линейный регрессионный анализ, включая пошаговую процедуру, и нелинейное оценивание с вычислением коэффициента корреляции, параметров регрессии (r , b_i) и их статистической оценкой (ANOVA и проверка H_0 : $r = 0$, $b_i = 0$).

Включение параметров в уравнения регрессии прерывали на уровне прироста суммарной дисперсии в 3 % (чисто волевое решение), даже несмотря на значимость присоединения последующих параметров с позиций статистики. Вместо проверки нормальности распределения значений переменных проверяли нормальность распределения остатков моделей [Мастицкий, Шитиков, 2014]. Нелинейное оценивание выполняли алгоритмами, представленными в ППП STATISTICA (первичная подгонка и ANOVA), и при помощи процедуры рандомизации сигмоидальной функции*. Для определения критических уровней состояния макрозообентоса использовали кривизну (K) модельных кривых. Первый максимум K соответствует точке перегиба функции, а начало ее увеличения после достижения минимума — замедлению роста параметра и началу выхода кривой на плато.

Результаты и их обсуждение

Соответствие интерполированных и реальных данных и общие итоги регрессионного анализа. Статистически значимые расхождения интерполированных (далее — модельных, виртуальных) и реальных значений параметров среды и биоты выявлены примерно в 1 % сравнений (у биотических показателей и факторов среды соответственно в двух и восьми случаях), что гарантирует применимость модельных величин для дальнейшего анализа (рис. 1, прил. табл. 3). Доля различий, значимая на маргинальном уровне, также была незначительной (1,0 и 1,7 %, два и 12 параметров).

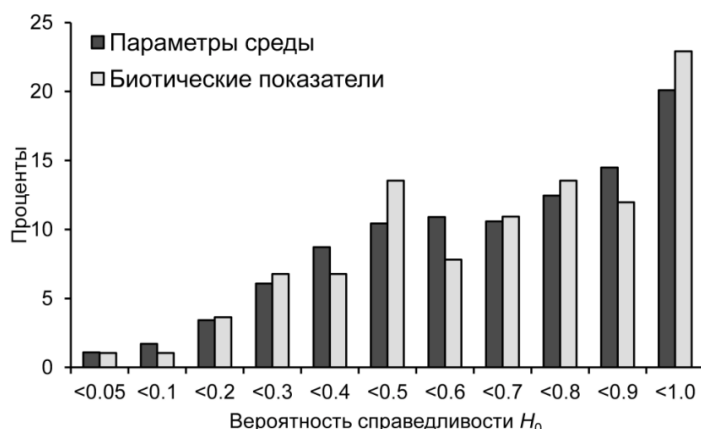


Рис. 1. Результаты теста Манна-Уитни: вероятности справедливости H_0 об идентичности распределений значений двух переменных

Fig. 1. Mann-Whitney test results: probabilities of validity H_0 on identity of distributions for two variables

Различия по одному параметру, значимые с позиций статистики, наблюдались в выборках факторов среды для зал. Посыета, акватории к северу от устья р. Туманной, прол. Босфор Восточный (соответственно энтропия гранулометрического распределения, TPF_{chem} и суммарное содержание псефитов у сообществ IV, VII и XXI). В большей степени «пострадала» съемка в прибрежной зоне Владивостока, выполненная в 2016 г. (шесть параметров: сообщество XXIV — нагрузки гранулометрических факторов GrL_2

* 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... [2021].

и GrL_3 , XXVI — фактор загрязнения $OrgF_2$, XXVII — факторы загрязнения PoF_1 , PoF_3 и $OrgF_1$). Среди выборок биотических показателей статистически значимые отличия были отмечены у плотности сообщества IV в зал. Посъета и у биомассы группировки XXIII (бухты Золотой Рог и Диомид).

В результате вычислений получено 208 уравнений регрессии, причем распределение остатков у 194 из них соответствует нормальному паттерну (прил. табл. 4–6). У оставшихся 14 моделей зависимые переменные были трансформированы, и во всех случаях эти преобразования оказались успешными (тест Шапиро-Уилка: вероятность справедливости $H_0, p = 0,253–0,737$). Все параметры среды, значимо различающиеся у выборок реальных и виртуальных данных, были отсеяны на этапе пошаговой процедуры и не вошли в итоговые модели (прил. табл. 4). Ситуация с биологическими показателями оказалась сложнее. Исключить их из расчетов невозможно: пришлось бы либо убрать обе характеристики обилия у всех сообществ для соблюдения равенства выборок параметров при определении средней объясненной дисперсии, либо же исключить из анализа два сообщества, число которых и так невелико.

Группировка макрозообентоса, обитающая в бухтах Золотой Рог и Диомид, опробовалась трижды (2001, 2016 и 2019 гг.). Выборки реальных и виртуальных биомасс значимо различались только в 2016 г., и, более того, не было найдено таких различий при сравнении модельных биомасс 2016 г., с одной стороны, и реальных и модельных значений этого параметра 2001 и 2019 гг. — с другой (тест Манна-Уитни: вероятность справедливости $H_0, p = 0,146–0,999$). При исключении из модельной выборки станции с максимальной биомассой ее отличие от реальных значений становится статистически незначимым и в 2016 г. ($p = 0,058$; прил. табл. 3). Ассоциация IV в зал. Посъета была выявлена на основе разовой съемки (1993 г.). Для «выравнивания» выборок реальных и виртуальных данных потребовалось исключение из последней шести точек опробования с экстремально высокими для этого сообщества плотностями поселения (в результате — $p = 0,061$). В вычислениях для указанных показателей этих районов использованы сокращенные таким способом выборки виртуальных B и A .

Количество предикторов в уравнениях регрессии варьирует от 1 до 9 (в среднем — $4,0 \pm 0,1$), причем их распределение относительно числа наблюдений имеет явную левостороннюю асимметрию: преобладают модели с 3–4 независимыми переменными (в сумме около 82 %; рис. 2). Среднее число таких переменных в моделях отдельных биотических параметров примерно одинаково ($3,5 \pm 0,2–4,2 \pm 0,4$ предиктора, минимальное — у индекса $AMBI$, максимальное — у статистики Кларка и индекса Маргалефа). Средняя суммарная дисперсия биотических параметров, объясняемая действием факторов среды, составила $87,7 \pm 1,0$ %, изменяясь от $85,5 \pm 4,4$ у биомассы до $89,7 \pm 2,5$ % у W -статистики. У плотности она достигает $85,7 \pm 4,2$ %, у индексов R , H' , e , $AMBI$ и $M-AMBI$ — соответственно $88,4 \pm 3,0$, $88,5 \pm 4,4$, $89,3 \pm 3,1$, $89,1 \pm 2,3$ и $85,7 \pm 3,5$. Распределение значений дисперсии относительно числа наблюдений, в отличие от числа предикторов, имеет резкую правостороннюю асимметрию: преобладают модели, описывающие > 80 % изменчивости предиката ($87,7$ %; рис. 2).

Абиотические предикторы условно можно объединить в четыре группы: гидрологические (глубина, концентрация O_2 , факторы терригенного стока), гранулометрические (соответствующие факторы и общие параметры фракционных спектров), характеристики контаминации (TPF , факторы загрязнения) и содержание $C_{орг}$ [Мощенко, 2024]. Вклад факторов перечисленных групп в суммарную дисперсию биотических характеристик варьирует незначительно — от $21,2 \pm 4,4$ % у $C_{орг}$ до $27,5 \pm 1,4$ % у гранулометрических параметров (у гидрологических показателей — $26,7 \pm 3,0$, у факторов загрязнения — $24,6 \pm 1,4$). Но у отдельных предикатов структура объясненной дисперсии более вариативна (рис. 3). Гидрологические параметры явно лидируют по вкладу в среднюю объясненную дисперсию у индексов R и $M-AMBI$, гранулометрические являются основными для плотности и индекса Пиелу, содержание $C_{орг}$ — для $AMBI$. Факторы загрязнения в этом списке ни разу не выходили на первое место, однако их

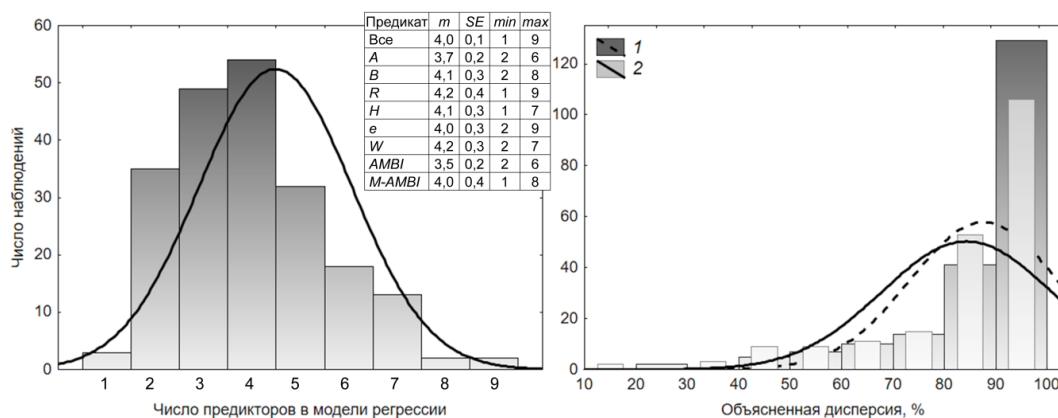


Рис. 2. Гистограммы числа предикторов в уравнениях множественной регрессии и суммарной дисперсии биотических параметров, объясненной вариациями факторов среды: 1 и 2 — обычная и скорректированная дисперсия; линии — нормальная аппроксимация

Fig. 2. Histograms of the predictors number in the equations of multiple regression and total variance of biotic parameters explained by variations of abiotic factors: 1 and 2 — normal and adjusted variance; lines — normal approximation

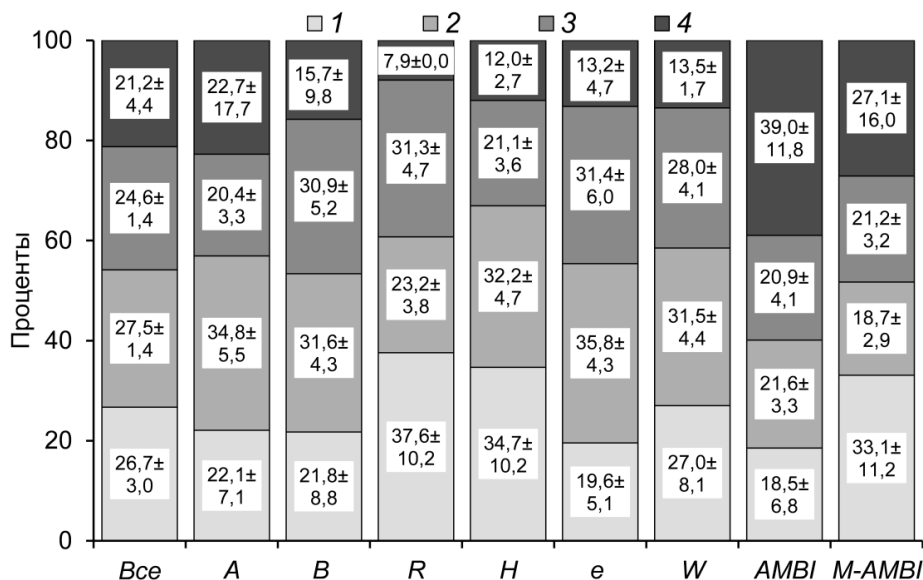


Рис. 3. Вклад гидрологических и гранулометрических факторов, показателей загрязнения и содержания $C_{орг}$ (1–4) в суммарную объясненную дисперсию биотических параметров: цифры на графике — частные вклады ± ошибка репрезентативности (%)

Fig. 3. Contribution of hydrological and granulometric factors, pollution indices and total organic carbon content (1–4) to the total explained variance of biotic parameters: partial contributions ± standard errors (%) are shown by numbers

роль была сопоставима с таковой параметров второй группы у биомассы, W -статистики и т.д. Как было показано ранее, такая структура объясненной дисперсии биотических характеристик является вполне ожидаемой [Мощенко, 2024].

Связь структуры и величины средней объясненной дисперсии с уровнем загрязнения. Число предикторов в уравнениях регрессии зависит от силы внешнего воздействия, что проще всего продемонстрировать на примере общего уровня загрязнения донных отложений — удобного модельного фактора. Максимальное количество независимых переменных наблюдается при $TPF_{chem} = 2,7–3,6$ усл. ед., минимальное — при самом сильном загрязнении (рис. 4). Однако с позиций статистики влияние TPF_{chem} на

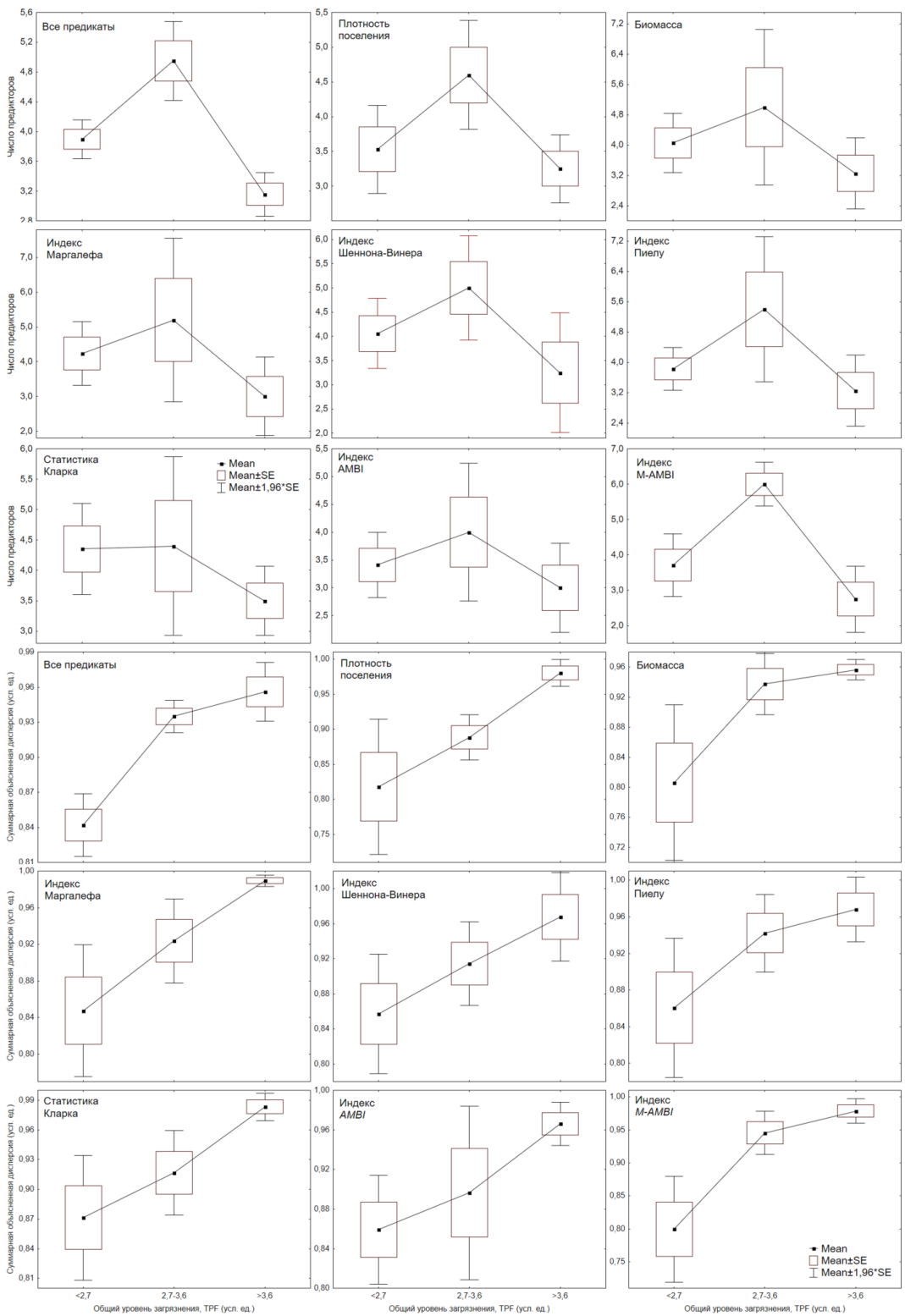


Рис. 4. Изменения количества предикторов и средней объясненной дисперсии в моделях линейной регрессии биотических параметров: *Mean* — среднее значение; *SE* — ошибка репрезентативности

Fig. 4. Number of predictors and mean explained variance in linear regression models of biotic parameters: *Mean* — mean value; *SE* — standard error

количество предикторов значимо только для их числа у всех предикатов и индекса $M-AMBI$ (тест Крускала-Уоллиса: вероятность справедливости H_0 $p = 0,000$ и $0,019$; в остальных случаях — $p = 0,111–0,579$). Скорее всего, это связано с объемом выборок: для обобщенных данных число наблюдений для диапазонов $TPF_{chem} < 2,7$, $2,7–3,6$ и $> 3,6$ усл. ед. составило соответственно 136, 40 и 32, а для отдельных предикатов — 17, 5 и 4.

Сила внешнего воздействия влияет и на величину средней объясненной дисперсии, и на структуру вкладов в нее абиотических факторов. Средняя объясненная дисперсия почти монотонно возрастает с увеличением уровня загрязнения, и это повышение значимо с позиций статистики (тест Крускала-Уоллиса: $p = 0,000$; рис. 4). Подобный рост характерен и для предикатов по отдельности, однако он значим только у W -статистики, индексов R и $M-AMBI$ ($p = 0,004–0,025$), у плотности и индекса Шеннона-Винера его значимость проявляется на маргинальном уровне, а у остальных параметров это увеличение незначимо ($p = 0,057, 0,081$ и $0,126–0,144$). Для условных групп факторов среды статистически значимым оказалось только увеличение вклада гидрологических параметров ($p = 0,005$; в остальных случаях $p = 0,275–0,914$). При этом роль концентраций $C_{орг}$ практически не изменялась, наименьшие доли дисперсии, объясняемые вариациями гранулометрических показателей и факторами загрязнения, были приурочены к самым загрязненным акваториям; максимум воздействия первых из них наблюдался при слабом и умеренном загрязнении, вторых — в диапазоне $2,7–3,6$ ед. TPF_{chem} (рис. 5).

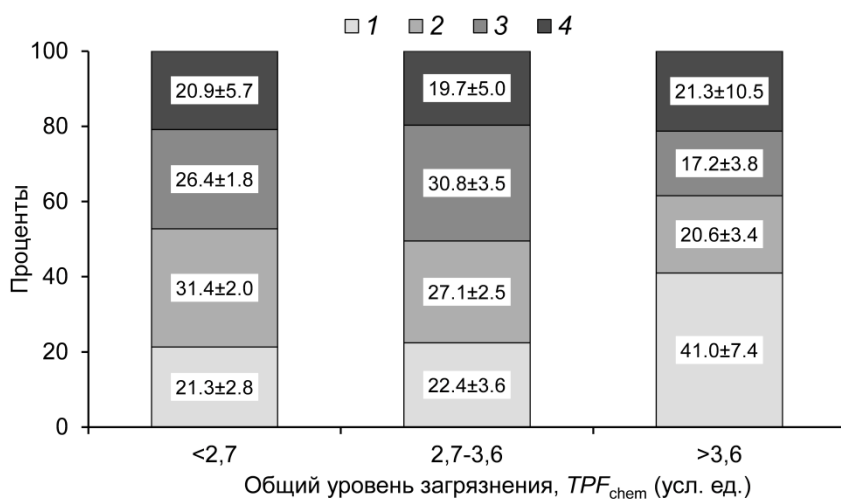


Рис. 5. Вклад абиотических факторов условных групп 1–4 ($\pm$ ошибка репрезентативности, %; см. текст) в общую объясненную дисперсию при разных уровнях загрязнения осадков

Fig. 5. Contribution of abiotic factors of conditional groups 1–4 ($\pm$ standard error, %; see the text) to the total explained variance at different levels of sediment contamination

В диапазоне TPF_{chem} $2,7–3,6$ ед. происходят наиболее отчетливые изменения состава, обилия и структуры сообществ донных животных [Мощенко и др., 2018а, б]. Эти группировки долгое время обитают в стрессовых условиях загрязнения и находятся на грани перестройки (разбалансированное состояние), теряют устойчивость и при любом дополнительном негативном внешнем воздействии переходят в состояние, характерное для разрушенных или сильно поврежденных агрегаций. В таких сообществах доминируют эврибионтные толерантные и экстремально толерантные к загрязнению гидробионты [Мощенко, 2023; Мощенко и др., 2023]. При снижении уровня контаминации преимущество получают первые организмы, при увеличении — вторые, причем такие изменения наблюдаются в течение относительно короткого периода (2–3 года по нашим наблюдениям). Иными словами, бентосные группировки постоянно находятся здесь в процессе сукцессии и никогда не достигают стадии климакса. Вероятно, это и объясняет высокую поликомпонентность моделей множественной регрессии.

Рост средней объясненной дисперсии с увеличением уровня загрязнения отражает переход от биологически сбалансированного через разбалансированное к физически контролируемому состоянию. В конечном итоге четко проявляется жесткое действие одного или малого количества лимитирующих факторов. Решающая роль гидрологических параметров в этой ситуации, и прежде всего глубины, объясняется тем, что на экстремально загрязненных акваториях (бухты Золотой Рог и Диомид, в отдельные годы — прол. Босфор Восточный) ее изменения хорошо отражают и аккумуляцию тонких частиц, обогащенных ЗВ, и кислородный режим, и т.п.

Форма зависимости ПЭС от MEV и критические уровни состояния сообществ. Итоговые результаты вычисления средней скорректированной объясненной дисперсии биотических параметров суммированы в прил. табл. 7. Скорректированная дисперсия, естественно, сильно коррелирует с «обычной» ($r = 0,988$), но дает более робастную оценку изменчивости. В среднем она составляет $83,9 \pm 1,1$ %, что на 3,8 % ниже, чем у обычной дисперсии, и варьирует от 11,4 % у биомассы сообщества V до 99,7 % у плотности поселения группировки XXXIV. Как и у обычной дисперсии, в ее выборке отчетливо преобладают значения > 80 % (76,4 %, см. рис. 2).

Первая попытка выяснения зависимости показателя экологического стресса от средней объясненной дисперсии была предпринята на основе результатов исследования акватории к северу от устья р. Туманной, северной части Амурского залива, прол. Босфор Восточный, бухт Золотой Рог и Диомид (соответственно сообщества 1 и 2, 3 и 4, 5–7, 8; рис. 6, а) [Мощенко и др., 2018а]. В сообществе 8 были объединены данные 1986–1989 и 2001 гг.; в дальнейшем первые были исключены в связи с проблемами определения фракционного состава осадков. Имеющиеся на тот момент результаты съемки 2001 г., за исключением группировок 7 и 8 (XIII и XIV), не были использованы из-за путаницы при выделении сообществ существующими в то время методами и средствами программного обеспечения. Необходимо также подчеркнуть, что набор факторов среды был далек от стандартного, а списки видов включали множество синонимичных таксонов.

Эта ситуация была исправлена созданием алгоритма для выделения сообществ [Мощенко и др., 2021б]. Его применение (естественно, на фоне коррекции видовых списков) дало возможность в конечном итоге классифицировать по единой схеме все группировки макрозообентоса на всех исследованных полигонах, причем на основе строгих статистических доказательств такой ординации. Корреляционный анализ зависимостей биологических параметров от факторов среды позволил уже на иной основе (натурные данные для 18 сообществ) определить зависимость показателя экологического стресса от средней суммарной объясняемой дисперсии переменных (рис. 6, б) [Мощенко, 2024]. Оставалась проблема с репрезентативностью данных, которая и была решена в настоящей работе.

Модель, полученная на основе виртуальных данных, описывает изменчивость показателя экологического стресса несколько лучше, чем таковая реальной выборки (рис. 6, в). Различия реальных и рассчитанных по обеим моделям величин ПЭС не значимы с позиций статистики (тесты Вилкоксона и Фридмана: $p = 0,215$ – $0,948$ и $0,348$). Как и для натурных данных, полученная зависимость имеет S-образную форму примерно с теми же точками начала и окончания линейного роста (15–16 и 30 %). Таким образом, результаты натурных исследований подтверждены моделированием с использованием виртуальных значений средней объясненной дисперсии. В то же время модель, полученная на основе виртуальных данных, характеризуется более широким диапазоном MEV и менее отчетливым перегибом модельной кривой при ее выходе на плато.

До сих пор вычисление показателя экологического стресса производили усреднением долей видов, чьи индивидуальные показатели обилия (биомасса и плотность поселения) сильно связаны с их общими для сообщества величинами. На самом же деле существует как минимум десять подобных простых способов определения ПЭС

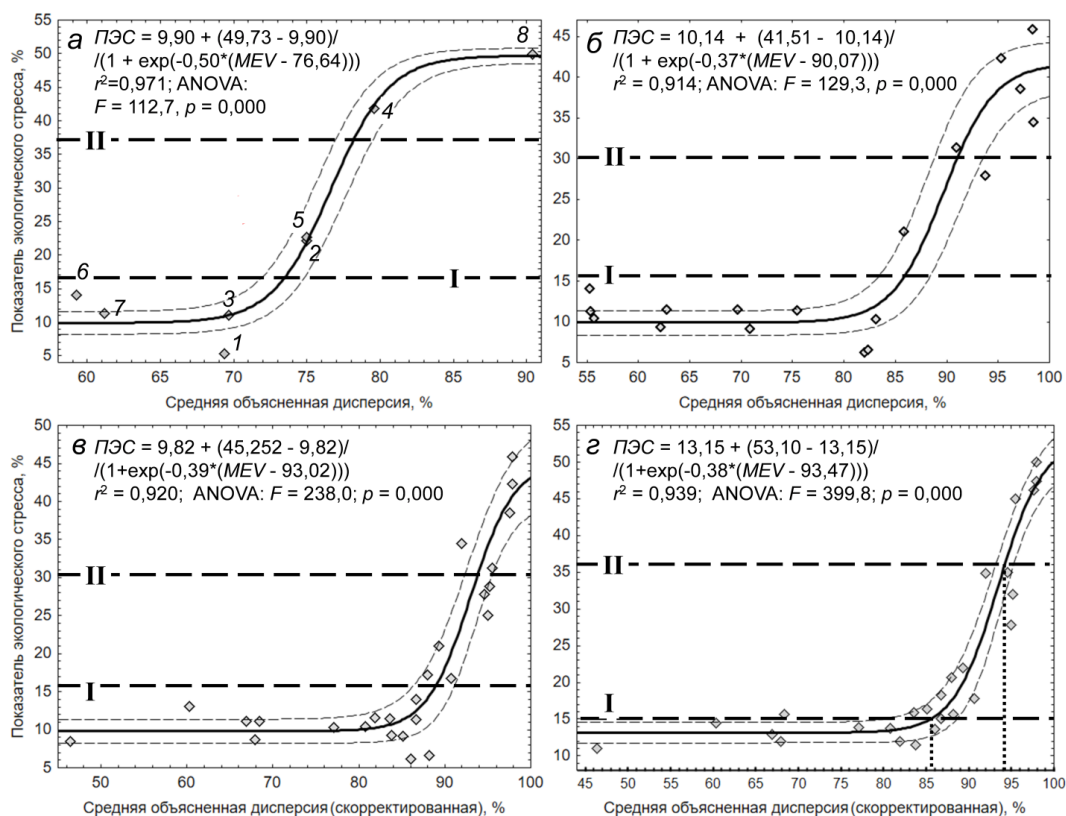


Рис. 6. Зависимость показателя экологического стресса от средней объясненной дисперсии и граничные критерии состояния морской среды (римские цифры): а, б — реальные данные [по: Мощенко и др., 2018а; Мощенко, 2024]; в, г — модельные. Штриховые линии — доверительные границы; точечные — координаты точек наибольшей кривизны и начала выхода на плато модельной кривой (см. текст); I–8 — сообщества, r — коэффициент корреляции, F — критерий Фишера, p — вероятность справедливости H_0

Fig. 6. Dependence of the ecological stress index on mean explained variance vs boundary criteria for the state of marine environment (Roman numerals): а, б — real data [from: Moshchenko et al., 2018a; Moshchenko, 2024]; в, г — model data. Dashed lines — confidence limits; dotted lines — coordinates of points of the greatest curvature and beginning of the model curve plateauing (see the text); I–8 — communities, r — correlation coefficient, F — Fisher's criterion, p — probability of H_0 validity

(см. таблицу). При разных вариантах вычисления показатель экологического стресса варьирует в пределах 1,1–50,0 %, а диапазон изменения его средних величин составляет $15,0 \pm 2,2$ – $22,7 \pm 2,5$ % соответственно у $ПЭС_{ba}$ и $ПЭС_{amx}$ (прил. табл. 8). Наибольший показатель объясненной дисперсии ($r^2 = 93,9$ %) был получен при использовании предиката $ПЭС_{amx}$ (далее — $ПЭС$). Следует подчеркнуть, что этот вариант вычисления является и наиболее биологически правдоподобным. Донные животные, как и любые другие, весьма разнообразны по размерам и межвидовым связям, и совершенно необязательно, что их плотность сильно коррелирует именно с общей плотностью, а не с общей биомассой, и наоборот.

Зависимость выбранного варианта вычисления показателя экологического стресса от средней объясненной дисперсии также весьма отчетлива (рис. 6, г). Наибольшая кривизна модельной кривой приходится на 85,4 % MEV , а начало ее роста после достижения минимума — почти точно на 94,0 %, что соответствуют $ПЭС$ в 15 и 36 % (рис. 6, г). Совершенно очевидно, учитывая экологическую определенность $ПЭС$ [Мощенко, 2024], что эти уровни для сообществ донных животных являются критическими и мо-

Некоторые результаты моделирования зависимостей показателя экологического стресса от средней объясненной дисперсии

Some results of modeling of the ecological stress index dependence on mean explained variance

Обозначение, способ определения	r^2	F	p
$ПЭС_{aa}$, корреляция A_i и A_t	0,825	96,4	0,000
$ПЭС_{bb}$, корреляция B_i и B_t	0,807	85,4	0,000
$ПЭС_m$, усреднение вариантов aa и bb	0,912	219,0	0,000
$ПЭС_{mx}$, выбор максимальной величины из вариантов aa и bb	0,899	210,9	0,000
$ПЭС_{ab}$, корреляция A_i-B_t	0,663	39,9	0,000
$ПЭС_{ba}$, корреляция B_i-A_t	0,634	35,6	0,000
$ПЭС_{mc}$, усреднение вариантов ab и ba	0,868	134,6	0,000
$ПЭС_{cmx}$, выбор максимальной величины из вариантов ab и ba	0,895	192,9	0,000
$ПЭС_{tm}$, усреднение вариантов aa , bb , ab и ba	0,920	238,0	0,000
$ПЭС_{amx}$, выбор максимальной величины из вариантов aa , bb , ab и ba	0,939	399,8	0,000

Примечание. A_i и A_t — индивидуальная и общая плотность поселения; B_i и B_t — индивидуальная и общая биомасса; r — коэффициент корреляции; F — критерий Фишера; p — вероятность справедливости H_0 ; жирным шрифтом выделен наилучший результат.

гут рассматриваться как граничные критерии для оценки классов состояния морской среды, причем вычисление $ПЭС$ с использованием биологически более обоснованного способа позволяет скорректировать величину Π критического уровня с 30 до 36 %.

Закключение

Итак, высокая степень соответствия реальных и интерполированных данных позволила использовать последние для корректного вычисления средней объясненной дисперсии посредством регрессионного анализа с учетом требований, которые предъявляет метод наименьших квадратов. Число предикторов в моделях, величина и структура изменчивости MEV зависят от силы внешнего воздействия, что доказывает возможность применения MEV как меры суммарного влияния абиотических факторов. Среди множества вариантов вычисления показателя экологического стресса наилучшие результаты при моделировании дает его определение выбором максимальной величины из всех вариантов корреляций индивидуальных плотностей поселения и биомасс таксонов с их суммарными для станций (проб) значениями. Данный вариант является и наиболее биологически правдоподобным: донные животные, как, впрочем, и любые другие, весьма разнообразны по размерам и межвидовым связям, и совершенно необязательно, что их плотность сильно коррелирует именно с общей плотностью, а не с общей биомассой, и наоборот. В целом результаты натурных исследований зависимости $ПЭС$ от MEV подтверждены моделированием на основе виртуальных значений MEV , причем различия реальных и рассчитанных по обоим моделям величин $ПЭС$ не значимы с позиций статистики. Основное отличие модели для виртуальных данных от таковой, полученной по реальным наблюдениям, состоит в более широком диапазоне MEV и менее отчетливом перегибе модельной кривой при ее выходе на плато. Итоговая зависимость имеет S -образную форму, ее наибольшая кривизна приходится на 85,4 % MEV , а начало роста после достижения минимума (начало выхода модельной кривой на плато) — на 94,0 %, что соответствуют $ПЭС$ в 15 и 36 %, причем изменения предиктора объясняют 93,9 % дисперсии зависимой переменной. Очевидно, учитывая экологическую определенность $ПЭС$, указанные значения являются критическими для сообществ макрозообентоса и могут рассматриваться как граничные критерии для оценки классов состояния морской среды, причем вычисление $ПЭС$ с использованием биологически более обоснованного способа позволило скорректировать величину второго критического уровня.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарен сотрудникам ДВНИГМИ Т.А. Белан и Б.М. Борисову за предоставление материала, главному специалисту ДВНИГМИ А.В. Шишигину за создание программы PointsInGrid, 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, to A.V. Shishigin (FERHRI) for developing the PointsInGrid software, and to all reviewers for their valuable comments, which were taken into account when preparing the manuscript for publication.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Григорьева Н.И. Залив Посыета: физико-географическая характеристика, климат, гидрологический режим // Современное экологическое состояние залива Петра Великого Японского моря. — Владивосток : Издат. дом ДВФУ, 2012. — С. 31–61.

Дударев О.В., Боцул А.И., Чаркин А.Н. и др. Современная геоэкологическая обстановка зал. Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 131. — С. 132–140.

Кабаков Р.И. R в действии. Анализ и визуализация данных в программе R : пер. с англ. П.А. Волковой : моногр. — М. : ДМК Пресс, 2014. — 588 с.

Лихт Ф.Р., Астахов А.С., Боцул А.И. и др. Структура осадков и фации Японского моря : моногр. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1983. — 287 с.

Мастицкий С.Э., Шитиков В.К. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R : моногр. — Хайдельберг ; Лондон ; Тольятти : 2014. — 401 с. <http://r-analytics.blogspot.com>.

Мощенко А.В. 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.

Мощенко А.В. Сообщества макрозообентоса рыхлых грунтов прибрежных акваторий залива Петра Великого близ Владивостока (Японское море) и их экологическое состояние // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 3. — С. 618–638. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-618-638. EDN: EJWBOB.

Мощенко А.В., Белан Т.А. 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. 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., 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, 2018а. — С. 92–94.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Ивин В.В. Сообщества макрозообентоса восточной части пролива Босфор Восточный (залив Петра Великого Японского моря) // Изв. ТИНРО. — 2018б. — Т. 193. — С. 112–142. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-193-112-142.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М. и др. Адаптация метода оценки качества морской среды по данным биологического анализа на основе индексов AMBI и M-AMBI для залива Петра Великого Японского моря // Тр. ДВНИГМИ. — 2021а. — Вып. 156. — С. 142–181.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М. и др. К методике выделения сообществ макрозообентоса: простой алгоритм для практики экологического мониторинга // Тр. ДВНИГМИ. — 2021б. — Вып. 156. — С. 111–141.

Мощенко А.В., Белан Т.А., Лишавская Т.С. и др. Основные тенденции временного хода концентраций приоритетных поллютантов в осадках прибрежных акваторий Владивостока (залив Петра Великого Японского моря) // Изв. ТИНРО. — 2021в. — Т. 201, вып. 2. — С. 440–457. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-440-457.

Мощенко А.В., Белан Т.А., 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., 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.

Мощенко А.В., Ванин Н.С., Ламыкина А.Е. Рельеф дна, донные отложения и гидрологические условия российской части приустьевой зоны реки Туманная // Состояние среды и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья реки Туманной. — Владивосток : Дальнаука, 2000. — Т. 1. — С. 42–75.

Мощенко А.В., Шулькин В.М., Лишавская Т.С. Факторы, контролирующие содержание загрязняющих веществ в прибрежно-морских донных отложениях района, примыкающего к устью р. Туманная // Геохимия. — 2001. — Т. 39, № 2. — С. 204–211.

Belan T.A., Moshchenko A.V. Polychaete taxocenoses variability associated with sediment pollution loading in the Peter the Great Bay (the East Sea/Japan Sea) // Ocean Sci. J. — 2005. — Vol. 40, № 1. — P. 1–10.

Borja Á., Franco J., Muxika I. The biotic indices and the Water Framework Directive: the required consensus in the new benthic monitoring tools // Mar. Pollut. Bull. — 2004. — Vol. 48, № 3–4. — P. 405–408.

Borja Á., 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.

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.

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.

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.

Grigoryeva, N.I., The Possyet Bay: physical-geographical characteristic, climate, and hydrological-hydrochemical regime, in *Current Ecological State of Peter the Great Bay, Sea of Japan*, Vladivostok: Izd. Dom DVFU, 2012, pp. 31–61.

Dudarev, O.V., Botsul, A.I., Charkin, A.N., Biryulina, M.G., and Gavrilova, G.S., Recent geoeological situation in Peter the Great Bay (the Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 131, pp. 132–140.

Kabakov, R.I., *R v deistvii. Analiz i vizualizatsiya dannykh v programme R* (R in Action: Data Analysis and Visualization in the R Software), Moscow: DMK, 2014. [transl. from English by P.A. Volkova].

Likht, F.R., Astakhov, A.S., Botsul, A.I., Derkachev, A.N., Dudarev, O.V., Markov, Yu.D., and Utkin, I.V., *Struktura osadkov i fatsii Yaponskogo morya* (Structure of Sediments and Facies in the Sea of Japan), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1983.

Mastitsky, S.E. and Shitikov, V.K., *Statisticheskii analiz i vizualizatsiya dannykh s pomoshch'yu R* (Statistical Analysis and Data Visualization with R), Khaidelberg; London; Tolyatti, 2014. <http://r-analytics.blogspot.com>.

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. doi 10.26428/1606-9919-2024-204-206-222. EDN: YLGVGF.

Moshchenko, A.V., Communities of macrozoobenthos on soft sediments in the coastal areas of Peter the Great Bay near Vladivostok (Japan Sea) and their ecological status, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 3, pp. 618–638. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-618-638. EDN: EJWBOB.

Moshchenko, A.V., and Belan, T.A., Method for the appraisal of anthropogenic disturbance of macrozoobenthic communities of soft substrata, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2008, vol. 34, no. 4, pp. 235–248.

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., and Borisov, B.M., Communities of macrozoobenthos on soft sediments in the coastal areas of open parts of Peter the Great Bay, Japan Sea and their ecological status, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 3, pp. 581–600. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-581-600. EDN: ZEVAIV.

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., Borisov, B.M., and Lishavskaya, T.S., Permissible level of chemical contamination of bottom sediments and macrozoobenthic communities, in *Pribyrezhno-morskaya zona Dal'nego Vostoka Rossii: ot osvoyeniya k ustoychivomu 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., 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., Lishavskaya, T.S., and Sevastyanov, A.V., Adaptation of the method of appraisal of marine environment quality using biological data analysis at the base of AMBI and M-AMBI indices for Peter the Great Bay (Sea of Japan), *Tr. Dal'nevost. Nauchno-Issled. Gidrometeorol. Inst.*, 2021, vol. 156, pp. 142–181.

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., Borisov, B.M., Lishavskaya, T.S., and Sevastyanov, A.V., To the methodology of the differentiation of macrozoobenthic soft-bottom communities: simple algorithm for ecological monitoring practice, *Tr. Dal'nevost. Nauchno-Issled. Gidrometeorol. Inst.*, 2021b, vol. 156, pp. 111–141.

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., Lishavskaya, T.S., Sevastianov, A.V., and Borisov, B.M., Main tendencies of temporal changes for concentration of priority pollutants in sediments of the coastal areas at Vladivostok (Peter the Great Bay, Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 2, pp. 440–457. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-440-457

Moshchenko, A.V., Belan, T.A., 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., 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.

Moshchenko, A.V., Vanin N.S., and Lamykina, A.E., Bottom relief, sediments and hydrological condition of the mouth area of Tumannaya River, in *Ecological condition and biota of southwest part of the Peter the Great Bay and mouth of the Tumannaya River*, Vladivostok: Dal'nauka, 2000, vol. 1, pp. 42–75.

Moshchenko, A.V., Shul'kin, V.M., and Lishavskaya, T.S., Factors controlling the pollutant contents in the near-shore bottom sediments of the area adjacent to the mouth of the Tumannaya River, *Geochem. Int.*, 2001, vol. 39, no. 2, pp. 177–184.

Belan, T.A. and Moshchenko, A.V., Polychaete taxocenoses 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.

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.

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, no. 1–6, pp. 16–29.

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.

Statistical analysis and interpretation of marine community data. Reference methods for marine pollution studies, Nairobi: UNEP, 1995, no. 64, 75 p.

R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2024. <https://www.R-project.org/>. Cited March 22, 2024.

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.

Поступила в редакцию 14.02.2024 г.

После доработки 11.04.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

*The article was submitted 14.02.2024; approved after reviewing 11.04.2024;
accepted for publication 5.06.2024*

Научная статья

УДК 574.584:597.552.511–153

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-399-414

EDN: IRPDRC



**КОРМОВАЯ БАЗА НЕКТОНА ГЛУБОКОВОДНЫХ РАЙОНОВ
ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ: ДИНАМИКА,
СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ЕЕ ПОТРЕБЛЕНИЕ
ТИХООКЕАНСКИМИ ЛОСОСЯМИ**

Е.П. Дулепова*

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

Аннотация. По данным экосистемных съемок (1986–2022 гг.) проанализирована многолетняя динамика кормовой базы нектона в глубоководных районах Берингова моря. Полученные результаты позволили выявить основные закономерности формирования состава и продукции органического вещества массовыми группами зоопланктона. Показано, что они зависят от климато-океанологических и биоценологических факторов. Климато-океанологический фактор является приоритетным и обуславливает влияние биоценологических факторов на зоопланктон. В качестве примера биоценологического воздействия рассматривается влияние хетогнат на копепод. Для 2020 и 2022 гг. оценены трофические характеристики наиболее массовых видов тихоокеанских лососей (кета *Oncorhynchus keta* и горбуша *O. gorbuscha*) и общий уровень потребления ими продукции зоопланктона. Сравнение продуктивности основных групп зоопланктона и их потребления позволило заключить, что тихоокеанские лососи используют в пищу незначительную долю сезонной продукции основных групп макропланктона. На основании этого сделан вывод о том, что пищевая конкуренция между лососями в глубоководных районах вряд ли возможна.

Ключевые слова: Берингово море, тихоокеанские лососи, кормовая база, зоопланктон, динамика, продукция, потребление

Для цитирования: Дулепова Е.П. Кормовая база нектона глубоководных районов западной части Берингова моря: динамика, современное состояние и ее потребление тихоокеанскими лососями // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 399–414. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-399-414. EDN: IRPDRC.

Original article

**Food base of nekton in deep-sea areas of the western Bering Sea:
dynamics, current state and its consumption by pacific salmon**

Elena P. Dulepova

Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia
D.Biol., principal researcher, elena.dulepova@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0000-6971-9329

* Дулепова Елена Петровна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник,
elena.dulepova@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0000-6971-9329.

© Дулепова Е.П., 2024

Abstract. Long-term dynamics of the food base for nekton in the deep-sea waters of the western Bering Sea are analyzed on the data of ecosystem surveys in 1986–2022. The main patterns of species composition and structure are determined for the main taxonomic groups of zooplankton and their production is evaluated. These features are influenced by climate-oceanographic and biocenotic factors, with priority of the climate-oceanographic ones, whereas the biocenotic factors are conditioned by them. As an example of biocenotic impact, the effect of chaetognats on copepods is considered. Trophic characteristics of the most abundant species of pacific salmon (chum salmon *Oncorhynchus keta* and pink salmon *O. gorbuscha*) and their consumption of zooplankton production were estimated for 2020–2022. Comparing productivity and grazing of the main zooplankton groups, there is concluded that pacific salmon consume a small portion from seasonal production of their prey, therefore, food competition between the species of pacific salmon is absent in the deep-sea waters.

Keywords: Bering Sea, pacific salmon, food base, zooplankton, zooplankton dynamics, zooplankton production, zooplankton grazing by nekton

For citation: Dulepova E.P. Food base of nekton in deep-sea areas of the western Bering Sea: dynamics, current state and its consumption by pacific salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 399–414. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-399-414. EDN: IRPDRC.

Введение

Глубоководные участки западной части Берингова моря относятся к наиболее продуктивным районам дальневосточных морей. Именно здесь нагуливается большое количество рыб, мигрирующих из восточной части моря и северо-запада Тихого океана. Приповерхностный и интерзональный зоопланктон этих районов вместе с мезопелагическими рыбами составляет неограниченный источник питания не только для рыб, но и для морских птиц, способных охотиться на неплотных скоплениях зоопланктона, а также для некоторых видов млекопитающих [Шунтов, 2016].

Несмотря на то что в глубоководных районах плотность зоопланктона ниже, чем в шельфовых и прибрежных, общий объем планктонных ресурсов как в эпипелагиали, так и в мезопелагиали этих районов огромен [Шунтов и др., 1993]. Именно от состояния кормовых ресурсов этой части моря зависит обеспеченность пищей многих промысловых видов рыб и, соответственно, рыбопродуктивность западной части Берингова моря в целом.

Проблема пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей в морской период, или проблема выживаемости с позиций «контроля снизу», всегда считалась одной из важнейших во время их нагула в глубоководных участках дальневосточных морей и северо-западной Пацифики. В последние два десятилетия на фоне предположений о «недостаточности» кормовых ресурсов для лососей, роста биомассы «индустриальной» японской кеты и, следовательно, работы фактора плотности был сделан целый ряд неоднозначных выводов [Гриценко и др., 2000; Azumaya, Ishida, 2000; Кловач, 2003; Каэриyama, 2003; и др.]. В их число входили выводы о дефиците пищи для лососей и острой конкуренции за пищу как между видами лососей, так и между отдельными представителями нектона в целом; о превышении экологической емкости и перестройке трофической структуры макроэкосистем Северной Пацифики в связи с ростом численности лососей в 21-м веке. Эти выводы базировались исключительно на данных об объеме кормовых ресурсов региона и трофических характеристиках нектона без четкого анализа структурно-функциональных характеристик планктонных сообществ, а также уровня использования кормовой базы нектоном. В последующие годы эти предположения были вполне аргументированно опровергнуты [Шунтов, Темных, 2004; Дулепова и др., 2005]. Тем не менее в настоящее время упомянутые выше вопросы по емкости, конкуренции и перестройке трофической структуры экосистем в северо-западной Пацифике продолжают оставаться приоритетными для ряда исследователей при изучении динамики численности лососей [Карпенко и др., 2013; Бугаев и др., 2020; Горохов и др., 2021].

Бесспорно, что величина общей биомассы зоопланктона, плотность его концентраций, а также соотношение составляющих его таксономических групп дают представление об условиях нагула рыб в этой части моря. Но полную картину объема кормовой базы нектона, ее динамики и скорости возобновления органического вещества можно получить, применяя оценки ее функциональных (продукционных) характеристик. С помощью этих показателей и с учетом трофических характеристик тихоокеанских лососей можно оценить, насколько ими использована собственная кормовая база в указанных районах, а также в будущем рассмотреть упомянутые выше вопросы экологической емкости и конкуренции.

Цель настоящей работы заключается в выявлении особенностей многолетней динамики структурно-функциональных характеристик макропланктона в глубоководных котловинах западной части Берингова моря, а также в оценке его выедания тихоокеанскими лососями в 2020 и 2022 гг.

Материалы и методы

Начиная с 1986 г. и по настоящее время экспедициями ТИНРО в ходе пелагических рейсов в западной части Берингова моря проводился сбор массовой информации по качественным и количественным характеристикам зоопланктона, а также по питанию нектона. На основе результатов этих съемок в лаборатории мониторинга кормовой базы и питания рыб ТИНРО были созданы в формате Excel базы данных «Зоопланктон» и «Трофология» [Волков, 2019], которые послужили основой настоящей работы.

Сбор и обработка проб зоопланктона проводились согласно традиционным методикам [Волков, 2008], используемым в ТИНРО при экосистемных съемках. Для расчета такой функциональной характеристики зоопланктона, как продукция, применялись известные методы с учетом ранее определенной удельной продукции и биомассы [Дулепова, 2002]. Кроме того, при оценке пищевых потребностей нектона в районе глубоководных котловин использовали литературные данные [Чучукало, 2006; Волков, 2016], а также указанную выше базу данных «Трофология».

Отличительной чертой настоящей работы является применение при расчетах продукции групп зоопланктона данных о суточной удельной продукции наиболее массовых видов, полученных для различных сезонов конкретно для Берингова моря [Шебанова, Чучукало, 2009; Шебанова и др., 2010, 2011, 2014; Шебанова, 2016].

На рис. 1 представлена карта-схема районов западной части Берингова моря, в которых практически в одни и те же сроки ежегодно проводится сбор данных по количественным и качественным характеристикам зоопланктона и нектона. В настоящей работе использовались материалы для глубоководных участков моря (районы 8 и 12).

Результаты и их обсуждение

Состав и динамика кормовой базы нектона в районе исследований. Хорошо известно, что основу кормовой базы нектона в глубоководных котловинах западной части моря формирует небольшое количество видов макропланктона, принадлежащих к пяти таксономическим группам: щетинкочелюстные, копеподы, эвфаузииды, амфиподы и желетелые [Волков, 2012; Дулепова и др., 2023]. На основании анализа информации из базы данных установлено, что на протяжении всего периода исследований (1986–2022 гг.) изменения биомассы кормового макропланктона носили волнообразный характер (рис. 2). При этом биомасса макропланктона в глубоководных котловинах Берингов моря варьировала весьма значительно (от 318 до 1069 мг/м³). В ряду многолетних наблюдений особенно выделяется период 1992–2001 гг., когда средняя биомасса макропланктона была наиболее высокой (892 мг/м³). После этих лет она неуклонно снижалась и в 2013–2022 гг. в среднем оценивалась в 478 мг/м³. Непосредственно в 2022 г. биомасса крупной фракции зоопланктона достигала 620 мг/м³.

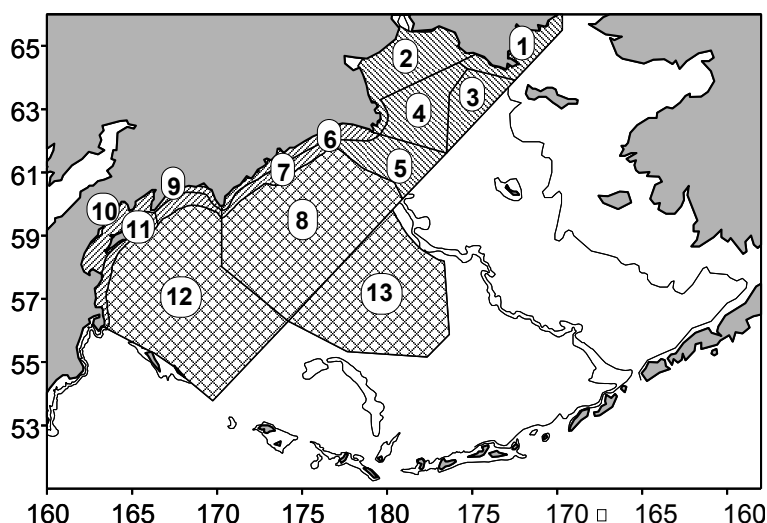


Рис. 1. Районы сбора данных по количественным и качественным характеристикам зоопланктон и нектона в Беринговом море (район 8 — западная часть Алеутской котловины, район 12 — Командорская котловина)

Fig.1. Areas of data collection for quantitative and qualitative characteristics of zooplankton and nekton in the Bering Sea (area 8 — western Aleutian Basin, area 12 — Commander Basin)

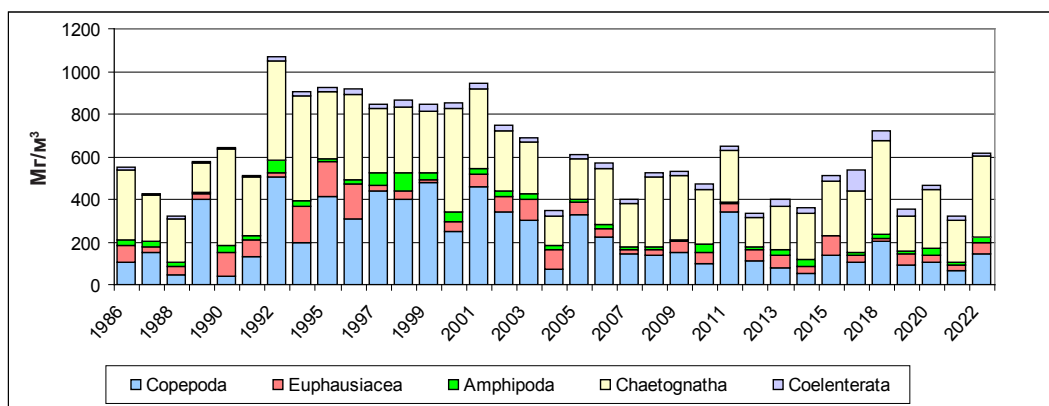


Рис. 2. Многолетняя динамика биомассы (mg/m^3) основных групп макропланктона (1986–2022 гг.) в глубоководных районах западной части Берингова моря

Fig. 2. Long-term dynamics for biomass of the main taxonomic groups of macroplankton in deep-sea waters of the western Bering Sea (1986–2022), mg/m^3

Период максимальной биомассы зоопланктона (1992–2001 гг.) характеризуется по сравнению с 1980-ми гг. как увеличением биомассы хищного зоопланктона (в основном щетинкочелюстных), так и довольно высокими биомассами фито- и эврифагов (в основном копепоид) (рис. 3).

Наблюдаемые в зоопланктоне изменения, по-видимому, связаны с крупными перестройками, происходившими в экосистемах дальневосточных морей под влиянием климато-океанологических факторов [Shuntov et al., 1996]. Увеличение доли планктонных хищников было связано со значительным снижением биомассы доминирующего в нектоне Берингова моря минта *Gadus chalcogrammus*. Возможно, эти изменения являются реакцией пелагической подсистемы на «недоиспользование» продукции нехищного зоопланктона. В последующие годы, начиная с 2002 г., таких высоких показателей биомассы макропланктона, как в 1990-е гг., в глубоководных районах Берингова моря не наблюдалось.

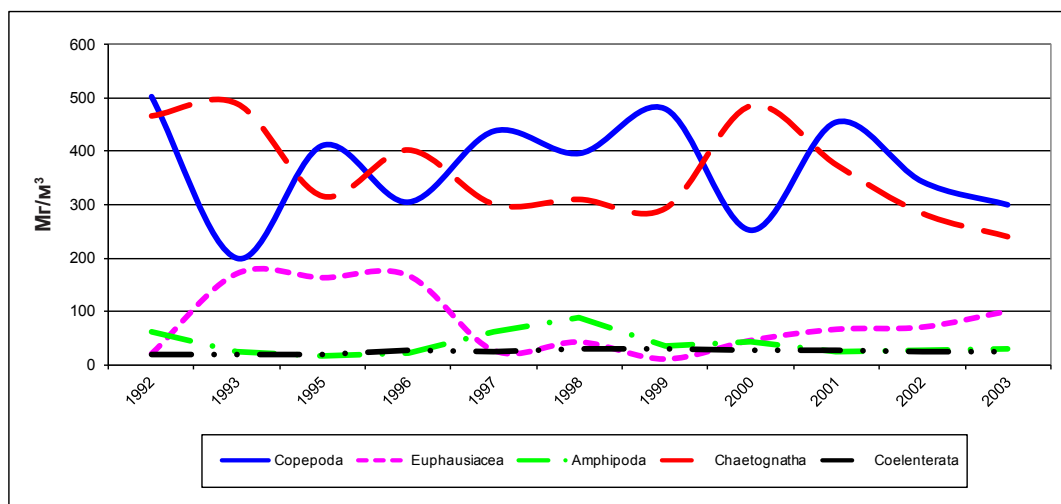


Рис. 3. Динамика состава макрозоопланктона в глубоководных районах западной части Берингова моря в период экосистемных перестроек в 1992–2003 гг.

Fig. 3. Dynamics of macrozooplankton composition in deep-sea waters of the western Bering Sea in times of the ecosystem reconstruction in 1992–2003

Основу биомасс макрозоопланктона в глубоководных котловинах Берингова моря формируют следующие виды: *Neocalanus plumchrus*+*flemingeri*, *N. cristatus*, *Eucalanus bungii*, *Metridia pacifica*, *Thysanoessa longipes*, *Themisto pacifica*, *Parasagitta elegans*, *Aglantha digitale*. Именно от соотношения этих видов зависят продукционный потенциал, скорость оборота биомассы макрозоопланктона и, как следствие, величина продукции планктонной части кормовой базы нектона.

В отличие от состава, структура сообществ зоопланктона меняется постоянно. В рассматриваемых районах в ходе сезонной сукцессии от лета к осени повышается доля хищного зоопланктона (в основном амфипод, сагитт) и, соответственно, уменьшается доля копепод. Такая динамика является наложением трех процессов: различий в темпах сезонных вертикальных миграций и роста массы видов, а также выедания планктонными хищниками (щетинкочелюстными и гипериидами) нехищного зоопланктона (в основном копепод).

Факторы, влияющие на динамику зоопланктона в целом и кормовую базу нектона в частности, можно подразделить на климато-океанологические и биоценотические. Например, эффективность воспроизводства планктеров и формирование их биомассы на разных стадиях развития во многом зависят от динамики вод. В то же время четкой зависимости между гидрологическим типом года и биомассой того или иного вида зоопланктона не отмечено. Более быструю реакцию на изменение факторов среды имеют короткоцикловые виды (в данном случае однолетние) и ранние стадии развития зоопланктона, обитающие преимущественно в эпипелагиали. При этом увеличение доли в планктонном сообществе короткоцикловых видов и ранних стадий макропланктона повышает продукционный потенциал зоопланктона в целом. В меньшей степени подвержены изменению указанных факторов длинноцикловые виды, живущие более 1 года, т.е. представители крупной фракции зоопланктона. По мнению А.Ф. Волкова [2012], именно по этой причине в списке «зависимых» видов нет ни эвфаузиид, ни щетинкочелюстных, проводящих значительную часть жизненного цикла в мезопелагиали.

Определение непосредственного влияния гидрологического типа года («теплого» или «холодного») на численность и биомассу массовых видов зоопланктона представляет собой многотрудную задачу. В смежные годы численность вида в одних случаях может быть выше в теплый год, а в других — в холодный, и только при рассмотрении интегральных характеристик за более или менее длинный ряд лет возможно выявление

положительных связей с общими термическими показателями. В глубоководных котловинах к группе холодолюбивых видов можно отнести *N. cristatus*, а к группе более теплолюбивых — *E. bungii*, *M. pacifica*.

Часто именно климато-океанологические факторы определяют уровень биоценотического воздействия. Это подтверждает вышеприведенный пример с увеличением биомассы щетинкочелюстных в районе исследований в 1992–2001 гг.

Пресс планктонных хищников (в данном случае щетинкочелюстных), направленный на отдельные группы нехищных животных, может быть разным по силе воздействия в зависимости от комплекса биотических и абиотических условий. Согласно выполненному ранее анализу [Дулепова, 2021] наиболее массовым объектом хищничества *P. elegans* являются копеподы небольших размеров, составляющие 40–90 % рациона вида с учетом сезона. Если суточный рацион щетинкочелюстных в среднем составляет 10 % от массы тела, то они способны (наряду с рыбами) изменять (формировать) структуру сообщества зоопланктона и влиять на функционирование планктонных сообществ за счет выедания молоди копепод (рис. 3).

Так как основной пресс выедания приходится на копепод с размерами тела менее 3,2 мм, вполне закономерно, что в планктонных сообществах глубоководных котловин прослеживается противофазность динамики биомассы щетинкочелюстных и крупных копепод, т.е. наблюдаются классические взаимоотношения «хищник–жертва», когда снижение биомассы жертв ведет в будущем к снижению биомассы хищников. После 2003 г. противофазность динамики копепод и щетинкочелюстных выглядела не так четко. Возможно, это было связано с несовпадением сроков планктонных съемок в данном районе.

Щетинкочелюстные, помимо того что являются конкурентами рыб и в определенной степени снижают их кормовую базу, еще сами потребляются некоторыми видами рыб [Шунтов и др., 1993; Дулепова, 2018]. Они присутствуют в составе рационов минтая, мойвы *Mallotus villosus*, горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, кеты *O. keta*, нерки *O. nerka*, северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* и др. В Беринговом море у большинства названных видов нектона вклад *P. elegans* в рацион весьма незначителен (от долей процента до 4–7 %). Лишь в отдельных случаях в осенний период доля хетогнат в питании рыб может достигать 30 %. Наиболее активно рыбы питаются сагиттами в осенний период, когда в результате сезонных миграций наблюдается снижение биомассы излюбленных объектов питания (копепод, гипериид и эвфаузиевых).

Функциональные характеристики компонентов кормовой базы нектона в глубоководных котловинах. Биомасса зоопланктона является важным, но не единственным показателем, характеризующим кормовую обеспеченность нектона. Для оценки кормовой обеспеченности нектона требуется знание многих параметров: состав и продукционный потенциал зоопланктона; биомасса рыб в водоеме, их физиологическое состояние, анализ роста, пищевые потребности и т.д. Полученные в ходе более ранних исследований материалы по продукционным (функциональным) характеристикам зоопланктона, спектрам питания наиболее массовых видов нектона, а также обилию последних позволяют более точно оценить продукцию основных групп зоопланктона и, соответственно, обеспеченность пищей нектона в рассматриваемые годы.

Планктонные сообщества умеренных широт представляют собой сложные многовидовые системы со многими связями между слагающими их популяциями гидробионтов, притом, что многие экологические параметры большинства планктеров, к сожалению, пока не изучены. С этой точки зрения целесообразно подразделять сообщества на экологические функциональные группировки или элементы со сходными обобщенными характеристиками. Проведенный анализ особенностей питания различных планктонных организмов свидетельствует, что у основных таксономических групп рацион включает в себя в той или иной степени почти все компоненты планктонного сообщества — от фитопланктона до хищных зоопланктеров, а также ассоциированного с детритом бактериопланктона и растворенным органическим веществом. По уровню

доминирования животной и растительной пищи в рационах планктеров зоопланктон в первом приближении можно представить как систему, состоящую из двух функциональных элементов, — «хищного» и «нехищного» зоопланктона. Выделенные трофические группировки формируются в основном следующими таксонами: нехищный зоопланктон состоит из копепод разных размеров и эвфаузиевых, хищный — из щетинкочелюстных, амфипод и медуз.

В рассматриваемом случае кормовую базу нектона формируют как хищные, так и нехищные зоопланктеры, функциональные характеристики которых существенно различаются. Продукционный потенциал каждой трофической группировки зависит от соотношения видов, слагающих ее основу: чем выше количество видов с высокой скоростью роста, тем значительнее объем вновь образуемого органического вещества.

Ранее при оценке современного состояния планктонных сообществ западной части Берингова моря было показано, что в отдельные годы пресс на нехищный зоопланктон (в основном копепод) со стороны хищного, основу которого составляет *P. elegans*, может быть очень значителен [Дулепова, 2021]. При этом объемы выедания копепод хетогнатами могут превышать их продукцию, что в итоге приводит к снижению биомассы копепод как одного из важных кормовых объектов нектона. Однако даже при существенном прессе хищного зоопланктона такая ситуация не может продолжаться длительное время и в свою очередь ведет к снижению биомассы планктонных хищников. В то же время высокая скорость продуцирования у массовых видов копепод и привнос зоопланктона за счет активной гидродинамики извне предопределяют быстрое восстановление биомассы этой группы и, соответственно, рост продукции копепод.

Продукционные характеристики доминирующих видов зоопланктона существенно различаются, что сказывается на объеме кормовых ресурсов в целом. В данном случае для массовых видов макропланктона используется такой показатель, как суточная удельная продукция, полученный конкретно для западной части Берингова моря. Для эвфаузиид в зависимости от соотношения видов в группе суточная удельная продукция в глубоководных котловинах варьирует в осенний период в пределах 0,0329–0,0383, для копепод этот показатель составляет 0,0230–0,0540. У щетинкочелюстных (при абсолютном доминировании *P. elegans*) суточная удельная продукция оценена в 0,0206, у гипериид — 0,0562 за счет доминирования *T. pacifica*. Таким образом, наибольшая скорость продуцирования среди групп зоопланктона в осенний период характерна для копепод и гипериид. Средняя биомасса основных групп кормового зоопланктона, а также объемы продуцирования ими органического вещества для 2020 и 2022 гг. представлены в табл. 1.

Биомасса (мг/м³) и продукция (млн т) основных групп макропланктона в глубоководных котловинах в 2020 и 2022 гг.

Biomass (mg/m³) and seasonal production (10⁶ t) of the macroplankton main groups in deep-sea waters of the western Bering Sea in 2020 and 2022

Группа макропланктона	2020 г.		2022 г.	
	Биомасса	Продукция	Биомасса	Продукция
Копеподы	103	25	147	35
Эвфаузииды	33	9	47	13
Гиперииды	32	16	28	17
Хетогнаты	278	47	383	64
Всего		97		129

В осенний период 2020 и 2022 гг. в исследуемых районах Берингова моря кормовой зоопланктон продуцировал соответственно 97 и 129 млн т органического вещества. При этом основу суммарной продукции зоопланктона (48–50 %) вне зависимости от района и года исследований составляли хетогнаты.

Трофические характеристики основных видов лососей и уровень использования ими кормовой базы в глубоководных котловинах. Как и в других районах дальневосточных морей, биомасса и соотношение массовых видов нектона в эпипелагиали глубоководных котловин Берингова моря значительно изменялись в разные периоды лет. Если в 1980–1990-е и до начала 2000-х гг. в глубоководных котловинах наблюдалось доминирование минтая, который формировал до 80–90 % биомассы нектона, то в последующие годы основу эпипелагического ихтиоценоза стали слагать лососи, кальмары, мезопелагические рыбы, молодь одноперого терпуга и пр. [Шунтов, 2016]. В отдельные годы значительную часть биомассы нектона в эпипелагиали исследуемых районов составляла трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*. Например, биомасса этого вида в 2020 г. в глубоководных районах была 248,8 тыс. т, а в 2022 г. — 148,0 тыс. т.

Осенью 2020 и 2022 гг. биомасса тихоокеанских лососей в районе исследований была оценена соответственно в 185 и 168 тыс. т [Старовойтов и др., 2020; Дулепова и др., 2023; Старовойтов, Пономарев, 2023] при общей биомассе ихтионектона в районах 484 и 392 тыс. т. Основу биомассы лососей (до 93–94 %) формировали горбуша, неполовозрелая кета и неполовозрелая нерка (рис. 4).

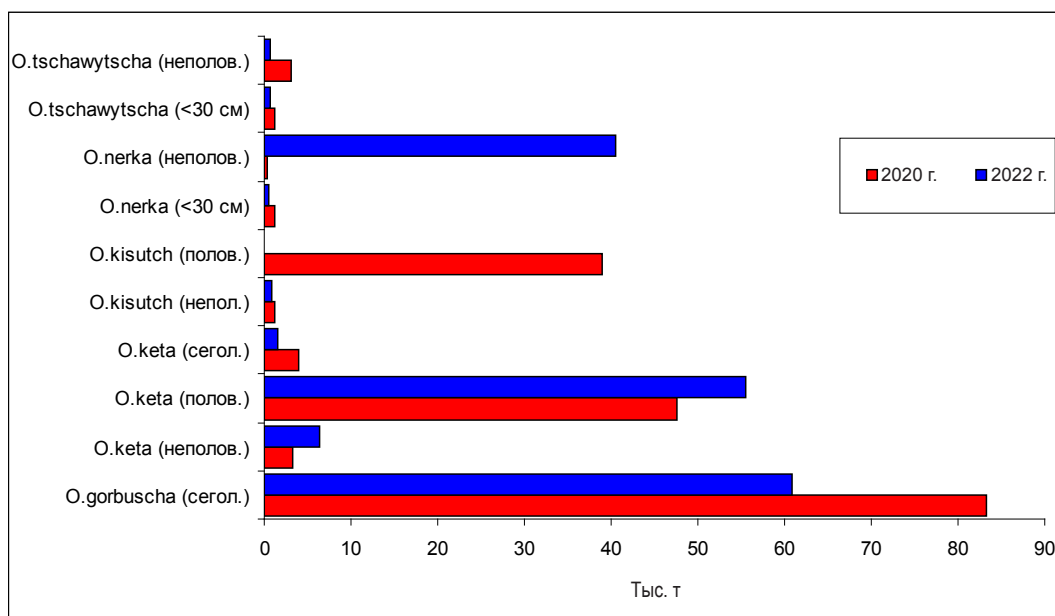


Рис. 4. Динамика и состав биомассы лососей в глубоководных районах Берингова моря в 2020 и 2022 гг.

Fig. 4. Dynamics of total biomass and its species composition for pacific salmon in the deep-water areas of the Bering Sea in 2020 and 2022

Анализ питания лососей в 2020 г. показал, что молодь горбуши, кеты и нерки питалась в основном гипериидами и копеподами. У неполовозрелых и половозрелых особей кеты и нерки, помимо гипериид, в желудках были отмечены птероподы, рыбы и кальмары.

Согласно неопубликованным данным*, в 2022 г. наблюдалась практически такая же картина: основными компонентами пищи кеты размерных групп 10–30 см были амфиподы *T. pacifica* и *Primno macropa*. Кроме того, в пище встречались копеподы *E. bungii* и птероподы *Limacina helicina*, доля которых составляла соответственно 13,7 и 27,4 %, а у старших возрастных групп в питании преобладал минтай.

* Рейсовый отчет о научно-исследовательских работах в СЗТО, Беринговом и Охотском морях на НИС «ТИНРО» и НИС «Профессор Кагановский» с 26 августа по 29 октября 2022 г.

Сравнение индексов наполнения желудков лососей в период проведения съемки 2020 и 2022 гг. (рис. 5) традиционно показало, что наиболее активно питаются мелкие особи горбуши, кеты и нерки. По мере увеличения размеров у этих видов интенсивность питания снижается при одновременном увеличении доли нектона в составе пищи. Некоторое сходство качественного состава рационов кеты и горбуши, численное превосходство последней, а также более высокие индексы наполнения желудка убедили многих исследователей [Бирман, 1985; Волобуев, Волобуев, 2000; и др.] в том, что горбуша способна лишать кету полноценной кормовой базы. Однако компонентный состав рационов кеты и горбуши существенно различается, что было вполне аргументированно доказано не только огромным количеством информации, полученной в ходе комплексных съемок ТИНРО, но и соответствующим статистическим анализом [Дулепова и др., 2005, 2023].

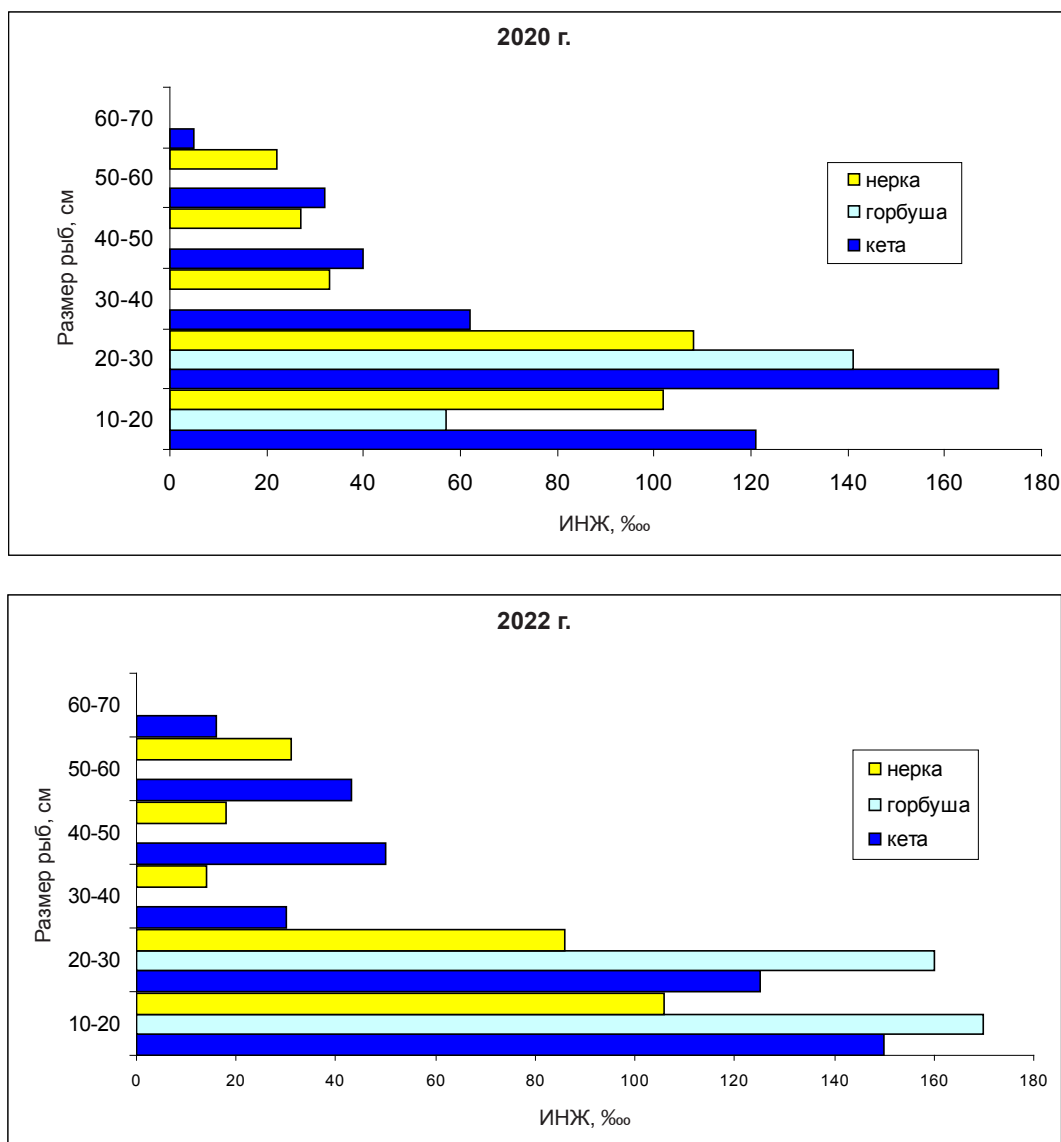


Рис. 5. Средние индексы наполнения желудков у кеты, горбуши и нерки в глубоководных районах Берингова моря в 2020 и 2022 гг.

Fig. 5. Mean stomach fullness for chum, pink, and sockeye salmon in the deep-water areas of the Bering Sea in 2020 and 2022

Что же касается более низких индексов наполнения желудка у крупных особей, то такое пищевое поведение, скорее всего, является характерной чертой крупной половозрелой кеты, в пище которой до 70 % составляет нектон. Таким образом, анализ питания лососей, основанный на результатах многолетних исследований с учетом последних лет, показал, что для молоди лососей характерна планктонная пища и большая пищевая активность, а для половозрелых особей — нектонная пища и, соответственно, меньшая пищевая активность. По составу пищевых спектров в разные годы можно заключить, что, если какая-либо группа кормового планктона достигает высокой численности в определенном районе, это находит отражение в рационах всех дальневосточных лососей [Дулепова и др., 2023].

В данном контексте интересен упомянутый выше вопрос о перестройке трофических потоков в экосистеме Берингова моря в связи с увеличившимся количеством так называемой «индустриальной» японской кеты. Выводы о перестройке трофических потоков в экосистеме были сделаны на основании некоторого увеличения доли желетелых в желудках кеты. Однако еще в середине 20-го века, когда не было мощного развития японского лососеводства, А.И. Сынкова [1951] обратила внимание на значительное присутствие желетелых в желудках кеты. Поэтому предположение Н.В. Кловач [2003] о том, что кета в условиях высокой численности вынуждена переходить на питание желетелыми, вызывая этим ухудшение качественных показателей, необоснованно, хотя бы потому, что в годы низкой численности кеты и горбуши первая отнюдь не снижает потребление желетелых как в период нагула, так и в преднерестовый. В.И. Чучукало [2006, с. 157] поясняет это, обобщая предыдущие исследования [Arai, 1988; Яржомбек, Кловач, 1997; Welch, 1997; Arai et al., 2000; Темных, 2004; Дулепова, Дулепов, 2005]: «Стенки желудка у кеты более тонкие и могут сильно растягиваться, по этой причине значительно увеличивается всасывающая поверхность стенок. Пищевод у кеты заканчивается мощным сфинктером, препятствующим срыгиванию пищи при ее большом объеме. Это позволяет кете потреблять в большом количестве относительно низкокалорийные объекты, такие как кишечнополостные, гребневики, бочоночники и сальпы, что снижает межвидовую конкуренцию...».

Тем не менее в настоящее время ряд исследователей, анализируя трофические взаимоотношения лососей, продолжает придерживаться точки зрения, что именно межвидовая конкуренция влияет на формирование численности их поколений в отдельных районах Северной Пацифики [Карпенко и др., 2013]. Эти авторы предполагают наличие у лососей узкой избирательной специализации (частной пищевой ниши), в пределах которой между лососями как раз и существует конкуренция. Хотя в данном случае главное значение имеет насыщение эпипелагиали кормовыми ресурсами. И показателем насыщения в нашем случае можно считать величину продукции планктонных групп, используемых лососями и другими видами нектона в пищу.

Результаты исследования позволили сравнить уровень продуцирования органического вещества отдельными группами гидробионтов с их потреблением такими массовыми группами лососей, как кета и горбуша, в 2020 и 2022 гг. (табл. 2).

Таким образом, в осенний период 2020 и 2022 гг. выедание продукции основных групп, формирующих кормовой зоопланктон, было невелико. Наиболее активно выедаются амфиподы и эвфаузиевые. Наименьший показатель выедания отмечен для копепод и хетогнат.

Насыщение эпипелагиали глубоководных котловин планктоном таково, что используется едва ли 3 % сезонной продукции таксономических групп. Все это свидетельствует об отсутствии напряженной конкуренции между лососями и другими представителями нектона.

Следовательно, наиболее информативным показателем, позволяющим оценить наличие возможной конкуренции, можно считать соотношение между потребностью в данном ресурсе и его количеством в среде или степенью насыщения среды этим

Таблица 2

Выедание кормовой базы лососями в глубоководных котловинах Берингова моря
в 2020 и 2022 гг.

Table 2

Pacific salmon grazing of their food base in the deep-sea waters of the western Bering Sea
in 2020 and 2022

2020 г.		2022 г.	
Биомасса лососей, тыс. т			
185		167	
Биомасса зоопланктона, мг/м³			
465		620	
Продукция кормового зоопланктона, млн т			
97		129	
Выедание кормовой базы лососями (горбуша+кета), % от величины продукции			
2,40	Амфиподы	2,50	
0,50	Эвфаузииды	0,90	
0,10	Копеподы	0,10	
0,03	Хетогнаты	0,10	

ресурсом. Причем в качестве последнего показателя лучше использовать оценки продукционного потенциала отдельных групп, формирующих основу рациона.

Заключение

На основании анализа базы данных и материалов, полученных в экспедициях ТИНРО в 1986–2022 гг., показано, что определяющее влияние на формирование структурных и функциональных характеристик зоопланктона как кормовой базы нектона оказывают климато-океанологические и биоценотические факторы. В качестве последнего фактора подразумеваются такие хищные зоопланктеры, как щетинкочелюстные. В целом средняя биомасса зоопланктона за весь период исследований варьировала весьма значительно с наибольшими показателями в период экосистемных перестроек в 1990–2000-е гг.

В 2020 и 2022 гг. продуцирование органического вещества компонентами кормовой базы нектона в глубоководных котловинах находилось на довольно высоком уровне и зависело от соотношения структурных показателей зоопланктона. Наибольшее количество органического вещества продуцируется щетинкочелюстными, копеподами и гипериидами. Возрастание количества именно гипериид, обладающих высокой скоростью роста, значительно увеличивает продукционный потенциал кормовой части зоопланктона.

Анализ состава пищи молоди тихоокеанских лососей показал, что они питаются главным образом гипериидами, копеподами, эвфаузиидами, желетелыми и в незначительном количестве щетинкочелюстными. У неполовозрелых и половозрелых особей кеты и нерки, кроме того, в пище присутствуют птероподы, рыбы и кальмары.

Оценка уровня выедания отдельных групп зоопланктона в годы исследований свидетельствует, что гиперииды и эвфаузииды являются наиболее используемыми лососями в пищу группами зоопланктона. Копеподы и щетинкочелюстные съедаются лососями в меньшем количестве.

Сравнение объемов продуцирования органического вещества основными группами макрозоопланктона и величин их выедания лососями позволяет заключить, что конкурентные отношения в глубоководных районах Берингова моря между нагуливающимися разными видами лососей, а также другими видами нектона не достигают уровня, влияющего на динамику их численности.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает глубокую признательность д-ру биол. наук, профессору В.П. Шунтову за ценные критические замечания, а также научным сотрудникам ТИНРО, принимавшим участие в сборе и обработке гидробиологической и другой информации, которая использована в настоящей статье.

The author is deeply grateful to Prof. V.P. Shuntov (TINRO) for his valuable critical comments to the manuscript and to her colleagues from TINRO who collected and processed zooplankton and stomach samples, which data are analyzed in this study.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

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

Список литературы

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

Бугаев А.В., Лепская Е.В., Коваль М.В. и др. Обзор итогов лососевой путины—2020 в Камчатском крае (сообщение 2): анализ оправдываемости прогнозов и возможных причин их несоответствия // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2020. — С. 141–170.

Волков А.Ф. Возможности и приемы при работе с базами данных ТИНРО «Зоопланктон северной части Тихого океана, Охотского, Берингова и Чукотского морей», «Трофология нектона» и «Морская биология» // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 198. — С. 239–261. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-239-261.

Волков А.Ф. Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 405–416.

Волков А.Ф. Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе NPAFC (экспедиция «BASIS»). Часть 2. Западные районы // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 170. — С. 151–171.

Волков А.Ф. Элементарная трофология тихоокеанских лососей в Беринговом море. Видовые и региональные отличия. Обеспеченность пищей при различных условиях среды // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 187. — С. 162–186. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-187-162-186.

Волобуев В.В., Волобуев М.В. Экология и структура популяций как основные элементы формирования жизненной стратегии кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 2000. — Т. 40, № 4. — С. 516–529.

Горохов А.М., Волобуев В.В., Смирнов А.А., Ямборко А.В. Сравнительная характеристика биологической структуры, состояния запасов и промыслового использования тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*, Salmonidae) Магаданского региона в конце XX — начале XXI веков // Вопр. ихтиол. — 2021. — Т. 61, № 4. — С. 441–453. DOI: 10.31857/S0042875221040056.

Гриценко О.Ф., Заварина Л.О., Ковтун А.А., Путивкин С.В. Экологические последствия крупномасштабного искусственного разведения кеты // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. — М. : ВНИРО, 2000. — С. 241–246.

Дулепова Е.П. Роль *Sagitta elegans* (Chaetognatha) в сообществах зоопланктона западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 2. — С. 425–439. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-425-439.

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

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

Дулепова Е.П., Дулепов В.И. Трофический статус тихоокеанских лососей в дальневосточных морях. Анализ межгодовых и межрегиональных особенностей питания кеты *Oncorhynchus keta* в Беринговом море и прилегающих районах Тихого океана // Вопр. ихтиол. — 2005. — Т. 45, № 2. — С. 218–224.

Дулепова Е.П., Дулепов В.И., Ефимкин А.Я. Сравнительный анализ питания кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в Беринговом море в летний период // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 140. — С. 118–129.

Дулепова Е.П., Напазак В.В., Кузнецова Н.А., Шебанова М.А. Структурно-функциональные характеристики зоопланктона и кормовая обеспеченность nekтона в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 3. — С. 529–549. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-529-549. EDN: ZTQBYU.

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

Кловач Н.В. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты : моногр. — М. : ВНИРО, 2003. — 164 с.

Старовойтов А.Н., Пономарев С.С. Траловые учеты nekтона во время сезонных миграций тихоокеанских лососей в СЗТО, Беринговом и Охотском морях в 2022 г. // Бюл. № 17 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2023. — С. 36–56. DOI: 10.26428/losos_bull17-2023-36-56.

Старовойтов А.Н., Шейбак А.Ю., Канзепарова А.Н. и др. Состав сообщества nekтона и макропланктона и результаты тралового учета посткатадромной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Беринговом и Охотском морях осенью 2020 г. // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2020. — С. 196–209.

Сынкова А.И. О питании тихоокеанских лососей в камчатских водах // Изв. ТИНРО. — 1951. — Т. 34. — С. 105–121.

Темных О.С. Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-Центр, 2004. — 465 с.

Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.

Шебанова М.А. Соматическая продукция и жизненные циклы сагитты *Parasagitta elegans* в Охотском и Беринговом морях // Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана : мат-лы 4-й междунар. науч.-техн. конф. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2016. — Ч. 1. — С. 218–222.

Шебанова М.А., Дулепова Е.П., Чучукало В.И. Некоторые черты биологии и продукционные характеристики *Eucalanus bungii* в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 281–293.

Шебанова М.А., Чучукало В.И. Биология *Calanus glacialis* в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 156. — С. 203–217.

Шебанова М.А., Чучукало В.И., Горбатенко К.М. Жизненные циклы, соматическая продукция гипериид в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 155–176. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-176-155-176.

Шебанова М.А., Чучукало В.И., Дулепова Е.П. Некоторые черты биологии и продукционные характеристики *Oithona similis* (Copepoda) в Охотском и западной части Берингова морей // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 231–243.

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

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

Шунтов В.П., Темных О.С. Превышена ли экологическая емкость Северной Пацифики в связи с высокой численностью лососей: мифы и реальность // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138. — С. 19–36.

Яржомбек А.А., Кловач Н.В. Рацион и структура энергобюджета кеты в море // Первый конгресс ихтиологов России : тез. докл. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 246.

Arai M.N. Interaction of fish and pelagic coelenterates // Can. J. Zool. — 1988. — Vol. 66, № 9. — P. 1913–1927. DOI: 10.1139/z88-280.

Arai M.N., Nagasawa K., Welch D.W., Dunsmuir A. Predation by fish, especially chum salmon the North Pacific Coelenterates // Extend abstract presented at the Ninth Annual Meeting PICES. — Hakodate, 2000. — P. 25–26.

Azumaya T., Ishida Y. Density interactions between pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*) and their possible effect on distributions and growth in the north Pacific ocean and Bering Sea // Bull. NPAFC. — 2000. — № 2. — P. 165–174.

Kaeriyama M. Evolution of Carrying Capacity of Pacific Salmons in the North Pacific Ocean for Ecosystem-Based Sustainable Conservation Management // Bull. NPAFC Techn. Rep. — 2003. — № 5. — P. 1–4.

Shuntov V.P., Dulepova E.P., Radchenko V.I., Lapko V.V. New data about communities of plankton and nekton of the Far-Eastern seas in connection with climate-oceanological reorganization // Fish. Oceanogr. — 1996. — Vol. 5, № 1. — P. 38–44.

Welch D.W. Anatomical specialization in the gut of Pacific salmon (*Oncorhynchus*): evidence for oceanic limits to salmon production? // Can. J. Zool. — 1997. — Vol. 75, № 6. — P. 936–942. DOI: 10.1139/z97-11.

References

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

Bugayev, A.V., Lepskaya, Ye.V., Koval', M.V., Tepnin, O.B., Zikunova O.V., and Fel'dman, M.G., Review of the results of the salmon route-2020 in the Kamchatka Territory (message 2): analysis of the reliability of forecasts and possible reasons for their discrepancy, in *Byull. 'N 15 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 15 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2020, pp. 141–170.

Volkov, A.F., Opportunities and techniques of using the databases of TINRO “Zooplankton of the north Pacific, Okhotsk, Bering, and Chukchi Seas”, “Nekton trophology”, and “Marine biology”, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 198, pp. 239–261. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-239-261

Volkov, A.F., Technique of collecting and processing the samples of plankton and the samples on nekton feeding (step-by-step instructions), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 154, pp. 405–416.

Volkov, A.F., Results of the studies on zooplankton in the Bering Sea under NPAFC program (expedition BASIS). Part 2. Western areas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 170, pp. 151–171.

Volkov, A.F., Elementary trophic ecology of pacific salmon in the Bering Sea. Species and regional differences. Provision with food in different environments, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 187, pp. 162–186. doi 10.26428/1606-9919-2016-187-162-186

Volobuyev, V.V. and Volobuyev, M.V., Ecology and population structure as principal elements of the formation of the life strategy of *Oncorhynchus keta* on the continental coast of the Sea of Okhotsk, *J. Ichthyol.*, 2000, vol. 40, no. 6, pp. 443–456.

Gorokhov, M.N., Volobuev, V.V., Yamborko, A.V., and Smirnov, A.A., Comparative characteristic of the biological structure, stock status, and commercial fishing use of Pacific salmon (*Oncorhynchus*, Salmonidae) of the Magadan Region in the end of the 20th and early 21st centuries, *J. Ichthyol.*, 2021, vol. 61, no. 4, pp. 594–607. doi 10.1134/S0032945221040044

Gritsenko, O.F., Zavarina, L.O., Kovtun, A.A., and Putivkin, S.V., Ecological consequences of large-scale artificial rearing of chum salmon, *Promyslovo-biologicheskie issledovaniya ryb v tikhookeanskikh vodakh Kuril'skikh ostrovov i prilezhashchikh raionakh Okhotskogo i Beringova morei v 1992–1998 gg.* (Fisheries and Biological Studies of Fish in the Pacific Waters off the Kuril Islands and Adjacent Areas of the Sea of Okhotsk and the Bering Sea in 1992–1998), Moscow: VNIRO, 2001, pp. 241–246.

Dulepova, E.P., Role of arrowworm *Sagitta elegans* (Chaetognatha) in plankton communities of the western Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 2, pp. 425–439. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-425-439

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

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

Dulepova, E.P. and Dulepov, V.I., The trophic status of Pacific salmon in Far Eastern seas. Analysis of yearly and regional characteristics of feeding in the chum salmon *Oncorhynchus keta* in the Bering Sea and the adjacent regions of the Pacific, *Vopr. Ikhtiol.*, 2005, vol. 45, no. 2, pp. 218–224.

Dulepova, E.P., Dulepov, V.I., and Efimkin, A.Ya., Comparative analysis of feeding of the chum *Oncorhynchus keta* (Walbaum) and pink *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) salmon in Bering Sea in summer, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 140, pp. 118–129.

Dulepova, E.P., Napazakov, V.V., Kuznetsova, N.A., and Shebanova, M.A., Structure and functional characteristics of zooplankton and food supply for nekton in the western Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 3, pp. 529–549. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-529-549. EDN: ZTQBYU.

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

Klovach, N.V., *Ekologicheskie posledstviya krupnomasshtabnogo razvedeniya kety* (Ecological Consequences of the Large-Scale Chum Salmon Farming), Moscow: VNIRO, 2003.

Starovoitov, A.N. and Ponomarev, S.S., Trawl counts of nekton during seasonal migrations of pacific salmon in the North-West Pacific, Bering and Okhotsk Seas in 2022, in *Bull. N 17 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 17 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2023, pp. 36–56. doi 10.26428/losos_bull17-2023-36-56. EDN: RYXODB

Starovoitov, A.N., Shebak, A.Yu., Kanzeperova, A.N., Dederer, N.A., and Galleev, A.I., Composition of nekton communities and jellyfishes communities and results of trawl surveys of pink salmon juveniles (*Oncorhynchus gorbuscha*) in the Bering and Okhotsk Seas in autumn 2020, in *Bull. N 15 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 15 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2020, pp. 196–209.

Synkova, A.I., About the nutrition of Pacific salmon in Kamchatka waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1951, vol. 34, pp. 105–121.

Temnykh, O.S., Asian pink salmon in the marine period of life: biology, spatial differentiation, place and role in pelagic communities, *Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2004.

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.

Shebanova, M.A., Somatic production and life cycles of the *Parasagitta elegans sagitta* in the Sea of Okhotsk and the Bering Sea, in *Mater. 4 mezhdunar. nauchno-tech. conf. "Aktual'nye problemy osvoeniya biologicheskikh resursov Mirovogo okeana"* (Proc. 4th Int. Sci. Tech. Conf. "The Actual Problems of Development of Biological Resources of the World Ocean"), Vladivostok: Dal'rybvuz, 2016, part 1, pp. 218–222.

Shebanova, M.A., Dulepova, E.P., and Chuchukalo, V.I., Some features of *Eucalanus bungii* biology and its production characteristics in the Okhotsk and Bering Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 162, pp. 281–293.

Shebanova, M.A. and Chuchukalo, V.I., Biology of *Calanus glacialis* in the Far Eastern seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 156, pp. 203–217.

Shebanova, M.A., Chuchukalo, V.I., and Gorbatenko, K.M., Life cycles and somatic production of hyperiids in the Okhotsk and Bering Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 176, pp. 155–176. doi 10.26428/1606-9919-2014-176-155-176

Shebanova, M.A., Chuchukalo, V.I., and Dulepova, E.P., Some features of biology and production parameters of *Oithona similis* from the Okhotsk and western Bering Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 166, pp. 231–243.

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

Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S., Is the North Pacific carrying capacity over in connection with salmon's high abundance: myths and reality, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 138, pp. 19–36.

Yarzhombek, A.A. and Klovach, N.V., Diet and structure of the energy budget of chum salmon in the sea, in *Pervyy kongress ikhtologov Rossii* (First Congress of Ichthyologists of Russia), Moscow: VNIRO, 1997, pp. 246.

Arai, M.N., Interaction of fish and pelagic coelenterates, *Can. J. Zool.*, 1988, vol. 66, no. 9, pp. 1913–1927. doi 10.1139/z88-280

Arai, M.N., Nagasawa, K., Welch, D.W., and Dunsmuir, A., Predation by fish, especially chum salmon the North Pacific Coelenterates, in *Extend abstract presented at the Ninth Annual Meeting PICES*, Hakodate, 2000, pp. 25–26.

Azumaya, T. and Ishida, Y., Density interactions between pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*) and their possible effect on distributions and growth in the north Pacific ocean and Bering Sea, *Bull. NPAFC*, 2000, no. 2, pp. 165–174.

Kaeriyama, M., Evolution of Carrying Capacity of Pacific Salmons in the North Pacific Ocean for Ecosystem-Based Sustainable Conservation Management, *Bull. NPAFC Techn. Rep.*, 2003, no. 5, pp. 1–4.

Shuntov, V.P., Dulepova, E.P., Radchenko, V.I., and Lapko, V.V., New data about communities of plankton and nekton of the Far-Eastern seas in connection with climate-oceanological reorganization, *Fish. Oceanogr.*, 1996, vol. 5, no 1, pp. 38–44.

Welch, D.W., Anatomical specialization in the gut of Pacific salmon (*Oncorhynchus*): evidence for oceanic limits to salmon production?, *Can. J. Zool.*, 1997, vol. 75, no. 6, pp. 936–942. doi 10.1139/z97-11

Reysovyy otchet o nauchno-issledovatel'skikh rabotakh v SZTO, Beringovom i Okhotskom moryakh na NIS «TINRO» i NIS «Professor Kaganovskiy» s 26 avgusta po 29 oktyabrya 2022 g. (Voyage report on research work in the Northwestern Pacific Territory, the Bering and Okhotsk Seas on the R/V TINRO and the R/V Professor Kaganovsky from August 26 to October 29, 2022).

Поступила в редакцию 2.02.2024 г.

После доработки 22.04.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

The article was submitted 2.02.2024; approved after reviewing 22.04.2024; accepted for publication 5.06.2024

Научная статья

УДК 599.53–1.05(262.5)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-415-432

EDN: IHZJCV



ХЛОРООРГАНИЧЕСКИЕ ПЕСТИЦИДЫ В ЖИРОВОЙ ТКАНИ КИТООБРАЗНЫХ У КРЫМСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЧЕРНОГО МОРЯ

Т.О. Барабашин¹, И.В. Суворова^{2,3}, И.В. Кораблина¹, С.Н. Кульба¹,
А.В. Коростелева³, А.Н. Постникова^{3*}

¹ Азово-Черноморский филиал ВНИРО (АзНИИРХ),
344002, г. Ростов-на-Дону, ул. Береговая, 21в;

² Центр океанографии и морской биологии «Москвариум»,
129223, г. Москва, пр-т Мира, 119, стр. 23;

³ Центр изучения, спасения и реабилитации
морских млекопитающих «Безмятежное Море»,
109044, г. Москва, 1-я Дубровская ул., д. 4в, кв. 24

Аннотация. При исследовании содержания стойких хлорорганических пестицидов (ХОП) в морских млекопитающих Черного моря в 2018–2022 гг. выявлена статистически значимая зависимость уровней накопления от пола животных (самцы загрязнены больше, чем самки), а также от возрастной группы (взрослые и подростки загрязнены значительно больше, чем детеныши и новорожденные). Важным фактором оказалось также место отбора ткани для анализа: в спинном жире ХОП накапливаются больше, чем в жире из хвостового стебля. В жировой ткани азовок и белобочек средние значения концентрации ХОП уменьшались в ряду p,p' -ДДЕ > β -ГХЦГ > p,p' -ДДД > p,p' -ДДТ, у афалины — p,p' -ДДЕ > p,p' -ДДД > β -ГХЦГ > p,p' -ДДТ. Самым распространенным и высококонцентрированным метаболитом оказался метаболит p,p' -ДДЕ. При этом концентрация p,p' -ДДД была заметно ниже, а значимые концентрации p,p' -ДДТ в тканях отмечались значительно реже всех остальных и находились в пределах самых низких значений среди всех метаболитов. Анализ изменений средних концентраций суммы метаболитов ДДТ в тканях азовок из литературных источников показал, что в настоящее время можно говорить о заметном снижении концентрации этих токсикантов.

Ключевые слова: хлорорганические пестициды (ХОП), Черное море, морские млекопитающие, дельфины, морская свинья, афалина, белобочка

* Барабашин Тимофей Олегович, кандидат биологических наук, руководитель научного направления, timbar@bk.ru, ORCID 0000-0002-4103-6224; Суворова Ирина Вячеславовна, руководитель ветеринарной службы; ветеринарный врач, i.suvorova@moskvarium.ru, ORCID 0000-0001-8186-7092; Кораблина Ирина Владимировна, заведующая лабораторией, korablinaiv@azniirkh.vniro.ru, ORCID 0000-0002-3995-9425; Кульба Сергей Николаевич, кандидат биологических наук, начальник отдела, kulbasn@azniirkh.vniro.ru, ORCID 0000-0001-7719-3574; Коростелева Анастасия Владимировна, исполнительный директор, sereneseadolphins@gmail.com, ORCID 0000-0002-4574-755X; Постникова Анастасия Николаевна, исполнительный директор, sereneseadolphins@gmail.com, ORCID 0009-0008-7347-3294.

© Барабашин Т.О., Суворова И.В., Кораблина И.В., Кульба С.Н., Коростелева А.В., Постникова А.Н., 2024

Для цитирования: Барабашин Т.О., Суворова И.В., Кораблина И.В., Кульба С.Н., Коростелева А.В., Постникова А.Н. Хлорорганические пестициды в жировой ткани китообразных у крымского побережья Черного моря // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 415–432. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-415-432. EDN: IHZJCV.

Original article

Organochlorine pesticides in fat tissue of cetaceans at the Crimean coast of the Black Sea

Timofey O. Barabashin*, **Irina V. Suvorova****, **Irina V. Korablina*****,
Sergey N. Kulba****, **Anastasia V. Korosteleva*******, **Anastasia N. Postnikova *******

*, ***, **** Azov and Black Sea branch of VNIRO (AzNIIRKh),

21v, Beregovaya Str., Rostov-on-Don, 344002, Russia

** Center for Oceanography and Marine Biology «Moskvarium»,

119 building 23, Mir Av., Moscow, 129223, Russia

, ***, ***** Marine Mammal Research, Rescue and Rehabilitation Center «Serene Sea»,
4v ap.24, 1st Dubrowskaya Str., Moscow, 109044, Russia

* Ph.D., head of scientific direction, timbar@bk.ru, ORCID 0000-0002-4103-6224

** head of veterinary service; veterinary, i.suvorova@moskvarium.ru, ORCID 0000-0001-8186-7092

*** head of laboratory, korablinaiv@azniirkh.vniro.ru, ORCID 0000-0002-3995-9425

**** Ph.D., head department, kulbasn@azniirkh.vniro.ru, ORCID 0000-0001-7719-3574

***** executive director, sereneseadolphins@gmail.com, ORCID 0000-0002-4574-755X

***** executive director, sereneseadolphins@gmail.com, ORCID 0009-0008-7347-3294

Abstract. Accumulation of persistent organochlorine pesticides (OCP) in fat tissue was examined for the mammals found released ashore along the Crimean coast of the Black Sea in 2018–2022. This group of animals is positioned at the top of food chain in the local marine ecosystem. Statistically significant dependence of the accumulation on sex (males are more contaminated than females) and age (adults and juveniles are more contaminated than calves and neonates) is found. Besides, the pesticides concentration in fat from dorsal tissue is generally higher than in fat from caudal stem, but the difference is not significant. In the tissue of harbor porpoises and common dolphins, the mean OCP concentration decreased in the order: p,p'-DDE > β -HCH > p,p'-DDD > p,p'-DDT, whereas bottlenose dolphins had the order: p,p'-DDE > p,p'-DDD > β -HCH > p,p'-DDT. The most common metabolites were DDE, and their accumulation was the highest. The concentration of DDD was considerably lower, and significant accumulation of DDT was observed rarely, so the mean concentration of these group of metabolites was the lowest.

Keywords: organochlorine pesticides, Black Sea, marine mammals, dolphins, harbour porpoise, bottlenose dolphin, common dolphin

For citation: Barabashin T.O., Suvorova I.V., Korablina I.V., Kulba S.N., Korosteleva A.V., Postnikova A.N. Organochlorine pesticides in fat tissue of cetaceans at the Crimean coast of the Black Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 415–432. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-415-432. EDN: IHZJCV.

Введение

Стойкие хлорорганические пестициды (ХОП), несмотря на практически повсеместный запрет применения, до сих пор остаются значимой угрозой для компонентов водных и особенно морских экосистем. Хотя в большинстве стран причерноморского региона ХОП в последний раз использовались десятки лет назад, они по-прежнему загрязняют акваторию Черного моря, присутствуя во всех объектах экосистемы, включая и живые организмы. Вследствие растворимости данных поллютантов в жирах и их устойчивости к химическому и биологическому разложению потребление животными определенных классов стойких органических загрязнителей приводит к биоаккумуляции в течение всей их жизни, как правило, в жировых тканях, и к биомагнификации в пищевой цепи.

Морские млекопитающие представляют собой высшие звенья трофической цепи и накапливают в своих тканях больше всего стойких неразлагаемых токсикантов,

аккумулируя их в организме и обеспечивая их «депонирование». Благодаря этому китообразные могут использоваться для оценки биодоступности хлорорганических соединений и их биоаккумуляции в морской среде на больших временных интервалах и в географических масштабах. За последние десятилетия было проведено множество исследований, свидетельствующих о повышенном воздействии стойких органических загрязнителей на эту группу животных. Являясь долгоживущими главными хищниками во многих водных пищевых цепях, морские млекопитающие способны к накоплению загрязняющих веществ в тканях до уровней, которые могут влиять на репродуктивные функции и гормональный фон [Ross, 2002; Vos et al., 2003; Weijs et al., 2016; Reckendorf et al., 2023].

У токсикантов, которые накапливаются в подкожном жировом слое дельфинов, негативное воздействие на те или иные системы организма очень долгое время может не проявляться, однако при быстрой потере массы тела эти соединения способны вовлекаться в обменные процессы, вызывая вторичную интоксикацию [Vos et al., 2003].

Черное море, вследствие относительной замкнутости и изолированности от других морей, а также в силу ряда гидрологических характеристик, имеет ограниченный водообмен и может служить своего рода накопителем, в котором способен аккумулироваться широкий ряд загрязняющих веществ. Первые исследования содержания ХОП у черноморских китообразных проводились в 90-е гг. прошлого века [Биркун и др., 1993]. Уровни накопления веществ этой группы определялись у погибших животных, обнаруженных на побережье Крыма (19 азовок, 2 афалины и 2 белобочки). Также в конце прошлого — начале нашего столетия публиковались исследования зарубежных ученых, посвященные данной проблематике в водах Черного моря [Tanabe et al., 1997; Pora et al., 2008], причем в некоторых из них приводились данные и по крымскому побережью [Tanabe et al., 1997].

В последние годы появились публикации крымских ученых по содержанию хлорорганических соединений в морских млекопитающих, в которых приводятся оригинальные материалы о выявленных концентрациях данной группы токсикантов [Логоминова и др., 2018; Malakhova et al., 2021; Кривохижин, 2022]. Необходимость и актуальность проведения подобных исследований в регионе несомненны, поскольку они позволяют оценить уровень накопления, трансформации и модели распределения этих крайне опасных веществ в экосистеме, прояснить степень загрязнения и его воздействия на окружающую среду.

Целью настоящей работы являлось определение содержания стойких хлорорганических соединений в подкожном жире у трех видов черноморских китообразных, найденных на побережье Крыма в период с 2018 по 2022 г.

Материалы и методы

Пробы подкожной жировой клетчатки для данного исследования отбирались у выброшенных на берег погибших животных в ходе работы сети мониторинга выбросов китообразных под руководством Центра изучения, спасения и реабилитации морских млекопитающих «Безмятежное Море». Материал был получен со всего побережья Крымского полуострова от с. Заветное на востоке до с. Межводное на западе в период с мая 2018 г. по март 2022 г. (рис. 1). Всего было отобрано 65 проб от 53 животных: 28 морских свиней (азовок) *Phocoena phocoena relicta* Abel, 1905, 10 афалин *Tursiops truncatus ponticus* Barabash-Nikiforov, 1940 и 15 белобочек *Delphinus delphis ponticus* Barabash-Nikiforov, 1935. При их обследовании фиксировались координаты места обнаружения, пол, возрастная категория, размеры, степень упитанности (через визуальную оценку и замеры толщины подкожного жирового слоя), степень разложения останков, наличие внешних и внутренних признаков заболеваний и прилова в орудия рыболовства. Для определения причины гибели проводились осмотры и/или патологоанатомическое вскрытие.

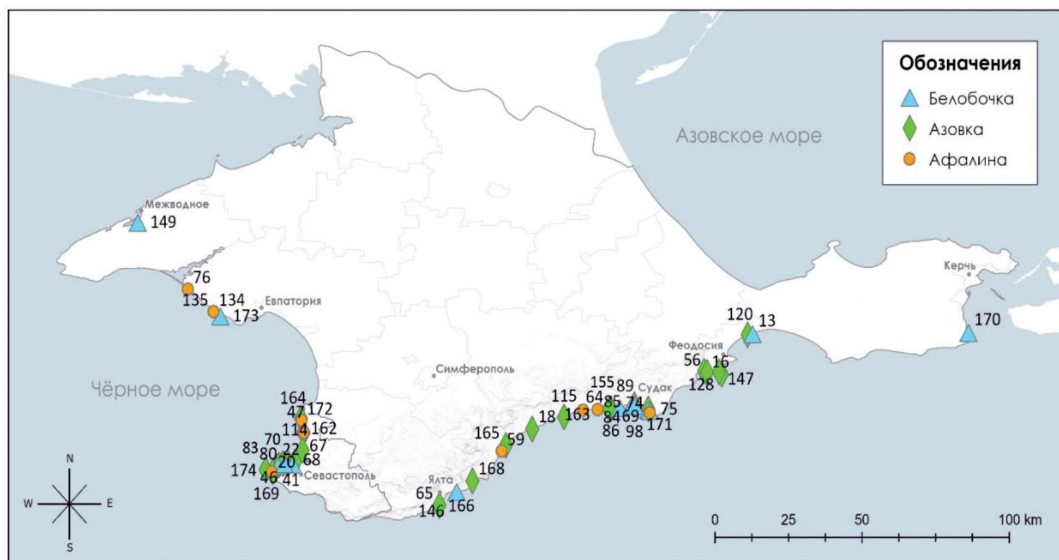


Рис. 1. Пространственное распределение и видовой состав выброшенных на берег китообразных, у которых отбирали пробы для исследования

Fig. 1. Spatial distribution and species composition of the sampled cetaceans washed ashore (blue — *D. delphis*, green — *P. phocoena*, orange — *T. truncatus*)

У особей, отнесенных к приловленным, отмечались совокупности признаков: следы обьячеивания — незажившие линейные углубления на коже в области роостру-ма, вокруг головы и перед грудными плавниками, на основании и передней кромке спинного и грудных плавников, на передних кромках лопастей хвостового плавника и вокруг хвостового стебля; ампутации хвостового плавника либо хвостовых лопастей; проникающие ранения в брюшную полость; наличие на теле обрывков орудий лова; высокая степень упитанности, свидетельства недавнего кормления и патологические изменения (покрасневшие глаза, легочный ателектаз и эмфизема).

Больные и травмированные китообразные, включая одиночных детенышей, были обнаружены как мертвыми, так и живыми. Состояние здоровья устанавливалось посредством прижизненной диагностики, включающей ветеринарный осмотр, биохимический и общий анализы крови, исследования газов и электролитов крови; погибшие животные подвергались патологоанатомическому вскрытию с макроскопическим и гистологическим исследованиями пораженных органов, на основании чего в последующем ставился диагноз.

Так, 17 особей были приловлены, 26 погибли в результате заболеваний и травм, 8 оказались истощенными новорожденными детенышами, для 2 особей причины гибели не установлены.

Пробы подкожного жира были отобраны с соблюдением применимых условий транспортировки, обеспечивающих их сохранность. Хранение проб до выполнения анализа проводилось в морозильной камере холодильника при -18°C в соответствии с ФР.1.31.2008.04701.

Лабораторное определение ХОП в биологических образцах проводили согласно аттестованной методике выполнения измерений массовых долей хлорорганических пестицидов в пробах биологического материала пресных и морских водных объектов методом газожидкостной хроматографии — ФР.1.31.2008.04701 [Барабашин и др., 2018]. Методика определения ХОП в биологических образцах основана на выделении пестицидов из гидробионтов 3-кратной экстракцией гексаном, очистке экстракта от мешающих анализу органических соединений, концентрировании экстракта до нужного объема и газохроматографическом качественном и количественном опреде-

лении. Анализ проб биологического материала на содержание ХОП проводился с использованием газового хроматографа «Кристалл 2000 М» с детектором ЭЗД и ПО «Хроматек Аналитик 2.2» («Хроматэк», Россия) на капиллярной хроматографической колонке EquityTM-5, 30 м x 0,25 мм с неподвижной фазой («Agilent Technologies», США). Чувствительность методики для определения р,р'-ДДЕ, р,р'-ДДД, р,р'-ДДТ и β-ГХЦГ составляет > 0,2 мкг/кг, а для α-ГХЦГ и γ-ГХЦГ — 0,1 мкг/кг.

Пробы подкожной жировой клетчатки исследовали на содержание следующих хлорорганических пестицидов (ХОП): α-, β- и γ-ГХЦГ, р,р'-ДДТ, а также его метаболитов — р,р'-ДДЕ и р,р'-ДДД. Концентрация ХОП указывается в микрограммах на килограмм сырой массы подкожного жира.

Статистическая обработка данных проводилась с помощью программы Statistica 13.0. Проверка на нормальность выполнялась с использованием теста Шапиро-Уилка. Влияние факторов пола, локализации места взятия пробы, возраста и вида животного на содержание суммарного ХОП определялось с применением критерия Краскела-Уоллиса. Взаимосвязи оценивались с помощью ранговой корреляции Спирмена.

Результаты и их обсуждение

Полученные для анализа пробы жира распределены по видовому составу, полу и возрасту животных, от которых отобраны (табл. 1). В образцах спинного жира китообразных (51 проба) обнаружены все исследуемые стойкие ХОП (табл. 2). α-ГХЦГ найден в двух образцах (№ 20 и 70) в концентрации соответственно 45,1 и 136,5 мкг/кг, в остальных пробах не обнаружен (< 0,1 мкг/кг). β-ГХЦГ примерно в 50 % проанализированных проб спинного жира не найден (< 0,2 мкг/кг), в остальных пробах содержание колебалось в широком диапазоне — от 1,0 до 1250,7 мкг/кг с максимальным значением в пробе № 47. Наиболее токсичный из определяемых изомеров ГХЦГ γ-ГХЦГ (линдан) обнаружен в двух образцах (№ 171 и 180) в концентрации 9,5 и 106,9 мкг/кг, в остальных пробах не обнаружен (< 0,1 мкг/кг). Для водных биоресурсов наиболее токсичным является именно γ-ГХЦГ в силу его высокой жирорастворимости и биодоступности. Собственно р,р'-ДДТ был обнаружен практически в 2/3 проанализированных проб в широком диапазоне концентраций от 5,4 до 1381,4 мкг/кг с максимальным показателем в пробе № 70. В 34 % проб р,р'-ДДТ не найден (< 0,2 мкг/кг). Метаболиты препарата ДДТ р,р'-ДДЕ и р,р'-ДДД идентифицированы во всех проанализированных образцах спинного жира. Содержание р,р'-ДДЕ варьировало в широком диапазоне от 3,8 до 3190,0 мкг/кг, р,р'-ДДД — от 0,9 до 1474,7 мкг/кг сырой массы с максимальными показателями также в пробе № 70.

Следует отметить, что очень часто метаболиты ДДТ и β-ГХЦГ встречались в пробах совместно (рис. 2).

Проверка на нормальность статистических распределений значений различных показателей содержания хлорорганических пестицидов в подкожной жировой клетчатке с помощью теста Шапиро-Уилка показала, что они не являются нормальными ($p < 0,00001$) и для дальнейшего статистического анализа следует использовать непараметрические тесты.

Анализ взаимосвязи между уровнями накопления разных форм ХОП, оцененный с помощью ранговой корреляции Спирмена (RS), показан в табл. 3.

Высокие значения корреляции выявлены в первую очередь между метаболитами ДДТ — р,р'-ДДТ, р,р'-ДДЕ и р,р'-ДДД, что обусловлено взаимосвязью их концентраций в экосистемах и постепенной деградацией исходного ДДТ в конечный метаболит ДДЕ. Зависимость суммарных концентраций ДДТ и в целом ХОП указывает на вклад того или иного метаболита в общую сумму показателя. Незначительная корреляция концентраций β-ГХЦГ с концентрацией метаболитов ДДТ может быть обусловлена комплексным совместным использованием ДДТ и ГХЦГ в составе баковых смесей при борьбе с насекомыми [Мельников и др., 1985].

Таблица 1

Характеристика выброшенных на побережье Крыма китообразных,
от которых получены пробы

Table 1

Biological characteristics of the sampled cetaceans washed ashore the Crimean coast

Маркировка пробы (№)	Вид животного	Пол	Возрастная категория	Индекс упитанности	Код разложения	Вид жира
13	Белобочка	Самец	Взрослый	1	1	Спинной
13	“	“	“	3	1	Брюшной
16	Азовка	“	Детеныш	3	1	Спинной
18	“	Самка	“	2	1	Хвостовой
20	Афалина	“	Взрослый	2	2	Спинной
20	“	“	“	1	2	Хвостовой
22	Белобочка	“	“	1	2	Спинной
22	“	“	“	4	2	Хвостовой
41	Азовка	Самец	Подросток	4	1	Спинной
46	“	Самка	Взрослый	4	1	“
46	“	“	“	2	1	Хвостовой
47	“	Самец	Подросток	2	2	Спинной
56	“	Самка	“	3	1	“
59	Афалина	“	Взрослый	3	2	Хвостовой
64	“	Самец	“	3	2	Спинной
64	“	“	“	3	2	Хвостовой
65	Азовка	“	Новорожденный	3	1	Спинной
65	“	“	“	3	1	Хвостовой
66	“	Самка	“	3	1	Спинной
66	“	“	“	1	1	Хвостовой
67	“	“	“	1	1	Спинной
67	“	“	“	1	1	Хвостовой
68	Белобочка	“	Взрослый	1	1	Спинной
68	“	“	“	2	1	Хвостовой
69	Азовка	“	Новорожденный	1	1	Спинной
70	“	“	Взрослый	1	1	“
70	“	“	“	3	1	Хвостовой
74	Афалина	“	“	1	3	Спинной
75	Белобочка	Самец	“	1	1	“
75	“	“	“	1	1	Хвостовой
76	Афалина	Самка	“	1	1	Спинной
76	“	“	“	4	1	Хвостовой
80	Белобочка	Самец	Детеныш	3	1	Спинной
83	Азовка	“	Подросток	3	1	“
84	Белобочка	“	Взрослый	3	1	“
85	“	“	“	1	1	“
86	Азовка	“	“	3	1	“
89	Белобочка	“	“	4	3	“
98	“	“	“	1	2	“
114	Азовка	Самка	Новорожденный	3	1	“
115	“	“	Детеныш	1	1	“
118	Белобочка	“	Взрослый	1	3	“
120	Азовка	“	Детеныш	1	1	“
128	“	“	Взрослый	4	2	“
134	Афалина	“	“	4	1	“
135	“	Самец	Новорожденный	3	1	“
146	Белобочка	“	Взрослый	4	2	“

Окончание табл. 1
Table 1 finished

Маркировка пробы (№)	Вид животного	Пол	Возрастная категория	Индекс упитанности	Код разложения	Вид жира
147	Азовка	Самец	Подросток	2	1	Спинной
149	Белобочка	“	“	4	1	“
150	Азовка	Самка	“	3	1	“
155	“	“	“	3	3	“
162	Афалина	“	“	3	1	“
163	“	Самец	Взрослый	1	1	“
164	Азовка	“	Новорожденный	1	1	“
165	“	“	“	2	1	“
166	“	Самка	Подросток	4	1	“
168	“	Самец	Детеныш	2	1	“
169	“	Самка	Подросток	1	1	“
170	Белобочка	“	Взрослый	3	1	“
171	“	Самец	“	3	1	“
172	Афалина	Самка	“	4	1	“
173	Белобочка	Самец	“	1	1	“
174	Азовка	Самка	“	2	1	“
177	“	“	Детеныш	1	1	“
180	“	Самец	“	1	1	“

Примечания. Используемые обозначения индексов упитанности: 1 — истощенный; 2 — худой; 3 — нормальный; 4 — упитанный. По степени разложения останки отнесены к категориям: код 1 — свежий труп; 2 — умеренное разложение; 3 — интенсивное разложение.

Таблица 2

Концентрации ХОП в подкожной жировой клетчатке китообразных, мкг/кг сырой массы

Table 2

Concentrations of organochlorine pesticides in subcutaneous fat tissue of cetaceans, µg/kg WW

№ пробы	α-ГХЦГ	β-ГХЦГ	γ-ГХЦГ	p,p'-ДДЕ	p,p'-ДДД	p,p'-ДДТ	Σ ДДТ	Σ ХОП
13	<0,1	<0,2	<0,1	1388,5±291,6	81,9±13,9	23,3±4,4	1 493,7	1493,7
13	<0,1	6391,7±1278,3	<0,1	18023,0±3784,8	3010,7±511,8	1735,4±329,7	22 769,1	29160,80
16	<0,1	49,8±10,0	<0,1	560,1±117,6	45,4±7,7	12,5±2,4	618,0	667,8
18	<0,1	<0,2	<0,1	14,5±3,0	3,9±0,9	<0,2	18,4	18,4
20	45,1±8,1	<0,2	<0,1	1041,7±218,8	541,2±92,0	<0,2	1 582,9	1628,0
20	<0,1	<0,2	<0,1	40,8±8,6	7,6±1,8	<0,2	48,4	48,4
22	<0,1	17,5±3,5	<0,1	28,3±5,9	15,4±2,6	<0,2	43,7	61,2
22	<0,1	11,8±2,4	<0,1	15,9±3,3	9,1±2,2	2,1±0,4	27,1	38,9
41	<0,1	96,2±19,2	<0,1	257,7±54,1	169,7±28,8	25,6±4,9	453,0	549,2
46	<0,1	9,6±1,9	<0,1	17,5±3,7	7,5±1,8	10,0±1,9	35,0	44,6
46	<0,1	28,0±5,6	<0,1	79,3±16,7	30,3±5,2	<0,2	109,6	137,6
47	<0,1	1250,7±250,1	<0,1	1889,2±396,7	1365,3±232,1	824,2±156,6	4 078,7	5329,4
56	<0,1	<0,2	<0,1	64,8±13,6	29,6±5,0	32,8±6,2	127,2	127,2
59	<0,1	<0,2	<0,1	1,3±0,3	0,5±0,1	<0,2	1,8	1,8
64	<0,1	444,9±89,0	<0,1	1560,3±327,7	546,1±92,8	384,6±73,1	2 491,0	2935,9
64	<0,1	537,7±107,5	<0,1	672,7±141,3	28,0±4,8	<0,2	700,7	1238,4
65	<0,1	42,4±8,5	<0,1	110,2±23,1	39,8±6,8	7,0±1,3	157,0	199,4
65	<0,1	<0,2	<0,1	90,0±18,9	13,9±2,4	<0,2	103,9	103,9
66	<0,1	<0,2	<0,1	92,8±19,5	43,8±7,4	41,2±7,8	177,8	177,8
66	<0,1	7,9±1,6	<0,1	19,7±4,1	8,5±2,0	6,7±1,3	34,9	42,8
67	<0,1	1,0±0,2	<0,1	3,8±0,8	0,9±0,2	<0,2	4,7	5,7
67	<0,1	130,1±26,0	<0,1	67,6±14,2	22,5±3,8	39,1±7,4	129,2	259,3
68	<0,1	228,4±45,7	<0,1	1011,2±212,4	307,3±52,2	100,3±19,1	1 418,8	1647,2
68	<0,1	65,8±13,2	<0,1	205,8±43,2	48,0±8,2	<0,2	253,8	319,6

Окончание табл. 2
Table 2 finished

№ пробы	α-ГХЦГ	β-ГХЦГ	γ-ГХЦГ	p,p'-ДДЕ	p,p'-ДДД	p,p'-ДДТ	Σ ДДТ	Σ ХОП
69	<0,1	<0,2	<0,1	467,6±98,2	18,1±3,1	<0,2	485,7	485,7
70	136,5±24,6	<0,2	<0,1	3190,0±669,9	1474,7±250,7	1381,4±262,5	6 046,1	6182,6
70	<0,1	2,2±0,4	<0,1	23,6±5,0	1,5±0,4	<0,2	25,1	27,3
74	<0,1	353,1±71,6	<0,1	255,7±53,7	201,1±34,2	<0,2	456,8	809,9
75	<0,1	35,6±7,1	<0,1	181,8±38,2	49,9±8,5	12,5±2,4	244,2	279,8
75	<0,1	41,2±8,2	<0,1	125,3±26,3	24,5±4,2	18,1±3,4	167,9	209,1
76	<0,1	<0,2	<0,1	11,9±2,5	3,9±0,9	<0,2	15,8	15,8
76	<0,1	33,3±6,7	<0,1	54,6±11,5	64,7±11,0	<0,2	119,3	152,6
80	<0,1	<0,2	<0,1	187,5±39,4	48,6±8,3	55,2±10,5	291,3	291,3
83	<0,1	38,2±7,6	<0,1	191,4±40,2	65,3±11,1	31,2±5,9	287,9	326,1
84	<0,1	<0,2	<0,1	1537,0±322,8	197,8±33,6	<0,2	1 734,8	1734,8
85	<0,1	223,2±44,6	<0,1	642,8±135,0	180,6±30,7	30,8±5,9	854,20	1077,4
86	<0,1	<0,2	<0,1	2469,5±518,6	569,3±96,8	<0,2	3 038,8	3038,8
89	<0,1	<0,2	<0,1	542,1±113,8	73,4±12,5	<0,2	615,5	615,5
98	<0,1	<0,2	<0,1	1064,9±223,6	104,6±17,8	<0,2	1 169,5	1169,5
114	<0,1	<0,2	<0,1	245,2±51,5	101,2±17,2	<0,2	346,4	346,4
115	<0,1	450,1±90,0	<0,1	1267,4±266,2	374,1±63,6	192,1±36,5	1 833,6	2283,7
118	<0,1	106,9±21,3	<0,1	89,2±18,7	16,9±2,9	<0,2	106,1	213,0
120	<0,1	83,1±16,6	<0,1	267,6±56,2	120,2±20,4	48,1±9,1	435,9	519,0
128	<0,1	241,2±48,2	<0,1	458,4±96,3	274,2±46,6	42,5±8,1	775,1	1016,3
134	<0,1	<0,2	<0,1	114,6±24,1	14,8±2,5	<0,2	129,4	129,4
135	<0,1	<0,2	<0,1	12,1±2,5	0,9±0,2	<0,2	13,0	13,0
146	<0,1	<0,2	<0,1	737,9±155,0	242,8±41,3	<0,2	980,7	980,7
147	<0,1	87,3±176,5	<0,1	138,1±29,0	10,5±1,8	<0,2	148,6	235,9
149	<0,1	158,5±31,7	<0,1	159,3±33,5	113,5±19,3	<0,2	272,8	431,3
150	<0,1	369,1±73,8	<0,1	325,9±68,4	404,4±68,7	122,4±23,3	852,7	1221,8
155	<0,1	421,2±84,2	<0,1	339,7±71,3	265,4±45,1	<0,2	605,1	1026,3
162	<0,1	<0,2	<0,1	105,3±22,1	22,8±3,9	<0,2	128,1	128,1
163	<0,1	<0,2	<0,1	287,9±60,5	64,3±10,9	<0,2	352,2	352,2
164	<0,1	251,7±50,3	<0,1	509,5±107,0	220,8±37,5	<0,2	730,3	982,0
165	<0,1	159,2±31,8	<0,1	154,1±32,4	71,4±12,1	<0,2	225,5	384,7
166	<0,1	<0,2	<0,1	862,1±181,0	122,3±20,8	<0,2	984,4	984,4
168	<0,1	520,4±104,1	<0,1	814,2±171,0	434,7±73,9	257,8±49,0	1 506,7	2027,1
169	<0,1	140,6±28,1	<0,1	158,0±22,2	97,6±16,6	<0,2	255,6	396,2
170	<0,1	<0,2	<0,1	2599,3±545,9	65,1±11,1	<0,2	2 664,4	2664,4
171	<0,1	<0,2	9,5±2,0	84,8±17,8	22,5±3,8	5,4±1,0	112,7	122,2
172	<0,1	<0,2	<0,1	201,5±42,3	16,2±2,8	<0,2	217,7	217,7
173	<0,1	234,2±46,8	<0,1	485,5±102,0	198,0±33,7	110,1±20,9	793,6	1027,8
174	<0,1	<0,2	<0,1	478,9±100,6	230,6±39,2	<0,2	709,5	709,5
177	<0,1	<0,2	<0,1	258,2±54,2	28,8±4,9	<0,2	287,0	287,0
180	<0,1	<0,2	106,9±22,4	1009,2±211,9	142,9±24,3	<0,2	1 152,1	1259,0

Примечание. ± — погрешность измерений согласно методике.

Анализ распределения ХОП в зависимости от видовой принадлежности показал ряд особенностей накопления токсикантов в жировой ткани различных видов китообразных Черного моря. Так, в тканях морской свиньи, или азовки, отмечены значимые концентрации α-ГХЦГ (1 проба), в 64 % проб выявлен β-ГХЦГ, в 48 % проб — p,p'-ДДТ и во всех пробах отмечено накопление p,p'-ДДЕ и p,p'-ДДД.

Основную часть среди накопленных ХОП у азовок составлял метаболит ДДТ — p,p'-ДДЕ, концентрации которого колебались от 3,8 до 3190,0 мкг/кг, а в среднем составили 511,99 мкг/кг. Другой метаболит ДДТ, p,p'-ДДД, составлял меньшую долю от всех

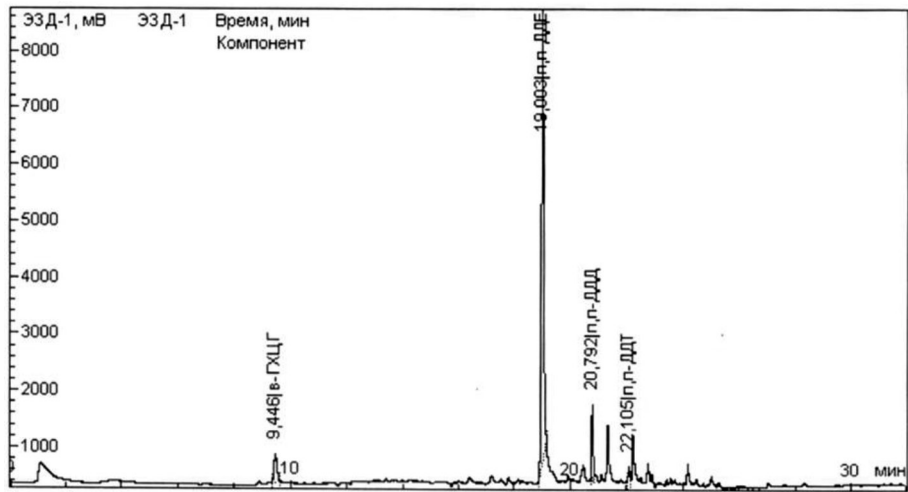


Рис. 2. Хромотограмма пробы подкожного жира с содержанием β-ГХЦГ, p,p'-ДДТ, p,p'-ДДЕ и p,p'-ДДД

Fig. 2. Chromatogram for a sample of subcutaneous fat tissue containing β-HCH, p,p'-DDT, p,p'-DDE, and p,p'-DDD

Таблица 3

Коэффициент ранговой корреляции Спирмена (RS) между накоплением различных видов ХОП в тканях китообразных Черного моря

Table 3

Spearman rank correlation coefficients between variations of different OCP accumulation in fat tissue of cetaceans from the Black Sea

Переменные	α-ГХЦГ	β-ГХЦГ	γ-ГХЦГ	p,p'-ДДЕ	p,p'-ДДД	p,p'-ДДТ	Σ ДДТ	Σ ХОП
α-ГХЦГ	1,00	-0,02	0,15	-0,08	0,07	0,05	-0,04	-0,05
β-ГХЦГ	-0,02	1,00	-0,18	0,19	0,39*	0,45*	0,24*	0,35*
γ-ГХЦГ	0,15	-0,18	1,00	0,02	-0,01	-0,04	0,01	0,00
p,p'-ДДЕ	-0,08	0,19	0,02	1,00	0,84*	0,28*	0,99*	0,97*
p,p'-ДДД	0,07	0,39*	-0,01	0,84*	1,00	0,41*	0,90*	0,90*
p,p'-ДДТ	0,05	0,45*	-0,04	0,28*	0,41*	1,00	0,35*	0,35*
Σ ДДТ	-0,04	0,24*	0,01	0,99*	0,90*	0,35	1,00	0,99*
Σ ХОП	-0,05	0,35*	0,00	0,97*	0,90*	0,35*	0,99*	1,00

* При $p < 0,05$.

выявленных ХОП, и его концентрация находилась в пределах от 0,9 до 1474,7 мкг/кг при средних значениях 206,34 мкг/кг. Особое внимание следует уделить тому, что в тканях азовок отмечается наличие непосредственно p,p'-ДДТ, несмотря на то что данный препарат уже несколько десятилетий официально не применяется в сельском хозяйстве всех причерноморских стран. Концентрация в пробах, где отмечен p,p'-ДДТ, находилась в пределах от 10,0 до 1381,40 мкг/кг при средних значениях 192,16 мкг/кг.

В жировой ткани белобочек были выявлены γ-ГХЦГ (1 проба), β-ГХЦГ (56 % проб), p,p'-ДДТ (также 56 % проб), и во всех пробах были найдены заметные концентрации p,p'-ДДЕ и p,p'-ДДД. Следует отметить, что в одной из проб подкожного жира белобочек (№ 13, брюшной жир) выявлены максимально высокие концентрации p,p'-ДДТ (1,7 мг/кг) и его изомеров — p,p'-ДДЕ и p,p'-ДДД (соответственно 18,0 и 3,0 мг/кг сырой массы), а также β-ГХЦГ (6,4 мг/кг). Данные значения не приводятся на диаграмме (рис. 3), чтобы более наглядно показать распределение ХОП в других пробах. Суммарное содержание ХОП в пробе № 13 — 29160,80 мкг/кг, и, поскольку такое значение отличается от медианы более чем на 3 стандартных отклонения, его можно считать выбросом, поэтому данная проба из дальнейшего анализа была исключена.

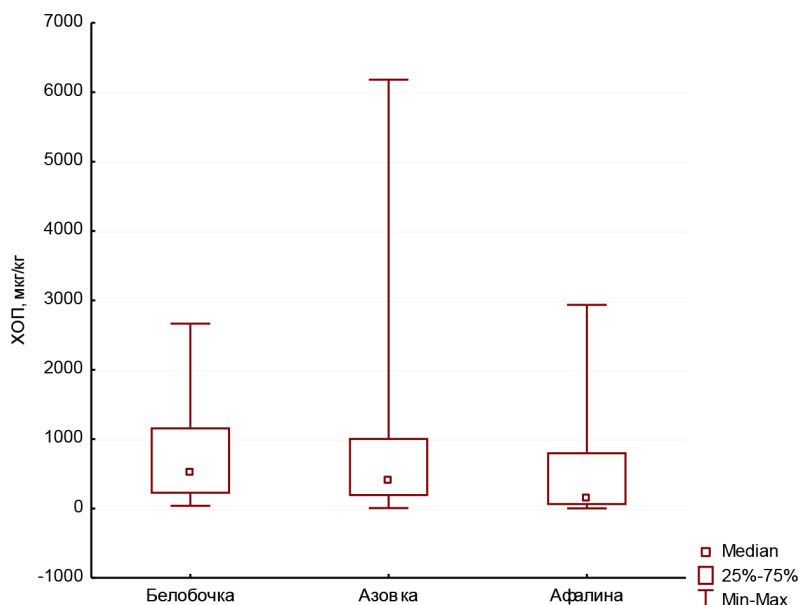


Рис. 3. Суммарное содержание ХОП в жировой ткани различных видов китообразных, мкг/кг

Fig. 3. Total concentration of organochlorine pesticides in fat tissue of cetaceans, by species, $\mu\text{g}/\text{kg}$

Так же как и у азовок, основным метаболитом ДДТ в тканях белобочек был p,p' -ДДЕ, концентрации которого находились в пределах 15,9–2599,3 мкг/кг, а в среднем — 615,9 мкг/кг сырой массы. Концентрация p,p' -ДДД была в пределах от 9,1 до 307,3 мкг/кг при средних значениях 99,9 мкг/кг. Также в тканях белобочек был выявлен p,p' -ДДТ, концентрации которого находились в пределах от 2,1 до 110,1 мкг/кг при средних значениях 39,76 мкг/кг.

В жировой ткани афалин распределение ХОП существенно не отличалось от распределения у других видов. Так, в одной пробе (№ 20, взрослая самка) выявлена значимая концентрация α -ГХЦГ — 45,1 мкг/кг, в другой (№ 64, взрослый самец) отмечено наличие p,p' -ДДТ — 384,6 мкг/кг, 31 % проб содержал β -ГХЦГ и 100 % проб — аналитически значимые концентрации p,p' -ДДЕ и p,p' -ДДД.

Основу накопленных метаболитов ДДТ в жировой ткани афалин также составляет изомер p,p' -ДДЕ, концентрация которого в пробах находилась в пределах от 1,3 до 1560,3 мкг/кг сырой массы, средняя — 335,42 мкг/кг. В меньших концентрациях в пробах был отмечен другой метаболит ДДТ, p,p' -ДДД, — от 0,50 до 546,10 мкг/кг, в среднем — 116,32 мкг/кг.

Тест Краскела-Уоллиса показал отсутствие статистически значимого ($p = 0,29$) влияния фактора вида китообразных на суммарное содержание ХОП в подкожной жировой клетчатке (рис. 3), хотя некоторые исследователи указывают на значительное различие в накоплении ХОП разными видами и самые высокие значения приводят для азовок [Биркун и др., 1993].

В 9 из 13 проб хвостового жира идентифицирован β -ГХЦГ в концентрации 2,2–537,7 мкг/кг с максимальным показателем в пробе № 64, в оставшихся четырех пробах он не обнаружен ($< 0,2$ мкг/кг). α - и γ -ГХЦГ в образцах хвостового жира не найдены ($< 0,1$ мкг/кг). Собственно p,p' -ДДТ идентифицирован в четырех пробах хвостового жира в невысокой концентрации: в пробе № 22 — 2,1 мкг/кг, № 66 — 6,7, № 67 — 39,1, в пробе № 75 — 18,1 мкг/кг. Метаболиты препарата ДДТ p,p' -ДДЕ и p,p' -ДДД обнаружены во всех проанализированных образцах хвостового жира. Содержание p,p' -ДДЕ варьировало в диапазоне от 1,3 до 672,7 мкг/кг с максимальным

показателем в пробе № 64, p,p'-ДДД — от 0,5 до 64,7 мкг/кг сырой массы с максимальным значением в пробе № 76.

Анализ с помощью теста Краскела-Уоллиса показал статистически значимое ($p = 0,0004$) влияние фактора локализации места взятия пробы на суммарное содержание ХОП в подкожном жире морских млекопитающих. Содержание ХОП в пробах с области спины оказалось достоверно выше, чем в пробах, взятых на хвостовом стебле (рис. 4). Можно предположить, что это может быть обусловлено различием в содержании липидной фракции на разных участках тела животных, вследствие чего накопление ХОП происходит в них по-разному, но отдельных исследований содержания липидов в образцах тканей не проводилось.

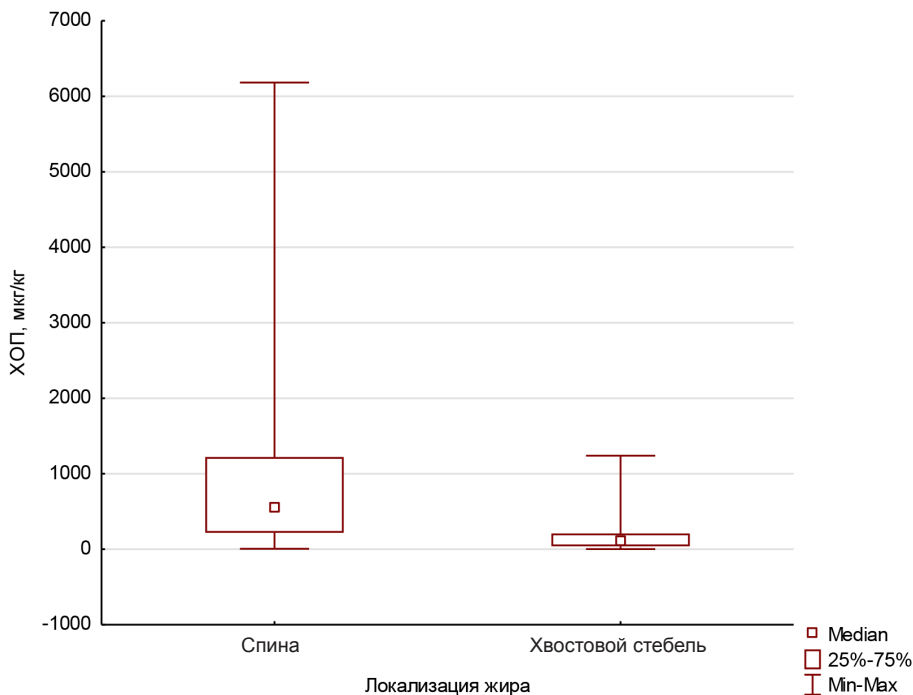


Рис. 4. Суммарное содержание ХОП в жировой ткани китообразных в зависимости от локализации взятия пробы, мкг/кг

Fig. 4. Total concentration of organochlorine pesticides in fat tissue of cetaceans, by sampling localization, $\mu\text{g/kg}$

Важным фактором, влияющим на накопление суммы всех ХОП, является пол животных. Влияние этого фактора на содержание ХОП в подкожной жировой клетчатке морских млекопитающих согласно тесту Краскела-Уоллиса оказалось статистически значимым ($p = 0,04$). Самцы накапливают ХОП достоверно больше, чем самки (рис. 5). Это согласуется с литературными данными, которые указывают на то, что самки избавляются от части ХОП при лактации, передавая их детенышам с молоком. Следует отметить, что аналогичные данные были получены у живых свободноживущих афалин в Атлантике [Hansen et al., 2004], морских свиней в Южной Гренландии [Borrell et al., 2004] и при обработке проб жировой ткани черноморских морских свиней в 2018 г. [Кривохижин, 2022].

Тест Краскела-Уоллиса не выявил статистически значимого влияния фактора возрастной группы животных ($p = 0,1461$) на содержание суммы ХОП в исследованных пробах: ДДТ и его метаболиты активно проникают через плацентарный барьер и быстро накапливаются в плоде у млекопитающих [Федоров, 1999]. Однако, согласно нашим данным, содержание ХОП в подкожном жире у новорожденных значимо ($p = 0,0267$) ниже, чем у объединенной группы всех более старших возрастов (рис. 6),

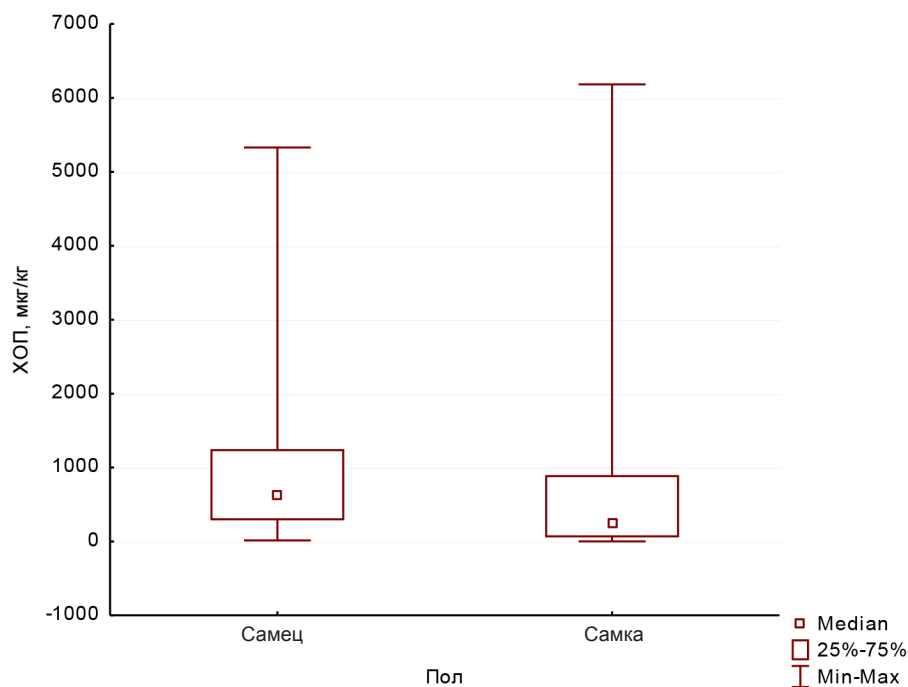


Рис. 5. Суммарное содержание ХОП в жировой ткани китообразных в зависимости от пола, мкг/кг
Fig. 5. Total concentration of organochlorine pesticides in fat tissue of male and female cetaceans, $\mu\text{g/kg}$

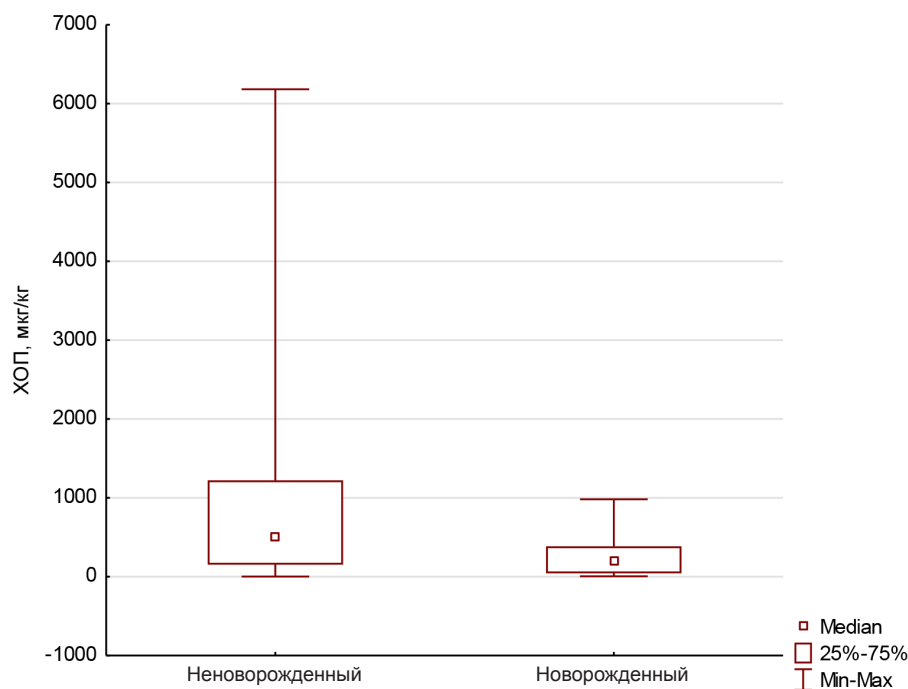


Рис. 6. Сравнение содержания суммы ХОП в жировой ткани новорожденных и особей старших возрастов, мкг/кг
Fig. 6. Total concentration of organochlorine pesticides in fat tissue of neonate and non-neonate cetaceans, $\mu\text{g/kg}$

что показывает роль накопления этих веществ в течение взрослой жизни при самостоятельном питании.

Статистический анализ не выявил достоверной взаимосвязи накопления различных ХОП и их суммарных значений с признаками болезни у животных, степенью их упитанности, признаками прилова, а также степенью разложения трупа во время отбора проб. Так же считают некоторые исследователи, изучавшие эпизоотию афалин в 1987–1988 гг. на атлантическом побережье США, которым не удалось выявить взаимосвязь между концентрациями ХОП и гибелью животных [Lipscomb et al., 1994; Wang et al., 1994].

Сравнивая полученные материалы с литературными данными, следует обратить внимание на некоторые особенности наших результатов. Так, у азовки и белобочки средние значения концентрации ХОП уменьшались в ряду p,p' -ДДЕ > β -ГХЦГ > p,p' -ДДД > p,p' -ДДТ, а у афалины — p,p' -ДДЕ > p,p' -ДДД > β -ГХЦГ > p,p' -ДДТ. Как и в ряде других исследований по накоплению ХОП, проведенных на иных видах морских млекопитающих и в других акваториях [Borrell et al., 2004; Hansen et al., 2004; Santos-Neto et al., 2014; Torres et al., 2015; Durante et al., 2016], а также на черноморских китообразных [Логоминова и др., 2018; Malakhova et al., 2021], преобладающим метаболитом в тканях был ДДЕ. Концентрация ДДД была заметно ниже, а значимые концентрации ДДТ в тканях отмечались значительно реже всех остальных и находились в пределах самых низких значений всех метаболитов. Это указывает на то, что основная трансформация ДДТ в экосистеме Черного моря, происходившая на всех трофических уровнях, в том числе в тканях китообразных, практически завершена, и циркулируют уже в подавляющем большинстве метаболиты. Преобладание ДДЕ и ДДД при низких значениях ДДТ или его отсутствии указывает на давнее поступление и деградацию ДДТ [Grung et al., 2015]. В исследовании 2007 г., в ходе которых оценивалось содержание хлорорганических пестицидов в черноморских афалинах и морских свиньях [Pora et al., 2008], концентрации ДДТ были еще достаточно высокими и превышали таковые для β -ГХЦГ, находясь в пределах 7370–10380 мкг/кг для азовки и 5270 мкг/кг для афалины, что значительно выше современных значений. Также в 1994 г. были отмечены достаточно высокие значения ДДТ в тканях азовок (3590–55110 мкг/кг) [Биркун и др., 1993], но даже тогда они были примерно в 2 раза ниже, чем концентрации ДДЕ и ДДД. Следует отметить сходные соотношения ХОП и в промысловых видах рыб Черного моря [Сиверина, Барабашин, 2019].

Однако наличие в пробах последних лет непосредственно ДДТ [Логоминова и др., 2018; данное исследование], на наш взгляд, может указывать на относительно недавнее (20–30 лет назад) поступление этого токсиканта в черноморскую экосистему.

Суммарное содержание метаболитов ДДТ в жировой ткани китообразных Черного моря по литературным данным и результатам нашего исследования приводится в табл. 4.

Если проанализировать изменения средних концентраций суммы метаболитов ДДТ за все годы исследований в пробах вида морских млекопитающих, наиболее часто представленного в литературных источниках, — азовки, то без учета разнородности данных можно отметить заметное снижение концентрации этих токсикантов в жировой ткани. Несмотря на разницу в выборке, эта тенденция прослеживается достаточно четко и имеет выраженную достоверную отрицательную корреляцию ($R = -0,77$, при $p < 0,05$). Также отметим, что основной период снижения концентраций приходится на 2000-е гг., а за последние 20 лет средние значения находятся в пределах 10 000–1000 мкг/кг жировой ткани (рис. 7).

В целом снижение средних значений концентраций суммы ДДТ в морских свиньях подтверждает ослабление действия этих токсикантов в водах Крыма [Malakhova et al., 2021].

Таблица 4

Показатели концентраций суммы метаболитов ДДТ (ΣДДТ) в жировой ткани морских млекопитающих Черного моря за весь период исследований, мкг/кг

Table 4

Total concentration of DDT metabolites (ΣDDT, µg/kg) in fat tissue of Black Sea cetaceans throughout the entire period of study

Год	Вид	Кол-во (n)	Min	Max	Mean	Источник данных
1990	<i>T. truncatus ponticus</i>	2	45 700,00	65 600,00	55 700,00	Биркун и др., 1993
	<i>D. delphis ponticus</i>	2	22 500,00	31 000,00	26 700,00	
	<i>P. phocoena relicta</i>	19	28 800,00	243 800,00	100 700,00	
1993	<i>P. phocoena relicta</i>	49	8 300,00	180 000,00	56 128,57	Tanabe et al., 1997
1998	“	11 (ad)	54 993,00	156 750,00	77 329,00	Weijs et al., 2010
	“	9 (juv)	27 387,00	81 709,00	40 891,00	
2003	“	2	—	—	853,00	Malakhova et al., 2021
2005	“	2	—	—	11 620,00	
	<i>T. truncatus ponticus</i>	1	—	—	15 050,00	
	“	1	—	—	3 710,00	Popa et al., 2008
2007	<i>P. phocoena relicta</i>	2	7 370,00	10 480,00	8 480,00	
	<i>T. truncatus ponticus</i>	2	5 270,00	5 270,00	5 270,00	Логоминова и др., 2018
2017	<i>P. phocoena relicta</i>	2	1 270,00	2 750,00	2 010,00	
	<i>T. truncatus ponticus</i>	3	2 340,00	6 850,00	3 533,00	
	<i>D. delphis ponticus</i>	3	2 670,00	163 180,00	102 163,00	Кривохижин, 2022
2018	<i>P. phocoena relicta</i>	46	867,60	117 977,70	16 763,83	
2020	“	1	—	—	3 920,00	Malakhova et al., 2021
	<i>T. truncatus ponticus</i>	1	—	—	21 990,00	
	<i>D. delphis ponticus</i>	7	1 810,00	6 330,00	—	Настоящее исследование
2018–2022	<i>T. truncatus ponticus</i>	10	1,80	2 491,00	538,87	
	<i>D. delphis ponticus</i>	15	43,70	22 769,10	2 271,43	
	<i>P. phocoena relicta</i>	28	4,70	6046,10	942,03	

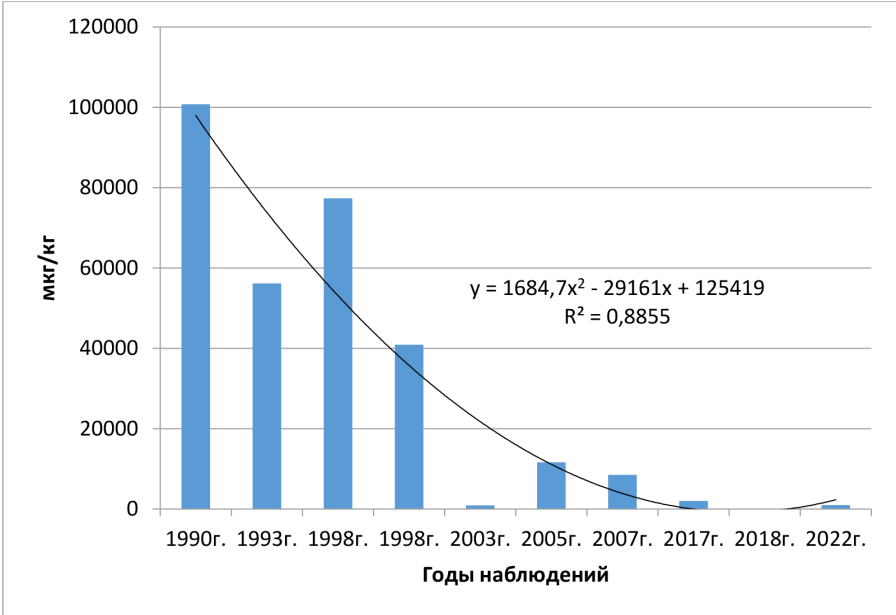


Рис. 7. Многолетняя динамика концентрации суммы метаболитов ДДТ в жировой ткани азовок по литературным данным и нашим материалам, мкг/кг

Fig. 7. Long-term dynamics of mean concentration ΣDDT (µg/kg) in fat tissue of harbour porpoise, by cited data and the data of this study

Выводы

Стойкие ХОП обнаружены во всех проанализированных образцах подкожной жировой клетчатки китообразных. При статистическом анализе не выявлены значимые закономерности накопления ХОП в зависимости от признаков прилова и заболеваний, степени упитанности и стадии разложения. Отмечен высокий уровень накопления стойких пестицидов в тканях самцов по сравнению с самками, что согласуется с известными данными и обусловлено выведением жирорастворимых токсинов в период беременности и лактации. Также отмечено отсутствие статистически значимого влияния фактора видовой принадлежности черноморских китообразных на содержание ХОП в подкожном жире. Кроме того, не выявлено статистически значимого влияния фактора возраста на содержание хлорорганических соединений: ДДТ и его метаболиты активно проникают через плацентарный барьер и быстро накапливаются в плоде. Однако, согласно нашим данным, содержание ХОП в подкожном жире у новорожденных значительно ниже, чем у объединенной группы более старших возрастов, что объясняется накоплением этих веществ в течение жизни при самостоятельном питании. Показано статистически значимое влияние локализации места взятия пробы на определение уровней ХОП в подкожном жире дельфинов: содержание поллютантов в пробах, взятых на спине, выше, чем в пробах с хвостового стебля, что может быть обусловлено различием в содержании липидной фракции в разных участках тела животных. Этот важный аспект следует в дальнейшем учитывать для выбора мест отбора проб тканей у китообразных при анализе накопления стойких ХОП.

В жировой ткани азовок и белобочек средние значения концентрации ХОП уменьшались в ряду p,p' -ДДЕ > β -ГХЦГ > p,p' -ДДД > p,p' -ДДТ, у афалины — p,p' -ДДЕ > p,p' -ДДД > β -ГХЦГ > p,p' -ДДТ. Самым распространенным и высококонцентрированным метаболитом среди всех ХОП был изомер ДДЕ. Концентрация ДДД заметно ниже, а значимые концентрации ДДТ в тканях отмечались значительно реже всех остальных и находились в пределах самых низких значений среди всех метаболитов. Это указывает на то, что основная трансформация ДДТ в экосистеме Черного моря, происходившая на всех трофических уровнях, в том числе в тканях морских млекопитающих, практически завершена, и циркулируют уже в основном метаболиты.

Однако наличие в пробах непосредственно неизмененного ДДТ может указывать на относительно недавние (20–30 лет назад) следы поступления этого токсиканта в морскую среду. Анализ изменений средних концентраций суммы метаболитов ДДТ из литературных источников за все годы исследований на примере азовки показал, что без учета разнородности данных в настоящее время можно говорить о заметном снижении концентрации этих токсикантов в жировой ткани данного вида морских млекопитающих.

Все выявленные фактические закономерности указывают на постепенное снижение циркуляции данных ХОП в высших звеньях пищевой цепи Черного моря, которыми являются дельфины и морские свиньи. Но, несмотря на это, данная группа токсикантов в силу своей высокой стойкости и липофильной аккумуляции в хищниках все еще остается опасной для морских млекопитающих.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают свою признательность рецензентам за конструктивную оценку рукописи и полезные предложения по ее улучшению, а также волонтерам АНО «Безмятежное Море» за помощь в сборе материалов.

The authors are grateful to volunteers of the Center «Serene Sea» for their assistance in collecting the samples and to anonymous reviewers for their constructive evaluation of the manuscript and useful suggestions for its improvement.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

This study did not receive any special funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

All applicable international, national and/or institutional guidelines for the use of animals were followed. Bibliographical references to all data from other sources used in the article are presented in accordance with the Author Guidelines of the journal.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Авторы внесли равный вклад в эту работу.

All authors contributed equally to the study.

Список литературы

Барабашин Т.О., Кораблина И.В., Павленко Л.Ф. и др. Методическое обеспечение мониторинга загрязнения водных объектов Азово-Черноморского бассейна // Водные биоресурсы и среда обитания. — 2018. — Т. 1, № 3–4. — С. 9–27. DOI: 10.47921/2619-1024_2018_1_3-4_9.

Биркун А.А., Никитина В.Н., Кривохижин С.В. и др. Хлорорганические пестициды в жире черноморских дельфинов // Ветеринария. — 1993. — № 6. — С. 50–52.

Кривохижин С.В. Хлорорганическое загрязнение Черного моря, его источники и главные мишени // Охрана окружающей среды и заповедное дело. — 2022. — № 4. — С. 52–61.

Логоминова И.В., Малахова Л.В., Малахова Т.В. и др. Новые данные о хлорорганических поллютантах в подкожном жире черноморских китообразных // Тр. Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского — природного заповедника РАН. — 2018. — Т. 3, № 4(8). — С. 16–25. DOI: 10.21072/eco.2021.08.02.

Мельников Н.Н., Новожилов К.В., Белан С.Р., Пылова Т.Н. Справочник по пестицидам. — М.: Химия, 1985. — 352 с.

Сиверина Т.В., Барабашин Т.О. Накопление хлорорганических соединений в органах и тканях промысловых рыб Черного моря // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса : мат-лы 7-й науч.-практ. конф. молод. учен. с междунар. участием. — М.: ВНИРО, 2019. — С. 438–440.

Федоров Л.А. Пестициды — токсический удар по биосфере и человеку : моногр. — М.: Наука, 1999. — 461 с.

Borrell A., Aguilar A., Cantos G. et al. Organochlorine residues in harbour porpoises from Southwest Greenland // Environmental Pollution. — 2004. — Vol. 128, Iss. 3. — P. 381–391. DOI: 10.1016/j.envpol.2003.09.011.

Durante C.A., Santos-Neto E.B., Azevedo A. et al. POPs in the South Latin America: Bioaccumulation of DDT, PCB, HCB, HCH and Mirex in blubber of common dolphin (*Delphinus delphis*) and Fraser's dolphin (*Lagenodelphis hosei*) from Argentina // Sci. Total Environ. — 2016. — Vol. 572. — P. 352–360. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.07.176.

Grung M., Lin Y., Zhang H. et al. Pesticide levels and environmental risk in aquatic environments in China — A review // Environment International. — 2015. — Vol. 81. — P. 87–97. DOI: 10.1016/j.envint.2015.04.013.

Hansen L.J., Schwacke L.H., Mitchum G.B. et al. Geographic variation in polychlorinated biphenyl and organochlorine pesticide concentrations in the blubber of bottlenose dolphins from the US Atlantic coast // Sci. Total Environ. — 2004. — Vol. 319. — P. 147–172. DOI: 10.1016/S0048-9697(03)00371-1.

Lipscomb T., Schulman F., Moffett D., Kennedy S. Morbilliviral disease in an Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) from the 1987–88 epizootic // J. Wildl. Dis. — 1994. — Vol. 30. — P. 567–571.

Malakhova L., Lobko V., Logominova I. et al. DDT in Crimea coastal waters and blubber of Black Sea cetaceans // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. — 2021. — Vol. 937, 022019. DOI: 10.1088/1755-1315/937/2/022019.

Popa O.M., Trif A., Marine N., Ursu N. Organochlorine pesticides in the Black Sea dolphins // *Lucrări Ştiinţifice Medicină Veterinară*. — 2008. — Vol. 41. — P. 768–773.

Reckendorf A., Siebert U., Parmentier E., Das K. Chemical Pollution and Diseases of Marine Mammals // *Marine Mammals, A Deep Dive into the World of Science* / Brennecke D., Knickmeier K., Pawliczka I. et al. (eds). — Springer, Cham., 2023. — P. 63–78. DOI: 10.1007/978-3-031-06836-2_5.

Ross P.S. The role of immunotoxic environmental contaminants in facilitating the emergence of infectious diseases in marine mammals // *Hum. Ecol. Risk Assess.* — 2002. — Vol. 8(2). — P. 277–292. DOI: 10.1080/20028091056917.

Santos-Neto E.B., Azevedo-Silva C.E., Bisi T.L. et al. Organochlorine concentrations (PCBs, DDTs, HCHs, HCB and MIREX) in delphinids stranded at the northeastern Brazil // *Sci. Total Environ.* — 2014. — Vol. 472. — P. 194–203. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2013.10.117.

Tanabe S., Madhusree B., Amaha A.O. et al. Persistent organochlorine residues in harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) from the Black Sea // *Mar. Pollut. Bull.* — 1997. — Vol. 34(5). — P. 338–347.

Torres P., Miglioranza K.S.B., Uhart M.M. et al. Organochlorine pesticides and PCBs in Southern Right Whales (*Eubalaena australis*) breeding at Peninsula Valdés, Argentina // *Sci. Total Environ.* — 2015. — Vol. 518–519. — P. 605–615. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2015.02.064.

Vos J.G., Bossart G., Fournier M., O'Shea T. (eds). *Toxicology of Marine Mammals*. 1st ed. — London : CRC Press, 2003. — 656 p. DOI: 10.1201/9780203165577.

Wang K.R., Payne P.M., Thayer V.G. Coastal stock(s) of Atlantic bottlenose dolphin: status review and management. — U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-OPR-4, 1994. — 121 p.

Weijjs L., Das K., Neels H. et al. Occurrence of anthropogenic and naturally-produced organohalogenated compounds in tissues of Black Sea harbour porpoises // *Mar. Pollut. Bull.* — 2010. — Vol. 60(5). — P. 725–731. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2009.11.022.

Weijjs L., Vijayasathary S., Villa C.A. et al. Screening of organic and metal contaminants in australian humpback dolphins (*Sousa sahulensis*) inhabiting an urbanised embayment // *Chemosphere*. — 2016. — Vol. 151. — P. 253–262. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2016.02.082.

References

Barabashin, T.O., Korablina, I.V., Pavlenko, L.F., Skrypnik, G.V., and Korotkova, L.I. Methodological support of pollution monitoring of the Azov and Black Seas water bodies, *Vodnye bioresursy i sreda obitaniya*, 2018, vol. 1, no. 3–4, pp. 9–27. doi 10.47921/2619-1024_2018_1_3-4_9

Birkun, A.A., Nikitina, V.N., Krivokhizhin, S.V., Demchenko, V.F., and Davidyuk, E.I. Organochlorine pesticides in the fat of Black Sea dolphins, *Veterinariya*, 1993, no. 6, pp. 50–52.

Krivokhizhin, S.V. Black Sea organochlorine pollution, its sources and main targets, *Okhrana okruzhayushchey sredy i zapovednoye delo*, 2022, no. 4, pp. 52–61.

Logominova, I.V., Malakhova, L.V., Malakhova, T.V., Artov, A.M., Korosteleva, A.V., and Postnikova, A.N. New data on organochlorine pollutants in the subcutaneous fat of the Black Sea cetaceans, *Trudy Karadagskoy nauchnoy stantsii im. T.I. Vyazemskogo — prirodnogo zapovednika RAN*, 2018, vol. 3, no. 4(8), pp. 16–25. doi 10.21072/eco.2021.08.02

Melnikov, N.N., Novozhilov, K.V., Belan, S.R., and Pylova, T.N., *Spravochnik po pestitsidam* (Handbook of Pesticides), Moscow: Khimiya, 1985.

Siverina, T.V. and Barabashin, T.O. Accumulation of organochlorine compounds in organs and tissues of commercial fish in the Black Sea, in *Sovremennyye problemy i perspektivy razvitiya rybokhozyaystvennogo kompleksa* (Modern problems and prospects for the development of the fishery complex: materials of the 7th scientific-practical. conf. young. learned. with int. participation), Moscow: VNIRO, 2019, pp. 438–440.

Fedorov, L.A., *Pestitsidy — toksicheskiy udar po biosfere i cheloveku* (Pesticides are a toxic blow to the biosphere and humans), Moscow: Nauka, 1999.

Borrell, A., Aguilar, A., Cantos, G., Lockyer, C., Heide-Jørgensen, M.P., and Jensen J. Organochlorine residues in harbour porpoises from Southwest Greenland, *Environmental Pollution*, 2004, vol. 128, no. 3, pp. 381–391. doi 10.1016/j.envpol.2003.09.011

Durante, C.A., Santos-Neto, E.B., Azevedo, A., Crespo, E.A., and Lailson-Brito, J. POPs in the South Latin America: Bioaccumulation of DDT, PCB, HCB, HCH and Mirex in blubber of common dolphin (*Delphinus delphis*) and Fraser's dolphin (*Lagenodelphis hosei*) from Argentina, *Sci. Total Environ.*, 2016, vol. 572, pp. 352–360. doi 10.1016/j.scitotenv.2016.07.176

Grung, M., Lin, Y., Zhang, H., Steen, A.O., Huang, J., Zhang, G., and Larssen, T. Pesticide levels and environmental risk in aquatic environments in China — A review, *Environment International*, 2015, vol. 81, pp. 87–97. doi 10.1016/j.envint.2015.04.013

Hansen, L.J., Schwacke, L.H., Mitchum, G.B., Hohn, A.A., Wells, R.S., Zolman, E.S., and Fair, P.A., Geographic variation in polychlorinated biphenyl and organochlorine pesticide concentrations in the blubber of bottlenose dolphins from the US Atlantic coast, *Sci. Total Environ.*, 2004, vol. 319, pp. 147–172. doi 10.1016/S0048-9697(03)00371-1

Lipscomb, T., Schulman, F., Moffett, D., and Kennedy, S., Morbilliviral disease in an Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) from the 1987–88 epizootic, *J. Wildl. Dis.*, 1994, vol. 30, pp. 567–571.

Malakhova, L., Lobko, V., Logominova, I., Malakhova, T., and Murashova, A., DDT in Crimea coastal waters and blubber of Black Sea cetaceans, *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.*, 2021, vol. 937, 022019. doi 10.1088/1755-1315/937/2/022019

Popa, O.M., Trif, A., Marine, N., and Ursu, N., Organochlorine pesticides in the Black Sea dolphins, *Lucrări Științifice Medicină Veterinară*, 2008, vol. 41, pp. 768–773.

Reckendorf, A., Siebert, U., Parmentier, E., and Das, K., Chemical Pollution and Diseases of Marine Mammals, in *Marine Mammals, A Deep Dive into the World of Science*, Brennecke, D., Knickmeier, K., Pawliczka, I., Siebert, U., and Wahlberg, M., eds, Springer, Cham., 2023, pp. 63–78. doi 10.1007/978-3-031-06836-2_5

Ross, P.S., The role of immunotoxic environmental contaminants in facilitating the emergence of infectious diseases in marine mammals, *Hum. Ecol. Risk Assess.*, 2002, vol. 8, no. 2, pp. 277–292. doi 10.1080/20028091056917

Santos-Neto, E.B., Azevedo-Silva, C.E., Bisi, T.L., Santos, J., Meirelles, A.C.O., Carvalho, V.L., Azevedo, A.F., Guimarães, J.E., and Lailson-Brito, J., Organochlorine concentrations (PCBs, DDTs, HCHs, HCB and MIREX) in delphinids stranded at the northeastern Brazil, *Sci. Total Environ.*, 2014, vol. 472, pp. 194–203. doi 10.1016/j.scitotenv.2013.10.117

Tanabe, S., Madhusree, B., Amaha, A.O., Tatsukawa, R., Miyazaki, N., Ozdamar, E., Aral, O., Samsun, O., and Ozturk, B., Persistent organochlorine residues in harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) from the Black Sea, *Mar. Pollut. Bull.*, 1997, vol. 34, no. 5, pp. 338–347.

Torres, P., Miglioranza, K.S.B., Uhart, M.M., Gonzalez, M., and Commendatore, M., Organochlorine pesticides and PCBs in Southern Right Whales (*Eubalaena australis*) breeding at Península Valdés, Argentina, *Sci. Total Environ.*, 2015, vol. 518–519, pp. 605–615. doi 10.1016/j.scitotenv.2015.02.064

Vos, J.G., Bossart, G., Fournier, M., and O'Shea, T., eds, Toxicology of Marine Mammals, 1st ed., London: CRC Press, 2003. doi 10.1201/9780203165577

Wang, K.R., Payne, P.M., and Thayer, V.G., *Coastal stock(s) of Atlantic bottlenose dolphin: status review and management*, U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-OPR-4, 1994.

Weijis, L., Das, K., Neels, H., Blust, R., and Covaci, A., Occurrence of anthropogenic and naturally-produced organohalogenated compounds in tissues of Black Sea harbour porpoises, *Mar. Pollut. Bull.*, 2010, vol. 60, no. 5, pp. 725–731. doi 10.1016/j.marpolbul.2009.11.022

Weijis, L., Vijayasathy, S., Villa, C.A., Neugebauer, F., Meager, J.J., and Gaus, C., Screening of organic and metal contaminants in australian humpback dolphins (*Sousa sahulensis*) inhabiting an urbanised embayment, *Chemosphere*, 2016, vol. 151, pp. 253–262. doi 10.1016/j.chemosphere.2016.02.082

Поступила в редакцию 1.03.2024 г.

После доработки 18.04.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

*The article was submitted 1.03.2024; approved after reviewing 18.04.2024;
accepted for publication 5.06.2024*

Научная статья

УДК 581.526.325(265.53)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-433-443

EDN: KUANKS



СТРУКТУРА ФИТОПЛАНКТОНА ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЗАЛ. АНИВА ОХОТСКОГО МОРЯ В 2018 Г.

И.В. Мотылькова, Н.В. Коновалова*

Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),

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

Аннотация. Исследованы видовой состав, численность и биомасса фитопланктона на локальном полигоне восточной части зал. Анива с мая по октябрь 2018 г. Обнаружено 297 видов и внутривидовых таксонов микроводорослей из отделов Bacillariophyta, Chlorophyta, Cryptophyta, Dinophyta, Euglenophyta, Crysophyta. Среднедекадная численность по полигону варьировала в пределах 14,8–1024,7 тыс. кл./л, биомасса — 19,4–324,6 мг/м³. Отмечены два пика численности (в июне и октябре) и пять — биомассы (в мае, июне, сентябре и октябре). Основу численности весной и осенью формировали диатомовые водоросли, летом — жгутиковые. Зарегистрировано «цветение» потенциально-токсичных диатомовых водорослей рода *Pseudo-nitzschia*, что необходимо учитывать при планировании и организации хозяйств марикультуры.

Ключевые слова: залив Анива, фитопланктон, диатомовые водоросли, фитофлагеллаты, численность, биомасса, *Pseudo-nitzschia* spp.

Для цитирования: Мотылькова И.В., Коновалова Н.В. Структура фитопланктона прибрежных вод восточной части зал. Анива Охотского моря в 2018 г. // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 433–443. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-433-443. EDN: KUANKS.

Original article

Structure of phytoplankton for the coastal waters in the eastern Aniva Bay of the Okhotsk Sea in 2018

Irina V. Motylkova*, Natalia V. Konovalova**

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

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

* Ph.D., leading researcher, surirella@mail.ru, ORCID 0000-0003-2449-4933

** senior specialist, odontella@mail.ru, ORCID 0009-0005-9561-587X

Abstract. Species composition, distribution density and biomass of phytoplankton were surveyed in the coastal area of eastern Aniva Bay in May–October 2018. In total, 297 species and intraspecific taxa of microalgae belonged to Bacillariophyta, Chlorophyta, Cryptophyta, Dinophyta, Euglenophyta, Crysophyta were found. Their total abundance

* Мотылькова Ирина Викторовна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, surirella@mail.ru, ORCID 0000-0003-2449-4933; Коновалова Наталья Владимировна, старший специалист, odontella@mail.ru, ORCID 0009-0005-9561-587X.

ranged from $14.8 \cdot 10^3$ to $1024.7 \cdot 10^3$ cells/L, biomass was 19.4–324.6 mg/m³. Two peaks in the abundance (in June and October) and five peaks in the biomass (in May, June, September and October) were noted. The bulk of population was formed by diatoms in spring and autumn, and flagellates in summer. A bloom of potentially toxic diatoms of genus *Pseudo-nitzschia* was registered. In this connection, monitoring of toxic species is necessary for planning and development of aquaculture farms.

Keywords: Aniva Bay, phytoplankton, diatoms, dinoflagellates, distribution density, biomass, *Pseudo-nitzschia* spp.

For citation: Motylkova I.V., Konovalova N.V. Structure of phytoplankton for the coastal waters in the eastern Aniva Bay of the Okhotsk Sea in 2018, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 433–443. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-433-443. EDN: KUANKS.

Введение

Прибрежная зона зал. Анива Сахалинской области — основное место промысла водных биоресурсов [Абрамова, Слюсаренко, 2004]. Интенсивное использование последних к настоящему времени привело к снижению и истощению запасов многих видов ценных гидробионтов, к числу которых относится приморский гребешок *Mizuhopecten yessoensis* [Чернышова и др., 2022]. Сохранение численности и восстановление популяций этого моллюска возможно при его культивировании. В связи с чем возникает потребность в оценке приемной емкости данной акватории, одним из аспектов которой является изучение кормовой базы. Информация о фитопланктоне зал. Анива, играющего значимую роль в питании приморского гребешка [Калганова, Хрушкова, 1986], содержится в ряде исследований [Киселев, 1947, 1959; Орлова и др., 2004; Селина и др., 2005; Кантаков и др., 2007], но данные о его структуре в узкой прибрежной зоне, где наблюдаются скопления гребешка [Прохорова, Галанин, 2016], немногочисленны [Могильникова и др., 2017; Nikulina et al., 2017].

Цель настоящей работы — описать видовой состав, сезонные изменения численности и биомассы фитопланктона на прибрежном полигоне восточной части зал. Анива.

Материалы и методы

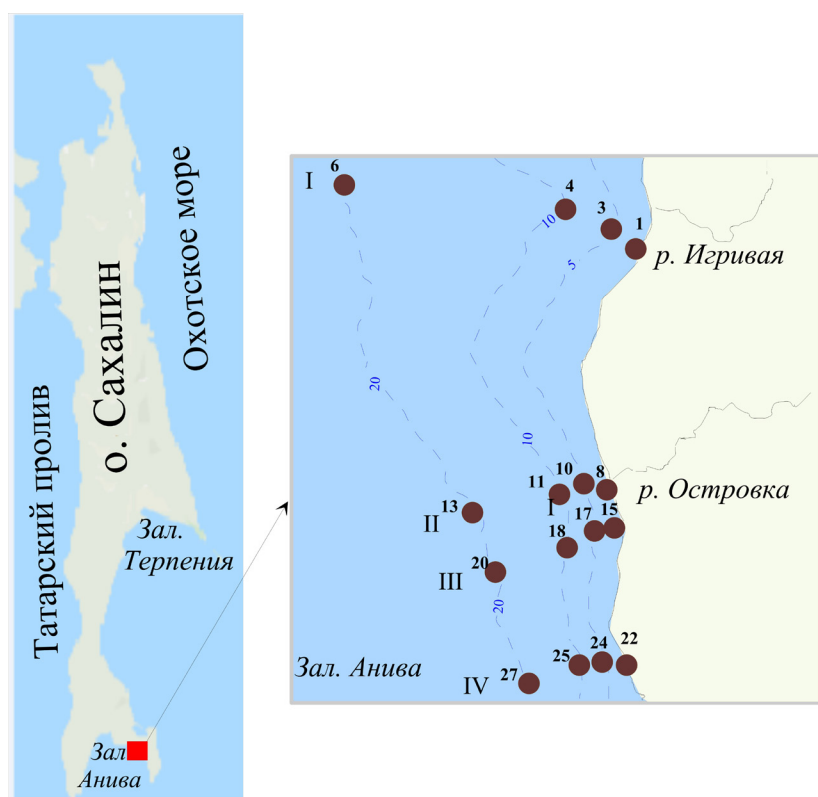
Район исследований охватил локальный полигон, расположенный в восточной части зал. Анива, вблизи впадения р. Островка, в пределах изобат 0–20 м. Река Островка впадает в зал. Анива Охотского моря в его восточной части примерно в 6 км к северу от пос. Новиково. Рельеф морского дна в изучаемом районе достаточно простой, глубина моря плавно увеличивается по мере удаления от берега. В теплый период года под действием преобладающих южных ветров (летний муссон) здесь формируется прибрежный поток, ориентированный на север [Шевченко и др., 2021].

Пробы фитопланктона отбирали батометром с борта моторной лодки в дневное время с мая по октябрь 2018 г. Со второй декады мая по третью декаду июня съемки проводили еженедельно, с августа по октябрь — один раз в месяц. Схема станций включала два разреза, расположенных по обе стороны от устья (разрезы II и III). Один раз в сезон (весна, лето, осень) для более точного отражения количественных характеристик фитопланктона был проведен сбор материала на двух дополнительных, удаленных к северу (разрез I) и югу (разрез IV) разрезах. Станции во все периоды были расположены на урезе воды и глубинах 5, 10 и 20 м (рис. 1). Пробы отбирали с поверхностного, промежуточного (5 м) и придонного горизонтов.

Материал фиксировали раствором Утермеля и обрабатывали согласно общепринятым методикам [Радченко и др., 2010]. Всего было исследовано 196 количественных проб. Отбор проб фитопланктона сопровождался измерением температуры, солености и содержания кислорода многопараметрическим зондом YSI-85 от поверхности до дна с дискретностью 1 м. В районе исследований наблюдались существенные перепады температуры воды в результате формирования прибрежных апвеллингов [Шевченко и др., 2021].

Рис. 1. Карта-схема района исследований: 1–27 — станции отбора проб, I–IV — разрезы

Fig. 1. Scheme of the study area: 1–27 — samplings, I–IV — transects



Отделы микроводорослей представлены согласно классификационной системе, принятой в российской альгологии и приведенной в работе Г.В. Коноваловой с соавторами [1989]. Для уточнения современных названий видовых таксонов использовали общепризнанную мировую базу альгологических данных AlgaeBase*.

Результаты и их обсуждение

За период исследований было обнаружено 297 видов и внутривидовых таксонов микроводорослей из шести отделов и 117 родов (табл. 1). Среди родов наибольшим количеством видов отличались *Protoperdinium* (26 видов), *Gymnodinium* (20), *Chaetoceros* (17), *Gyrodinium* (10), *Dinophysis* (10), *Navicula* (10).

Таблица 1

Таксономический состав фитопланктона на прибрежном полигоне в районе впадения реки Островка в 2018 г.

Table 1

Taxa composition of phytoplankton at the Ostrovka River mouth in 2018

Отдел	Кол-во родов	Кол-во видов	Кол-во видов и внутривидовых таксонов
Bacillariophyta	58	133	136
Chlorophyta	5	6	6
Cryptophyta	2	3	3
Dinophyta	44	141	141
Euglenophyta	3	6	6
Chrysophyta	5	5	5
Всего	117	294	297

Постоянными компонентами фитопланктона, отмеченными во все периоды, были *Cocconeis pediculus* Ehrenberg, *C. scutellum* Ehrenberg, *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & J.C.Lewin, *Gymnodinium albulum* Lindemann, *G. galeatum* Larsen, *G. wulffii* Schiller, *G. japonicum* Hada, *Karlodinium vitiligo* (Ballantine) Larsen, *Navicula transitans* Cleve, *N. transitans* f. *delicatula* Heimdal, *Oblea baculifera* Balech, *Pterosperma cristatum* Schiller, *Rhodomonas salina* (Wislouch) Hill & Wetherbee, *Teleaulax acuta* (Butcher) Hill, *T. amphioxeia* (Conrad) Hill, *Torquentidium helix* (Lemmermann) Shin, Li, Lee & Matsuoka.

Прибрежное положение района сказалось на разнообразии экологических групп. По отношению к солёности были выделены морские (67 % от общего количества видов с известной экологической характеристикой), солоноватоводно-морские (10 %), солоноватоводные (1 %), пресноводно-солоноватоводные (14 %) и пресноводные (7 %) виды. Среди морских видов, согласно классификации фитопланктона по приуроченности к определенным типам биотопов [Киселев, 1969], преобладала группировка неритических видов (67 %). На долю панталассных приходилось 16 %, океанических — 1, литоральных — 6 %.

Фитогеографический анализ показал, что во все периоды исследований преобладали космополиты (25–45 % от общего количества видов). Значительный вклад в формирование видового состава вносили бореальные (14–20 %), тропическо-бореальные (7–17 %) и бореально-арктические виды (4–14 %). Суммарная доля холодноводных видов (арктических, аркто-бореальных, бореальных, бореально-арктических, биполярных) была наиболее высока с мая по вторую декаду июня, в период пониженного температурного фона воды, а тепловодных (бореально-тропических, тропических, тропическо-бореальных) — с июля по сентябрь (рис. 2), при значительном прогреве прибрежных вод. Преобладание тепловодных форм, связанное с влиянием япономорских вод и Восточно-Сахалинского течения, приносящего в летне-осенний период теплую водную массу в залив [Будаева и др., 2005], отмечается и другими исследователями [Селина и др., 2005].

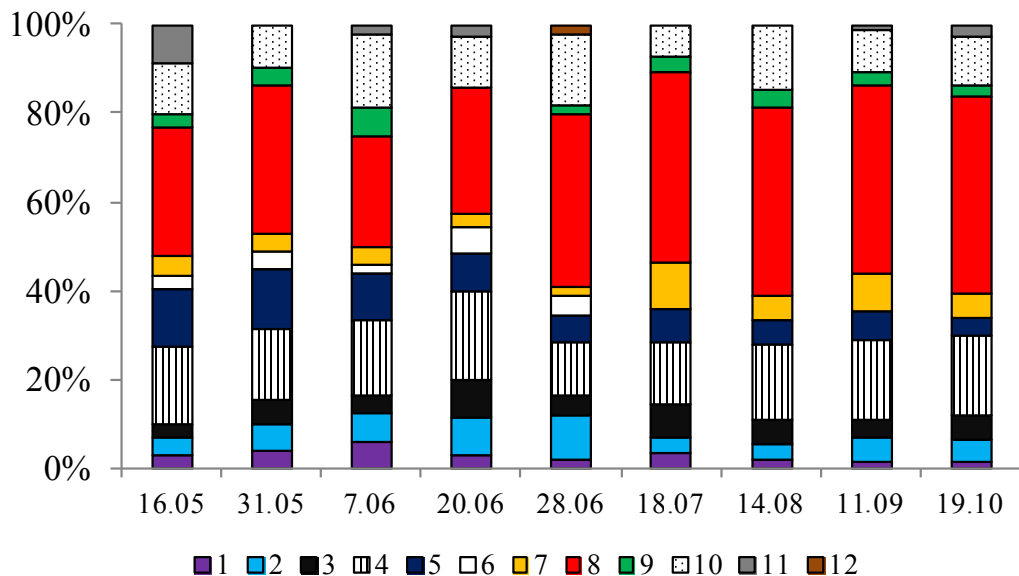


Рис. 2. Динамика фитогеографических комплексов фитопланктона в районе р. Островка по сезонам в 2018 г.: 1 — арктический, 2 — аркто-бореальный, 3 — аркто-бореально-тропический, 4 — бореальный, 5 — бореально-арктический, 6 — биполярный, 7 — бореально-тропический, 8 — космополит, 9 — тропический, 10 — тропическо-бореальный, 11 — тропическо-бореально-арктический, 12 — антарктическо-бореально-арктический

Рис. 2. Dynamics of geographic complexes of phytoplankton at the Ostrovka River mouth in 2018: 1 — arctic, 2 — arctic-boreal, 3 — arctic-boreal-tropical, 4 — boreal, 5 — boreal-arctic, 6 — bipolar, 7 — boreal-tropical, 8 — cosmopolitan, 9 — tropical, 10 — tropical-boreal, 11 — tropical-boreal-arctic, 12 — antarctic-boreal-arctic

Количественные показатели в районе исследований варьировали в значительных пределах: численность — от 14,8 до 1024,7 тыс. кл./л, биомасса — от 19,4 до 324,6 мг/м³.

В сезонной динамике развития фитопланктона выделялось два пика численности и пять — биомассы (рис. 3).

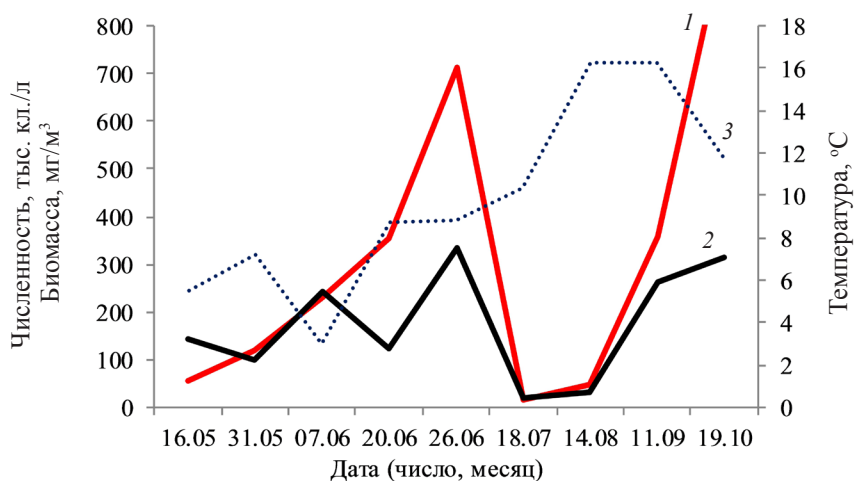


Рис. 3. Сезонная динамика численности (1), биомассы (2) и температуры воды (3) на прибрежном полигоне в районе впадения р. Островка в 2018 г.

Fig. 3. Seasonal dynamics of abundance (1) and biomass (2) of phytoplankton and water temperature (3) in at the Ostrovka River mouth in 2018

Во второй декаде мая, при температуре воды 2,0–7,9 °C (средняя — 5,5 °C), облик фитопланктона формировали холодноводные виды центрических диатомовых водорослей. Высокой частотой встречаемости (90–100 %) отличались *Chaetoceros concavicornis* Mangin, *Corethron pennatum* (Grunow) Ostenfeld, *Sundstroemia setigera* (Brightwell) Medlin и *Thalassiosira nordenskioldii* Cleve. Их развитие определяло первый пик биомассы (141,3 мг/м³) (рис. 3). Наибольшие ее показатели (210–218 мг/м³) были зарегистрированы в прибрежном слое на мористых станциях (рис. 4). Численность в этот период была относительно невысокой (табл. 2) и основной вклад в ее создание вносили мелкоклеточные виды: *Chaetoceros socialis* H.S. Lauder, *Heterocapsa rotundata* (Lochmann) Gert Hansen, *T. amphioxeia*.

Рис. 4. Пространственно-временное распределение биомассы фитопланктона на прибрежном полигоне в районе впадения р. Островка в 2018 г. Зеленые кружки — поверхностный слой, желтые — промежуточный, черные — придонный

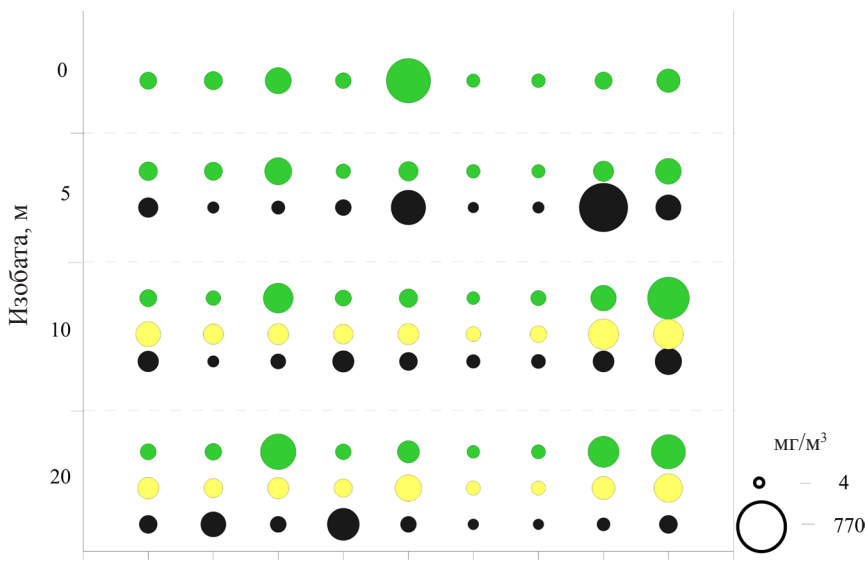


Fig. 4. Spatial distribution of phytoplankton biomass at the Ostrovka River mouth in 2018. Green circles — surface layer, yellow circles — subsurface layer, black circles — bottom layer

Количественные показатели фитопланктона на прибрежном полигоне в районе впадения р. Островка в разные периоды наблюдений в 2018 г.
Table 2
Quantitative parameters of phytoplankton at the Oстровka River mouth, by periods of observation in 2018

Отдел	16.05	31.05	7.06	20.06	28.06	18.07	14.08	11.09	19.10
Bacillariophyta	39,9 ± 5,2 118,6 ± 15,8	2,3 ± 1,6 6,4 ± 4,2	1,3 ± 0,5 2,1 ± 0,7	2,05 ± 1,01 2,4 ± 1,1	6,3 ± 3,1 6,8 ± 2,9	3,2 ± 0,9 4,2 ± 1,3	7,2 ± 2,5 10,0 ± 2,7	136,5 ± 68,9 108,7 ± 28,7	1006,5 ± 92,5 266,8 ± 37,0
Chlorophyta	6,2 ± 3,5 0,3 ± 0,2	23,4 ± 8,9 2,6 ± 1,0	2,4 ± 0,9 0,3 ± 0,1	33,9 ± 8,1 1,8 ± 0,5	87,2 ± 16,6 4,4 ± 0,8	0,3 ± 0,1 0,10 ± 0,02	8,2 ± 4,8 0,4 ± 0,2	9,9 ± 3,0 0,6 ± 0,2	2,9 ± 0,8 0,20 ± 0,01
Cryptophyta	5,7 ± 1,3 2,2 ± 0,6	44,6 ± 11,7 12,4 ± 3,6	142,8 ± 30,9 58,9 ± 12,4	260,74 ± 75,20 64,3 ± 18,9	332,1 ± 51,0 101,9 ± 19,1	5,2 ± 2,5 1,6 ± 0,8	27,1 ± 8,0 6,5 ± 1,9	99,7 ± 25,5 26,2 ± 6,5	4,9 ± 0,8 1,1 ± 0,2
Dinophyta	10,4 ± 3,6 27,1 ± 4,0	19,8 ± 5,2 67,9 ± 18,8	31,4 ± 4,4 105,6 ± 16,8	102,8 ± 41,5 66,8 ± 19,9	177,7 ± 44,2 104,9 ± 21,5	5,75 ± 2,10 13,3 ± 4,7	8,4 ± 2,1 16,5 ± 3,6	37,6 ± 9,3 139,8 ± 29,9	9,6 ± 1,9 55,2 ± 9,1
Euglenophyta	0,09 ± 0,05 0,2 ± 0,1	3,8 ± 2,9 5,8 ± 3,9	21,9 ± 9,9 59,1 ± 21,0	0,8 ± 0,3 1,5 ± 0,7	13,78 ± 9,0 39,5 ± 31,0	0,10 ± 0,03 0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,1 0,2 ± 0,1	0,7 ± 0,4 1,7 ± 1,2	—
Chrysophyta	0,004 ± 0,002 0,010 ± 0,005	0,06 ± 0,02 0,09 ± 0,05	0,05 ± 0,02 0,10 ± 0,05	1,8 ± 1,4 0,4 ± 0,3	0,7 ± 0,4 0,1 ± 0,1	0,2 ± 0,1 0,04 ± 0,02	0,53 ± 0,22 0,33 ± 0,12	0,50 ± 0,45 0,2 ± 0,1	0,8 ± 0,3 1,3 ± 0,5

Примечания. В числителе — среднее значение численности (тыс. кл./л) с ошибкой среднего; в знаменателе — среднее значение биомассы (мг/м³) с ошибкой среднего; «—» — нет данных.

В третьей декаде мая, на фоне равномерного прогрева воды за счет преобладания ветров южного румба [Шевченко и др., 2021], наблюдалась перестройка фитопланктонного комплекса, которая заключалась в смене холодноводных видов диатомей фитопланктоном из отделов Chlorophyta, Cryptophyta и Dinophyta. Набор доминирующих видов по биомассе слагали *Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech, *Euglena* sp., *Eutreptia lanowii* Steuer, *Gyrodinium spirale* (Bergh) Kofoid & Swezy, *K. vitiligo*, *Lebouridinium glaucum* (Lebour) F. Gómez, H. Takayam, D. Moreira & P. López-García, *Triplos longipes* (Bailey) Gómez, по численности — *H. rotundata*, *Pyramimonas* sp., *T. amphioxieia*. В целом отмечалось снижение среднеценотического объема клеток: в начале мая он составлял 2376 мкм³, в конце месяца — 1013 мкм³. На фоне таких изменений происходило снижение биомассы фитопланктона (см. рис. 3). Численность, напротив, увеличилась, составив в среднем 94,0 тыс. кл./л. Максимум развития был в придонном слое над глубинами 20 м (см. рис. 4).

Набор доминирующих видов по численности и по биомассе оставался прежним и в последующий период наблюдений. Однако локальная смена гидролого-метеорологических условий в изучаемом районе привела к формированию второго пика биомассы (226,1 мг/м³). В это время под действием ветров северо-восточного румба был сформирован прибрежный апвеллинг, обогатив, по всей видимости, верхний перемешиваемый слой воды биогенными элементами, за счет чего количественные показатели фитопланктона возросли почти в два раза (см. рис. 3). Кроме того, оттеснение теплой воды от берега [Шевченко и др., 2021] привело к

смещению активно развивающихся в прибрежной части *T. amphioxeia*, *K. vitiligo*, *E. lanowii* в мористую зону. Это явилось следствием перераспределения биомассы, наибольшие значения которой были приурочены к поверхности воды над изобатами 10 и 20 м (см. рис. 4).

В последующие периоды (вторая и третья декады июня) наблюдалось выпадение из списка доминантов среднеразмерных видов микроводорослей. В сообществе преобладали мелкоклеточные фитофлагелляты *H. rotundata*, *T. amphioxeia*, *Tetraselmis* sp., *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) J.D. Dodge, которые к концу июня достигли бурного развития, формируя выраженные пики численности (617,8 тыс. кл./л) и биомассы (258 мг/м³). Основное их скопление регистрировалось у уреза воды, где ее температура достигала 10,3 °C (рис. 4).

При дальнейшем повышении температуры верхнего слоя воды (до 12–14 °C в июле и 16–20 °C в августе) на фоне радиационного прогрева и юго-западного ветра, сгонявшего поверхностную теплую воду в восточную часть залива, наблюдалось снижение вегетации *H. rotundata*, *Tetraselmis* sp., *P. cordatum*. Количественные показатели фитопланктона были невысоки (табл. 2). Численность по станциям не превышала 188 тыс. кл./л, биомасса — 121 мг/м³. Распределение микроводорослей было более-менее равномерным (рис. 4).

В сентябре за счет обильной вегетации тепловодных и космополитных видов *Dactyliosolen fragilissimus* (Bergon) Hasle, *Guinardia striata* (Stolterfoth) Hasle, *Pseudonitzschia* cf. *pungens* (Grunow) Hasle, *Prorocentrum triestinum* Schiller, *P. micans* Ehrenberg, *Skeletonema* cf. *marinoi* Sarno & Zingone наблюдался подъем биомассы фитопланктона, а за счет интенсивного развития у поверхности воды диатомей рода *Skeletonema* и в придонном слое криптофитовой *T. amphioxeia* — подъем численности (см. рис. 3). Средняя численность в это время составляла 284,9 тыс. кл./л, биомасса — 277,2 мг/м³ (табл. 2).

В октябре развитие фитопланктона было еще более активным (рис. 3). Средняя численность составляла 1 млн кл./л, биомасса — 324,6 мг/м³ (табл. 2). В сообществе главенствовали диатомовые при доминировании видов рода *Pseudonitzschia* (*P.* cf. *calliantha*, *P.* cf. *delicatissima*, *P. pungens*). Максимум биомассы был сформирован у поверхности воды над глубиной 10 м (см. рис. 4).

Проведенные нами наблюдения показали, что основными структурообразующими группами фитопланктона весной и осенью являлись диатомовые водоросли. Известно, что формирование пиков диатомей ведет к истощению биогенных элементов в верхнем перемешиваемом слое. Из-за дефицита минеральных ресурсов они начинают оседать из фотической зоны, и лидирующее положение в сообществе занимают динофлагелляты [Житина и др., 2016]. Последние водоросли наряду с криптофитовыми доминировали на полигоне в летний период, что согласуется с данными, полученными в целом для зал. Анива [Кантаков и др., 2007]. Однако изучения фитопланктона на локальных участках мелководного побережья зал. Анива показывают другую картину. Так, в районах рек Таранай и Аракуль, превосходящих по площади водосбора р. Островка, по численности преобладали диатомовые водоросли, редко — жгутиковые [Могильникова и др., 2017]. В формировании облика фитоценоа важную роль играют силикаты, запасы которых определяются главным образом объемом речного стока [Макаревич, Дружкова, 2010; Torres et al., 2020], и от концентраций растворенного кремния в воде зависит, будут преобладать диатомовые водоросли или доминирование перейдет к какой-либо таксономической группе жгутиковых водорослей [Макаревич, Дружкова, 2010]. Поэтому мы предполагаем, что незначительное доленое участие диатомей и превалирование фитофлагеллят в районе исследований связаны с пониженным стоком р. Островка по сравнению с другими прибрежными участками зал. Анива.

Динамика численности с выраженными пиками летом и осенью соответствует имеющимся представлениям о сезонном развитии фитопланктона в целом для зал. Анива [Кантаков и др., 2007]. Средние значения численности (305 тыс. кл./л) сопоставимы с таковыми для открытых вод зал. Анива. Но, поскольку структуру сообщества продолжительное время

определяли мелкоразмерные виды микроводорослей, значения биомассы, полученные нами, были сравнительно низкими (169,0 мг/м³ против 417,0 мг/м³ [Кантаков и др., 2007]).

Для района исследований характерна пространственная неоднородность количественных показателей фитопланктона. Это связано с высокой гидродинамической активностью, обусловленной главным образом ветровым воздействием.

Одной из особенностей исследуемого участка является обильное развитие в осенний период потенциально токсичных видов рода *Pseudo-nitzschia*. Численность этих продуцентов домоевой кислоты в октябре при температуре воды 11,2 °С и солености 33,2 psu достигала 1,9 млн кл./л. Развитие водорослей *Pseudo-nitzschia* spp. в зал. Анива (до 0,6 млн кл./л) наблюдали и ранее [Кантаков и др., 2007; Стоник, Орлова, 2013; Могильникова и др., 2017]. К тому же был установлен факт накопления домоевой кислоты в тканях гребешка *M. yessoensis* восточного побережья зал. Анива [Могильникова и др., 2017]. Исходя из этого, возникает необходимость проведения регулярных наблюдений за потенциально-токсичными видами в планктоне и содержанием токсинов в тканях гребешка.

Выводы

Установлено, что фитопланктон прибрежных вод зал. Анива характеризуется высоким разнообразием видов. Всего обнаружено 297 видов и внутривидовых таксонов диатомовых, динофитовых, криптофитовых, зеленых, золотистых, эвгленовых водорослей. Основу видового состава представляют диатомовые и динофитовые водоросли бореально-арктического, бореального и тропическо-бореального комплексов с преобладанием неритических форм.

Средневегетационная численность в целом сопоставима с таковой для открытой части зал. Анива, биомасса ниже почти в три раза. Среднедекадная численность варьирует от 14,8 до 1024,7 тыс. кл./л, биомасса — от 19,4 до 324,6 мг/м³. В сезонной динамике количественных показателей прослеживаются два пика (летний и осенний) по численности, пять — по биомассе.

Характерной особенностью для данного участка являются превалирование мелко-клеточных фитофлагеллят с конца мая по август и «цветение» потенциально токсичных диатомовых рода *Pseudo-nitzschia*.

Благодарности (ACKNOWLEDGMENTS)

Авторы глубоко признательны сотрудникам СахНИРО Е.С. Корнееву, Д.С. Заварзину, В.С. Лабаю, Е.В. Фролову, А.П. Прохорову, В.А. Сафроненко за сбор материала.

Авторы благодарны рецензентам за внимательное прочтение рукописи и ценные замечания.

The authors are deeply grateful to E.S. Korneev, D.S. Zavarzin, V.S. Labai, E.V. Frolov, A.P. Prokhorov, and V.A. Safronenko (SakhNIRO) for collecting the materials. The authors are grateful to reviewers for careful reading of the manuscript and their valuable comments.

Финансирование (FUNDING)

Работа проведена в рамках Государственного задания на выполнение НИОКР ФГБНУ СахНИРО на 2018 г.

The study was conducted within the framework of the State assignment for SakhNIRO in 2018.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объекта.

This article does not describe any research involving humans or animals.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

И.В. Мотылькова — обработка проб фитопланктона, написание статьи и частичная подготовка иллюстративных материалов, Н.В. Коновалова — обработка проб фитопланктона, подготовка иллюстративного материала по распределению биомассы фитопланктона.

I.V. Motylkova processed phytoplankton samples, wrote the text and partially illustrated the article, N.V. Konovalova processed phytoplankton samples and illustrated distribution of phytoplankton biomass.

Список литературы

Абрамова С.В., Слюсаренко Н.В. Рациональное использование и охрана водных биоресурсов на примере залива Анива Сахалинской области // Современные наукоемкие технологии. — 2004. — № 5. — С. 80–81.

Будаева В.Д., Макаров В.Г., Частиков В.Н. Результаты гидрологических исследований залива Анива в 2001–2003 гг. (структура и циркуляция вод) // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Тр. СахНИРО. — 2005. — Т. 7. — С. 83–110.

Житина Л.С., Ильяш Л.В., Белевич Т.А. и др. Структура фитопланктона Белого моря после летнего цветения: пространственная неоднородность в зависимости от гидрофизических условий // Сиб. экол. журн. — 2016. — № 6. — С. 888–899. DOI: 10.15372/SEJ20160608.

Калганова Т.Н., Хрушкова Н.Г. Роль сезонной динамики планктона в питании приморского гребешка в лагуне Буссе (Южный Сахалин) // 4-я Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным : тез. докл. Ч. 2. — М., 1986. — С. 235–236.

Кантаков Г.А., Стоник И.В., Селина М.С., Орлова Т.Ю. Адвекция, вертикальная устойчивость вод и особенности пространственно-временного распределения фитопланктона в заливе Анива Охотского моря в 2001–2003 гг. // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Тр. СахНИРО. — 2007. — Т. 9. — С. 295–324.

Киселев И.А. Качественный и количественный состав фитопланктона и его распределение в водах у Южного Сахалина и южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. — 1959. — Вып. 6. — С. 58–77.

Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1 : Вводные и общие вопросы планктологии : моногр. — Л. : Наука, 1969. — 658 с.

Киселев И.А. Фитопланктон дальневосточных морей как показатель некоторых особенностей их гидрологического режима // Тр. ГОИ. — 1947. — Т. 1(13). — С. 189–212.

Коновалова Г.В., Орлова Т.Ю., Паутова Л.А. Атлас фитопланктона Японского моря. — Л. : Наука, 1989. — 160 с.

Макаревич П.Р., Дружкова Е.И. Сезонные и циклические процессы в прибрежных планктонных альгоценозах северных морей : моногр. — Ростов н/Д : ЮНЦ РАН, 2010. — 278 с.

Могильникова Т.А., Никулина Т.В., Коренева Т.Г. и др. Фитопланктон и химические показатели прибрежных вод юго-западного и южного Сахалина (Татарский пролив, залив Анива) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2017. — Вып. 7. — С. 151–167.

Орлова Т.Ю., Селина М.С., Стоник И.В. Видовой состав микроводорослей планктона охотоморского побережья острова Сахалин // Биол. моря. — 2004. — Т. 30, № 2. — С. 96–104.

Прохорова Н.Ю., Галанин Д.А. Приморский гребешок, как объект искусственного воспроизводства в Сахалино-Курильском регионе // Лучшие практики рыбохозяйственного образования : сб. мат-лов Всерос. науч.-практ. школы-конф. — СПб. : ИНФОСТИ, 2016. — С. 125–131.

Радченко И.Г., Капков В.И., Федоров В.Д. Практическое руководство по сбору и анализу проб морского фитопланктона. — М. : Мордвинцев, 2010. — 60 с.

Селина М.С., Стоник И.В., Кантаков Г.А., Орлова Т.Ю. Сезонная и межгодовая изменчивость видового состава фитопланктона залива Анива Охотского моря // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Тр. СахНИРО. — 2005. — Т. 7. — С. 179–196.

Стоник И.В., Орлова Т.Ю. Видовой состав и количественное распределение диатомовых водорослей рода *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo, 1900 в российских водах Японского и Охотского морей // Биол. моря. — 2013. — Т. 39, № 4. — С. 246–253.

Чернышова Ю.С., Прохорова Н.Ю., Галанин Д.А. Опыт выращивания приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в садках в заливе Анива // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 679–691. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-679-691. EDN: GMLIYM.

Шевченко Г.В., Частиков В.Н., Полупанов П.В. Океанологические исследования при оценке приемной емкости прибрежных акваторий в районах устьев нерестовых рек юго-восточного побережья о. Сахалин // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Тр. СахНИРО. — 2021. — Т. 17. — С. 132–147.

Nikulina T.V., Mogilnikova T.A., Latkovskaya E.M. et al. Phytoplankton of the coastal zone of Aniva Bay: seasonal change of dominants and quantitative characteristics (Sakhalin Island, Russia) // Life-Supporting Asia-Pacific Marine Ecosystems, Biodiversity and Their Functioning. — Beijing, 2017. — P. 119–126.

Torres R., Reid B., Frangópulos M. et al. Freshwater runoff effects on the production of biogenic silicate and chlorophyll-a in western Patagonia archipelago (50–51°S) // Estuarine, Coastal and Shelf Science. — 2020. — Vol. 241:106597. DOI: 10.1016/j.ecss.2020.106597.

References

Abramova, S.V. and Slyusarenko, N.V., Rational use and protection of aquatic biological resources in Aniva Bay, Sakhalin Region, *Sovremennye naukoemkie tekhnologii*, 2004, no. 5, pp. 80–81.

Budaeva, V.D., Makarov, V.G., and Chastikov, V.N., Results of hydrological studies of Aniva Bay in 2001–2003 (waters structure and circulation), *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.*, 2005, vol. 7, pp. 83–110.

Zhitina, L.S., Ilyash, L.V., Belevich, T.A., Klyuvitkin, A.A., Kravchishina, M.D., Tolstikov, A.V., and Tchultsova, A.L., Phytoplankton structure in the white sea after summer bloom: spatial variability in relation to hydrophysical conditions, *Sib. Ekol. Zh.*, 2016, vol. 9, no. 6, pp. 747–755. doi 10.1134/S1995425516060147

Kalганова, T.N. and Khrushkova, N.G., The role of seasonal plankton dynamics in the nutrition of scallops in Busse Lagoon (Southern Sakhalin), in *4-ya Vsesoyuz. konf. po promyslovym bespozvonochnym: tez. dokl., ch. 2* (4th All-Union. conf. on commercial invertebrates: thesis. doc., Pt 2), Moscow, 1986, pp. 235–236.

Kantakov, G.A., Stonik, I.V., Selina, M.S., and Orlova, T.Yu., Advection, vertical stability of waters and features of phytoplankton existential distribution in Aniva Bay of the Okhotsk Sea during 2001–2003, *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.*, 2007, vol. 9, pp. 295–324.

Kiselev, I.A., Qualitative and quantitative composition of phytoplankton and its distribution in the waters off southern Sakhalin and the southern Kuril Islands, *Issled. dal'nevost. morey SSSR*, 1959, no. 6, pp. 58–77.

Kiselev, I.A., *Plankton morey i kontinental'nykh vodoyemov. T. 1: Vvodnyye i obshchiye voprosy planktologii* (Plankton of seas and continental bodies of water. Vol. 1: Introductory and general questions of planktology), Leningrad: Nauka, 1969.

Kiselev, I.A., Phytoplankton of the Far Eastern seas as an indicator of some features of their hydrological regime, *Tr. Gos. Okeanogr. Inst.*, 1947, vol. 1(13), pp. 189–212.

Konovalova, G.V., Orlova, T.Yu., and Pautova, L.A., *Atlas fitoplanktona Yaponskogo morya* (Atlas of phytoplankton of the Sea of Japan), Leningrad: Nauka, 1989.

Makarevich, P.R. and Druzhkova, E.I., *Sezonnye i ciklicheskie processy v pribrezhnykh planktonnykh al'gocenozah severnykh morey* (Seasonal and cyclical processes in coastal planktonic algal communities of the northern seas), Rostov-on-Don: Yuzhn. Nauchn. Tsentr, Ross. Akad. Nauk, 2010.

Mogilnikova, T.A., Nikulina, T.V., Koreneva, T.G., Latkovskaya, E.M., and Vedernikova, A.A., Phytoplankton and chemical indices of coastal waters of south-western and southern Sakhalin island (Tatar strait Aniva bay), in *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2017, no. 7, pp. 151–167.

Orlova, T.Yu., Selina, M.S., and Stonik, I.V., Species structure of plankton microalgae on the coast of the Sea of Okhotsk on Sakhalin Island, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2004, vol. 30, no. 2, pp. 77–86. doi 10.1023/B:RUMB.0000025983.20298.9a

Prokhorova, N.Yu. and Galanin, D.A., Yesso scallop as an object of artificial breeding in the Sakhalin-Kuril Region, in *Sb. mater. Vseross. nauchno-prakt. shkoly-konferentsii "Luchshie praktiki rybokhozyaistvennogo obrazovaniya"* (Proc. All-Russ. Sci.-Pract. School-Conf. "Best Practices in Fisheries Education"), St. Petersburg: INFOSTI, 2016, pp. 125–131.

Radchenko, I.G., Kapkov, V.I., and Fedorov, V.D., *Prakticheskoe rukovodstvo po sboru i analizu prob morskogo fitoplanktona* (A practical guide to the collection and analysis of marine phytoplankton samples), Moscow: Mordvincev, 2010.

Selina, M.S., Stonik, I.V., Kantakov, G.A., and Orlova, T.Yu., Seasonal and interannual variability of phytoplankton species composition in Aniva Bay (Sea of Okhotsk), *Biologiya, sostoyaniye zapasov i usloviya obitaniya gidrobiontov v Sakhalino-Kuril'skom regione i sopredel'nykh akvatori-yakh* (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.*, 2005, vol. 7, pp. 179–196.

Stonik, I.V. and Orlova, T.Yu., The species composition and quantitative distribution of the diatom genus *Pseudo-nitzschia* H. peragallo, 1990 in Russian waters of the Sea of Japan and the Sea of Okhotsk, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2013, vol. 39, no. 4, pp. 238–245. doi 10.1134/S106307401304010X

Chernyshova, Yu.S., Prokhorova, N.Yu., and Galanin, D.A., Experiment on growing of japanese scallop *Mizuhopecten yessoensis* in cages in the Aniva Bay, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 679–691. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-679-691. EDN: GMLIYM.

Shevchenko, G.V., Chastikov, V.N., and Polupanov, P.V., Oceanological studies in assessing the receiving capacity of coastal waters in the areas of the mouths of spawning rivers on the south-eastern coast of Sakhalin Island, *Biologiya, sostoyaniye zapasov i usloviya obitaniya gidrobiontov v Sakhalino-Kuril'skom regione i sopredel'nykh akvatori-yakh* (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.*, 2021, vol. 17, pp. 132–147.

Nikulina, T.V., Mogilnikova, T.A., Latkovskaya, E.M., Koreneva, T.G., and Vedernikova, A.A., Phytoplankton of the coastal zone of Aniva Bay: seasonal change of dominants and quantitative characteristics (Sakhalin Island, Russia), *Life-Supporting Asia-Pacific Marine Ecosystems, Biodiversity and Their Functioning*, Beijing, 2017, pp. 119–126.

Torres, R., Reid B., Frangópulos, M., Alarcón, E., Márquez, M., Häussermann, V., Förster, G., Pizarro, G., Iriarte, J., and González, H.E., Freshwater runoff effects on the production of biogenic silicate and chlorophyll-a in western Patagonia archipelago (50–51°S), *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2020, vol. 241, art. ID 106597. doi 10.1016/j.ecss.2020.106597

Guiry, M.D. and Guiry, G.M., *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>. Cited May, 14, 2024.

Поступила в редакцию 13.05.2024 г.

После доработки 24.05.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

*The article was submitted 13.05.2024; approved after reviewing 24.05.2024;
accepted for publication 5.06.2024*

АКВАКУЛЬТУРА
AQUACULTURE

Научная статья

УДК 639.55

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-444-464

EDN: JUTHTK

УСТАНОВКА И СПОСОБ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ТРЕПАНГА *APOSTICHOPUS JAPONICUS*
(SELENKA, 1867)

С.М. Долганов, В.Г. Рогачев, В.А. Медведев*

Сиборн ДВ, 690014, г. Владивосток, ул. Некрасовская, д. 48а, оф. 4

Аннотация. Впервые разработаны и успешно прошли испытания на практике инновационные индустриальные установка и способ, позволяющие выращивать дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* от малька до товарных размеров на рыбоводных участках с незащищенными акваториями и неблагоприятными для обитания трепангов донными ландшафтами. Испытания проводились с осени 2018 г. до конца ноября 2023 г. Установка состояла из 5 донных вольеров 20 x 20 x 1 м (каждый занимал на дне рыбоводного участка площадь 400 м², суммарно 2000 м²). За первые два года в вольерах сохранилось (выжило) 20,5 % от начального количества расселенной заводской молоди. В дальнейшем плотность трепангов в вольерах установки изменялась незначительно и до окончания эксперимента составляла в среднем 2,7 экз./м². За последние три года выращивания трепанги прибавляли в среднем по 2,6 г в месяц, прирост массы тела зимой был в 3–4 раза меньше, чем летом. К концу эксперимента биомасса трепангов в вольерах установки составила 364,4 г/м² при средней массе тела особи 143,9 г. Естественное ежегодное пополнение трепангов в вольерах за счет личинок из природного личиночного пула составило 6,9 %. Доля трепангов промыслового размера достигла 58,5 % по численности и 74,7 % по биомассе. Средняя масса тела трепангов промыслового размера (≥ 130 г) составила 183,6 г, их плотность в вольерах — 1,5 экз./м², биомасса — 272,2 г/м². В конце ноября 2023 г. из вольеров установки добыто 435 кг товарного трепанга.

Ключевые слова: марикультура, трепанг, *Apostichopus japonicus*, установка для культивирования трепангов, способ донного выращивания, донные вольеры в марикультуре

Для цитирования: Долганов С.М., Рогачев В.Г., Медведев В.А. Установка и способ культивирования дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867) // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 444–464. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-444-464. EDN: JUTHTK.

* Долганов Сергей Михайлович, кандидат биологических наук, заместитель генерального директора по науке, smdolganov@gmail.com, ORCID 0009-0000-7803-8154; Рогачев Вадим Геннадьевич, исполнительный директор, vadim2901@mail.ru, ORCID 0009-0007-4367-4282; Медведев Владимир Александрович, генеральный директор, medv@umans.ru, ORCID 0009-0007-9580-371X.

Original article

A plant and method of cultivation for sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867)

Sergey M. Dolganov*, Vadim G. Rogachev, Vladimir A. Medvedev*****

*—*** Seaborn DV, 48a, of. 4, Nekrasovskaya Str., Vladivostok, 690014, Russia

* Ph.D., deputy general director, smdolganov@gmail.com, ORCID 0009-0000-7803-8154

** executive director, vadim2901@mail.ru, ORCID 0009-0007-4367-4282

*** general director, medv@umans.ru, ORCID 0009-0007-9580-371X

Abstract. A plant and method of the sea cucumber cultivation have been developed and successfully tested. The technology allows to grow sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867) from juveniles of the current year to adults of commercial size on grounds in unprotected water areas and bottom landscapes unfavorable for habitat of this species. The plant consisted of 5 open-type cages with the size 20x20x1 m mounted on the sea bottom and occupied the area of 400 m² each (2000 m² in total). The tests were carried out from the fall of 2018 to late November 2023. After the first two years, only 20.5 % of initial number of resettled factory juveniles had survived, then the number of sea cucumbers stabilized and their distribution density was on average 2.7 ind./m² (364.4 g/m²) by the end of the experiment. The stock in the cages was replenished annually by larvae from the natural larval pool that was estimated in 6.9 % per year. Monthly weight gains were on average 2.6 g in the last three years of cultivation, though sea cucumbers grew in 3–4 times slower in winter than in summer. The body weight of sea cucumbers by the end of the experiment was 143.9 g/ind., on average. After 5-year exposition, the portion of commercial-sized sea cucumbers (weight ≥ 130 grams) in the cages reached 58.5 % by number and 74.7 % by biomass; their average body weight was 183.6 g. The density of such sea cucumbers distribution in the bottom open-type cages of the plant was 1.5 ind./m² (272.2 g/m²), on average. Total yield of commercial-sized sea cucumbers harvested from the plant in late November 2023 was 435 kg.

Keywords: aquaculture, sea cucumber, *Apostichopus japonicus*, sea cucumber cultivation, bottom cultivation, bottom open-type cage

For citation: Dolganov S.M., Rogachev V.G., Medvedev V.A. A plant and method of cultivation for sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 444–464. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-444-464. EDN: JUTHTK.

Введение

В Приморье дальневосточный трепанг *Apostichopus japonicus* — самый привлекательный и валютноёмкий объект культивирования, который нуждается в искусственном воспроизводстве.

Несмотря на полный запрет лова трепанга, введенный в Приморье в 1978 г., его природные популяции в регионе находятся в депрессивном состоянии из-за браконьерства. Репродуктивная часть природных популяций трепанга беспрецедентно подорвана, естественное воспроизводство не обеспечивает восстановление их численности. Охранные меры малоэффективны. Даже Дальневосточный морской заповедник не может обеспечить заповедный режим акватории, заметно уступая браконьерам в техническом оснащении. Максимальные для заповедника локальные значения плотности поселений трепанга — 0,737 экз./м². Средняя многолетняя плотность его поселений — 0,023 экз./м² — сопоставима с характеристиками численности трепанга за пределами акватории заповедника и в 5–7 раз ниже плотности, при которой в Приморском крае в начале 1990-х гг. начался его незаконный промысел [Лысенко и др., 2018]. Самостоятельный выход приморской популяции дальневосточного трепанга из депрессивного состояния при сложившихся обстоятельствах — перспектива абсолютно нереальная [Лебедев, 2006]. Поэтому вопросы восстановления, сохранения и поддержания численности природных популяций дальневосточного трепанга являются в Приморье весьма актуальными.

Вывод приморской популяции трепанга из кризиса и перевод ее в режим эффективной и устойчивой эксплуатации А.М. Лебедев [2006] видит: а) в создании ко времени начала нереста небольших, но достаточно плотных скоплений этих животных, облегчающих эффективное оплодотворение; б) установке в море коллекторов для осаживания личинок; в) постройке на дне искусственных рифов, обеспечивающих надежные укрытия и питание для молоди и взрослых животных. Данное мнение поддерживает и рыбохозяйственная наука, но акцент в восстановлении популяции трепанга делает на заводском разведении [Мокрецова, Викторовская, 2015; Гаврилова, 2020].

За прошедшие со времени публикации академического научного труда А.М. Лебедева [2006] годы ученым ТИНРО удалось внедрить в производство разработанную на базе НПЦМ «Заповедное» технологию искусственного нереста и получения жизнестойкой молоди трепанга в заводских условиях [Инструкция..., 2012]. Но, несмотря на отчеты рыбоводных хозяйств и краевых властей о выпуске в естественную среду обитания десятков миллионов мальков трепанга заводского происхождения, никакого прорывного увеличения численности трепангов в истощенных браконьерским промыслом природных популяциях или увеличения производства товарного трепанга в марикультуре не наблюдается.

Общий допустимый улов (ОДУ) для трепанга в подзоне Приморье вот уже много лет определен на уровне 1,0 т и предназначен исключительно для научных и контрольных целей. Следовательно, на рынок из Приморья на законных основаниях может поступать только трепанг, произведенный в марикультуре. По состоянию на 1 января 2023 г. в Приморском крае сформировано и предоставлено в пользование 114 предприятиям 329 рыбоводных участков общей площадью 80,2 тыс. га. Из них 310 рыбоводных участков общей площадью 79 тыс. га — для осуществления морской аквакультуры. На этом резервы свободных и пригодных для деятельности в сфере аквакультуры акваторий в Приморском крае практически исчерпаны. Развитие аквакультуры в Приморском крае может быть связано только с более эффективным использованием уже предоставленных акваторий*. В связи с этим актуальность разработки и применения инновационных методов, позволяющих увеличить производство товарного трепанга в марикультуре для удовлетворения все возрастающих потребностей рынка, не вызывает ни малейшего сомнения.

Благодаря разработкам ТИНРО [Инструкция..., 2012] приобрести мальков трепанга заводского происхождения стало в Приморье вполне реально, а вот в процесс дорастивания молоди трепанга до товарных размеров ни рыбохозяйственная, ни академическая науки ничего нового за последние три десятка лет не внесли. Единственная предложенная авторами из Дальрыбвтуза полезная модель «Садок для выращивания трепанга» [Пат. № 122844] была использована только в рамках незаконченного эксперимента для выращивания трепангов подвесным способом [Гаркавец, 2016, 2019], а в рыбоводных хозяйствах применения не нашла. Поэтому даже в крупных полносистемных хозяйствах марикультуры, где мальков трепанга собирают с коллекторов и (или) получают путем заводского разведения, подращивают в садках или бассейнах, молодь трепанга все равно расселяют на дно рыбоводных участков в природные водоемы для пастбищного дорастивания до товарных размеров. Дальневосточный трепанг в Приморье традиционно остается объектом пастбищной марикультуры.

Кроме того, что производство товарного трепанга методами пастбищной марикультуры имеет ряд правовых сложностей**, проблемой пастбищного выращивания

* Доклад о состоянии и развитии конкуренции на товарных рынках Приморского края по итогам 2022 года. Владивосток: Правительство Приморского края, 2023. С. 73–74. URL: <https://plan.fas.gov.ru/media/ckeditor/uploads/2023/06/07/2022.pdf>.

** Порядок предоставления отчетности об объеме выпуска в водные объекты и объеме изъятия из водных объектов объектов аквакультуры / утвержден приказом Министерства сельского хозяйства РФ от 06.10.2021 № 691. URL: <http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202111290080>.

трепанга является отсутствие на большей площади дна рыбоводных участков (РВУ) благоприятных для обитания трепанга донных ландшафтов, так называемых «трепангоносных фаций» [Лебедев, 2006], что значительно снижает их приемную емкость. На практике большая часть донной поверхности РВУ занята подводными ландшафтами, неблагоприятными для обитания трепанга, — пески, илы. На таких неплодородных участках либо пастбищное выращивание трепанга невозможно вообще, либо сбор урожая с них крайне низкий. Создание искусственных рифов из камней или бетонных конструкций по китайским технологиям [Технология разведения..., 2001*; The Sea Cucumber..., 2015] для владельцев РВУ нерентабельно из-за чрезмерно высокой стоимости как самих подводных сооружений, так и спецтехники, которую необходимо применять для их монтажа на РВУ. «Экологичность» искусственных рифов из камней и бетонных конструкций, а особенно созданных донным взрывом, тоже очень сомнительна, поскольку они кардинально и необратимо меняют подводные ландшафты на РВУ и вряд ли их создание получит положительное заключение экологической экспертизы. Весьма привлекательным выглядит создание искусственных рифов из сетных мешков, заполненных раковинами устриц [The Sea Cucumber..., 2015], но в настоящее время достаточное количество раковин устриц для их создания в рыбоводных хозяйствах Приморья отсутствует.

Применение в производственном процессе рыбоводных хозяйств инновационных индустриальных методов и установок выращивания дальневосточного трепанга от малька до товарных размеров в совокупности с получением молоди трепанга в заводских условиях замкнуло бы цикл культивирования трепанга и сделало технологию производства его товарной продукции полностью индустриальной. Это позволило бы перевести дальневосточного трепанга из объектов пастбищной в объекты индустриальной аквакультуры, что в свою очередь устранил ряд проблем правового характера, связанных с административными и организационными трудностями при расселении его молоди и получении квот на добычу товарной продукции**, а главное даст возможность вовлечь в производственный процесс неблагоприятные для культивирования трепанга донные площади рыбоводных участков, которые составляют более 70 % площадей дна РВУ, и получать с них урожаи трепанга больше, чем с участков с благоприятными для обитания трепанга донными ландшафтами при пастбищной марикультуре.

Такие инновационные индустриальные установка [Пат. № 2730611] и способ [Пат. № 2689676], создающие небольшие, но достаточно плотные скопления трепангов, обеспечивающие успешный нерест, эффективное оплодотворение, сбор личинок, надежные укрытия и питание для молоди и взрослых особей, созданы и успешно прошли испытания. Разработчиком и патентообладателем данных изобретений является резидент Инновационного центра «Сколково» ООО «Сиборн ДВ».

Цель данной работы — показать результаты одной из попыток на экспериментальной основе найти пути решения существующих проблем производства товарного трепанга в марикультуре и восстановления численности трепангов в природных популяциях.

Материалы и методы

Осенью 2018 г. ООО «Сиборн ДВ» изготовило и разместило в бухте Баклан Хансанского района Приморского края (зал. Петра Великого, Японское море) на неблагоприятном для обитания трепангов обширном участке песчаного дна (по классификации И.С. Арзамасцева и Б.В. Преображенского [1990] — ареноид) на глубине 14 м установку для культивирования трепангов [Пат. № 2730611] (далее по тексту — установка), состоящую из пяти ($N = 5$) донных вольеров (рис. 1).

* Технология разведения трепанга и морского ежа : пер. с кит. яз. Циндао: Изд-во Морского университета, 2001. 157 с.

** Порядок предоставления отчетности..., 2021.

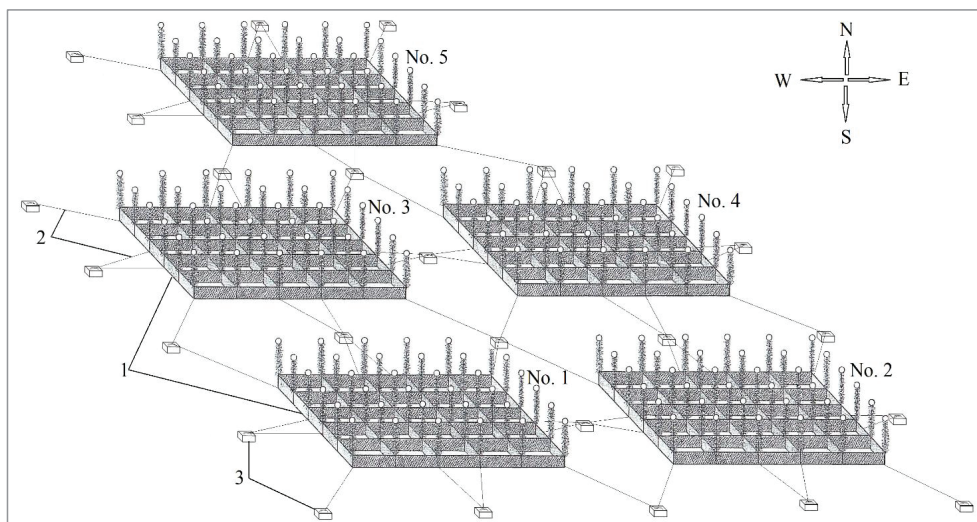


Рис. 1. Установка для культивирования трепангов: 1 — донные вольеры; 2 — наружные растяжки; 3 — донные якоря; No. 1–5 — номера вольеров

Fig. 1. Sea cucumbers cultivation plant: 1 — bottom open-type cages; 2 — outdoor extensions; 3 — bottom anchors; No. 1–5 — cage numbers

Каждый вольер (рис. 2) имеет размеры 20 x 20 x 1 м. Проекционная площадь вольера (площадь, которую вольер занимает на дне РВУ) составляет 400 м². Суммарная проекционная площадь всех вольеров установки — 2000 м². Основание (дно) вольера и его вертикальные стенки изготовлены из сетного полотна. Внутренние вертикальные стенки делят вольер на ячейки размером 4 x 4 x 1 м, всего 25 ячеек.

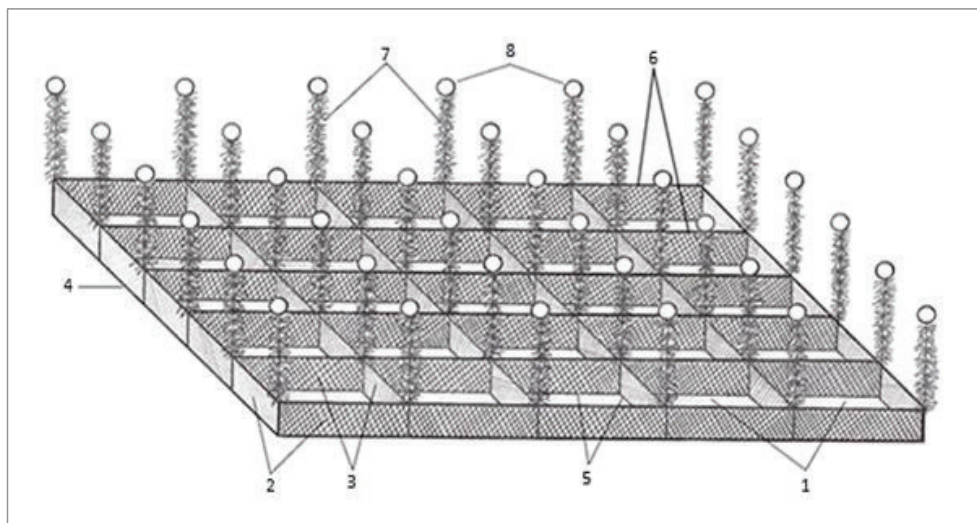


Рис. 2. Донный вольер: 1 — ячейки вольера; 2 — вертикальные стенки периметра вольера (h = 1,0 м); 3 — внутренние вертикальные стенки (h = 1,0 м); 4 — канат периметра дна вольера; 5 — канаты внутренних растяжек дна вольера; 6 — канат верхнего края вертикальных стенок; 7 — коллекторы для сбора личинок трепанга; 8 — наплава

Fig. 2. A bottom open-type cage: 1 — cells; 2 — vertical walls along perimeter (h = 1.0 m); 3 — internal vertical walls (h = 1.0 m); 4 — rope of the perimeter; 5 — ropes of internal extensions; 6 — rope of upper edge of the walls; 7 — collectors for the larvae collecting; 8 — surfacing

Предварительным водолазным обследованием площадки для размещения установки было определено, что природные поселения и единичные особи трепанга на

данном участке отсутствуют. В течение 1 мес. установка экспонировалась на дне РВУ. В конце осени установка была заселена заводскими сеголетками трепанга, выращенными в условиях трепангового цеха рыбоводного хозяйства. Всего в установку было расселено примерно 25 000 особей молоди трепанга общей массой 8,0 кг при средней массе тела одной особи 0,32 г — по 5 000 особей (1,6 кг) в каждый вольтер установки. Молодь трепанга в количестве 1000 шт. (навеска 320 г) помещалась в сетный мешок из синтетического материала (овощная сетка китайского производства), наполненный живой, промытой чистой морской водой анфельцией *Ahnfeltia tobuchiensis* из береговых выбросов. Водолазы доставляли мешки с анфельцией и молодь трепанга в центральные ячейки донного вольтера, где мешок пластиковым хомутом крепился к дну вольтера у вертикальной стенки и оставлялся в открытом состоянии, что обеспечивало свободный выход молоди трепанга из него. В каждый из вольтеров было размещено по 5 таких мешков.

В последующие пять лет выращивание расселенной в вольтеры заводской молоди трепанга осуществляли инновационным индустриальным способом [Пат. № 2689676].

Регулярные подводные наблюдения за численностью и ростом трепангов в установке и контроль за обитателями дна вокруг установки на удалении до 100 м велись с применением подводной фото- и видеосъемки.

Обслуживание установки заключалось в регулярном контроле за количеством и размерами наплавов, удерживающих стенки вольтеров в вертикальном положении, состоянием донных якорей и наружных растяжек, удалении из вольтеров крупных морских звезд и своевременном обновлении коллекторов для сбора личинок трепанга из планктона.

Коллекторы для сбора личинок трепанга из планктона [Пат. № 2730611] были модифицированы: для крепления нижнего конца каната коллектора к канату верхнего края вертикальных стенок вольтера была применена рыболовная леска диаметром 0,8 мм, длиной 1,0 м, что препятствовало заползанию морских звезд на коллектор. Впервые коллекторы на донные вольтеры были установлены в первой декаде июля 2022 г. и не на все ячейки вольтеров, как показано на рис. 2, а только по углам центральных ячеек — по 4 коллектора на вольтер, всего 20 коллекторов. В начале июля 2023 г. коллекторы были заменены на такие же, только новые.

По мере обрастания сетного полотна вертикальных стенок вольтеров к канатам их верхнего края крепились дополнительные наплава или наплава большего размера в количестве, достаточном для удержания стенок от провисания. Кроме этого, подтягивались ослабшие канаты наружных растяжек и регулярно удалялись из установки крупные морские звезды — амурские астерии *Asterias amurensis* и колкие дистоластерии *Distolasterias nipon*.

Подводные наблюдения, обслуживание установки и контроль за обитателями вольтеров и дна вокруг установки выполнялись силами одного водолаза-исследователя.

Контрольные отловы для определения количественных характеристик трепангов в вольтерах установки проводились два раза в год — весной и осенью — путем тотального отлова из одного из вольтеров установки всех обитающих в нем трепангов профессиональными водолазами-трепанголовами в легководолазном снаряжении. С целью не подвергать многократно стрессу одних и тех же трепангов контрольный отлов в разные годы старались проводить из разных вольтеров установки. После подсчета и взвешивания все трепанги возвращались в вольтер, из которого они были отловлены. Для определения массы тела трепангов использовались электронные весы SF-400 (точность 1 г, максимальная масса 5 000 г).

Все расчеты, таблицы и рисунки выполнены с использованием возможностей Word и Excel 2013. С момента заселения донных вольтеров установки молодь трепанга 27.11.2018 г. и до проведения контрольного отлова 14.11.2023 г. корм в установку не вносился, трепанги не вселялись и безвозвратно не изымались.

Результаты и их обсуждение

Весной 2019, 2020 и 2023 гг. контрольный отлов выполнить не удалось по причине большого количества водорослей (в основном анфельции *A. tobuchiensis*), полностью заполнивших ячейки вольеров и пространство между вольерами, что препятствовало работе водолазов. Только весной 2021 и 2022 гг. вольеры и пространство между ними были чисты от водорослей, что позволило выполнить полноценные весенние контрольные отловы.

Осенью в течение всех пяти лет наблюдений водоросли в установке отсутствовали и условия для проведения контрольных отловов были благоприятными. Тем не менее попытки провести контрольный отлов осенью 2019 г. не увенчались успехом: водолазам удалось обнаружить в вольерах установки лишь единичных мелких особей трепанга. Но уже в конце лета 2020 г. подводные наблюдения выявили в вольерах значительное количество мелких и средних особей трепанга.

В начале сентября 2020 г. на Приморье обрушились тайфуны «Майсак» и «Хайшень», оставившие свои следы на песке вокруг установки в виде глубоких (высоких) волновых рифелей, но не разрушившие установку и не навредившие ее обитателям. В то же время поле анфельции и большинство обитателей дна бухты, в которой была размещена установка, оказались в береговых выбросах.

Первый контрольный отлов был выполнен 15.11.2020 г. Из вольера № 4 были отловлены 1024 особи трепанга общей массой 51,249 кг. Средняя масса тела трепанга составила 50 г, минимальная — 8 г, максимальная — 126 г, модальная группа — 41–50 г (рис. 3), плотность поселения — 2,6 экз./м², биомасса — 128,1 г/м². Распределение по массе тела трепангов, отловленных 15.11.2020 г. из вольера № 4, представлено на рис. 3.

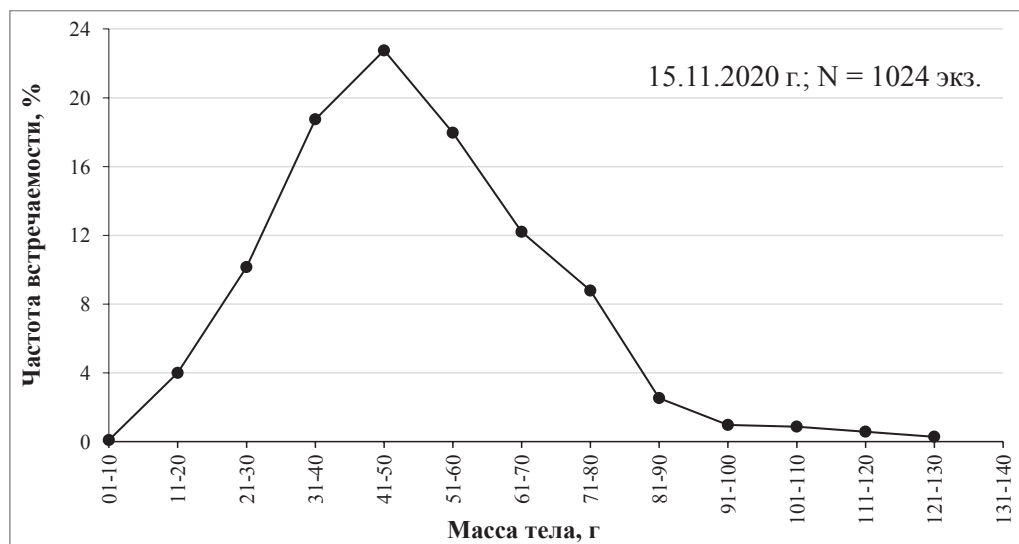


Рис. 3. Частота встречаемости трепангов из вольера № 4 с разной массой тела 15.11.2020 г.

Fig. 3. Frequency distribution of body weight for sea cucumbers in the bottom open-type cage № 4 on November 15, 2020

В результате контрольного отлова были получены первичные значения основных количественных показателей, характеризующих поселение трепангов в вольерах установки. Все основные характеристики поселения трепангов в вольерах установки, полученные по результатам контрольных отловов, выполненных за время наблюдений, представлены в табл. 1.

Изменение численности и плотности поселения трепангов в установке. Через два года после расселения — к ноябрю 2020 г. — в вольерах установки осталось только 20,5 % от первоначального количества заводских сеголеток. На этом уровне

Таблица 1

Основные количественные характеристики поселения трепангов в вольерах установки за период наблюдений с 27.11.2018 по 14.11.2023 г.

Table 1

Dynamics of the main quantitative parameters for sea cucumbers in the bottom open-type cages of the plant from November 27, 2018 to November 14, 2023

Дата наблюдений	Кол-во трепангов в одном вольере, экз.	Масса трепангов в одном вольере, кг	Средняя масса особи, г	Прирост средней массы особи, г	Плотность трепангов, экз./м ²	Биомасса трепангов, г/м ²	Прирост биомассы трепангов, г/м ²
27.11.2018	≈ 5000	≈ 1,600	0,3	—	≈ 12,5	4,0	—
15.11.2020	1024	51,249	50,0	49,7	2,6	128,1	124,1
18.05.2021	958	54,220	56,6	6,6	2,4	135,6	7,5
05.11.2021	1061	82,188	77,5	20,9	2,7	205,5	69,9
11.05.2022	1110	91,223	82,2	4,7	2,8	228,1	22,6
16.11.2022	1259	131,287	104,3	22,1	3,1	328,2	100,1
14.11.2023	1013	145,760	143,9	39,6	2,5	364,4	36,2

численность трепангов в вольерах стабилизировалась и в дальнейшем, с ноября 2020 по ноябрь 2023 г., составляла по 1000–1200 экз. Плотность трепангов в донных вольерах к ноябрю 2020 г. уменьшилась до 2,6 экз./м², в дальнейшем изменялась незначительно и в среднем составляла 2,7 экз./м² (табл. 1).

Результаты первого контрольного отлова показали, что в вольерах установки к ноябрю 2020 г. произошло снижение численности трепангов в пять раз. В данном случае говорить о выживаемости или смертности трепангов вряд ли возможно. Полагаем, что это «потеря» или «утрата» посадочного материала. Не исключено, что часть сеголеток могла погибнуть, не сумев или не успев адаптироваться к условиям проживания в донных вольерах. Но трепанги могли в силу различных причин и просто покинуть установку, которая является открытой системой. Трепанги в ней находятся в состоянии относительной свободы, при этом скорость их передвижения может составлять 5–6 м/час, а длина суточного пути превышать 140 м [Левин, 2000]. Мы также вполне допускаем, что трепанги, опорожня кишку от балластных частиц, способны изменять плавучесть до практически нейтральной, отрывать от субстрата и уноситься придонными течениями. Такую картину с кукумарией наблюдали на видеозаписях, сделанных телеуправляемым подводным аппаратом, В.В. Жариков и В.Н. Лысенко [2016]. Более того, в учебном пособии к курсу по разведению и выращиванию морских гребешков и трепангов Научно-исследовательского института рыболовства Желтого моря в Циндао (КНР) о дальневосточном трепанге говорится, что, если пищи мало и условия окружающей среды плохие, он может перемещаться на довольно большое расстояние и даже расслаблять свое тело и плыть по волнам. При искусственном выращивании также могут плавать как молодые, так и взрослые особи. В основном это происходит ночью или на рассвете (<https://enasa.org/?id=472>).

Значительную смертность заводских мальков трепанга в первые годы жизни наблюдала Г.С. Гаврилова с соавторами [Гаврилова, Кучерявенко, 2010; Гаврилова и др., 2010], изучавшая эффективность подрашивания заводских сеголеток трепанга перед их расселением на донные плантации для пастбищного выращивания в бухтах Северная и Суходол зал. Петра Великого. Для повышения выживаемости в первый год жизни заводских мальков трепанга (сеголеток) содержали в замкнутых установках — донных и подвесных садках с октября по июнь-июль следующего года. Выживаемость молоди трепанга за второй год жизни определяли в открытых системах — на искусственном рифе из бетонных плит. Несмотря на все различия в условиях эксперимента, коэффициенты выживания заводских сеголеток за первые годы жизни, полученные нами и Г.С. Гавриловой с соавторами, вполне соизмеримы. Причем упомянутые авторы также полагают, что

для открытых систем коэффициенты выживания мальков трепанга скорее характеризуют «сохранность» животных, чем их «выживаемость». Под термином «сохранность» подразумевается численность животных за вычетом убыли не только в результате смертности, но и за счет перемещения животных за пределы системы [Гаврилова и др., 2010].

Уменьшение численности мальков трепанга после расселения и стабилизацию их плотности на определенном уровне при дальнейшем выращивании наблюдали исследователи из Республики Корея [Lee et al., 2018].

Чтобы избежать потерь посадочного материала при культивировании трепанга, необходимо правильно рассчитать плотность их посадки при первичном расселении на РВУ. Оптимальную плотность посадки мальков можно определить экспериментальным путем индивидуально для каждого участка, на котором предполагается выращивать трепанга. Есть и общие рекомендации. Так, опираясь на правило, что при прочих равных условиях «выживаемость» мальков трепанга тем больше, чем крупнее малек и меньше плотность посадки, китайским мариводам рекомендовано на донных плантациях расселять заводских мальков трепанга размером 2–4 см с плотностью 7,5–15,0 экз./м²; мальков размером 5–6 см с плотностью 4,6–12,0 экз./м²; мальков, собранных в природе, с плотностью 3,0–4,5 экз./м² [The Sea Cucumber..., 2015]. Полагаем, что такие плотности посадки заводской и природной молоди трепангов указанных размеров применимы и для нашей установки.

Рост трепангов в вольерах установки. За первые 24 мес. выращивания (27.11.2018–15.11.2020) средняя масса тела трепангов в вольерах установки увеличилась на 49,7 г — с 0,32 до 50,0 г, т.е. в среднем трепанги прибавляли по 2,1 г в месяц. За следующие 36 мес. выращивания (15.11.2020–14.11.2023) средняя масса тела трепангов в вольерах увеличилась на 93,9 г — с 50,0 до 143,9 г, т.е. в среднем каждый месяц трепанги прибавляли по 2,6 г (табл. 1).

Рост трепангов в вольерах установки в холодное время года (ноябрь–апрель) был в 3–4 раза медленнее, чем в теплое (май–октябрь). За зимние месяцы третьего и четвертого года выращивания (15.11.2020–18.05.2021; 05.11.2021–11.05.2022) прирост средней массы тела у трепангов в вольерах составил 1,1 и 0,8 г/мес., а за летние месяцы (18.05.2021–05.11.2021; 11.05.2022–16.11.2022) — 3,5 и 3,7 г/мес. Увеличение средней массы тела трепангов в установке с ноября 2020 по ноябрь 2023 г. происходило исключительно за счет их роста, поскольку численность и плотность трепангов в вольерах установки за этот период оставались относительно постоянными (табл. 1).

Несколько иную динамику средней массы тела трепангов на донной плантации в бухте Суходол при их пастбищном культивировании приводит Г.С. Гаврилова [2013]. Здесь за 32 мес. наблюдений (30.10.2006–26.06.2009) средняя масса тела трепангов увеличилась на 36,8 г — с 59,5 до 96,3 г. В среднем за этот период трепанги прибавляли по 1,2 г/мес. В зимние месяцы (30.10.2006–28.04.2007) прирост массы тела у трепангов был минимальным — 0,1 г/мес. Столь низкие приросты средней массы тела трепангов на донной плантации в бухте Суходол можно объяснить увеличением численности (плотности) трепангов на плантации за этот период в 2,5 раза за счет ювенильных особей.

Рост биомассы трепангов в вольерах установки. За первые 24 мес. выращивания (27.11.2018–15.11.2020) биомасса трепангов в вольерах установки увеличилась на 124,1 г/м² и достигла 128,1 г/м², т.е. в среднем каждый месяц биомасса трепангов увеличивалась на 5,2 г/м². За следующие 36 мес. (15.11.2020–14.11.2023) биомасса трепангов в вольерах увеличилась на 236,3 г/м² — до 364,4 г/м², почти в три раза. В среднем за последние три года выращивания каждый месяц биомасса трепангов увеличивалась на 6,6 г/м², но рост биомассы трепангов в холодное время года (ноябрь–апрель) был в 4–9 раз меньше, чем в теплое (май–октябрь) (табл. 1).

За зимние месяцы третьего и четвертого года выращивания (15.11.2020–18.05.2021; 05.11.2021–11.05.2022) прирост биомассы трепангов в вольерах составил 1,2 и 3,8 г/м²

в месяц. За летние месяцы (18.05.2021–05.11.2021; 11.05.2022–16.11.2022) — 11,7 и 16,9 г/м² в месяц (табл. 1).

Для сравнения интересны изменения показателей биомассы трепангов, которых выращивали в бухте Суходол [Гаврилова, 2013]. На донной плантации площадью 16 га средняя биомасса трепангов за 32 мес. выращивания (30.10.2006–26.06.2009) увеличилась почти в 4 раза — с 65,6 до 255,0 г/м². В бухте Суходол и в нашем исследовании период роста (32 и 36 мес.) и начальные средние значения массы особей трепангов (59,5 и 50,0 г) сопоставимы. Также близки и финальные значения плотности трепангов на сравниваемых экспериментальных площадках — 2,74 и 2,53 экз./м². Тем не менее в конце эксперимента средняя биомасса трепангов в бухте Суходол оказалась существенно ниже, чем в вольерах установки, — 255,0 против 364,4 г/м². Причину различий мы видим в том, что в нашем исследовании увеличение биомассы трепангов происходило исключительно за счет их роста, так как количество и плотность трепангов в вольерах оставались относительно постоянными, а в бухте Суходол увеличение биомассы трепангов произошло в большей мере за счет увеличения количества трепангов на плантации [Гаврилова, 2013].

Динамика размерного состава трепангов в вольерах установки. По мере роста трепангов в вольерах установки в период с ноября 2020 по ноябрь 2023 г. произошли существенные изменения в их размерном составе: значительно расширился диапазон размерных классов в сторону увеличения максимальных значений массы тела (рис. 4). В ноябре 2023 г. все размерные классы трепангов от 1–10 до > 390 г были наполнены. Размерный класс 1–10 г представлен 16 экз. (1,6 %). Наименьшая масса тела трепангов в этом классе составила 3 г. Размерный класс > 390 г представлен 2 экз. (0,2 %). Наибольшая масса тела трепангов в этом классе — 475 г.

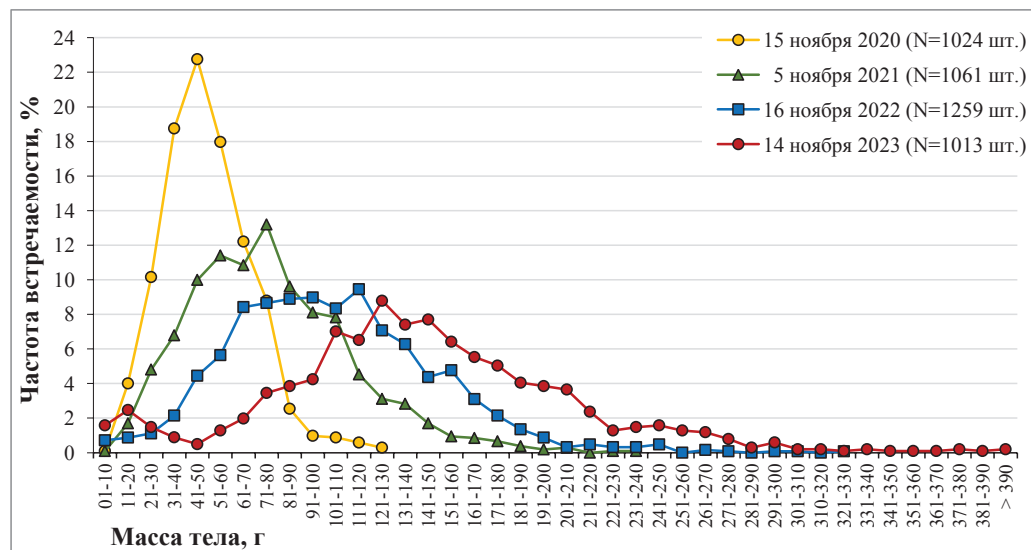


Рис. 4. Динамика размерного состава трепангов в вольерах установки (масс-частотное распределение) в период с 15.11.2020 по 14.11.2023 г.

Fig. 4. Dynamics of size composition (mass frequency distribution) for sea cucumbers in the bottom open-type cages of the plant from November 15, 2020 to November 14, 2023

Пополнение за счет личинок из природного личиночного пула и размерно-возрастная структура поселения трепангов в вольерах установки. Во всех контрольных отловах встречались ювенильные особи трепанга с массой тела от 3 до 50 г. Они гармонично вписывались в кривые распределения трепангов по массе тела, построенные на основании данных контрольных отловов 2020, 2021 и 2022 гг. На кривой распределения трепангов по массе тела, построенной на основании данных контрольного отлова в

ноябре 2023 г., трепанги с массой тела от 3 до 50 г сформировали отдельную, отчетливо выраженную, группу (рис. 4). Это произошло на следующий год, после того как в июле 2022 г. на вольеры были установлены коллекторы для сбора личинок трепанга из природного личиночного пула. Поэтому полагаем, что создали эту обособленную группу личинки трепанга, осевшие на коллекторы в июле-августе 2022 г. и пополнившие поселение трепангов в вольерах. Данное обстоятельство позволяет предположить, что в основном эта группа особей представляет собой молодь 2022 года рождения, т.е. возраст этой группы трепангов составляет 1+ лет.

У дальневосточного трепанга отсутствуют структуры, регистрирующие индивидуальный возраст. Возраст трепангов определяют на основе анализа размерно-возрастной структуры его популяций. Линейные размеры тела трепанги быстро изменяют, и получить их действительные значения затруднительно. Масса тела и масса кожно-мускульного мешка — более надежные признаки, и получить их достоверные значения значительно проще. Именно эти параметры используются при изучении размерно-возрастной структуры скоплений трепанга [Бирюлина, Козлов, 1971; Брегман, 1971, 1973; Раков, 1982; Селин, Черняев, 1994; Левин, 2000; Дубровский, Вышкварцев, 2004; Масленников, Подкорытов, 2009; Гаврилова, Кучерявенко, 2010; Гаврилова и др., 2010]. Тем не менее для российских вод единой шкалы соответствия весовых характеристик тела трепангов определенному возрасту не существует.

Ю.Э. Брегманом [1971] было показано, что моды, выявленные анализом размерно-возрастной структуры популяции трепанга в сентябре-октябре, соответствуют величине исследуемого признака в возрасте 1, 2, 3 лет и т.д., поскольку каждая генерация характеризуется своим модальным значением размерного признака. Если следовать этому, то распределение частот размерных классов по массе тела молоди трепанга, представленное на рис. 5, подтверждает наше предположение, что они принадлежат к одной возрастной группе 1+ лет (годовиков).

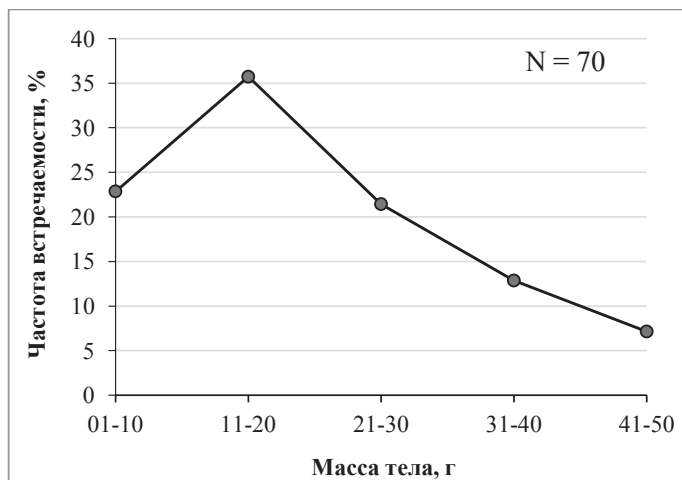


Рис. 5. Распределение трепангов 2022 года рождения по массе тела по результатам контрольного отлова 14.11.2023 г. Возраст молоди 1+ лет

Fig. 5. Frequency distribution of body weight for sea cucumber yearlings (year-class of 2022) in the control catch on November 14, 2023

Численность этой группы 70 экз., модальное значение массы тела — 11–20 г, средняя масса тела особи — 20,7 г. Эти величины, с одной стороны, вписываются в интервал значений средней массы тела годовиков в бухте Миноносок зал. Посыета (27 ± 9 г) [Брегман, 1973], но меньше средних значений массы тела годовиков в бухте Троицы (35 г) [Брегман, 1971] и значительно меньше средней массы годовиков трепанга в выборке из зал. Петра Великого (71,0 г) [Бирюлина, Козлов, 1971]. С другой стороны, средняя масса тела годовиков в нашем исследовании в разы превышает значения средних масс годовиков, представленные в работах других исследователей [Раков, 1982; Селин, Черняев, 1994; Дубровский, Вышкварцев, 2004; Гаврилова, Кучерявенко, 2010; Гаврилова и др., 2010].

Отметим, что по данным корейских исследователей [Lee et al., 2018] средняя масса тела молоди трепанга, возраст которой был точно определен в 1+ лет, выращенной в открытых системах на трех одинаковых по площади, но с различными донными ландшафтами контрольных площадках со средней плотностью 0,8; 2,0; 1,9 экз./м², составила 20,2; 23,3; 22,9 г. В то же время средняя масса тела годовиков той же молоди, выращенной в условиях закрытой системы с плотностью 23,7 экз./м², составила 12,5 г. Как видим, средняя масса тела годовиков трепанга, выращенных корейскими исследователями в открытых системах на разных субстратах, очень близка к значениям средней массы годовиков в нашем исследовании, а выращивание молоди трепанга в закрытых системах без кормления позволяет повысить плотность культивирования, но ведет к уменьшению массы тела.

По условиям нашего эксперимента мы знаем, что абсолютное большинство трепангов, добытых из вольера № 4 контрольным отловом в ноябре 2020 г. (см. рис. 3), были одного возраста, а именно 2+ лет; большинство трепангов, изъятых из вольера № 1 в ноябре 2021 г., — трехлетки (3+); из этого же вольера в ноябре 2022 г. — в основном имели возраст 4+ лет; большая часть трепангов, добытых из вольера № 5 в ноябре 2023 г. (943 экз.), имели возраст 5+ лет и небольшая группа (70 экз.) (см. рис. 5) — 1+ лет. Таким образом, по результатам нашего эксперимента, мы можем наглядно показать значения средней массы тела трепангов и ее годовые приросты в каждой возрастной группе от 0+ до 5+ лет (табл. 2).

Таблица 2
Средняя масса тела и ее ежегодные изменения у трепангов в возрасте 0+...5+ лет
по результатам эксперимента 2018–2023 гг., г

Table 2

Mean body weight and annual gains in the experiment for sea cucumbers
of age from 0+ to 5+ years, g

Показатель	Возраст, лет					
	0+	1+	2+	3+	4+	5+
Средняя масса тела, ±CO*	0,3	20,7 ± 12,4	50,0 ± 19,1	77,5 ± 35,3	104,3 ± 44,5	153,0 ± 57,0
Годовой прирост ср. массы тела	—	20,3	29,4	27,4	26,8	48,8

* Стандартное отклонение.

В Приморье не принято разделять трепангов по окраске тела и выделять «цветовые формы». И хотя вопросам окраски трепангов в приморских водах уделяли внимание и отмечали ее разнообразие [Левин, 2000; Ковалев, Лескова, 2019], при изучении размерно-возрастной структуры поселений трепанга в российских водах никто, кроме Н.И. Селина и М.Ж. Черняева [1994], цветовые формы не рассматривал как группы особей, различающиеся популяционными характеристиками. Эти авторы на акватории зал. Восток (зал. Петра Великого, Японское море) выделяли «зеленую» и «красную» морфологические формы трепанга, различающиеся окраской тела, распределением, составом поселений и темпами роста. А в водах Китая, п-ова Корея и Японии уверенно разделяют трепангов на «цветовые формы», отмечают репродуктивную изоляцию «красной» и «зеленой» цветовых форм, а также выявили, что и «зеленая», и «красная» цветовые формы трепанга характеризуются своей популяционно-генетической структурой [Kang et al., 2011; Soliman et al., 2012], поэтому локальные природные поселения трепангов разных цветовых форм могут иметь индивидуальные популяционные характеристики, такие как предпочитаемые места обитания (подводные ландшафты), состав поселений, темпы роста и др. Можно предположить, что особи в разных локальных природных поселениях трепанга и растут по-разному из-за генетических различий, поэтому единой шкалы размер-возраст для трепангов из разных природных поселений может и не существовать. К сожалению, информация о популяционно-генетической структуре трепанга в российских водах в настоящее время практически отсутствует [Ягодина,

Брыков, 2023]. При описании размерно-возрастной структуры трепанга разные авторы применяли разные методики оценки роста, смешивали «зеленых» и «красных» трепангов и объединяли выборки из разных локальных мест обитания, взятые в разное время. Это и привело к тому, что у каждого автора своя размерно-возрастная шкала.

Динамика количественных характеристик промысловой части поселения трепангов в вольерах установки. Первых трепангов, достигших промыслового размера (масса кожно-мускульного мешка ≥ 100 г, масса тела ≥ 130 г) (<https://docs.cntd.ru/document/420284843>), в вольерах установки удалось обнаружить только через два с половиной года культивирования. Среди трепангов, отловленных из вольера № 1 18.05.2021 г., впервые обнаружены 9 экз., масса тела которых в живом виде была ≥ 130 г. Масса тела меньшего из них — 133 г, а большего — 161 г (в среднем 143,3 г), суммарная масса составила 1,290 кг, их доля по численности — 0,9 %, по массе — 2,4 %. К ноябрю 2021 г. трепангов промыслового размера в вольерах было уже 8,7 % по численности и 17,1 % по массе. В дальнейшем наблюдался устойчивый рост количества и массы (биомассы) трепангов промыслового размера. По результатам контрольного отлова, проведенного 14.11.2023 г., трепангов промыслового размера было 58,5 % по численности и 74,7 % по биомассе, масса тела самого крупного — 475 г. Основные характеристики промысловой части поселения трепангов в вольерах установки в период с ноября 2018 по ноябрь 2023 г. представлены в табл. 3.

Таблица 3

Обилие и размерно-весовые характеристики промысловой части поселения трепангов в вольерах установки в период с 27.11.2018 по 14.11.2023 г.

Table 3

Dynamics of abundance and size-weight parameters for the commercial fraction of sea cucumbers in the bottom open-type cages of the plant from November 27, 2018 to November 14, 2023

Дата наблюдения	Кол-во трепангов промыслового размера, экз./вол.	Количественная доля трепангов промыслового размера, %	Масса трепангов промыслового размера, кг/вол.	Доля массы трепангов промыслового размера, %	Средняя масса тела трепангов промыслового размера, г	Биомасса трепангов промыслового размера, г/м ²	Плотность трепангов промыслового размера, экз./м ²
27.11.2018	0	0	0	0	0	0	0
15.11.2020	0	0	0	0	0	0	0
18.05.2021	9	0,9	1,290	2,4	143,3	3,2	0,02
05.11.2021	92	8,7	14,094	17,1	153,2	35,2	0,23
11.05.2022	118	10,6	17,386	19,1	147,3	43,5	0,30
16.11.2022	324	25,7	52,496	40,0	162,0	131,2	0,81
14.11.2023	593	58,5	108,896	74,7	183,6	272,2	1,48

Пропорционально увеличению биомассы трепангов в вольерах установки происходит и увеличение потребления ими пищи. Поэтому в вольерах может существовать какая-то предельная биомасса трепангов, для которой хватает естественного корма. Поступление кормовой органики в вольеры за счет вертикальных потоков естественного осадконакопления — величина, скорее всего, постоянная. Поэтому если не создать дополнительных источников питания, то с увеличением средней массы тела следует ожидать понижения плотности трепангов в вольерах, как и в любой другой открытой системе. Особи трепанга, которым не будет хватать кормовых ресурсов, будут покидать установку. По мнению А.М. Лебедева [2006], за оптимальную среднюю плотность поселений трепанга на трепангоносных ландшафтах зал. Петра Великого в условиях искусственно поддерживаемой численности можно принять величину 0,4 экз./м².

В то же время известно [Гаврилова, Кучерявенко, 2010], что в хозяйстве марикультуры в бухте Суходол с 2000 по 2008 г. сформировали плантацию трепанга на площади около 30 га со средней плотностью распределения 1,5 экз./м², при этом доля

особей промыслового размера к 2008 г. превышала 45 %. Позже плотность трепангов на контрольной площадке площадью 16 га этой же плантации в июне 2009 г. была 2,74 экз./м², доля особей промыслового размера на ней 53,8 % по численности и 77,2 % по биомассе [Гаврилова, 2013]. Тем не менее, несмотря на то что в период с 2000 по 2007 г. на дно бухты Суходол было отсажено 341 606 экз. молоди трепанга [Гаврилова и др., 2008], объем товарного трепанга на донных плантациях марикультуры в бухте к 2008 г. на основании расчетов составил 1,6 т [Гаврилова, 2013]. Таким образом, объем товарного трепанга за 8 лет культивирования — 0,1 т/га (0,01 кг/м²), что составляет 10 % от установленного для подзоны Приморье минимального ежегодного объема изъятия объектов пастбищной аквакультуры, равного 1,0 т/га (0,1 кг/м²)*. К сожалению, информация об объемах товарного трепанга, действительно добытого на этой плантации в последующие годы, в открытом доступе отсутствует.

Позже Г.С. Гаврилова [2018] рассчитала, что в условиях бикультурного хозяйства, в районах размещения подвесных плантаций двустворчатых моллюсков, при установке искусственных рифов, увеличивающих полезную площадь субстрата для обитания, плотность трепангов промыслового размера может достигнуть величин 2–3 экз./м², а биомасса скопления перед снятием урожая составит 240 г/м². Большие концентрации трепангов представляются автору данной работы проблематичными.

В нашем случае в отдельно взятом вольере площадь субстрата для обитания трепангов за счет площади вертикальных стенок составляет 880 м², т.е. полезная площадь субстрата для обитания трепангов в вольере в 2,2 раза больше, чем площадь, которую этот вольер занимает на дне РВУ. Вероятно, вертикальные стенки вольеров способствуют седиментации и аккумуляции органического вещества из горизонтальных водных потоков придонных течений, а сообщества организмов-обрастателей, поселившихся в вольере, создают дополнительную органику для питания трепангов, что и позволяет им расти при концентрации 2,7 экз./м² и биомассе 364,4 г/м² в пересчете на площадь основания (дна) вольера, равную 400 м². При этом, несмотря на рост и увеличение в вольерах доли трепангов промыслового размера до 58,5 % (1,5 экз./м²), существенного уменьшения плотности трепангов в вольерах пока не происходит — корма хватает на всех.

Подводные наблюдения показали, что более 80 % трепангов располагаются на вертикальных стенках вольеров, а скопления их фекалий — у основания стенок. Таким образом, именно вертикальные стенки вольеров служат основным кормовым полем для трепангов (рис. 6), в то же время трепанги имеют свободный доступ к грунту, что им необходимо для правильного питания. Тем не менее продукционные возможности установки не безграничны: она может обеспечить существование только определенной конечной биомассы трепангов. Особи, которым кормового ресурса перестанет хватать, покинут установку. Как мы видим, общая средняя биомасса трепангов 364,4 г/м² и биомасса промысловой части трепангов 272,2 г/м² для установки не являются критичными. Однако далее полагаем необходимым ежегодно в ноябре-декабре производить отлов из вольеров установки трепангов промыслового размера и пополнять стадо трепангов в установке молодь, поддерживая плотность стада на уровне 3,0 экз./м². Изъятие из установки промысловой части трепангов улучшит условия питания и роста оставшейся в вольерах молоди. Также есть основания полагать, что в случае размещения вольеров под садками подвесной культуры двустворчатых моллюсков биомасса трепангов в вольерах может быть и больше значения 364,4 г/м².

Поскольку в вольере № 5, из которого проводили контрольный отлов в ноябре 2023 г., трепангов промыслового размера было 593 экз. (58,5 %), биомасса их составила 108,896 кг (272,2 г/м²), средняя масса тела — 183,6 г (см. табл. 3), то в пересчете на

* Методика определения минимального объема объектов аквакультуры, подлежащих разведению и (или) содержанию, выращиванию, а также выпуску в водный объект и изъятию из водного объекта в границах рыбоводного участка / утверждена Приказом Минсельхоза России от 15.03.2017 № 124 (ред. от 21.09.2023). URL: <https://docs.cntd.ru/document/420396544>.

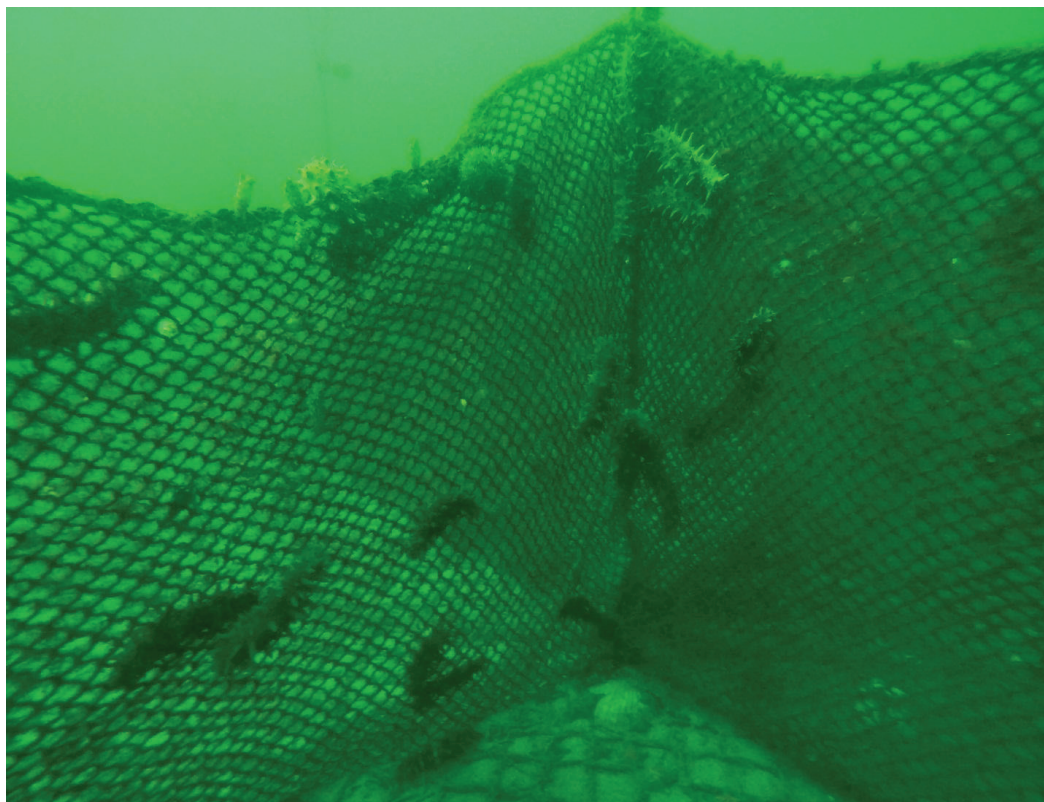


Рис. 6. Трепанги на вертикальных стенках вольера установки

Fig. 6. Sea cucumbers on vertical walls of bottom open-type cage of the plant

всю установку для культивирования трепангов ($S = 2000 \text{ м}^2$) объем урожая к ноябрю 2023 г. составил 2900 особей промыслового размера суммарной массой 540 кг, к добыче было рекомендовано 80 % этого количества. Именно в таком объеме (435 кг) из вольеров установки в конце ноября 2023 г. была произведена добыча товарного трепанга.

Изменение ландшафта на донном участке вокруг вольеров установки. В первой декаде сентября 2020 г. тайфуны «Майсак» и «Хайшень» в значительной мере промыли пески на обширном поле ареноида, на котором была размещена установка. Тем не менее она не была повреждена волновым воздействием тайфунов, не пострадали и ее обитатели, в то время как практически на всем поле ареноида после прохождения тайфунов можно было наблюдать глубокие (высокие) волновые рифели и практически полное отсутствие представителей эпифауны.

На донном участке в месте расположения установки волновые рифели были слабо выражены или отсутствовали вовсе. Представителей эпифауны можно было наблюдать на поверхности грунта, в вольерах, на канатах боковых растяжек, донных якорях. Трепанги в вольерах тоже остались нетронутыми. В дальнейшем с сентября 2020 по 14.11.2023 г. подобные тайфуны не посещали Приморский край, волновое воздействие на установку было незначительным. К ноябрю 2023 г. на донном участке, где была размещена установка, произошли существенные изменения. Грунт между вольерами и вокруг установки на удалении до 15 м по периметру потерял подвижность и уплотнился. На поверхности грунта появился раковинный материал, наилок, следы жизнедеятельности бентосных животных. Качественных изменений видового состава макробентоса отмечено не было, но его количественные характеристики по сравнению с окружающим полем ареноида кратно возросли. Если на удалении 15 м и более от

периметра установки особи приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* встречались единично и в основном старших возрастных групп (5–6 лет и более), а особи трепанга не наблюдались вовсе, то в пределах установки отмечены возрастные группы приморского гребешка от 1+ до 3+ с плотностью не менее 1 экз./м², трепанги представлены крупными особями с плотностью распределения не менее 0,1 экз./м². На сетном полотне донных якорей (пикулей) плотность трепангов доходила до 5 экз./м². Обычными на данной площадке стали морские ежи *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius*, кукумария *Cucumaria japonica*, морские звезды *Patiria pectinifera*, *D. nipon*, *A. amurensis*. Весной и в начале лета 2023 г. в больших количествах присутствовала анфельция *A. tobuchiensis*, которая вместе с фрагментами самых различных бурых водорослей полностью покрывала всю площадку, на которой была размещена установка.

Установка инициировала формирование уникального локального биотопа, по своим характеристикам значительно отличающегося от окружающего донного ландшафта — ареноида. Образовался своего рода «оазис», «островок жизни». Если следовать терминологии И.С. Арзамасцева и Б.В. Преображенского [1990] и А.М. Лебедева [2006], можно сказать, что на площадке, где была размещена установка, сформировалась локальная «трепангоносная фация» с плотностью трепангов 0,1 экз./м².

По частоте встречаемости на этом донном пространстве лидировали гребешковая патирия *P. pectinifera* и приморский гребешок *M. yessoensis*. Значительное количество особей приморского гребешка располагалось непосредственно в вольерах. Здесь встречались и 4-летние особи. Мы полагаем, что коллекторы для сбора личинок трепанга и сетное полотно, из которого изготовлены донные вольеры установки, являются подходящим субстратом для оседания личинок приморского гребешка. Как и личинки трепанга, личинки гребешка оседают на коллекторы и стенки донных вольеров, растут до определенного размера, после чего открепляются от субстрата и падают на грунт либо непосредственно в вольеры, либо рядом с ними. Из вольеров молодь гребешка не может убежать физически — этому мешают вертикальные стенки, которые имеют высоту 1 м и изготовлены из сетного полотна с ячейей 25 мм, что значительно меньше размеров раковины гребешка в возрасте 0+. Вокруг вольеров приморский гребешок концентрируется, вероятно, по причине более подходящих условий обитания. Площадь данной локальной трепангоносной фации составляет примерно 8000 м².

Выводы

Испытания на практике инновационных индустриальных установки и способа культивирования трепангов в донных вольерах в полувольных условиях, проведенные в период с 27.11.2018 по 14.11.2023 г., показали:

1) установка для культивирования трепангов позволяет выращивать молодь трепанга заводского разведения с возраста 0+ до товарных размеров с плотностью 2,7 экз./м² без кормления на рыбоводных участках с неблагоприятными для обитания трепангов донными ландшафтами с минимальными затратами на содержание и обслуживание самой установки;

2) биомасса трепангов промыслового размера в вольерах установки к концу 5-го года культивирования достигает значений 272 г/м²;

3) в установке трепанги естественным образом ежегодно пополняются молодью природного происхождения за счет личинок из природного личиночного пула. С высокой долей вероятности можно предположить, что природный личиночный пул в свою очередь в значительной мере пополняется личинками, производимыми половозрелыми трепангами, обитающими в вольерах, ведь высокая плотность трепангов в вольерах благоприятствует успешному нересту, что способствует восстановлению численности природных популяций трепанга на прилежащих акваториях;

4) трепанги в установке предпочитают в качестве субстрата для обитания и питания вертикальные стенки вольеров, в то же время имеют доступ к грунту;

5) установка для культивирования трепангов устойчива к штормовому воздействию и даже к супертайфунам;

6) установка является открытой системой, создает на огороженном участке дна дополнительный субстрат и благоприятные условия для обитания, ее защитные, кормовые и другие свойства поддерживают жизнеобеспечение обитающих в ней трепангов, поэтому трепанги не покидают ее;

7) установка в месте своего расположения формирует на неблагоприятных для обитания трепангов донных ландшафтах локальные трепангоносные фации, по площади в 4–5 раз превышающие площадь ее донных вольеров, которую они занимают на РВУ.

Результаты испытаний инновационных промышленных установки и способа культивирования трепангов свидетельствуют о том, что их применение позволит создать в Приморье полносистемные промышленные, высокорентабельные рыбоводные хозяйства по культивированию трепангов, что в значительной мере может увеличить производство товарного трепанга в марикультуре и способствовать восстановлению его природных популяций на прилежащих акваториях.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают свою признательность редакции журнала и рецензентам за конструктивную оценку рукописи, полезные предложения по ее улучшению, исправление ошибок и недочетов.

The authors are grateful to the editorial board of the journal and anonymous reviewers for their constructive evaluation of the manuscript, useful corrections and suggestions for its improvement.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа проводилась при финансовой поддержке Фонда «Сколково».

The work was conducted with financial support of the Skolkovo Foundation.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

All applicable international, national and/or institutional guidelines for the use of animals were followed. Bibliographical references to all data from other sources used in the article are presented in accordance with the Author Guidelines of the journal.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Авторы внесли равный вклад в эту работу.

Authors contributed equally to the study and manuscript writing.

Список литературы

Арзамасцев И.С., Преображенский Б.В. Атлас подводных ландшафтов Японского моря. — М. : Наука, 1990. — 224 с.

Бирюлина М.Г., Козлов В.Ф. К методике определения возраста трепанга по весу // Зоол. журн. — 1971. — Т. 50, вып. 10. — С. 1564–1568.

Брегман Ю.Э. Взаимосвязь роста и энергетического обмена у некоторых промысловых донных беспозвоночных залива Посьета (Японское море) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1973. — 33 с.

Брегман Ю.Э. Рост трепанга (*Stichopus japonicus*) в заливе Петра Великого // Зоол. журн. — 1971. — Т. 50, вып. 6. — С. 839–845.

Гаврилова Г.С. Оценка потенциальной продукции дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* в бикультурном марихозяйстве залива Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 195. — С. 209–218. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-195-209-218.

Гаврилова Г.С. Технологии выращивания продуктов марикультуры Приморья // Рыбоводство. — 2020. — № 1–2. — С. 14–19.

Гаврилова Г.С. Товарное выращивание дальневосточного трепанга : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2013. — 99 с.

Гаврилова Г.С., Захарова Е.А., Шатковская О.В. Выживаемость заводских сеголеток дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* в бухте Северной (залив Петра Великого) // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 355–361.

Гаврилова Г.С., Кучерявенко А.В. Товарное выращивание дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* в заливе Петра Великого: методические особенности, результаты работы хозяйства марикультуры в бухте Суходол // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 342–354.

Гаврилова Г.С., Кучерявенко А.В., Косых М.М. Восстановление скоплений дальневосточного трепанга методами марикультуры на примере бухты Суходол (зал. Петра Великого, Японское море) // Современное состояние водных биоресурсов : мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 717–720.

Гаркавец М.Е. К вопросу о выращивании дальневосточного трепанга (*Apostichopus japonicus*) подвесным способом // Рыболовство — Аквакультура : мат-лы V междунар. науч.-техн. конф. студ., асп. и мол. уч. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2019. — С. 170–174.

Гаркавец М.Е. Экспериментальный метод культивирования дальневосточного трепанга подвесным способом в заливе Петра Великого, бухта Северная // Комплексные исследования в рыбохозяйственной отрасли : мат-лы II междунар. науч.-техн. конф. студ., асп. и мол. уч. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2016. — С. 383–387.

Дубровский С.В., Вышкварцев Д.И. Размерно-возрастная структура и смертность дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* (Aspidochirotida, Stihopodidae) у острова Кунашир, южные Курилы // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Тр. СахНИРО. — 2004. — Т. 6. — С. 265–272.

Жариков В.В., Лысенко В.Н. Распределение эпифауны макробентоса в Дальневосточном морском заповеднике ДВО РАН по материалам дистанционной подводной видеосъемки // Биол. моря. — 2016. — Т. 42, № 3. — С. 231–240.

Инструкция по технологии получения жизнестойкой молоди трепанга в заводских условиях / сост. Н.Д. Мокрецова, Г.И. Викторовская, И.Ю. Сухин и др. — Владивосток : ТИНРО-Центр, 2012. — 104 с.

Ковалев Н.Н., Лескова С.Е. Цветовые формы дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* (Selenka) // Науч. тр. Дальрыбвтуза. — 2019. — Т. 50, № 4. — С. 43–53.

Лебедев А.М. Ресурсы дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* в Приморском крае : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2006. — 140 с.

Левин В.С. Дальневосточный трепанг. Биология, промысел, воспроизводство : моногр. — СПб. : Голанд, 2000. — 200 с.

Лысенко В.Н., Жариков В.В., Лебедев А.М. Современное состояние поселений дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867) в Дальневосточном морском заповеднике // Биол. моря. — 2018. — Т. 44, № 2. — С. 134–140.

Масленников С.И., Подкорытов А.Г. Особенности распределения дальневосточного трепанга на открытой акватории Амурского залива // Науч. тр. Дальрыбвтуза. — 2009. — Вып. 21. — С. 45–54.

Мокрецова Н.Д., Викторовская Г.И. Пути восстановления ресурсов дальневосточного трепанга (*Apostichopus japonicus* Selenka) в прибрежной зоне Приморья // Рыбоводство и рыб. хоз-во. — 2015. — № 4. — С. 16–27.

Пат. РФ № 122844. Садок для выращивания трепанга / Г.Н. Ким, Г.Г. Калинина, Н.С. Васильева и др. — Заявл. 25.07.2012; Опубл. 20.12.2012. Бюл. № 35. — 2 с. URL: <https://patentscope.wipo.int/search/ru/detail.jsf?docId=RU92286422>.

Пат. РФ № 2689676. Способ донного выращивания объектов марикультуры в полувольных условиях / В.Г. Рогачев, С.М. Долганов, В.А. Медведев. — Заявл. 27.09.2018; Опубл. 28.05.2019. Бюл. № 19. — 7 с. URL: <https://patentscope.wipo.int/search/ru/detail.jsf?docId=RU243750024>.

Пат. РФ № 2730611. Установка для культивирования трепангов / С.М. Долганов, В.Г. Рогачев, В.А. Медведев. — Заявл. 26.02.2020; Опубл. 24.08.2020. Бюл. № 24. — 15 с. URL: <https://patentscope.wipo.int/search/ru/detail.jsf?docId=RU305244007>.

Раков В.А. Темпы роста и продолжительность жизни дальневосточного трепанга в заливе Посыета // Биол. моря. — 1982. — Т. 8, № 4. — С. 52–54.

Селин Н.И., Черняев М.Ж. Особенности распределения, состав поселений и рост дальневосточного трепанга в заливе Восток Японского моря // Биол. моря. — 1994. — Т. 20, № 1. — С. 73–81.

Ягодина В.Д., Брыков В.А. Генетическое разнообразие мтДНК дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867) (Echinodermata: Holothuroidea) в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. — 2023. — Т. 49, № 1. — С. 45–55. DOI: 10.31857/S0134347523010102.

Kang J.H., Kim Y.K., Kim M.J. et al. Genetic differentiation among populations and color variants of sea cucumbers (*Stichopus japonicus*) from Korea and China // Int. J. Biol. Sci. — 2011. — Vol. 7(3). — P. 323–332. DOI: 10.7150/ijbs.7.323.

Lee J.W., Gil H.W., Lee D.H. et al. Variations of size and density of sea cucumber (*Stichopus japonicus*) released to the habitat conditions // Ocean and Polar Research. — 2018. — Vol. 40(2). — P. 60–75. (кор. яз.). DOI: 10.4217/OPR.2018.40.2.069.

Soliman T., Kanno M., Kijima A., Yamazaki Y. Population genetic structure and gene flow in the Japanese sea cucumber *Apostichopus japonicus* across Toyama Bay, Japan // Fish. Sci. — 2012. — Vol. 78(4). — P. 775–783. DOI: 10.1007/s12562-012-0509-1.

The sea cucumber *Apostichopus japonicus*: history, biology and aquaculture / ed. by H. Yang, J. Hamel, A. Mercier. — London : Academic Press, 2015. — 453 p.

References

Arzamastsev, I.S. and Preobrazhensky, B.V., *Atlas podvodnykh landshaftov Yaponskogo morya* (Atlas of Underwater Landscapes in the Sea of Japan), Moscow: Nauka, 1990.

Birulina, M.G. and Kozlov, V.F., A method of age determination by weight in the trepang, *Zool. Zh.*, 1971, vol. 50, no. 10, pp. 1564–1568.

Bregman, Yu.E., The relationship of growth and energy metabolism in some commercial benthic invertebrates of the Posyeta Bay (Sea of Japan), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1973.

Bregman, Yu.E., Growth of the trepang (*Stichopus japonicus*) in Peter the Great Bay, *Zool. Zh.*, 1971, vol. 50, no. 6, pp. 839–845.

Gavrilova, G.S., Assessment of potential production for sea cucumber *Apostichopus japonicus* in a bicultural marine farm in Peter the Great Bay (Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 195, pp. 209–218. doi 10.26428/1606-9919-2018-195-209-218

Gavrilova, G.S., Technologies for growing mariculture products of Primorye, *Fish farm.*, 2020, no. 1–2, pp. 14–19.

Gavrilova, G.S., *Tovarnoye vyrashchivanye dal'nevostochnogo trepanga* (Farming of Far Eastern sea cucumber), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2013.

Gavrilova, G.S., Zakharova, E.A., and Shatkovskaya, O.V., Survival of the sea cucumber *Apostichopus japonicus* of artificial breeding in the Severnaya Bay (Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 162, pp. 355–361.

Gavrilova, G.S. and Kucheryavenko, A.V., Farming of sea cucumber *Apostichopus japonicus* in Peter the Great Bay: methodical specifics and business results of the aquaculture farm in the Sukhodol Bight, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 162, pp. 342–354.

Gavrilova, G.S., Kucheryavenko, A.V., and Kosykh, M.M., Restoration of clusters of sea cucumber by mariculture methods on the example of Sukhodol Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan), in *Materialy nauchn. konf., posvyashch. 70-letiyu S.M. Konovalova "Sovremennoe sostoyanie vodnykh bioresursov"* (Proc. Sci. Conf. 70th anniversary of S.M. Konovalova "Current state of aquatic biological resources"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, pp. 717–720.

Garkavets, M.E., To the question about growing far eastern marine (*Apostichopus japonicus*) rear way, in *Materialy V mezhdunar. nauch.-tekhn. konf. stud., asp. i mol. uch. "Rybolovstvo — Akvakultura"* (Materials V Intern. Sci. Tech. Conf. of stud., postgrad. and young sci. "Fishing — aquaculture"), Vladivostok: Dal'rybvtuz, 2019, pp. 170–174.

Garkavets, M.E., Experimental method of *Apostichopus japonicus* cultivation using suspension approach in Severnaya Bay of Peter the Great Gulf, in *Materialy II mezhdunar. nauch.-tekhn. konf. stud., asp. i mol. uch. "Kompleksnyye issledovaniya v rybokhozyaystvennoy otrasli"* (Materials II Intern. Sci. Tech. Conf. of stud., postgrad. and young sci. "Comprehensive research in the fishing industry"), Vladivostok: Dal'rybvtuz, 2016, pp. 383–387.

Dubrovskiy, S.V. and Vyshkvartsev, D.I., Size-age structure and mortality of sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Aspidochirotida, Stihopodidae) near the Kunashir Island (southern Kuril Islands), in *Biologiya, sostoyaniye zapasov i usloviya obitaniya gidrobiontov v Sakhalino-Kuril'skom regione i soprodel'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.*, 2004, vol. 6, pp. 265–272.

Zharikov, V.V. and Lysenko, V.N., The distribution of macrobenthic epifauna in the Far Eastern Marine Reserve based on remote underwater video data, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2016, vol. 42, no. 3, pp. 266–275.

Mokretsova, N.D., Viktorovskaya, G.I., Sukhin, I.Yu., Dzizyurov, V.D., Kurgansky, G.N., and Gostyukhina, O.B., *Instruktsiya po tekhnologii polucheniya zhiznestoykoy molodi trepanga v zavodskikh usloviyakh* (Instructions for the technology of obtaining viable sea cucumber fry in the factory), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2012.

Kovalev, N.N. and Leskova, S.E., Color forms of the Far Eastern trepang *Apostichopus japonicus* (Selenka), *Nauchn. Tr. Dal'rybvtuza*, 2019, vol. 50, no. 4, pp. 43–53.

Lebedev, A.M., *Resursy dal'nevostochnogo trepanga Apostichopus japonicus v Primorskom Krae* (Resources of the Far Eastern Sea Cucumber *Apostichopus japonicus* in Primorsky Krai), Vladivostok: Dal'nauka, 2006.

Levin, V.S., *Dal'nevostochnyy trepang. Biologiya, Promysel, Vosпроизводство* (Japanese sea cucumber. Biology, fishing, reproduction), St. Petersburg: Holland Publ., 2000.

Lysenko, V.N., Zharikov, V.V., and Lebedev, A.M., Current status of populations of the sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867) in the Far Eastern Marine Reserve, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2018, vol. 44, no. 2, pp. 164–171.

Maslennikov, S.I. and Podkorytov, A.G., Features of the distribution of the Far Eastern trepang in the open water area of the Amur Bay, *Nauchn. Tr. Dal'rybvtuza*, 2009, vol. 21, pp. 45–54.

Mokretsova, N.D. and Viktorovskaya, G.I., Rehabilitation ability of sea cucumber (*Apostichopus japonicus* Selenka) resources in Primorskiy region coastal zone, *Rybovod. Rybn. Khoz.*, 2015, no. 4, pp. 16–27.

Kim, G.N., Kalinina, G.G., Vasilyeva, N.S., Sovetkina, A.S., Kim, A.G., and Samoilova, A.A., RF Patent no. 122844, Cage for growing sea cucumbers, *Izobret., Polezn. Modeli*, 2012. URL: <https://patentscope.wipo.int/search/ru/detail.jsf?docId=RU92286422>

Rogachev, V.G., Dolganov, S.M., and Medvedev, V.A., RF Patent no. 2689676, Method for bottom cultivation of mariculture objects in semi-free conditions, *Izobret., Polezn. Modeli*, 2018. URL: <https://patentscope.wipo.int/search/ru/detail.jsf?docId=RU243750024>

Dolganov, S.M., Rogachev, V.G., and Medvedev, V.A., RF Patent no. 2730611, Plant for trepangs cultivation, *Izobret., Polezn. Modeli*, 2020. URL: <https://patentscope.wipo.int/search/ru/detail.jsf?docId=RU305244007>

Rakov, V.A., Growth rates and duration of life in the sea cucumber *Stichopus japonicus* in the Possiet Bay, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1982, no. 4, pp. 52–54.

Selin, N.I. and Chernyayev, M.Zh., Distribution patterns, settlement structure and growth of the sea cucumber *Stichopus japonicus* in Vostok Bay, the Sea of Japan, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1994, vol. 20, no. 1, pp. 73–81.

Yagodina, V.D. and Brykov, V.A., The genetic diversity of mtDNA of *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867) (Echinodermata: Holothuroidea) in Peter the Great Gulf, Sea of Japan, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2023, vol. 49, no. 1, pp. 38–46. doi 10.1134/S1063074023010108

Kang, J.H., Kim, Y.K., Kim, M.J., Park, J.Y., An, C.M., Kim, B.S., Jun, J.C., and Kim, S.K., Genetic differentiation among populations and color variants of sea cucumbers (*Stichopus japonicus*) from Korea and China, *Int. J. Biol. Sci.*, 2011, vol. 7, no. 3, pp. 323–332. doi: 10.7150/ijbs.7.323

Lee, J.W., Gil, H.W., Lee, D.H., Kim, J.K., and Hur, J.W., Variations of size and density of sea cucumber (*Stichopus japonicus*) released to the habitat conditions, *Ocean Polar Res.*, 2018, vol. 40, no. 2, pp. 69–75. (Korean). doi 10.4217/OPR.2018.40.2.069

Soliman, T., Kanno, M., Kijima, A., and Yamazaki, Y., Population genetic structure and gene flow in the Japanese sea cucumber *Apostichopus japonicus* across Toyama Bay, Japan, *Fish. Sci.*, 2012, vol. 78, no. 4, pp. 775–783. doi 10.1007/s12562-012-0509-1

Yang, H., Hamel, J., and Mercier, A., *The sea cucumber Apostichopus japonicus: history, biology and aquaculture*, London: Academic Press, 2015.

Doklad o sostoyanii i razviti konkurentsii na tovarnykh rynkakh Primorskogo kraja po itogam 2022 goda (Report on the state and development of competition in the commodity markets of the

Primorsky Territory based on the results of 2022), Vladivostok: Government of Primorsky Krai, 2023. URL: <https://plan.fas.gov.ru/media/ckeditor/uploads/2023/06/07/2022.pdf>

Poryadok predostavleniya otchetnosti ob ob'yeme vipuska v vodnyye ob'yekty i ob'yeme iz'yatiya iz vodnikh ob'yektov ob'yektov akvakul'tury (The procedure for reporting on the volume of release into water bodies and the volume of withdrawal of aquaculture objects from water bodies), Order of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation, dated 06/10/2021, no. 691. URL: <http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202111290080>

Tekhnologiya razvedeniya trepanga i morskogo yezha (Technology of breeding sea cucumber and sea urchin), Qingdao: Maritime University, 2001 (Chin.).

Uchebnoye posobiye po razvedeniyu i vyrashchivaniyu grebeshka i trepanga v Kitaye (Training manual on breeding and culture of scallop and sea cucumber in China), *Regional Sea farming Development and Demonstration Project (RAS/90/002)*, Network of Aquaculture Centres in Asia-Pacific, 1991, Train. Man. no. 9. URL: <https://enaca.org/?id=472>

Spravochnik v oblasti akvakul'tury (ribovodstva) (Handbook of Aquaculture (Fish farming)), Order of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation, dated 06/15/2015, no. 247 (ed. dated 08/03/2022). URL: <https://docs.cntd.ru/document/420284843>

Metodika opredeleniya minimal'nogo ob'yema ob'yektov akvakul'tury, podlezhashchikh razvedeniyu i (ili) sodержaniyu, vyrashchivaniyu, a takzhe vypusku v vodnyy ob'yekt i iz'yatiyu iz vodnogo ob'yekta v granitsakh rybovodnogo uchastka (Methodology for determining the minimum volume of aquaculture objects subject to breeding and (or) maintenance, cultivation, as well as release into a water body and removal from a water body within the boundaries of a fish breeding area), Order of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation, dated 03/15/2017, no. 124 (ed. dated 09/21/2023). URL: <https://docs.cntd.ru/document/420396544>

Поступила в редакцию 28.03.2024 г.

После доработки 3.05.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

The article was submitted 28.03.2024; approved after reviewing 3.05.2024; accepted for publication 5.06.2024

Научная статья

УДК 639.3.043.2

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-465-476

EDN: KEYNWM



СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СОСТАВА КОРМОВЫХ ДОБАВОК ДЛЯ МОЛОДИ РЫБ, ПОЛУЧЕННЫХ БИОКОНВЕРСИЕЙ РЫБНОГО СЫРЬЯ

Г.Н. Тимчишина, Т.Н. Слуцкая, Е.П. Караулова,
К.Г. Павел, А.Н. Баштовой*

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

Аннотация. Проведены сравнительные исследования состава кормовых добавок, полученных из рыбного сырья с использованием ферментализации. Показано, что кормовые добавки, предлагаемые отечественными производителями, и ферментализат «ТИНРО-60», произведенный биоконверсией в обоснованных условиях, близки по основным качественным показателям, используемым для характеристики их свойств, а также пригодны как источники белка, аминокислот, липидов и минеральных компонентов для питания мальков. Установлено, что по количеству биоактивных пептидов исследованные кормовые добавки близки к естественному корму мальков и в целом соответствуют данным, известным из литературы. Совокупность результатов исследования свидетельствует о возможности получения белковой добавки, сравнимой с известными, путем ферментализации некондиционного рыбного сырья.

Ключевые слова: аквакультура, кормовые добавки, ферментализация, молодь рыб, биологически активные пептиды

Для цитирования: Тимчишина Г.Н., Слуцкая Т.Н., Караулова Е.П., Павел К.Г., Баштовой А.Н. Сравнительные исследования состава кормовых добавок для молоди рыб, полученных биоконверсией рыбного сырья // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 465–476. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-465-476. EDN: KEYNWM.

* Тимчишина Галина Николаевна, кандидат технических наук, ведущий научный сотрудник, galina.timchishina@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-8889-8657; Слуцкая Татьяна Ноевна, доктор технических наук, профессор, главный научный сотрудник, tatyana.slutskaya@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-3228-3047; Караулова Екатерина Павловна, кандидат технических наук, ведущий научный сотрудник, ekaterina.karaulova@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0001-8508-9603; Павел Константин Геннадьевич, кандидат химических наук, ведущий специалист, konstantin.pavel@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-1476-9577; Баштовой Александр Николаевич, кандидат технических наук, заведующий сектором, aleksander.bashtovoi@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-1398-3547.

Original article

**Comparative studies on composition of feed additives
for juvenile fish produced with bioconversion of fish raw materials**

Galina N. Timchishina*, Tatyana N. Slutsкая, Ekaterina P. Karaulova***,
Konstantin G. Pavel****, Alexander N. Bashtovoy*******

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

* Ph.D., leading researcher, galina.timchishina@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-8889-8657

** D. Tech., professor, principal researcher, tatyana.slutsкая@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-3228-3047

*** Ph.D., leading researcher, ekaterina.karaulova@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0001-8508-9603

**** Ph.D., leading specialist, konstantin.pavel@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-1476-9577

***** Ph.D., head of sector, aleksander.bashtovoi@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-1398-3547

Abstract. Technology of feed additive for fry feeding in fish farms is developed to provide both important nutrients (proteins, lipids, etc.) and optimal peptide composition of protein that is achieved using proteolysis of raw materials under certain conditions. For this purpose, enzymatic hydrolysis of substandard small-sized frozen pollock was used. The rational duration of the hydrolysis process was 60 min. that provided the degree of protein hydrolysis of 26–28 %. The experimental fermentolysate was concentrated to a water content of 3–4 % and presented as a feed additive TINRO-60. This product is compared with other feed additives (dried fermentolysates) produced in Russia from fish raw materials using bioconversion, such as Biomarin, Bioprom and Vakhob. General chemical composition of tested products was determined by standard methods of analytical chemistry; composition and content of fatty acids — by gas-liquid chromatography; micro- and macroelements, as well as toxic metals — by atomic absorption spectrophotometry; fractional composition of proteins and peptides — by high pressure gel permeation chromatography; amino acid composition — by ion exchange chromatography on a high-speed analyzer. All tested samples contain similar amount of the main feed component — protein substances. The quantitative ratio of peptide fractions is also comparable, the sum of the most active fractions (MW 0.1–10.0 kDa) in TINRO-60 and Biomarin is close to their level in tissues of *Artemia*, natural food for fish fry. The content of essential amino acids, EPA and DHA is significant in Biomarin, TINRO-60 and Bioprom, but almost twice lower in Vakhob. Analysis of mineral composition showed that bioconversion into dry fermentolysates does not cause concentration of toxic elements. High quality of the protein feed additive TINRO-60 produced by bioconversion of nonstandard fish raw materials under certain conditions is proved.

Keywords: aquaculture, feed additive, fermentolysis, juvenile fish, biologically active peptides

For citation: Timchishina G.N., Slutsкая T.N., Karaulova E.P., Pavel K.G., Bashtovoy A.N. Comparative studies on composition of feed additives for juvenile fish produced with bioconversion of fish raw materials, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 465–476. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-465-476. EDN: KEYNWM.

Введение

В течение эмбрионального и личиночного периодов жизни рыб многие функции, такие как дыхание, осморегуляция и питание, осуществляются специфическими способами, отличающимися от этих процессов во взрослом состоянии. Эмбрионы питаются желточной массой, переход на стадию личинки сопровождается расширением перечня пищевых объектов, что осуществляется за счет использования кормовых организмов соответствующей среды обитания. Кроме того, возможно, водные организмы способны усваивать многие растворенные вещества и удовлетворять свои пищевые потребности за счет биосорбции [Иванов, 2011]. Вероятно, это может происходить на первых этапах личиночного развития, например, лососевых в присутствии мышечной ткани отнерестившихся родителей. Данные, полученные Н.Н. Немовой с соавторами [1980], свидетельствуют о резко возрастающей активности мышечных протеаз (катепсинов) у лососей на конечном этапе их жизни перед нерестом, что приводит к интенсификации гидролиза их белков до растворимых в водной среде пептидов. Роль низкомолекулярных

эндогенных пептидов у рыб состоит в их участии в ответных реакциях на изменение внешней среды, а также при адаптации к влиянию различных факторов (температура, наличие токсичности и др.) [Смирнов, 2005].

Считается, что в живом организме существует биохимический буфер, который образован пептидным пулом и обеспечивает регуляцию метаболических колебаний в клетке, поддерживая в организме гомеостаз и устанавливая равновесие между ростом, дифференцировкой, гибелью и восстановлением клеток. На этом основано действие лекарственных препаратов, содержащих пептиды различных тканей животных. Основная область их применения — коррективировка патологических состояний, связанных с нарушениями трансформации клеток и в целом тканей. Недавно проведенные масштабные исследования биологической активности пептидов животного происхождения (ММ 18–27 кДа) позволили установить, что они не обладают токсичностью, проявляют иммуностропное действие, активизируют неспецифический иммунитет и снижают интенсивность размножения злокачественных клеток [Кольберг и др., 2022].

Биологическая активность экзогенных пептидов, используемых в аквакультуре, заключается в регуляции процессов метаболизма за счет прямого взаимодействия с ДНК и РНК и влиянии на синтез белков. Это приводит к увеличению выживаемости и темпов роста ихтиомассы при одновременном снижении себестоимости продукции, что является перспективным для рыбоводства [Микодина, 1999].

Научно-исследовательские и практические работы по технологии получения кормов для мальков рыб, выращиваемых в хозяйствах аквакультуры России, проводятся не только с учетом принципов обеспечения важными компонентами (белками, липидами и др.), но и путем регулирования пептидного состава белковой части, что достигается применением протеолиза сырья в определенных условиях.

Учитывая изложенное, целью данной работы является сравнительное исследование состава кормовых добавок, полученных из рыбного сырья с использованием биоконверсии.

Материалы и методы

Сырьем являлся некондиционный неразделанный мороженный минтай, измельченный на промышленном волчке с диаметром отверстия решетки не более 10 мм. Гидролиз проводили при температуре 45 °С в реакторе периодического действия, снабженном лопастной мешалкой. Соотношение смеси сырье : ферментный водный раствор составляло 1,0 : 0,25. Массовая доля ферментного препарата (протосубтилин ГЗх) в растворе составляла 0,10 % к массе сырья, активность ферментного препарата — 120 ПЕ /г, продолжительность гидролиза — 45, 60, 90 и 135 мин. После гидролиза смесь пропускали через вибрационное сито с диаметром отверстия 2 мм для получения жидкого ферментолизата и отделения плотной части — костной массы, которая в дальнейшем не используется.

Пастеризацию смеси проводили при температуре 85 °С в течение 15 мин.

Химический состав ферментолизата (общий азот, небелковый и аминный азот, вода, минеральные вещества) определяли по ГОСТ 7636-85, 13496.15-97, 26226-95, 31640, Р 54951, 32933.

Степень гидролиза рассчитывали как отношение количества небелкового азота к общему [Леванидов и др., 1984].

Жидкий ферментолизат являлся промежуточным продуктом и при дальнейшей технологической обработке подвергался сушке на установке распылительного действия, сухой ферментолизат обозначен как «ТИНРО-60».

Объектами исследований являлись образцы сухих ферментолизатов различных отечественных производителей:

— «Биомарин», ООО «Биомарин», г. Мурманск;

— «ТИНРО-60», опытный образец, произведен на производственном участке отдела кормов и кормовых компонентов ФГБНУ «ВНИРО» по технологии ТИНРО, г. Москва;

— «Вахоб», ИП «Вахобов», г. Шахты;

— «Биопром», ООО «АПФК Биопром», г. Батайск.

В образцах определяли массовую долю воды (ГОСТ Р 54951-2012), липидов (ГОСТ 13496.15-97) и минеральных веществ (ГОСТ 32933-2014).

Содержание общего азота ($N_{\text{общ}}$) — по методу Кьельдаля на приборе «Kjeltec 2300» (Foss, Швеция) (ГОСТ 13496.4-93).

Экстракцию липидов и их массовую долю определяли по методу Блайя и Дайера [Bligh, Dyer, 1959]. Для установления состава жирных кислот в комбикормах липиды конвертировали в метиловые эфиры жирных кислот (МЭЖК) по известной методике [Carreau, Dubacq, 1978], которые затем очищали методом препаративной тонкослойной хроматографии на стеклянных пластинках с силикагелем (Merck Co. Ltd, Германия, 5 мкм) с использованием системы растворителей бензол : гексан — 7 : 3 в качестве элюента. Газожидкостную хроматографию МЭЖК проводили на хроматографе GC-14B (Shimadzu, Япония) с использованием капиллярной колонки SupelcowaxTM 10 (30,0 м x 0,32 мм, толщина пленки 0,25 мкм, Supelco, США) и пламенно-ионизационного детектора при температуре колонки 190 °С, температуре инжектора и детектора 240 °С. В качестве газоносителя применяли гелий со скоростью потока 1 мл/мин и делителем потока 1/60. Идентификацию проводили с использованием индексов удерживания ECL [Christie, 1988].

В качестве объектов сравнения при исследовании фракционного состава белков и пептидов использованы мотыль Chironomidae, артемия *Artemia salina* и ее цисты — натуральные кормовые организмы молоди рыб.

Водорастворимые белковые вещества экстрагировали согласно рекомендациям [Лазаревский, 1955]. Фракционный состав белков и пептидов анализировали методом гелепроникающей хроматографии на хроматографе высокого давления Agilent Technologies liquid chromatograph (Agilent Technologies 1260 Infinity, США), оснащенный ультрафиолетовым детектором. Колонка TSKgel G 3000PWXL column, 7,8 mm I.D. × 30 cm (TOSOH Corporation, Tokyo, Япония), поток 0,3 мл/мин, температура 25 °С. Подвижная фаза 0,1N NaCl — 20 mM Tris-HCl буфер [Досон и др., 1991; Rosenberg, 1996].

Аминокислотный состав белков определяли методом ионно-обменной хроматографии на высокоскоростном анализаторе Hitachi L-8900 после кислотного гидролиза 6 N раствором соляной кислоты в течение 24 ч [Баратова, Белянова, 1974; Остерман, 1985].

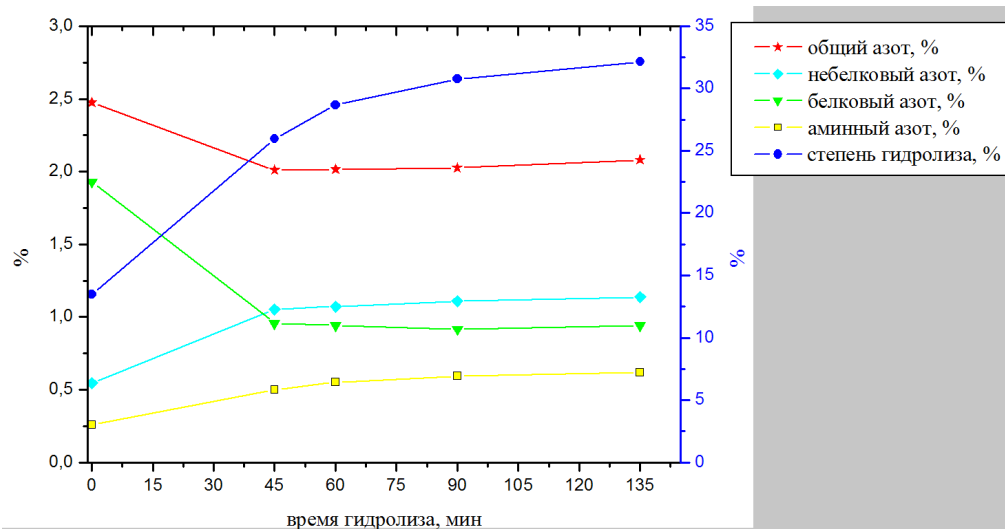
Содержание микро- и макроэлементов и токсичных металлов в образцах анализировали в соответствии с ГОСТ 26927-86, 26929-94, 26930-86, 26932-86, 26933-86, 30178-96, 30538-97 на атомно-абсорбционном спектрофотометре фирмы “Nippon Jarrell Ach” модель AA-885. В качестве атомизатора использовали одноцелевую горелку и пламя ацетилен-воздух. Коррекцию фона проводили дейтериевой лампой. Применяли стандартные растворы электролитов, прошедших государственную проверку и включенных в реестр [Славин, 1971].

Результаты исследований обрабатывали статистическими методами [Урбах, 1963, 1975; Кенуй, 1979]. Достоверность данных достигали планированием экспериментов, необходимых и достаточных для достижения точности результатов ($P = 0,90-0,95$), при доверительном интервале $\Delta \pm 3-10$ % среднеарифметических значений.

Результаты и их обсуждение

Известно, что в естественной пище молоди рыб содержатся преимущественно легкоусвояемые низкомолекулярные полипептиды. Анализ литературных данных показывает, что белковая часть живых кормов характеризуется преобладанием растворимых пептидов массой от 1,0 до 10,0 кДа [Чипинова, 2006; Пономарев и др., 2010]. Для получения добавки, содержащей растворимые компоненты белкового происхождения (пептиды), проводился ферментативный гидролиз некондиционного сырья (мелкий минтай), основные параметры которого были известны из данных литературы [Кузнецов, 2002;

Ярочкин, Помоз, 2012] и собственных исследований [Баштовой и др., 2017; Пат. РФ 2460313; Пат. РФ 2503249; Пат. РФ № 2732919]. В настоящей работе обосновывалась рациональная продолжительность процесса гидролиза. Показатели, характеризующие протеолиз, а именно количество небелкового и белкового азота, аминного азота, степень гидролиза, стабилизируются после 60 мин ферментализации (см. рисунок).



Зависимость накопления азотистых веществ от времени ферментализации
Accumulation of nitrogenous substances in dependence on the time of fermentolysis

Исследование общего химического состава ферментализатов показало их сходство как по количеству сухих веществ, так и по уровню белковых, минеральных и липидных компонентов (табл. 1).

Таблица 1

Химический состав сырья и жидких ферментализатов, %

Table 1

Chemical composition of raw materials and liquid fermentolysates, %

Время гидролиза, мин	Вода/сухие вещества	Белок	Липиды	Минеральные вещества
0	79,79/20,21	15,47	1,66	3,08
45	84,32/15,68	12,56	1,94	1,18
60	84,31/15,69	12,59	2,07	1,03
90	84,19/15,81	12,66	2,23	0,92
135	83,68/16,32	13,00	1,93	1,39

Данные молекулярно-массового распределения водорастворимой части белков и пептидов в жидких ферментализатах при различной продолжительности гидролиза показывают, что при длительности от 45 до 60 мин увеличивается доля белков и пептидов ММ от 1 до 10 кДа (табл. 2). При дальнейшей продолжительности гидролиза происходило снижение доли пептидной фракции — 5–10 кДа, что не приводило к значительному изменению общего количества биологически активной фракции пептидов.

Совокупность полученных результатов позволила сделать заключение о рациональной продолжительности процесса гидролиза, которая составляет 60 мин и соответствует степени гидролиза белковой части 26–28 %.

Концентрирование ферментализата осуществляли на распылительной сушилке до содержания воды 3–4 %, сухой ферментализат (далее по тексту «ТИНРО-60») сравнивали по химическому составу с другими кормовыми добавками, также полученными путем ферментализации (табл. 3).

Таблица 2

Молекулярно-массовое распределение водорастворимой части белков и пептидов
в ферментолизатах, %

Table 2

Molecular weight distribution of the water-soluble parts of proteins and peptides
in fermentolysates, %

Время гидролиза, мин	Фракции, кДа				
	Менее 1	1–5	5–10	Более 10	Сумма менее 10
45	23,76	12,06	28,35	35,83	64,17
		40,41			
60	31,64	25,36	26,37	16,63	83,37
		51,73			
90	44,47	34,05	19,61	1,87	98,13
		53,66			
135	41,44	33,41	23,99	1,16	98,84
		57,40			

Таблица 3

Химический состав сухих кормовых ферментолизатов, %

Table 3

Chemical composition of dry feed fermentolysates, %

Наименование ферментолизата	Вода	Белок	Липиды	Минеральные вещества	Небелковый азот
«Биомарин»	6,5	72,7	13,2	7,6	8,5
«ТИНРО-60»	3,2	74,4	15,0	7,4	7,6
«Биопром»	6,6	77,4	9,6	6,4	5,4
«Вахоб»	9,5	76,7	5,5	8,3	1,1

Как видно из представленных данных, кормовые добавки различаются по ряду показателей. Например, условно сухие ферментолизаты содержат воды от 3,2 до 9,5 %, липидов — от 5,5 до 15,0 %. Судя по значению небелкового азота (колебания от 1,1 до 8,5 %), при изготовлении этих образцов применялись разные режимы ферментации. Для добавки «Вахоб» по содержанию небелкового азота можно предположительно судить о недостаточно глубоко прошедшем протеолизе. Ферментолизат «ТИНРО-60» по содержанию белка, воды, степени гидролиза, количеству липидов приближается к «Биомарин», а «Биопром» занимает промежуточное значение. В целом данные по химическому составу свидетельствуют о сходстве исследованных образцов по количеству главного кормового компонента — белковых веществ.

Исследованные ферментолизаты, в том числе полученный в ТИНРО, в целом по количественному соотношению пептидных фракций сопоставимы (табл. 4). По сумме наиболее активных фракций (ММ 0,1–10,0 кДа) ферментолизат, полученный из рыбного сырья в течение 60 мин протеолиза («ТИНРО-60»), и ферментолизат «Биомарин» характеризуются наиболее высоким их содержанием и приближаются по этому показателю к артемии — естественному природному корму для мальков.

Стоит отметить, что ферментолизаты отличаются от естественных кормовых организмов более высоким содержанием мелких пептидов и аминокислот. Это можно оценить как положительный фактор, поскольку известно, что личинкам на начальном этапе требуется наличие легкоусвояемых форм азотсодержащих соединений [Пономарев, Пономарева, 2003]. Возможно также, что высокое содержание свободных аминокислот и олигопептидов в составе кормов компенсирует их частичное вымывание при нахождении в воде.

Исследование жирнокислотного состава сухих ферментолизатов позволило установить, что доля насыщенных жирных кислот в образцах не превышает 30 %: в ферментолизатах «ТИНРО-60», «Вахоб» и «Биопром» — на уровне 24–27 % (табл. 5).

Таблица 4

Молекулярно-массовое распределение водорастворимой части белков и пептидов
в сухих ферментолизатах и кормовых организмах, %

Table 4

Molecular mass distribution of the water-soluble parts of proteins and peptides
in dry fermentolysates and feed organisms, %

Исследованный образец	Фракция, кДа				
	Менее 1	1–5	5–10	Более 10	Менее 10
<i>Ферментоллизаты</i>					
«Биомарин»	20,70	36,03	40,70	2,57	97,43
		76,73			
«ТИНРО-60»	11,79	44,97	21,25	21,99	78,01
		66,22			
«Вахоб»	8,65	25,46	40,71	25,18	74,82
		66,17			
«Биопром»	19,05	20,14	29,79	31,02	68,98
		49,93			
<i>Кормовые организмы</i>					
Кормовые организмы молоди лососевых*	0,4–0,6 (0,5 ± 0,11)	52,3–81,1 (68,0 ± 14,6)	18,3–47,1 (20,3 ± 14,6)	52,6–81,4 (68,3 ± 14,6)	
Мотыль	1,8	22,5	75,7	24,3	
Артемия салина	15,9	71,2	12,9	87,1	
Цисты артемии салина	9,9	88,6	1,50	98,5	
Мелкий зоопланктон**	7,0–10,0	60,0–86,0	5,0–7,0	67,0–96,0	

* Хируномиды (Chironomidae), олигохеты (Oligochaeta), гаммарусы (Gammarus), в скобках среднее значение [Пономарев, Пономарева, 2003].

** Данные Х. Латреш [1998], Г.М. Чипиновой [2006], С.В. Пономарева с соавторами [2010].

Таблица 5

Жирнокислотный состав сухих ферментоллизатов, % от общей суммы жирных кислот

Table 5

Fatty acid composition of dry fermentolysates, % of the total fatty acids

Жирные кислоты	«Биомарин»	«ТИНРО-60»	«Биопром»	«Вахоб»
Насыщенные	30,60	23,29	25,29	26,95
Мононенасыщенные	32,78	44,77	43,86	35,99
Полиненасыщенные, в том числе	35,88	30,10	29,98	36,47
20:5 n-3 (ЭПК)	10,29	8,56	7,65	5,56
22:6 n-3 (ДГК)	15,33	12,92	13,20	9,30
Сумма ЭПК и ДГК	25,62	21,48	20,85	14,85

Мононенасыщенные жирные кислоты добавок «ТИНРО-60» и «Биопром» — 44–45 %, а в ферментолизатах «Биомарин» и «Вахоб» несколько ниже — 33–36 %. Представленные данные указывают на значительное содержание ЭПК и ДГК как в сумме, так и отдельно в образцах ферментоллизатов «Биомарин», «ТИНРО-60» и «Биопром» и в целом соответствуют известным сведениям о липидах в пресноводных организмах, которыми питается молодь рыб (гаммарусы, хируномиды) [Остроумова, 2012]; практически в два раза ниже эти показатели в добавке «Вахоб».

Исследование аминокислотного состава сухих ферментоллизатов показало, что по количеству незаменимых аминокислот наиболее ценными, учитывая общепринятую точку зрения в отношении определения полноценности питания [Щербина, Гамыгин, 2006], являются кормовые добавки «ТИНРО-60», «Биопром» и «Биомарин» (табл. 6). Судя по аминокислотному составу, добавка «Вахоб» изготавливалась из сырья с малым содержанием белковых компонентов (небольшим количеством мышечной части); в

Аминокислотный состав кормовых добавок, г/100 г белка

Table 6

Amino acid composition of feed additives, g/100 g protein

Аминокислота	«Биомарин»	«ТИНРО-60»	«Биопром»	«Вахоб»
Thr	3,51	4,19	3,92	2,17
Ile	4,22	4,68	4,94	2,27
Leu	6,92	8,22	8,42	4,72
Val	5,29	5,38	5,92	3,55
Lys	7,32	9,04	9,00	4,31
His	1,85	1,83	1,89	1,16
Arg	5,84	6,60	6,46	7,25
Tyr	1,35	1,21	1,23	1,32
Phe	3,01	4,10	4,31	2,14
Met	0,12	0,05	0,12	0,08
Cys	1,23	0,42	0,31	0,28
Сумма НАК	40,66	45,72	46,52	29,25
Asp	9,47	10,64	10,93	7,17
Ser	2,70	3,32	2,54	2,14
Glu	15,84	17,55	17,99	13,39
Gly	11,16	6,83	6,55	17,88
Ala	7,48	6,75	6,93	7,92
Pro	12,69	9,19	8,54	22,25
Сумма ЗАК	59,34	54,28	53,48	70,75

частности, она содержит наиболее высокое количество глутаминовой кислоты (около 18,0 %), а также пролина (22,25 %), что свидетельствует о том, что сырьем для ее изготовления в основном служили отходы от разделки — внутренности, кости, кожа, головы.

Анализ минерального состава сухих ферментоллизатов показал, во-первых, что их производство не приводит к концентрированию токсичных элементов (ПДК которых ниже установленных уровней), а, во-вторых, количество элементов, участвующих в построении костной ткани потребителей, существенно различается (табл. 7). Так, например, содержание кальция наиболее высокое в «Биомарин» и «Вахоб», что указывает на то, что в исходном сырье находилось большое количество костной ткани; наименьшее количество кальция в ферментоллизате «ТИНРО-60». Очень высокое содержание

Минеральный состав сухих ферментоллизатов, мг/кг

Table 7

Mineral composition of dry fermentolysates, mg/kg

Показатель	«Биомарин»	«ТИНРО-60»	«Биопром»	«Вахоб»	ПДК*
Na	11980,5	11797,0	46471,4	4410,95	—
Ca	11327,0	4647,3	5996,3	12277,50	—
K	10238,3	17159,2	13664,7	6187,25	—
Mg	363,4	983,1	1055,1	1119,20	—
Mn	2,6	0,2	2,3	11,70	—
Fe	148,9	89,1	182,2	307,65	—
Zn	125,1	88,2	120,2	55,85	200
Cu	24,9	26,7	3,0	17,20	80
Cd	0,296	0,262	0,254	0,090	1,0
As	0,630	0,275	0,390	0,320	2,0
Pb	2,180	0,739	0,876	1,50	5,0
Hg	0,180	0,124	0,160	0,060	0,5

* В соответствии с Едиными ветеринарными требованиями ТС (изм. от 24.11.2023, № 131).

железа определено в «Биомарин» и «Вахоб», что, возможно, связано с использованием в качестве сырья большого количества внутренних органов. Колебания в количестве остальных элементов — натрия, марганца, калия, магния — можно объяснить неоднородностью состава исходного сырья, подвергаемого ферментированию, которое также, как показывают полученные нами результаты, проводилось в разных условиях.

В период с 2018 по 2021 г. на рыбопроизводных заводах Дальневосточного региона испытана серия рецептов стартовых комбикормов для лососевых на примере кеты.

Рецептуры комбикормов включали в себя ферментализаты, как разработанные ТИНРО, так и других производителей. Получены положительные данные по кормлению молоди кеты экспериментальными гранулированными и промышленными экструдированными кормами с применением ферментализатов различных отечественных производителей. При проведении биологических экспериментов на кормах ТИНРО отмечались 99 %-ная выживаемость мальков и низкий кормовой коэффициент [Баштовой и др., 2020, 2021].

Заключение

Сравнительные исследования кормовых добавок, предлагаемых разными производителями, и ферментализата «ТИНРО-60» позволили установить сходство по основным показателям, используемым для характеристики их свойств, а также по пригодности как источников белка (в том числе аминокислот), липидов, минеральных компонентов для питания мальков рыб.

Дополнительным аргументом для вышесказанного является то, что по количеству питательных составляющих ферментализаты близки к естественному корму мальков.

Совокупность представленных результатов свидетельствует о возможности получения белковой добавки, сравнимой с известными, путем биоконверсии некондиционного рыбного сырья в обоснованных условиях.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

При подготовке данной публикации авторами с благодарностью использовались экспериментальные материалы по обоснованию условий ферментализа, полученные под руководством доктора технических наук Ярочкина Альберта Павловича. Авторы выражают свою признательность при проведении исследований коллективу Аналитической научно-испытательной лаборатории отдела безопасности и технологии переработки сырья и разработок (ТИНРО).

When preparing the publication, the authors gratefully used experimental materials on substantiation the conditions of fermentolysis obtained under supervising of D.Tech. Albert Pavlovich Yarochkin. The authors express their gratitude to the team of the Analytical Research and Testing Laboratory of TINRO for their permanent assistance to the study.

Финансирование работы (FUNDING)

Основанием для проведения научно-исследовательской работы являлась Государственная работа «Проведение прикладных научных исследований» государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» № 076–00005–20–02.

The basis for the research work was the State work “Conducting applied scientific research” of the state assignment of VNIRO No. 076–00005–20–02.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Библиографические ссылки на все использованные в работе данные других авторов оформлены в соответствии с правилами данного издания.

Bibliographic references to all data of other authors used in the work are formatted in accordance with the rules of this publication.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Авторам в равной мере принадлежит участие в постановке цели, планировании и организации работы, получении экспериментальных данных, их обработке и анализе, составлении макета статьи, формулировании выводов.

The authors were equally involved in the study targeting, planning and organizing, in the experimental data collecting, processing and analyzing, as well as in writing the manuscript and formulating the conclusions.

Список литературы

Баратова Л.А., Белянова Л.П. Определение аминокислотного состава белков // Методы биохимического эксперимента. — М. : МГУ, 1974. — С. 3–36.

Баштовой А.Н., Тимчишина Г.Н., Ярочкин А.П. и др. Оценка качества и эффективности применения экспериментальных стартовых комбикормов в условиях «Рязановского ЭПРЗ» // Рыб. хоз-во. — 2020. — № 6. — С. 95–101. DOI: 10.37663/0131-6184-2020-6-95-101.

Баштовой А.Н., Тимчишина Г.Н., Ярочкин А.П. и др. Результаты испытаний стартовых комбикормов для промышленного выращивания лососевых рыб (кеты) // Рыб. хоз-во. — 2021. — № 6. — С. 91–96. DOI: 10.37663/0131-6184-2021-6-91-96.

Баштовой А.Н., Ярочкин А.П., Валова В.Н. и др. Сравнительная оценка стартовых традиционных и ферментированных комбикормов для молоди тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 191. — С. 223–234. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-191-223-234.

Досон Р., Эллийот Д., Эллийот У., Джонс К. Справочник биохимика. — М. : Мир, 1991. — 544 с. (Пер. с англ.)

Иванов А.А. Физиология рыб : учеб. пособ. — М. : Лань, 2011. — 284 с.

Кенуй М.Г. Быстрые статистические вычисления : справочник / пер. с англ. — М. : Статистика, 1979. — 70 с.

Кольберг Н.А., Тихонова Н.В., Тихонов С.Л. и др. Разработка технологии выделения и исследования иммуностропного действия бурсальных пептидов на мышцах с экспериментальным иммунодефицитом // Техника и технология пищевых производств. — 2022. — Т. 52, № 2. — С. 296–309. DOI: 10.21603/2074-9414-2022-2-2364.

Кузнецов Ю.Н. Обоснование биотехнологической модификации отходов от разделки минтая : дис. ... канд. техн. наук. — Владивосток, 2002. — 139 с.

Лазаревский А.А. Техничко-химический контроль в рыбообработывающей промышленности : пособие для работников заводских и исслед. лабораторий. — М. : Пищепромиздат, 1955. — 520 с.

Латреш Х. Физиологические аспекты белкового питания осетровых рыб в раннем постэмбриогенезе : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Астрахань : АГТУ, 1998. — 26 с.

Леванидов И.П., Купина Н.М., Слуцкая Т.Н. Методика определения способности мяса соленых рыб к созреванию // Рыб. хоз-во. — 1984. — № 9. — С. 62–63.

Микодина Е.В. Физиолого-биохимические основы регуляции функций у рыб пептидами энкефалинового ряда : дис. ... канд. биол. наук. — М., 1999. — 337 с.

Немова Н.Н., Сидоров В.С., Рипатти П.О. Лизосомальное переваривание белков органов озерного лосося *Salmo salar* L. при голодании в условиях содержания в садках в пресноводный период // Вопр. ихтиол. — 1980. — Т. 20, № 1. — С. 180–182.

Остерман Л.А. Хроматография белков и нуклеиновых кислот : моногр. — М. : Наука, 1985. — 536 с.

Остроумова И.Н. Биологические основы кормления рыб. 2-е изд., испр. и доп. : моногр. — СПб. : ГосНИОРХ, 2012. — 564 с.

Пат. РФ 2460313. Способ производства кормовой добавки хондропротекторной направленности из отходов морских гидробионтов / А.Н. Баштовой, Т.Н. Слуцкая, Е.В. Якуш. Заявл. 10.12.2010; Оpubл. 10.09.2012.

Пат. РФ 2503249. Способ производства кормовой пасты из рыбного сырья / А.С. Помоз, А.П. Ярочкин, Ю.Г. Блинов. Заявл. 28.09.2012; Оpubл. 10.01.2014.

Пат. РФ № 2732919. Способ получения сухой ферментированной кормовой добавки для молоди рыб / А.П. Ярочкин, А.Н. Баштовой, Г.Н. Тимчишина, К.Г. Павел. Заявл. 11.12.2019; Оpubл. 24.09.2020.

Пономарев С.В., Гамыгин Е.А., Канидьев А.Н. Физиологические основы создания полноценных комбинированных кормов с учетом этапности развития организма лососевых и осетровых рыб // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. — 2010. — № 1. — С. 132–139.

Пономарев С.В., Пономарева Е.Н. Технологические основы разведения и кормления лососевых рыб в промышленных условиях : моногр. — Астрахань : АГТУ, 2003. — 186 с.

Славин У. Атомно-абсорбционная спектроскопия : моногр. : пер. с англ. — Л. : Химия, Ленингр. отд., 1971. — 296 с.

Смирнов Л.П. Роль липидов и белков в становлении биохимических адаптаций у экотермных организмов : дис. ... д-ра биол. наук. — Петрозаводск, 2005. — 411 с.

Урбах В.Ю. Математическая статистика для биологов и медиков : моногр. — М. : АН СССР, 1963. — 323 с.

Урбах В.Ю. Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях : моногр. — М. : Медицина, 1975. — 296 с.

Чипинова Г.М. Технологические особенности кормления молоди осетровых рыб при промышленном выращивании : дис. ... канд. биол. наук. — Астрахань, 2006. — 149 с.

Щербина М.А., Гамыгин Е.А. Кормление рыб в пресноводной аквакультуре : моногр. — М. : ВНИРО, 2006. — 360 с.

Ярочкин А.П., Помоз А.С. Исследование основных процессов производства ферментированных кормовых продуктов из отходов рыбопереработки // Изв. ТИПРО. — 2012. — Т. 168. — С. 288–300.

Bligh E.G., Dyer W.J. A rapid method of total lipid extraction and purification // Can. J. Biochem. Physiol. — 1959. — Vol. 37, № 8. — P. 911–917. DOI: 10.1139/o59-099.

Carreau J.P., Dubacq J.P. Adaptation of a macro-scale method to the micro-scale for fatty acid methyl transesterification of biological lipid extracts // J. Chromatogr. — 1978. — Vol. 151, Iss. 3. — P. 384–390. DOI: 10.1016/S0021-9673(00)88356-9.

Christie W.W. Equivalent chain-lengths of methyl ester derivatives of fatty acids on gas-chromatography A reappraisal // J. Chromatogr. — 1988. — Vol. 447, Iss. 2. — P. 305–314. DOI: 10.1016/0021-9673(88)90040-4.

Rosenberg I.M. Protein Analysis and Purification: Benchtop Techniques. — Springer Science+Business Media, LLC, 1996. — 520 p. DOI: 10.1007/978-1-4757-1108-0.

References

Baratova, L.A. and Belyanova, L.P., Determination of the amino acid composition of proteins, *Metody biokhimicheskogo eksperimenta* (Methods of biochemical experiment), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1974, pp. 3–36.

Bashtovoy, A.N., Timchishina, G.N., Yarochkin, A.P., Pavel, K.G., and Pasechnik, P.L., Evaluation of quality and efficiency of application of experimental starting fodder under the conditions of the «Ryazanovsky EPRZ», *Rybn. Khoz.*, 2020, no. 6, pp. 95–101. doi 10.37663/0131-6184-2020-6-95-101

Bashtovoy, A.N., Timchishina, G.N., Yarochkin, A.P., Pavel, K.G., Pasechnik, P.L., and Kotsyuk, D.V., Test results of starting compound feeds for industrial cultivation of salmonids (Chum salmon), *Rybn. Khoz.*, 2021, no. 6, pp. 91–96. doi 10.37663/0131-6184-2021-6-91-96

Bashtovoy, A.N., Yarochkin A.P., Valova, V.N., Timchishina, G.N., Pavel, K.G., Yakush, E.V., and Pavlovsky, A.M., Comparative evaluation of starting traditional and fermented mixed fodders for juveniles of pacific salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 191, pp. 223–234. doi 10.26428/1606-9919-2017-191-223-234

Dawson, R., Elliot, D., Elliot, W., and Jones, K., Handbook of Biochemist, Moscow: Mir, 1991.

Ivanov, A.A., *Fiziologiya ryb* (Physiology of fish), Moscow: Lan', 2011.

Kenuy, M.G., *Bystryye statisticheskiye vychisleniya* (Fast statistical calculations), Moscow: Statistics, 1979.

Kolberg, N.A., Tikhonova, N.V., Tikhonov, S.L., Leontieva, S.A., and Sergeeva, I.Yu., Immunotropic Effect of Bursal Peptides on Mice with Experimental Immunodeficiency, *Tekhnika i tekhnologiya pishchevykh proizvodstv*, 2022, vol. 52, no. 2, pp. 296–309. doi 10.21603/2074-9414-2022-2-2364

Kuznetsov, Yu.N., Rationale for biotechnological modification of pollock cutting waste, *Cand. Sci. (Tech.) Dissertation*, Vladivostok, 2002.

Lazarevsky, A.A., *Tekhniko-khimicheskii kontrol' v ryboobrabatyvayushchey promyshlennosti : posobiye dlya rabotnikov zavodskikh i issled. laboratoriy* (Technical and chemical control in the fish processing industry: a manual for factory workers and research. laboratories), Moscow: Pishchepromizdat, 1955.

Latresh, H., Physiological aspects of protein nutrition of sturgeon fish in early postembryogenesis, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Astrakhan: Astrakhan. Gos. Tekh. Univ., 1998.

Levanidov, I.P., Kupina, N.M., and Slutskaya, T.N., Methodology for determining the ability of salted fish meat to ripen, *Rybn. Khoz.*, 1984, no. 9, pp. 62–63.

Mikodina, E.V., Physiological and biochemical basis of regulation of functions in fish by peptides of the enkephalin series, *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow, 1999.

Nemova, N.N., Sidorov, V.S. and Ripatti, P.O., Lysosomal digestion of organ proteins in starving lake salmon *Salmo salar* L. kept in cages during the prespawning period, *Vopr. Ikhtiol.*, 1980, vol. 20, no. 1, pp. 180–182.

Osterman, L.A., *Khromatografiya belkov i nukleinovykh kislot* (Chromatography of proteins and nucleic acids), Moscow: Nauka, 1985.

Ostroumova, I.N., *Biologicheskiye osnovy kormleniya ryb* (Biological basis of fish feeding), St. Petersburg: GosNIORKh, 2012. 2nd ed.

Bashtovoy, A.N., Slutskaya, T.N., and Yakush, E.V., Patent RF 2460313, Method for producing a chondroprotective feed additive from waste of marine hydrobionts, *Izobret., Polezn. Modeli*, 2012.

Pomoz, A.S., Yarochnik, A.P., and Blinov, Yu.G., Patent RF 2503249, Method for producing feed paste from fish raw materials, *Izobret., Polezn. Modeli*, 2014.

Yarochnik, A.P., Bashtovoy, A.N., Timchishina, G.N., and Pavel, K.G., Patent RF no. 2732919, Method for obtaining dry fermented feed additive for juvenile fish, *Izobret., Polezn. Modeli*, 2020.

Ponomarev, S.V., Gamygin, E.A., and Canidiev, A.N., Physiological statement of creation of the valuable combined diets taking into consideration the stages of development of salmon and sturgeon, *Vestnik Astrakh. Gos. Tekh. Univ., Ser. Ryb. khoz-vo*, 2010, no. 1, pp. 132–139.

Ponomarev, S.V. and Ponomareva, E.N., *Tekhnologicheskiye osnovy razvedeniya i kormleniya lososevykh ryb v industrial'nykh usloviyakh* (Technological foundations of breeding and feeding salmon fish in an industrial environment), Astrakhan: Astrakh. Gos. Tekh. Univ., 2003.

Slavin, W., *Atomno-absorbtsionnaya spektroskopiya* (Atomic absorption spectroscopy), Leningrad: Khimiya, 1971.

Smirnov, L.P., The role of lipids and proteins in the formation of biochemical adaptations in ectothermic organisms, *Doctoral (Biol.) Dissertation*, Petrozavodsk, 2005.

Urbakh, V.Yu., *Matematicheskaya statistika dlya biologov i medikov* (Mathematical statistics for biologists and physicians), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1963.

Urbakh, V.Yu., *Statisticheskii analiz v biologicheskikh i meditsinskikh issledovaniyakh* (Statistical analysis in biological and medical research), Moscow: Medicine, 1975.

Chipinova, G.M., Technological features of feeding juvenile sturgeon during industrial farming *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Astrakhan, 2006.

Shcherbina, M.A. and Gamygin, E.A., *Kormleniye ryb v presnovodnoy akvakul'ture* (Feeding fish in freshwater aquaculture), Moscow: VNIRO, 2006.

Yarochnik, A.P. and Pomoz, A.S., Study of the main processes in production of fermented feedstuffs from wastes of fish processing, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 168, pp. 288–300.

Bligh, E.G. and Dyer, W.J., A rapid method of total lipid extraction and purification, *Can. J. Biochem. Physiol.*, 1959, vol. 37, no. 8, pp. 911–917. doi 10.1139/o59-099

Carreau, J.P. and Dubacq, J.P., Adaptation of a macro-scale method to the micro-scale for fatty acid methyl transesterification of biological lipid extracts, *J. Chromatogr.*, 1978, vol. 151, no. 3, pp. 384–390. doi 10.1016/S0021-9673(00)88356-9

Christie, W.W., Equivalent chain-lengths of methyl ester derivatives of fatty acids on gas-chromatography Areappraisal, *J. Chromatogr.*, 1988, vol. 447, no. 2, pp. 305–314. doi 10.1016/0021-9673(88)90040-4

Rosenberg, I.M., *Protein Analysis and Purification: Benchtop Techniques*, Springer Science+Business Media, LLC, 1996. doi 10.1007/978-1-4757-1108-0

Yedinyye veterinarno-sanitarnyye trebovaniya (Yedinyye veterinarnyye trebovaniya), pred'yavlyayemye k tovaram, podlezhashchim veterinarnomu kontrolyu (nadzoru) (Unified Veterinary and Sanitary Requirements (Unified Veterinary Requirements) for goods subject to veterinary control (supervision)), as amended on March 2, 2011. Approved by the Decision of the Customs Union Commission dated June 18, 2010, no. 317 (as amended on November 24, 2011). 2023, no. 131).

Поступила в редакцию 3.04.2024 г.

После доработки 6.05.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

The article was submitted 3.04.2024; approved after reviewing 6.05.2024;
accepted for publication 5.06.2024

**МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ
METHODS OF INVESTIGATIONS**

Научная статья

УДК [639.2.053:597.552.511]/(571.66)**DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-477-508****EDN: KKJUSG****ОПИСАНИЕ РЕГРЕССИОННЫХ МОДЕЛЕЙ
ДЛЯ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ГОРБУШИ
КАМЧАТСКОГО КРАЯ НА ОСНОВЕ КЛИМАТО-ОКЕАНОЛОГИЧЕСКИХ
И ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ДАННЫХ****А.В. Бугаев¹, О.Б. Тепнин¹, Н.Ю. Шпигальская¹, В.В. Кулик^{2*}**¹ Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18;² Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. Представлены различные варианты регрессионных моделей для прогнозирования численности запасов (подход, возврат) горбуши Камчатского края. Исследованиями охвачен период наблюдений 1990–2023 гг. Проведенный анализ позволил определить наиболее подходящие и доступные климато-океанологические факторы, которые могут быть использованы в качестве предикторов для прогнозирования возвратов горбуши, — индекс Тихоокеанской декадной осцилляции (*PDO*), Западно-Тихоокеанский циклонический индекс (*WP*), индекс Арктической осцилляции (*AO*), аномалии температуры поверхности океана (*aSST*). На основе выявленных статистических закономерностей построены модели типа «запас–пополнение» с учетом климато-океанологических данных, позволяющие оценить потенциальную численность возвратов горбуши северо-восточной и западной Камчатки. Рассмотрены методы прогнозирования численности горбуши с использованием моделей «учет в море — возврат». Исходной информацией для моделирования связей послужили материалы осенних учетных траловых съемок ТИНРО в Беринговом и Охотском морях. Ряд наблюдений охватывает период 2012–2023 гг. Для определения численности западнокамчатской горбуши в бассейне Охотского моря использовали результаты генетической идентификации регионального состава молоди в смешанных траловых уловах. Все представленные модели имели достаточно высокий уровень коэффициентов детерминации. Однако для практического прогнозирования численности запасов горбуши Камчатского края необходимо применять несколько более простых моделей, чтобы определить общий тренд динамики полученных оценок, по причине недостаточно обобщающей способности полных моделей.

* Бугаев Александр Викторович, доктор биологических наук, заместитель руководителя, a.bugaev@kamniro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-0782-6131; Тепнин Олег Борисович, заведующий сектором, o.tepnin@kamniro.vniro.ru, ORCID 0000-0001-9596-4336; Шпигальская Нина Юрьевна, кандидат биологических наук, руководитель, n.shpigalskaya@kamniro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-2151-6220; Кулик Владимир Владимирович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, vladimir.kulik@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-0920-5312.

© Бугаев А.В., Тепнин О.Б., Шпигальская Н.Ю., Кулик В.В., 2024

Ключевые слова: горбуша, нерестовый запас, численность подходов, прогноз, регрессионные модели

Для цитирования: Бугаев А.В., Тепнин О.Б., Шпигальская Н.Ю., Кулик В.В. Описание регрессионных моделей для прогнозирования динамики численности горбуши Камчатского края на основе климато-океанологических и популяционно-генетических данных // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 477–508. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-477-508. EDN: KKJUSG.

Original article

Description of regression models for predicting the dynamics of pink salmon returns in the Kamchatka region based on climate-oceanological and population-genetic data

Alexander V. Bugaev*, Oleg B. Tepnin**, Nina Yu. Shpigalskaya***,
Vladimir V. Kulik****

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

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

* D.Biol., deputy head, a.bugaev@kamniro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-0782-6131

** head of sector, o.tepnin@kamniro.vniro.ru, ORCID 0000-0001-9596-4336

*** Ph.D., head, n.shpigalskaya@kamniro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-2151-6220

**** Ph.D., head of laboratory, vladimir.kulik@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-0920-5312

Abstract. Several regression models for predicting returns of pink salmon in the Kamchatka region are presented. The data for 1990–2023 were analyzed. Among available climatic and oceanological indices, the most suitable for using as predictors for forecasting of pink salmon returns were the Pacific Decadal Oscillation (PDO) index, Western Pacific Cyclonic Index (WP), Arctic Oscillation (AO) index, and the sea surface temperature anomaly in the North Pacific. Multi-dimensional models of the «stock–recruitment» type were built on identified statistical patterns, which allowed to estimate potential abundance of the pink salmon returns to northeastern and western Kamchatka. Besides, methods for predicting the abundance of pink salmon returns on the data of fish counting in the sea are considered, using the materials of TINRO trawl surveys conducted in the Bering and Okhotsk Seas in the fall seasons of 2012–2023. To determine the abundance of pink salmon originated from West Kamchatka, genetic identification of regional composition of juveniles in mixed trawl catches was used. All tested methods have a high level of determination, but simpler regressive models are more prospective for practical forecasting of general trend in dynamics of pink salmon stocks in the Kamchatka region due to very weak generalization ability of more complicated models.

Keywords: pink salmon, spawning stock, salmon return, fishery forecasting, regression model

For citation: Bugaev A.V., Tepnin O.B., Shpigalskaya N.Yu., Kulik V.V. Description of regression models for predicting the dynamics of pink salmon returns in the Kamchatka region based on climate-oceanological and population-genetic data, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 477–508. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-477-508. EDN: KKJUSG.

Введение

На рубеже второго и третьего десятилетий XXI века порядка 70–80 % добычи (вылова) тихоокеанских лососей Дальнего Востока России составляла горбуша. В 2018–2023 гг. в пределах Камчатского края доля горбуши в общем ежегодном вылове в среднем достигала приблизительно 80 % [Бугаев и др., 2023а, б, 2024]. В фактическом выражении речь идет о среднемноголетнем вылове на уровне 280 тыс. т. Понятно, что столь высокая промысловая значимость горбуши требует серьезных мер по сохранению и рациональному использованию ее запасов. К подобным мерам в первую очередь относятся вопросы прогнозирования динамики численности указанного вида.

На Камчатке воспроизводство основных запасов горбуши сосредоточено в водных объектах северо-восточного и западного побережий. Отметим, что на северо-востоке

Камчатки добывается более 95 % восточнокамчатской горбуши. С позиции применения единой стратегии промысла и общности популяционно-биологической структуры в указанных регионах вид формирует две региональные макроединицы запасов, которые принято обозначать как восточно- и западнокамчатские комплексы стад. Соответственно, исходя из этой предпосылки, для каждой региональной единицы запасов горбуши готовится отдельный прогноз потенциального подхода (возврата) и вылова с заблаговременностью в 1 год. Ограниченность периода прогнозирования напрямую связана с высокой межгодовой флюктуацией численности всех видов тихоокеанских лососей (особенно горбуши), что не позволяет делать достаточно точный промысловый прогноз на более продолжительный период времени. Поэтому к каждой путине ежегодно готовятся актуальные рекомендации по рациональному использованию эксплуатируемых единиц лососевых запасов, на основании их прогнозируемой динамики численности.

Методы прогнозирования численности запасов тихоокеанских лососей постоянно совершенствуются благодаря развитию математического моделирования и накоплению новых данных (предикторов). В представленной работе показаны реальные методические аспекты модельного прогнозирования численности камчатских стад горбуши, которые применяются специалистами Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО) в современный период.

Целью работы является демонстрация применения регрессионных моделей с учетом климато-океанологических и популяционно-биологических данных, а также неопределенности вычисленных параметров для прогнозирования динамики численности запасов горбуши Камчатского края.

Материалы и методы

В работе в качестве базисных материалов использованы промысловая статистика и оценки численности нерестовых запасов горбуши Камчатского края в 1990–2023 гг. На основе суммирования данных о вылове и пропуске на нерест (S-запас) определяли общую численность региональных подходов (возвратов) поколений (R-пополнение) производителей к северо-восточному и западному побережьям. Данные о нерестовом запасе ежегодно получают в результате авиаучетных съемок во всех промыслово-значимых водных объектах Камчатки. Съемки осуществляют специалисты КамчатНИРО по отработанным многолетним методикам [Остроумов, 1962, 1964; Шевляков, Маслов, 2011]. Данные о вылове лососей предоставляются Северо-Восточным территориальным управлением Росрыболовства.

Для прогнозирования численности камчатских стад горбуши использовали различные виды регрессионных моделей типа «запас–пополнение» [Бабаян и др., 2018]. Уточним, что в отношении этого вида простая зависимость (линейная или нелинейная) между численностью отнерестившихся и вернувшихся рыб в профильной научной литературе нередко обозначается как связь «родители–потомство» [Ricker, 1954] или кривая пополнения (или воспроизводства) [Ricker, 1975]. В общей форме желательным свойствам связи запаса и пополнения удовлетворяет кривая, выраженная по формуле (1) [Ricker, 1975], и ее линейное представление по формуле (2) [Rounsefell, 1958], которое можно выразить еще и по формуле (3), чтобы не смешивать ошибки по разные стороны равенства от разных источников измерения, но тогда при настройке методами линейной регрессии формула (3) будет иметь больше коэффициентов, а их изначальный смысл изменится, поэтому мы обозначим их иными символами по формуле (4):

$$R = a \cdot S \cdot e^{-b \cdot S}, \quad (1)$$

$$\log_e R - \log_e S = \log_e a - b \cdot S, \quad (2)$$

$$\log_e R = \log_e a - b \cdot S + \log_e S, \quad (3)$$

$$\log_e R = b_1 + b_2 \cdot S + b_3 \cdot \log_e S, \quad (4)$$

где a — безразмерный параметр; b — параметр в единицах, обратных единицам измерения S ; $b_{1...i}$ — регрессионные коэффициенты по числу i включенных предикторов.

Поиск параметров или коэффициентов произведен по опубликованным методикам [Ogle, 2016] при помощи языка сценариев R (<https://www.R-project.org/>).

Необходимо уточнить, что в водных объектах западного побережья Камчатки полноценный ежегодный учет численности производителей горбуши на нерестилищах в 1990–2000 гг. производился только для урожайной (четной) линии лет. В нечетные годы аэровизуальные съемки нередко выполняли по остаточному принципу при учете на нерестилищах производителей кеты и нерки. В результате имеющийся ряд наблюдений нерестовых запасов западнокамчатской горбуши в нечетные годы не вполне репрезентативен для указанного периода. Однако данные статистики промысла вполне достоверны. Поэтому, учитывая тот факт, что уровень регионального ежегодного промыслового изъятия вида колеблется в пределах 60–70 %, можно констатировать, что использованные ряды данных, отражающих величину подхода (возврата), достаточно адекватно показывают ситуацию с реальной динамикой численности горбуши западного побережья Камчатки.

Тем не менее, принимая во внимание определенную дискретность рядов наблюдений количественных показателей запасов западнокамчатской горбуши в 1990–2023 гг., при подготовке прогностической модели использовано логарифмическое сглаживание ($\text{Ln} = \log_e$) фактических значений нерестовых запасов и подходов. Это позволило стабилизировать дисперсию значений имеющихся рядов наблюдений и применить их для моделирования взаимосвязей «климатические индексы — возврат» и всех вариаций связей типа «запас–пополнение». Таким образом, для обозначения количественных показателей нерестовых запасов западнокамчатской горбуши использовали показатель $\text{Ln } S$, а для ряда наблюдений, отражающих данные возвратов (подходов), — $\text{Ln } R$.

При регрессионном моделировании прогнозов горбуши по формулам «запас–пополнение» в качестве дополнительных предикторов применяли следующие климато-океанологические индексы, отражающие влияние климатической изменчивости на численность запасов вида в северо-западной части Тихого океана (прикамчатские морские и океанические воды):

— *индекс Арктической осцилляции (АО)* — характеризует степень проникновения арктических воздушных масс в субарктический регион. Рассчитывается посредством разложения среднемесячной аномалии поля давления на уровне 1000 гПа над Арктикой с использованием естественных ортогональных функций (ЕОФ, первая компонента). Индекс имеет большую изменчивость в зимний период года. Данные по индексу доступны на сайте Центра климатических прогнозов Национального погодного бюро (CPC NCEP NOAA) (Национальное управление океанических и атмосферных исследований США) (https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/daily_ao_index/monthly.ao.index.b50.current.ascii);

— *индекс Тихоокеанской декадной осцилляции (PDO)* — характеризует изменчивость среднемесячной аномалии температуры поверхности воды ($aSST$) северной части Тихого океана (до 20° с.ш.). Является характеристикой климатических явлений, наблюдаемых преимущественно в северной части Тихого океана, в противоположность Эль-Ниньо/Южной осцилляции (ENSO). Во время «теплой» (положительной) фазы, возникающей в результате реакции океана на низкое атмосферное давление над Алеутскими островами, океанические течения приносят более теплые воды (повышенные $aSST$) в восточную часть Тихого океана. В это же время прохладные, богатые питательными веществами воды привносятся в западную часть Тихого океана. Наблюдается усиление Северотихоокеанского круговорота. Во время «холодной» (отрицательной) фазы, из-за перестройки метеорологических процессов, восточная часть Тихого океана становится холоднее, а западная часть Тихого океана — теплее. Отмечается ослабление Северотихоокеанского круговорота. Данные по индексу доступны на сайте Национального центра экологической информации (NCEI NOAA) (Национальное управление океанических и атмосферных исследований США) (<https://www.ncei.noaa.gov/access/monitoring/pdo/>);

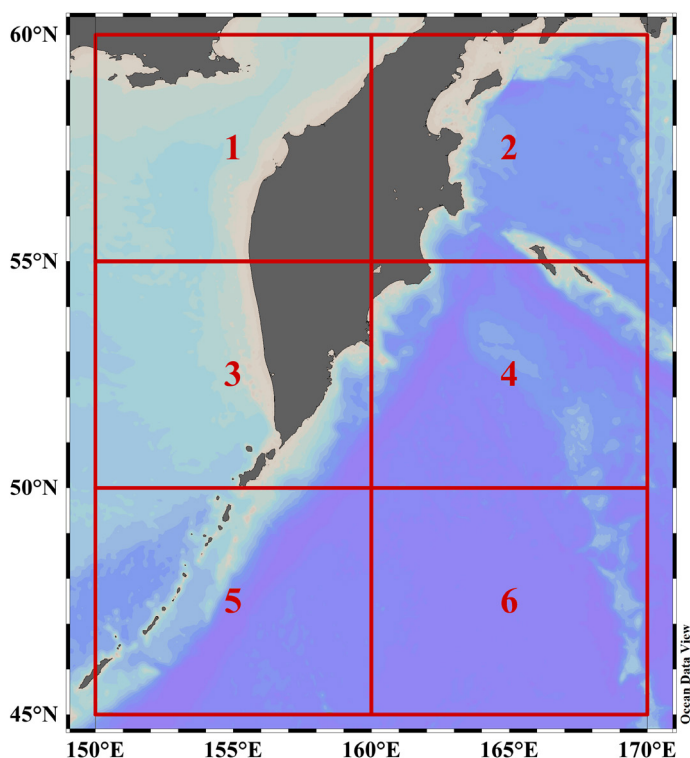
— *западно-Тихоокеанский циклонический индекс (WP)* — один из индексов дальних связей Северного полушария. Отражает низкочастотную изменчивость метеорологических показателей над северо-западной частью Тихого океана. Положительные и отрицательные фазы этого индекса показывают перераспределение температуры воздуха и влажности (осадков) в меридиональном и широтном направлениях. Данные по индексу доступны на сайте CPC NCEP NOAA (<https://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/teledoc/telecontents.shtml>);

— *аномалия температуры поверхности океана (aSST)* — представляет расширенный набор реконструированных данных о температуре поверхности моря (ERSST). Это глобальный ежемесячный набор данных о температуре поверхности моря, полученный на основе Международного комплексного набора данных об океане и атмосфере (ICOADS). Данные ERSST рассчитываются на географической сетке $2^\circ \times 2^\circ$, пространственная полнота которых повышается с помощью статистических методов. Данный реанализ пополняется ежемесячно. Используемый в работе набор данных включает аномалии, рассчитанные по отношению к ежемесячным климатологическим данным 1971–2000 гг. Материалы по индексу доступны на сайте NCEI NOAA (<https://www.ncei.noaa.gov/pub/data/cmb/ersst/v5/netcdf/>).

В настоящем исследовании данные *aSST* отражают термическое состояние вод поверхности в 6 районах, в которых проходят посткатадромные миграции (откочевка) молоди восточнокамчатских (2 и 4-й районы) и западнокамчатских (1, 3, 5 и 6-й районы) стад горбуши в летне-осенне-зимний период (август–декабрь) (рис. 1). Точные географические границы районов, а также помесечная динамика индексов *AO*, *PDO* и *WP* даны в приложении 1*.

Рис. 1. Карта-схема локализации районов осреднения значений *aSST*, использованных для оценки влияния температурного фактора в период летне-осенне-зимних миграций молоди (август–декабрь) на формирование численности поколений горбуши северо-востока и запада Камчатки в 1990–2023 гг.

Fig. 1. Scheme of the areas for averaging of SST anomalies (*aSST*) to assess influence of the temperature factor during summer-autumn-winter (August–December) migrations of pink salmon juveniles at northeastern and western Kamchatka on formation of the year-classes in 1990–2023



Отдельным и важнейшим элементом формирования прогнозов динамики численности горбуши Камчатки является моделирование зависимости «учет молоди в

* Все приложения размещены на странице статьи на сайте журнала (<http://izvestiya.tinro-center.ru>) как дополнительные файлы.

море — подход (возврат)». Данный вариант прогнозирования применяется для обоих комплексов стад горбуши — восточного и западного побережий. В качестве основного предиктора выступают оценки численности молоди горбуши (сеголеток) в период откочевки (сентябрь-октябрь) в открытые воды Берингова и Охотского морей. Количественные оценки молоди в пределах полигонов исследований выполняют специалисты ТИНРО на основе данных ежегодных пелагических учетных траловых съемок (рис. 2). Отметим, что метод прямого тралового учета является наиболее близким к возврату показателем общей численности смешанных стад, поскольку сформированный запас молоди уже прошел наиболее критический прибрежно-эстуарный этап жизненного цикла. Однако и этот показатель может быть смещенным в результате как используемых коэффициентов уловистости и горизонтальных раскрытий тралов, так и сделанных допущений в самом методе площадей. Следовательно, мы использовали классическую линейную регрессию, настроенную методом не только наименьших квадратов по формуле (5), но и наименьших ортогональных расстояний [Boggs et al., 1989] в пакете *onls* (<https://CRAN.R-project.org/package=onls>):

$$R = b_1 + b_2 \cdot S. \quad (5)$$

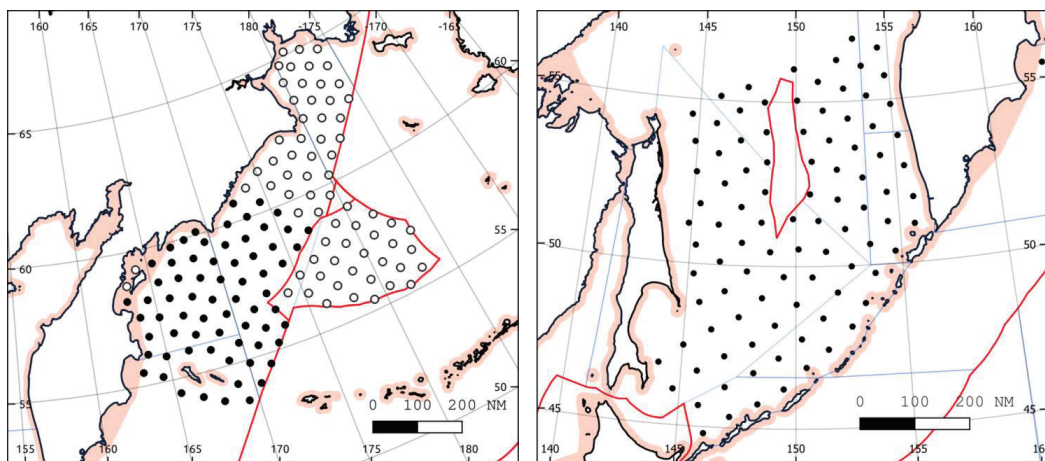


Рис. 2. Карты-схемы траловых станций комплексных лососевых съемок, проводимых в эпипелагиали Берингова (*слева*) и Охотского (*справа*) морей: красная линия — граница ИЭЗ РФ, розовая заливка — 12-мильная зона внутренних вод, черные точки — приоритетные станции, белые точки — дополнительные станции (рисунки выполнены А.А. Сомовым, ТИНРО)

Fig. 2. Schemes of trawl stations for complex salmon surveys conducted in the epipelagic zone of the Bering (*left*) and Okhotsk (*right*) Seas: red line — the border of the Russian EEZ, pink shading — 12-mile territorial zone, black dots — priority stations, white dots — additional stations (courtesy of A.A. Somov, TINRO)

Непосредственно для оценки доли/численности западнокамчатской горбуши из траловых уловов производится генетическая идентификация регионального состава скоплений молоди. Это необходимое условие, так как в Охотском море осуществляет нагул молодь из нескольких центров воспроизводства — Россия (побережье западной Камчатки, о. Сахалин, Курильские острова, материковое побережье Охотского моря) и Япония (о-ва Хоккайдо и Хонсю). Методические основы генетической идентификации были разработаны специалистами КамчатНИРО и ВНИРО [Шпигальская и др., 2011; Зеленина и др., 2022; Косицина и др., 2022]. В качестве основного метода много лет использовали анализ длин рестриктивных фрагментов (ПДРФ-анализ) митохондриальной ДНК (участок Cytb/D-loop). С 2022 г. в работу принята новая методика региональной идентификации горбуши на основании анализа ядерных генетических маркеров SNP-локусов (KASP-генотипирование).

В работе приняты следующие сокращения статистических показателей используемых регрессионных моделей:

- R — коэффициент парной или множественной корреляции;
- R^2 — коэффициент детерминации (аппроксимации);
- SE — стандартная ошибка;
- F — значение критерия Фишера;
- t — значение критерия Стьюдента;
- df — число степеней свободы;
- SS — сумма квадратов отклонений;
- MS — среднее квадратов отклонений;
- $\pm CI\ 95\ %$ — 95 %-ный доверительный интервал (знак «-» — нижняя граница, знак «+» — верхняя граница);
- p — уровень статистической значимости.

Всю статистическую обработку и анализ первичных данных осуществляли в программных средах MS Excel, STATISTICA 10 и R.

Результаты и их обсуждение

На современном этапе исследований прогнозирование динамики численности тихоокеанских лососей Камчатского края строится на различных методах математического моделирования, в основном базирующихся на данных о численности нерестовых запасов и знании возрастной структуры производителей в возвратах. В отношении самого многочисленного вида — горбуши — достаточно информации только о нерестовой численности, так как все ее производители имеют единый возраст созревания — 0.1. Кроме того, в отношении этого вида, как уже отмечено, большое значение для подготовки прогнозов имеют учетные траловые съемки, ежегодно проводимые в местах массовой осенней откочевки молоди из прибрежных вод бассейнов Берингова и Охотского морей. При этом в охотоморском бассейне ежегодно осуществляются популяционно-генетические исследования по идентификации регионального происхождения молоди вида в смешанных траловых уловах. Это крайне актуальная задача, так как в Охотском море нагуливается молодь горбуши практически со всех регионов Дальнего Востока России, а также Японии.

Особую роль в прогнозировании численности горбуши играют складывающиеся океанологические условия на ранних этапах морского нагула в период откочевки молоди из прибрежно-эстуарных зон в открытые воды. На этом этапе жизненного цикла естественная смертность вида может достигать порядка 70–90 % [Карпенко, 1998; Karpenko, 1998; Шунтов, Темных, 2008; Бугаев, Герлиц, 2023]. Причем это касается рыб как нативного, так и заводского происхождения. Поэтому изучение воздействия климато-океанологических факторов на среду обитания молоди горбуши на раннем этапе морского/океанического периода жизни может иметь определяющее значение для формирования продуктивности ее поколений в возвратах.

Математическое моделирование прогнозов численности камчатских стад горбуши получило стабильное практическое применение ближе к середине 2010-х гг. Большую роль в этом сыграли работавшие в тот период в КамчатНИРО специалисты — М.Г. Фельдман и Е.А. Шевляков. Именно они разработали методику прогнозирования численности горбуши с учетом совокупного воздействия плотностной регуляции численности производителей и факторов среды [Фельдман, Шевляков, 2015]. Представленные ими стратифицированные модели отражали уровневые вариации взаимосвязи «родители–потомство». Впоследствии методы прогнозирования были расширены путем использования регрессионных моделей, учитывающих климато-океанологические условия в период воспроизводства и раннего морского периода жизни горбуши [Фельдман и др., 2018]. В качестве основных предикторов, характеризующих климатическую изменчивость, они использовали ряды данных двух индексов — PDO и WP , которые показы-

вали взаимосвязь с коэффициентами воспроизводства (R/S) в летний (нерест), зимний (инкубация икры) и осенний (откочевка молоди) периоды. Позднейшие исследования позволили М.Г. Фельдману расширить математический аппарат прогнозирования вида путем включения в прогноз метода классификационного моделирования — случайный лес деревьев решений (Random Forest) [Фельдман, 2020]. В данном случае предикторами были помесечные данные климатических индексов (PDO , WP , AO). В работе применялся итеративный способ отбора наиболее важных факторов. Выбор лучшей модели осуществлялся по наименьшей ошибке на тестовых данных. Представленный набор различных методов модельного прогнозирования динамики численности горбуши положен в основу современных принципов управления запасами вида в Камчатском крае [Фельдман, Бугаев, 2021].

Ниже мы рассмотрим базовые и новые методы современного модельного прогнозирования динамики запасов горбуши, воспроизводящихся на северо-восточном и западном побережьях Камчатки, с использованием климато-океанологических и популяционно-генетических данных.

Моделирование взаимосвязей «климатические индексы — возврат»

В начале 2000-х гг. известные специалисты-климатологи Л.Б. Кляшторин и А.А. Любушин [2005] подготовили монографию о циклических изменениях климата и рыбопродуктивности основных видов мировых запасов водных биоресурсов, к которым относятся и тихоокеанские лососи. Их исследования охватывали период 1950–2000 гг. В начале 2010-х гг. специалистами КамчатНИРО также была подготовлена и опубликована первая работа по оценке влияния некоторых климатических факторов на численность азиатских стад горбуши и кеты [Бугаев, Тепнин, 2011]. Позднее эти исследования расширили путем включения новых климатических предикторов и анализа воздействия термического режима вод западной части Северной Пацифики на запасы всех массовых видов дальневосточных лососей [Бугаев и др., 2018]. Результаты этих исследований были включены в международный обзорный отчет Комиссии по анадромным рыбам северной части Тихого океана «Статус и тренды численности тихоокеанских лососей и стальноголовой форели в связи с их экосистемами» (NPAFC, North Pacific Anadromous Fish Commission) (WGSA NPAFC, 2023*).

Многочисленными авторами этих исследований было отмечено, что в подавляющем большинстве случаев наиболее значимым фактором увеличения численности тихоокеанских лососей в 1990–2010 гг. была определена Глобальная температурная аномалия (GdT) Северного полушария Земли. В данном случае, формулируя общий физический принцип воздействия указанного фактора, можно отметить, что по сути речь идет о глобальном потеплении климата Земли. Поэтому GdT не может не оказывать воздействия на весь комплекс разнообразных климато-океанологических факторов, которые формируют условия среды обитания гидробионтов. При этом очевидно, что данное воздействие прежде всего сказывается на увеличении температуры поверхности океана (SST), что не может не отражаться на жизнедеятельности эпипелагических видов нектона, к которым относятся и тихоокеанские лососи. Следовательно, фактор изменчивости терморегима вод, в которых обитают лососи, является вполне адекватным предиктором для выявления зависимостей типа «условия среды — численность гидробионтов». Конкретно в нашем случае наиболее удобно подобную взаимосвязь оценивать с помощью аномалий температуры поверхности океана ($aSST$), так как отклонения температурных показателей от среднегодовых значений более четко отражают межгодовые изменения терморегима вод.

* Working Group on Stock Assessment NPAFC. The status and trends of Pacific salmon and steelhead trout stocks with linkages to their ecosystem : NPAFC Tech. Rep. 2023. № 19. 256 p. DOI: 10.23849/LOEX7610.

Как уже было отмечено, на современном этапе исследований хорошо известно, что для выживания тихоокеанских лососей критическим этапом считается ранний морской нагул молоди после ската из нерестовых рек. Учитывая это, ранее проведен ряд исследований, в которых оценивалось потенциальное воздействие $aSST$ в осенне-зимний период 1-го морского/океанического года нагула молоди различных видов тихоокеанских лососей на формирование численности возвратов их производителей [Бугаев, Тепнин, 2015; Бугаев и др., 2018, 2021; Фельдман и др., 2022]. Проверка нелинейной связи уловов горбуши с различными температурными усреднениями с задержками во времени и без них показала, что везде максимальный информационный коэффициент был выше 0,7, а в отдельных случаях он достигал максимальной силы связи, равной 1 [Датский и др., 2021].

В настоящей работе районы исследований, где предполагается наиболее активное опосредованное воздействие фактора $aSST$ на продуктивность горбуши камчатских стад, ограничены зонами максимальной концентрации молоди вида в период откочевки от побережья в открытые морские и тихоокеанские воды (см. рис. 1). Уточним, что терморегим вод может потенциально влиять на развитие кормовой базы, интенсивность питания и темп роста рыб, а также на смещение их традиционных ареалов нагула. Соответственно, обозначенные причинно-следственные связи отражаются на конечных продукционных показателях (подходах, возвратах) вида.

Учитывая известные закономерности осенне-зимних миграций молоди горбуши северо-востока и запада Камчатки [Бирман, 1985; Ерохин, 2002; Шунтов, Темных, 2008], были выбраны районы ее поэтапной откочевки по региональному принципу. Для стад горбуши, воспроизводящихся в реках северо-восточного побережья, оптимальными для оценки взаимосвязи « $aSST$ –возврат» являются районы 2 (август–сентябрь) и 4 (ноябрь–декабрь). В отношении стад вида, воспроизводящихся на западном побережье, наиболее показательны районы 1 (август–сентябрь), 3 (август–октябрь), 5 (ноябрь–декабрь) и 6 (ноябрь–декабрь). Таким образом, можно проследить потенциальное влияние температурного фактора на формирование численности региональных запасов камчатской горбуши на протяжении всех этапов откочевки молоди из прибрежных вод к местам зимовки. Межгодовая изменчивость $aSST$ по месяцам и районам наблюдений представлена на рис. 3.

Принимая во внимание многофакторность климатического воздействия на водную среду и имеющееся математическое подтверждение зависимости продуктивности тихоокеанских лососей от изменчивости таких предикторов, как PDO , WP и AO [Фельдман, Шевляков, 2015; Бугаев и др., 2018; Фельдман, 2020], указанные индексы также были включены в регрессионные модели вместе с показателями $aSST$. Это позволило оценить их комплексное влияние на формирование численности возвратов горбуши восточной и западной Камчатки. Значения предикторов PDO , WP и AO были синхронизированы по месяцам соответственно логике посткатадромных миграций молоди горбуши — с августа по декабрь. Данные $aSST$, кроме аналогичной помесечной разбивки, были ранжированы по районам миграций молоди северо-восточного и западного побережий Камчатки. Результаты регрессионного анализа зависимости «климатические индексы — возврат» для камчатских стад горбуши представлены в табл. 1 и 2.

В каждой модели использовано 32 наблюдения для обеих репродуктивных линий (четные и нечетные годы) горбуши Камчатского края в возвратах 1992–2023 гг. без исключений переменных рядов численности и климатических индексов. Это позволило определить реакцию изменчивости продукционных показателей региональных запасов вида на совокупное воздействие рассматриваемых климатических факторов. Учитывая, что в расчетах все индексы характеризуют климато-океанологические условия в конкретный месяц, для удобства их обозначили следующим образом: F_1 (PDO_N месяца); F_2 (WP_N месяца); F_3 ($aSST_N$ месяца); F_4 (AO_N месяца).

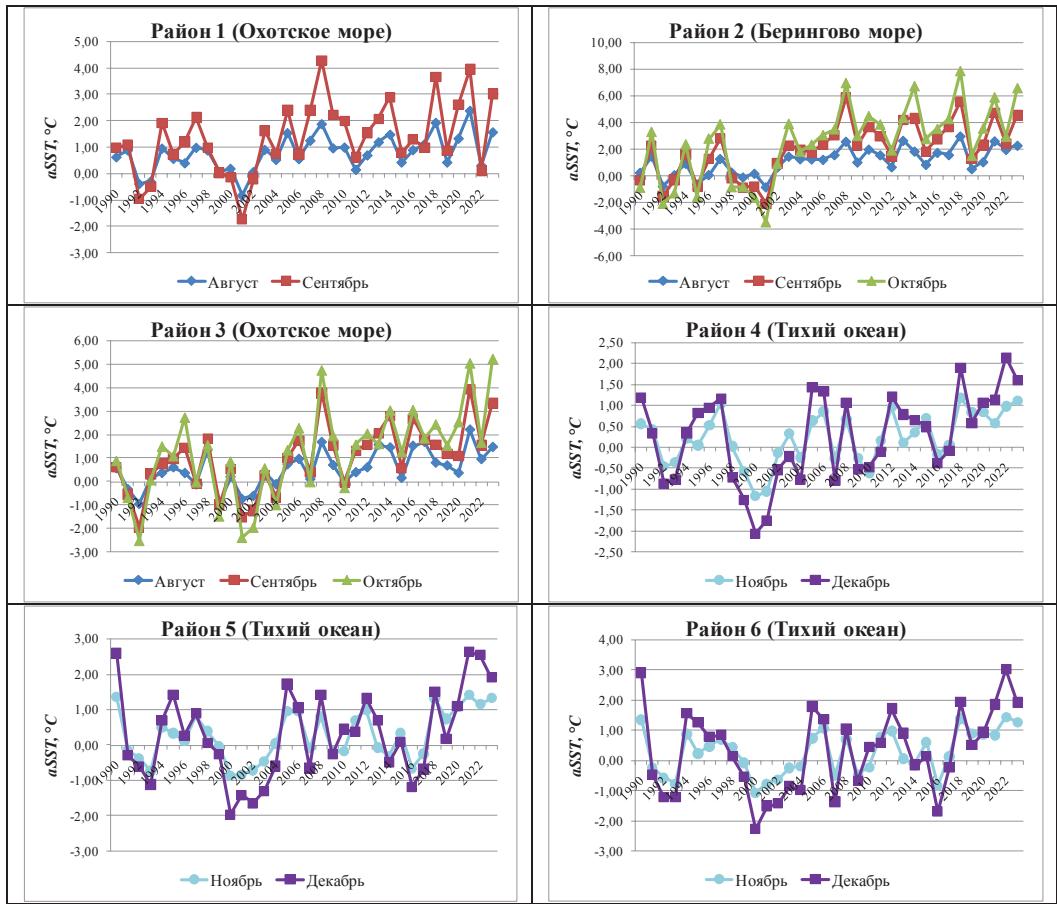


Рис. 3. Межгодовая динамика аномалий поверхности океана (*aSST*) по районам нагульных миграций молоди камчатской горбуши при откочевке от побережий к местам зимовки по данным 1990–2023 гг. (август–декабрь)

Fig. 3. Interannual dynamics of sea surface anomaly (*aSST*) in the time of pink salmon migration from the Kamchatka coasts to the wintering grounds (August–December) in 1990–2023, by areas of the juveniles feeding

Общий вид регрессионных моделей для оценки связи возврата горбуши северо-восточной и западной Камчатки от значений предикторов, определенных с помощью метода наименьших квадратов, выражен в следующей формуле:

$$Y = bX = b_0 + b_1F_1 + b_2F_2 + b_3F_3 + b_4F_4, \quad (6)$$

где $Y = R$ для горбуши северо-восточной, а для горбуши западной Камчатки $Y = \log_e R$; b — вектор коэффициентов; X — матрица предикторов; b_0 — свободный член уравнения (общее смещение); F_1, F_2, F_3 и F_4 — использованные климатические факторы (индексы).

Полученные результаты показали достаточно высокий уровень приближения прогнозируемых возвратов (подходов) горбуши Камчатки от воздействия совокупности использованных в моделях климатических факторов. Связи возвратов, найденные в моделях по формуле (6) для северо-восточных стад вида, продемонстрировали наиболее значимые корреляции в августе и сентябре: R — соответственно 0,55 и 0,59. В этот период молодь горбуши мигрирует от берега в открытые воды юго-западной части Берингова моря (район 2) (см. рис. 1). Отметим, что это относительно высокие показатели связи для предикторов опосредованного воздействия, к которым относятся климатические факторы. Далее, в ноябре и декабре, молодь горбуши мигрирует из берингоморских вод в тихоокеанские, занимая акваторию субарктической зоны

Результаты регрессионного анализа взаимосвязи «климатические индексы — возврат» с учетом дифференциации по районам нагульных миграций молоди горбуши северо-восточной Камчатки в период откочевки от побережья к местам зимовки (август-декабрь) по данным 1992–2023 гг.

Table 1

Results of regression analysis for the relationship between climate indices and return abundance in the time of pink salmon migration from the coast to the wintering grounds (August-December) in 1992–2023, differentiated by areas of the juveniles feeding at northeastern Kamchatka

Район	Месяц	R	R ²	SE	F	p	Параметры	Коэффициенты ($b_{0..i}$)	SE	t	p
2	Август	0,55	0,30	74,456	2,868	< 0,05	Y-пересечение	33,759	20,111	1,679	0,105
							F ₁ (PDO_08)	-11,890	11,436	-1,040	0,308
							F ₂ (WP_08)	-6,270	14,371	-0,436	0,666
							F ₃ (aSST_08)	38,589	14,394	2,681	< 0,05
							F ₄ (AO_08)	24,653	27,863	0,885	0,384
	Сентябрь	0,59	0,35	71,492	3,683	< 0,05	Y-пересечение	41,646	18,331	2,272	< 0,05
							F ₁ (PDO_09)	-22,488	11,231	-2,002	0,055
							F ₂ (WP_09)	-25,139	12,699	-1,980	0,058
							F ₃ (aSST_09)	25,639	13,380	1,916	0,066
							F ₄ (AO_09)	-23,495	22,258	-1,056	0,301
	Октябрь	0,50	0,26	77,184	2,201	0,096	Y-пересечение	62,023	19,752	3,140	< 0,01
							F ₁ (PDO_10)	-2,185	12,412	-0,176	0,862
							F ₂ (WP_10)	6,687	14,131	0,473	0,640
							F ₃ (aSST_10)	45,221	16,385	2,760	< 0,05
							F ₄ (AO_10)	17,901	19,751	0,906	0,373
4	Ноябрь	0,42	0,18	80,712	1,435	0,249	Y-пересечение	66,736	17,350	3,846	< 0,001
							F ₁ (PDO_11)	-10,812	12,280	-0,880	0,386
							F ₂ (WP_11)	13,566	15,595	0,870	0,392
							F ₃ (aSST_11)	56,869	25,140	2,262	< 0,05
							F ₄ (AO_11)	-14,199	15,961	-0,890	0,382
	Декабрь	0,58	0,34	72,086	3,511	< 0,05	Y-пересечение	78,521	14,348	5,473	< 0,001
							F ₁ (PDO_12)	-7,023	11,764	-0,597	0,556
							F ₂ (WP_12)	41,010	15,974	2,567	< 0,05
							F ₃ (aSST_12)	73,353	25,418	2,886	< 0,01
							F ₄ (AO_12)	-8,444	8,772	-0,963	0,344

Результаты регрессионного анализа взаимосвязи «климатические индексы–возврат» с учетом дифференциации по районам нагульных миграций молоди горбуши западной Камчатки в период откочевки от побережья к местам зимовки (август–декабрь) по данным 1992–2023 гг.

Table 2
Results of regression analysis for the relationship between climate indices and return abundance in the time of pink salmon migration from the coast to the wintering grounds (August–December) in 1992–2023, differentiated by areas of the juveniles feeding at western Kamchatka

Район	Месяц	R	R ²	SE	F	p	Параметры	Коэффициенты ($b_{0..i}$)	SE	t	p
1	Август	0,48	0,23	1,972	2,049	0,115	Y-пересечение	2,934	0,552	5,314	<0,001
							F ₁ (PDO_08)	0,278	0,298	0,932	0,360
							F ₂ (WP_08)	-0,333	0,379	-0,879	0,387
							F ₃ (aSST_08)	0,083	0,535	0,154	0,879
							F ₄ (AO_08)	-1,695	0,751	-2,257	<0,05
	Сентябрь	0,41	0,17	2,057	1,338	0,281	Y-пересечение	3,382	0,508	6,655	<0,001
							F ₁ (PDO_09)	0,403	0,326	1,235	0,227
							F ₂ (WP_09)	0,146	0,362	0,403	0,690
							F ₃ (aSST_09)	-0,176	0,570	-0,308	0,760
							F ₄ (AO_09)	1,285	0,648	1,982	0,058
3	Август	0,49	0,24	1,967	2,096	0,109	Y-пересечение	3,053	0,448	6,817	<0,001
							F ₁ (PDO_08)	0,244	0,305	0,801	0,430
							F ₂ (WP_08)	-0,410	0,392	-1,046	0,305
							F ₃ (aSST_08)	-0,202	0,491	-0,411	0,684
							F ₄ (AO_08)	-1,635	0,742	-2,204	<0,05
	Сентябрь	0,41	0,17	2,058	1,336	0,282	Y-пересечение	3,348	0,464	7,210	<0,001
							F ₁ (PDO_09)	0,385	0,345	1,116	0,274
							F ₂ (WP_09)	0,150	0,359	0,419	0,678
							F ₃ (aSST_09)	-0,181	0,609	-0,298	0,768
							F ₄ (AO_09)	1,260	0,640	1,969	0,059
	Октябрь	0,25	0,06	2,179	0,461	0,764	Y-пересечение	3,174	0,510	6,227	<0,001
							F ₁ (PDO_10)	0,122	0,349	0,349	0,730
							F ₂ (WP_10)	-0,423	0,395	-1,072	0,293
							F ₃ (aSST_10)	-0,155	0,689	-0,225	0,824
							F ₄ (AO_10)	0,592	0,562	1,054	0,301

5	Ноябрь	0,27	0,08	2,165	0,552	0,699	Y-пересечение F ₁ (PDO_11) F ₂ (WP_11) F ₃ (aSST_11) F ₄ (AO_11)	2,752 -0,099 0,255 0,397 0,307	0,444 0,365 0,414 0,675 0,422	6,198 -0,270 0,616 0,587 0,728	< 0,001 0,789 0,543 0,562 0,473
6	Декабрь	0,14	0,02	2,230	0,133	0,969	Y-пересечение F ₁ (PDO_12) F ₂ (WP_12) F ₃ (aSST_12) F ₄ (AO_12)	2,980 0,024 0,089 0,051 -0,186	0,457 0,394 0,505 0,765 0,272	6,515 0,061 0,177 0,066 -0,686	< 0,001 0,952 0,861 0,947 0,499
6	Ноябрь	0,26	0,07	2,173	0,499	0,736	Y-пересечение F ₁ (PDO_11) F ₂ (WP_11) F ₃ (aSST_11) F ₄ (AO_11)	2,760 -0,144 0,232 0,243 0,299	0,446 0,353 0,415 0,633 0,427	6,181 -0,406 0,560 0,384 0,701	< 0,001 0,688 0,580 0,704 0,490
6	Декабрь	0,14	0,02	2,230	0,133	0,969	Y-пересечение F ₁ (PDO_12) F ₂ (WP_12) F ₃ (aSST_12) F ₄ (AO_12)	2,964 0,001 0,073 -0,057 -0,195	0,453 0,390 0,501 0,669 0,275	6,545 0,003 0,146 -0,085 -0,710	< 0,001 0,997 0,885 0,933 0,484

северо-западной части Тихого океана (район 4). На данном этапе миграций относительно высокий уровень корреляционной связи фиксируется в декабре — $R = 0,58$.

У западнокамчатской горбуши на этапе откочевки от побережья в открытые воды Охотского моря наиболее значимые показатели зависимости «климатические индексы — возврат» наблюдаются в августе в районах 1 и 3: R — соответственно 0,48 и 0,49. В сентябре данная взаимосвязь заметно снижается до $R = 0,41$ в обоих районах. В октябре в районе 3 эта зависимость практически не просматривается — $R = 0,25$. Последующий этап откочевки молоди горбуши из охотоморских в тихоокеанские воды субарктической зоны в ноябре-декабре также демонстрирует отсутствие значимой реакции искомой взаимосвязи для районов 5 и 6 ($R = 0,14$ –0,27).

Обращаем внимание, что исходя из коэффициентов регрессии (b) для горбуши восточнокамчатских стад наиболее значимым в моделях является предиктор $aSST$. У западнокамчатских стад четко выраженный предиктор, влияющий на модель, менее выражен. Как правило, большее значение имеют индексы PDO и WP . Однако в отдельных моделях вклад индексов $aSST$ и AO выше.

Подводя итог проведенному анализу взаимосвязей «климатические индексы — возврат», отметим, что для дальнейшего формирования прогностических моделей типа «запас–пополнение» возможно использование следующих комплексов климатических предикторов:

восточная Камчатка — PDO , WP и AO (август, сентябрь, декабрь), $aSST$ район 2 (август, сентябрь), район 4 (декабрь);

западная Камчатка — PDO , WP и AO (август, сентябрь), $aSST$ район 1 (август, сентябрь), район 3 (август, сентябрь).

При этом, учитывая выявленные максимальные показатели множественных коэффициентов корреляций, в прогностических моделях перспективно использование более ограниченного набора исходных данных. Для оценки потенциальных подходов горбуши восточной Камчатки наиболее подходит группа предикторов, примененная для района 2 (сентябрь), — F_1 (PDO_{09}), F_2 (WP_{09}), F_3 ($aSST_{09}$) и F_4 (AO_{09}). Для комплекса стад горбуши западной Камчатки более показательными будут предикторы, использованные в районе 3 (август), — F_1 (PDO_{08}), F_2 (WP_{08}), F_3 ($aSST_{08}$) и F_4 (AO_{08}).

Моделирование статистических связей типа «запас–пополнение»

Как известно, базисом любой прогностической модели типа «запас–пополнение» является наличие исходной информации о запасе (S). В отношении тихоокеанских лососей это количество производителей, отнерестившихся в реках рассматриваемого региона. При этом следует принимать во внимание, что данный вид водных биологических ресурсов относится к моноциклическим рыбам, поэтому формально пополнение общего запаса (R) формируется для каждого поколения лишь 1 раз. В связи с этим термин «пополнение» для возврата (подхода) тихоокеанских лососей не совсем точен. По сути терминология взаимосвязи «родители–потомство» более адекватно отражает принцип формирования продуктивности конечного запаса этих рыб. Однако при использовании прогностических моделей, дополнительно включающих климато-океанологические данные, разумнее применять определение, в котором данная взаимосвязь обозначается как модель типа «запас–пополнение», тем более что методические рекомендации по разработке материалов промысловых прогнозов для всех видов водных биологических ресурсов в рыбохозяйственных исследованиях указывают именно на использование этого определения в аналогичных моделях [Бабаян и др., 2018].

Северо-восточная Камчатка. В практике прогнозирования запасов горбуши Камчатки базисная связь «родители–потомство» для оценки подходов производителей к рекам северо-восточного побережья представлена на рис. 4. Описательная статистика этой регрессионной модели дана в табл. 3.

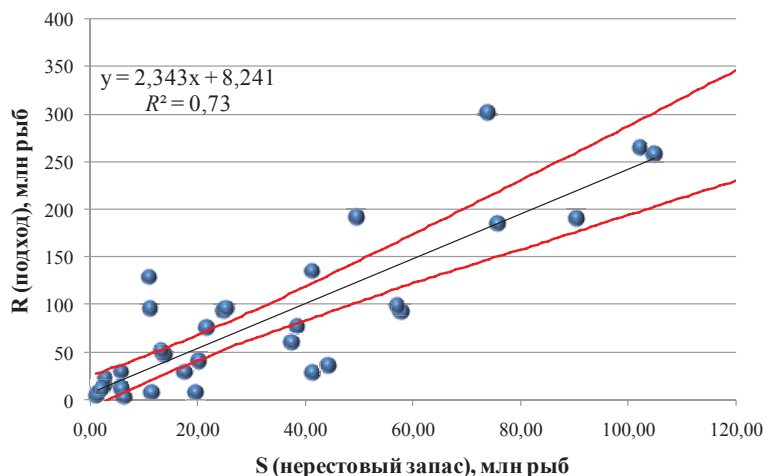


Рис. 4. Регрессионная модель для оценки численности подходов горбуши северо-восточной Камчатки на основе линейной зависимости «родители–потомство» по данным 1990–2023 гг., красные кривые показывают границы $\pm CI$ 95 % из переувыборки

Fig. 4. Regression model for estimating the abundance of pink salmon returns in northeastern Kamchatka based on the linear parent-offspring relationship for the data obtained in 1990–2023. Red curves limit the 95 % percentiles confidence intervals

Таблица 3

Описательная статистика регрессионной модели зависимости «родители–потомство» для горбуши северо-восточной Камчатки по данным 1990–2023 гг.

Table 3

Descriptive statistics for the regression model based on the parent-offspring relationship for pink salmon in northeastern Kamchatka (data of 1990–2023)

Регрессионная статистика						
R	0,853					
R ²	0,728					
Нормированный R ²	0,719					
SE	43,939					
Наблюдения	32					
Дисперсионный анализ						
	df	SS	MS	F	p	
Регрессия	1	155368,564	155368,564	80,475	< 0,001	
Остаток	3	57919,324	1930,644			
Итого	31	213287,888				
Модель						
Параметры	Коэффициенты	SE	t	p	−CI 95 %	+CI 95 %
Y-пересечение	8,241	11,493	0,717	0,479	−15,230	31,713
S	2,343	0,261	8,971	< 0,001	1,810	2,877

Как видно из представленных материалов, настоящая связь достаточно сильная, так как коэффициент детерминации (R^2) составляет 0,73. Таким образом, зависимость дает 73 % объяснения дисперсии искомого признака, т.е. ожидаемой величины подхода стад горбуши северо-восточной Камчатки. Однако существуют и другие варианты прогнозирования численности этой единицы запаса. Например, модель динамики численности поколений горбуши Карагинской подзоны, учитывающая в качестве независимых переменных температуру прибрежных вод в конце июня и численность родителей, описывает больше дисперсии ($R^2 = 0,791$) [Шевляков и др., 2024a]. Этот пример показывает перспективность включения дополнительных факторов среды в качестве предикторов прогностической модели.

Западная Камчатка. Аналогичная зависимость для комплекса стад горбуши западной Камчатки выражена в модели «родители–потомство» с прологарифмированными рядами наблюдений (рис. 5, табл. 4). В данном случае $R^2 = 0,60$. Подобный уровень

Рис. 5. Регрессионная модель для оценки численности подходов горбуши западной Камчатки на основе линейной зависимости «родители–потомство» по данным 1990–2023 гг., красные кривые показывают границы $\pm CI$ 95 % из перевертки

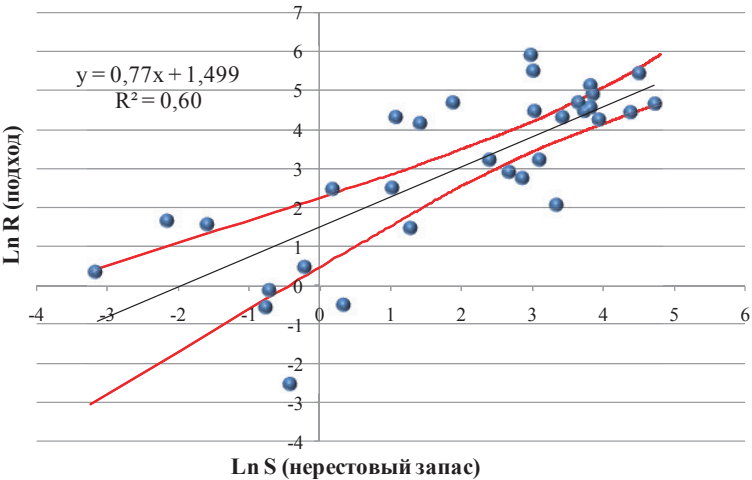


Fig. 5. Regression model for estimating the abundance of pink salmon returns in western Kamchatka based on the linear parent-offspring relationship (data of 1990–2023). Red curves limit the 95 % percentiles confidence intervals

Таблица 4

Описательная статистика регрессионной модели зависимости «родители–потомство» для горбуши западной Камчатки по данным 1990–2023 гг.

Table 4

Descriptive statistics for the regression model based on the parent-offspring relationship for pink salmon in western Kamchatka (data of 1990–2023)

Регрессионная статистика						
R	0,775					
R ²	0,600					
Нормированный R ²	0,587					
SE	1,350					
Наблюдения	32					
Дисперсионный анализ						
	df	SS	MS	F	p	
Регрессия	1	82,155	82,155	45,064	< 0,001	
Остаток	30	54,692	1,823			
Итого	31	136,848				
Модель						
Параметры	Коэффициенты	SE	t	p	−95 %	+95 %
Y-пересечение	1,499	0,326	4,597	0,000	0,833	2,164
Ln S	0,770	0,115	6,713	0,000	0,536	1,004

детерминации недостаточен для точного прогнозирования численности региональных подходов вида. Это указывает на необходимость применения расширенного формата моделирования прогноза, т.е. включения дополнительных предикторов.

Следующим этапом является моделирование взаимосвязей типа «запас–пополнение» с включением климато-океанологических предикторов, отражающих влияние факторов среды на формирование продуктивности поколений горбуши. Общий вид прогностических регрессионных моделей для оценки численности возвратов горбуши, определенных с помощью метода наименьших квадратов, выражен в формуле (7) для северо-восточной Камчатки, а для западной Камчатки в формуле (8):

$$R = b_1 S + b_2 F_1 + b_3 F_2 + b_4 F_3 + b_5 F_4 + b_0,$$
 (7)

$$\text{Ln } R = b_1 \text{Ln } S + b_2 F_1 + b_3 F_2 + b_4 F_3 + b_5 F_4 + b_0.$$
 (8)

Северо-восточная Камчатка. В отношении горбуши северо-восточного побережья Камчатки модель типа «запас–пополнение» представлена на рис. 6. Регрессионная статистика модели показана в табл. 5. Полученные результаты позволили повысить статистический уровень рассматриваемой зависимости — $R^2 = 0,81$.

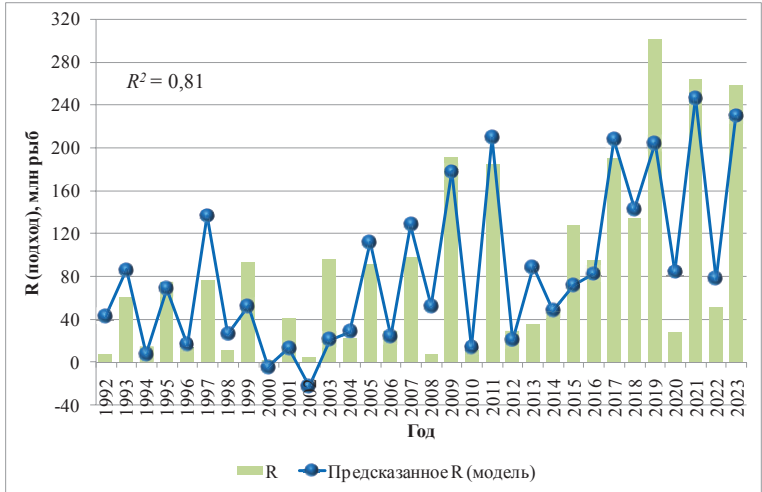


Рис. 6. Регрессионная модель для оценки численности подходов горбуши северо-восточной Камчатки на основе зависимости типа «запас–пополнение» с учетом климато-океанологических предикторов по данным 1990–2023 гг.

Fig. 6. Regression model for estimating the abundance of pink salmon returns in northeastern Kamchatka based on the stock–recruitment relationship including climatic and oceanographic factors (data of 1990–2023)

Таблица 5

Описательная статистика регрессионной модели зависимости типа «запас–пополнение» с учетом климато-океанологических факторов для горбуши северо-восточной Камчатки по данным 1990–2023 гг.

Table 5

Descriptive statistics for the regression model based on the stock–recruitment relationship including climatic and oceanographic factors for pink salmon in northeastern Kamchatka (data of 1990–2023)

Регрессионная статистика						
R	0,902					
R ²	0,814					
Нормированный R ²	0,778					
SE	39,086					
Наблюдения	32					
Дисперсионный анализ		df	SS	MS	F	p
Регрессия		5	173567,203	34713,441	22,722	< 0,001
Остаток		26	39720,684	1527,719		
Итого		31	213287,888			
Модель						
Параметры	Коэффициенты	SE	t	p	–CI 95 %	+CI 95 %
Y-пересечение	–2,190	11,415	–0,192	0,849	–25,655	21,274
S	2,114	0,264	8,021	< 0,001	1,572	2,656
F ₁	–1,707	6,665	–0,256	0,800	–15,406	11,992
F ₂	–8,781	7,236	–1,213	0,236	–23,655	6,094
F ₃	17,294	7,389	2,341	< 0,05	2,106	32,481
F ₄	–21,122	12,173	–1,735	0,095	–46,143	3,899

Западная Камчатка. Для горбуши западного побережья Камчатки многомерная регрессионная модель представлена на рис. 7. Соответственно, статистическое описание модели дано в табл. 6.

В данном случае статистическая значимость модели также заметно возросла по сравнению с первичной зависимостью «родители–потомство» — $R^2 = 0,69$. Этот показатель уже достаточно высок, так как позволяет прогнозировать тренд динамики численности подходов западнокамчатской горбуши.

Рис. 7. Регрессионная модель для оценки численности подходов горбуши западной Камчатки на основе зависимости типа «запас–пополнение» с учетом климато-океанологических предикторов по данным 1990–2023 гг.

Fig. 7. Regression model for estimating the abundance of pink salmon returns in western Kamchatka based on the stock–recruitment relationship including climatic and oceanographic factors (data of 1990–2023)

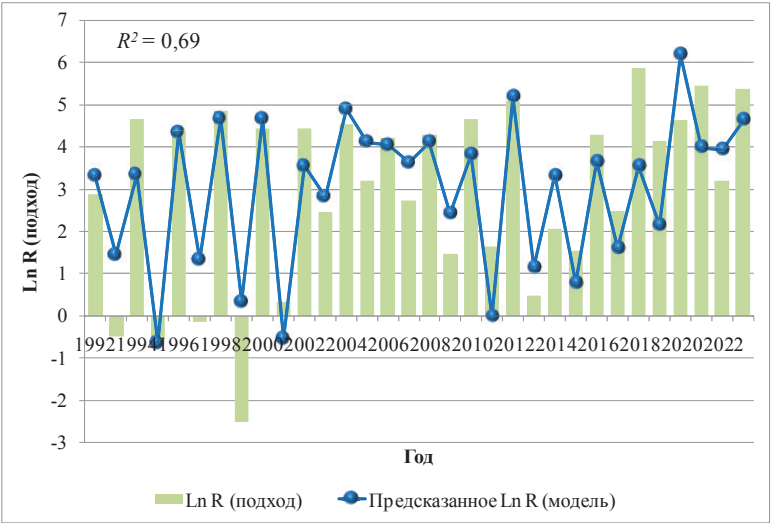


Таблица 6

Описательная статистика многомерной регрессионной модели зависимости типа «запас–пополнение» с учетом климато-океанологических факторов для горбуши западной Камчатки по данным 1990–2023 гг.

Table 6

Descriptive statistics for the multivariate regression model based on the stock–recruitment relationship including climatic and oceanographic factors for pink salmon in western Kamchatka (data of 1990–2023)

Регрессионная статистика						
R	0,829					
R²	0,687					
Нормированный R²	0,627					
SE	1,283					
Наблюдения	32					
Дисперсионный анализ						
	df	SS	MS	F	p	
Регрессия	5	94,076	18,815	11,437	< 0,001	
Остаток	26	42,771	1,645			
Итого	31	136,848				
Модель						
	Коэффициенты	SE	t	p	−CI 95 %	+CI 95 %
Y-пересечение	1,712	0,365	4,692	< 0,001	0,962	2,462
Ln S	0,697	0,114	6,125	< 0,001	0,463	0,931
F₁	0,091	0,200	0,457	0,652	−0,320	0,503
F₂	−0,342	0,256	−1,336	0,193	−0,868	0,184
F₃	−0,322	0,321	−1,003	0,325	−0,981	0,338
F₄	−0,891	0,499	−1,787	0,086	−1,916	0,134

В целом представленные варианты прогностических моделей типа «запас–пополнение» вполне отвечают задачам прогнозирования динамики численности горбуши Камчатского края. Однако необходимо понимать, что получить точную прогнозную величину потенциального подхода и вылова этого вида практически невозможно. Численность горбуши настолько подвержена флуктуации из-за многофакторности воздействия среды и эндогенных причин, что с помощью математических методов можно обосновать лишь величины, близкие к тем, что составят фактические подходы производителей в конкретный год. Поэтому прогностическую модель можно считать адекватной, если получится спрогнозировать даже условный тренд численности поколения вида. В упрощенной форме, например, — низкая, средняя или высокая численность подхода.

Ранее в работах специалистов КамчатНИРО более подробно рассматривались ориентиры градации запасов камчатской горбуши по величине потенциального подхода и вылова [Бугаев и др., 2023б]. Полагаем, что трендовый подход позволяет рационально сориентировать региональную рыбодобывающую промышленность при подготовке к лососевым путинам. Представителям рыбного промысла принципиально важно знать, на каком уровне будет происходить потенциальная добыча (вылов) горбуши в предстоящую пугину — 10 тыс. т, 50, 100, 150 тыс. т и т.д.

Однако следует отметить, что специалисты нередко занижают первоначальную расчетную величину прогнозируемого вылова (ПВ) не только горбуши, но и других видов тихоокеанских лососей. При этом трендовый порядок потенциальных подходов всегда сообщается представителям промышленности в рамках организационных мероприятий при подготовке к пугине, а также на заседаниях Комиссии по добыче (вылову) анадромных видов рыб в Камчатском крае. Подчеркнем, что искусственное занижение ПВ связано с предосторожным подходом и не представляет проблем для

рыбодобывающей промышленности, так как законодательно утверждена возможность осуществления корректировки ранее обозначенного объема ПВ с учетом фактических данных, полученных в результате оперативного биологического мониторинга промысловых единиц лососевых запасов в течение путины. Поэтому в случае правильно предсказанного тренда численности (изначально заниженного) осуществляется корректировка на увеличение объема ПВ.

Моделирование взаимосвязей «учет в море — возврат»

В настоящее время горбуша является единственным видом, в отношении которого опробована и уже давно применяется прогностическая модель «учет в море — возврат». Во-первых, это связано с высокой численностью вида, что позволяет получать достаточно достоверные оценки численности на полигонах исследований в бассейнах Берингова и Охотского морей в период осенней откочевки молоди из прибрежных зон в открытые воды. Во-вторых, горбуша имеет простую возрастную структуру, поэтому все учтенные рыбы в осенний период конкретного года возвращаются в родные водоемы на следующий год. Это дает возможность прогнозировать возврат вида с использованием прямой математической зависимости.

Основоположниками подобного метода прогнозирования возврата горбуши Камчатки были специалисты КамчатНИРО, которые начали проведение учетных траловых съемок в бассейнах Берингова и Охотского морей в 1980-е гг. [Ерохин, 2002, 2006, 2007]. В 1990–2000 гг. разработаны схемы траловых стаций в зонах высокой концентрации (полигоны исследований) камчатских стад горбуши. Прогнозы строили на основе зависимости «учет в море — возврат».

К концу 2000-х гг. высокая себестоимость проведения учетных траловых съемок на обширных акваториях Берингова и Охотского морей привела к сокращению, а впоследствии к полному прекращению этого вида исследований в КамчатНИРО. При этом в 1990–2000 гг. специалистами ТИНРО была сформирована система аналогичных траловых съемок, выполняемых практически на одних и тех же полигонах исследований в указанных водных объектах (см. рис. 2). Изначально подобные работы по районам проведения и содержанию позиционировались как масштабные комплексные биоэкологические исследования [Волвенко, 2003; Шунтов, 2005]. В принципе к настоящему времени их изначальный статус не изменился, но все больше данные съемки рассматриваются с позиции прикладного значения, прежде всего ориентированного на получение оценок численности массовых видов нектона, в отношении которых готовятся промысловые прогнозы. Важнейшим из прогнозируемых видов является горбуша.

В 2010-х гг. проведение учетных траловых съемок в Беринговом и Охотском морях полностью стало прерогативой ТИНРО. Специалисты КамчатНИРО выступали лишь в составе ихтиологических групп с целью сбора генетических и отолитных проб. По результатам съемок сотрудники ТИНРО ежегодно готовят прогнозы на основе взаимосвязи «учет в море — возврат» — отдельно для горбуши северо-восточной Камчатки и суммарно для всех регионов охотоморского бассейна. В последнем случае по отдельным регионам потенциальные возвраты, как правило, оцениваются на основе известных закономерностей среднесноголетнего долевого вклада каждого центра воспроизводства в общий запас охотоморской горбуши. Для этого используют данные промысловой статистики или оценки численности подходов.

В настоящей работе использованы только современные данные (2012–2023 гг.) о численности сеголеток горбуши, полученные специалистами ТИНРО при проведении учетных траловых съемок в Беринговом и Охотском морях. Ряды наблюдений синхронизированы для обоих водных объектов. При этом следует отметить, что с 2018 г. учетные траловые съемки ТИНРО осуществляются с одновременным использованием двух научно-исследовательских судов. Данный подход дает преимущество, так как учет молоди тихоокеанских лососей на полигонах исследований происходит за более

короткий период. Это позволяет получить уточненные оценки численности рыб без потери информативности по причине их миграционной активности. Полагаем, что по мере накопления ряда наблюдений по новой схеме учета моделирование зависимости «учет в море — возврат» будет строиться по новому временному периоду.

Северо-восточная Камчатка. Горбуша, воспроизводящаяся в реках северо-восточного побережья Камчатки, в августе-сентябре откочевывает в акваторию юго-западной части Берингова моря. Район осеннего нагула един для всех локальных стад/популяций вида в регионе. Как ранее уже было отмечено, данный комплекс стад горбуши рассматривается как единый промысловый запас. Поэтому возможно прямое моделирование прогноза численности вида для всего регионального запаса без учета внутривидовой структуры морских скоплений молоди.

На основе имеющихся данных получена прогностическая модель зависимости «учет в море — возврат» для горбуши северо-восточной Камчатки (рис. 8). Описательная регрессионная статистика модели дана в табл. 7.

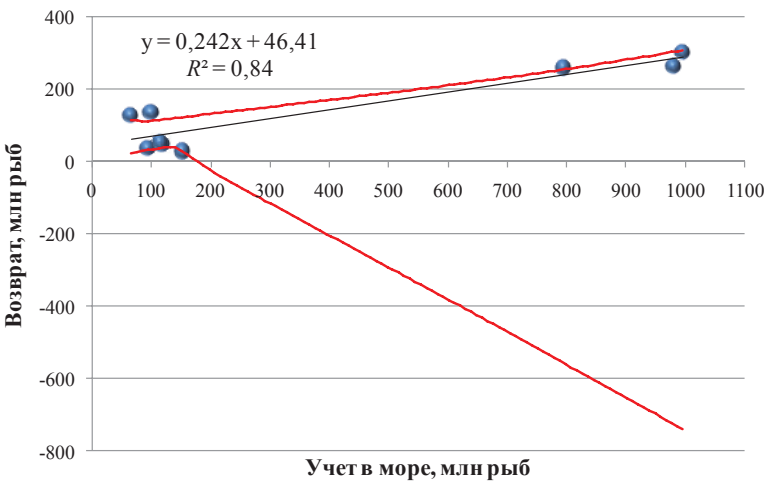


Рис. 8. Регрессионная модель для оценки численности подходов горбуши северо-восточной Камчатки на основе линейной зависимости «учет в море — возврат» по данным 2012–2023 гг. (отсутствуют данные 2015 и 2016 гг.), красные кривые показывают границы $\pm CI$ 95 % из перевыборки

Fig. 8. Regression model for estimating the abundance of pink salmon returns in northeastern

Kamchatka based on the linear relationship between the abundance at sea and the returns (data of 2012–2023, with missing 2015 and 2016). Red curves limit the 95 % percentiles confidence intervals

Таблица 7

Описательная статистика регрессионной модели зависимости «учет в море — возврат» для горбуши северо-восточной Камчатки по данным 2012–2023 гг.

Table 7

Descriptive statistics for the regression model based on the relationship between the abundance at sea and the returns for pink salmon in northeastern Kamchatka (data of 2012–2023)

Регрессионная статистика							
R	0,919						
R ²	0,844						
Нормированный R ²	0,821						
SE	46,034						
Наблюдения	9						
Дисперсионный анализ		df	SS	MS	F	p	
Регрессия		1	80122,032	80122,032	37,809	< 0,001	
Остаток		7	14834,049	2119,150			
Итого		8	94956,081				
Модель		df	SS	MS	F	p	
Параметры	Коэффициенты	SE	t	p	–CI 95 %	+CI 95 %	
У-пересечение	46,417	21,473	2,162	0,067	–4,359	97,192	
Учет в море	0,243	0,039	6,149	< 0,001	0,149	0,336	

Из представленных данных видно, что уровень детерминации модели достаточно высок — $R^2 = 0,84$, но в результате переВыборки доверительный интервал пересек 0. Данная модель вполне соответствует требованиям для прогнозирования динамики запасов тихоокеанских лососей, результаты которых предусматривают стандартную ошибку $\pm 25\text{--}30\%$. Отметим, что специалистами ТИНРО строятся аналогичные модели для комплекса стад горбуши северо-восточной Камчатки, которые также характеризуются высоким уровнем детерминации [Шевляков и др., 2023, 2024б].

Западная Камчатка. В бассейне Охотского моря, как отмечено выше, нагуливается молодь различных региональных комплексов стад горбуши. Причем вариабельность количества нагуливающейся молодежи зависит от динамики запасов вида в каждом конкретном регионе воспроизводства. Традиционным базисом при подготовке прогнозов численности горбуши на основе зависимости «учет в море — возврат» в охотоморском бассейне было разделение «северного» и «южного» комплексов стад. Уточним, что к «северному» комплексу традиционно относились стада горбуши, воспроизводящиеся в реках западнокамчатского и североохотоморского побережий. «Южный» комплекс стад включал рыб, воспроизводящихся на о. Сахалин, Курильских островах, в бассейне р. Амур и юго-западной части охотоморского побережья.

В течение 1990–2000 гг. в бассейне Охотского моря молодь горбуши западнокамчатского происхождения (условно «северный» комплекс стад) выделяли из смешанных скоплений путем анализа характера распределения траловых уловов и размерно-массовых показателей рыб [Ерохин, 2002, 2006]. При этом в середине 1990-х гг. по данным траловых съемок КамчатНИРО были выполнены первые исследования по генетической идентификации регионального происхождения молодежи горбуши в бассейне Охотского моря [Varnavskaya et al., 1998]. В качестве генетических маркеров использовали частоты аллозимных локусов. Полученные результаты позволили уточнить закономерности миграций западнокамчатской горбуши при откочевке от побережья в открытые воды. К сожалению, в последующий почти 15-летний период подобных исследований больше не проводили.

По мере увеличения численности западнокамчатской горбуши в 2010-е гг. все актуальнее становился вопрос оперативной дифференциации молодежи горбуши, имеющей различное региональное происхождение, в смешанных морских скоплениях. Однако было понятно, что любой метод, основанный на качественных морфометрических показателях рыб, не будет достаточно точным для решения проблемы идентификации молодежи горбуши в бассейне Охотского моря по районам происхождения.

Начиная с 2009 г. решением данной проблемы занялись специалисты-генетики КамчатНИРО и Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, которые осуществили дифференциацию «северного» и «южного» комплексов стад с помощью анализа распределения частот комбинированных гаплотипов митохондриальной ДНК [Шпигальская и др., 2011]. Впоследствии данные исследования ежегодно велись специалистами КамчатНИРО в режиме мониторинга. Все эти работы изначально были связаны с идеей необходимости получения адекватной модели «учет в море — возврат» для комплекса стад горбуши западной Камчатки.

В начале 2020-х гг. уже был накоплен достаточно репрезентативный ряд идентификационных оценок (долей) регионального состава молодежи горбуши («южный» и «северный» комплексы стад) по данным траловых уловов учетных съемок ТИНРО. На их основе получены адекватные оценки численности молодежи «северного» комплекса стад из общего количества сеголеток горбуши в бассейне Охотского моря. Дальнейшим этапом работы стало непосредственное разделение горбуши западной Камчатки и североохотоморского побережья. Для этого потенциальную долю (количество) рыб североохотоморского побережья выделяли из общей «северной» группировки стад на основе знания закономерностей статистики промысла горбуши в обоих регионах. Таким образом, стало возможным использование модели «учет в море — возврат» для

комплекса стад горбуши западного побережья Камчатки. Аналогичная модель уже была использована специалистами КамчатНИРО для подготовки региональных прогнозов вида в 2023 и 2024 гг.*. При этом в 2023 г. данный подход полностью оправдался по тренду (прогнозируемый вылов — 190 тыс. т, фактический вылов — 231 тыс. т).

Следует отметить, что в 2020-х гг. специалисты ТИНРО начали решать задачу по дифференциации молоди горбуши «северного» и «южного» комплексов стад с помощью кластерно-аналитического подхода с использованием в качестве первичных данных показателей индивидуальной массы самок из траловых уловов [Шевляков и др., 2023, 2024б]. На основе этого метода удавалось разделять сеголеток «северного» и «южного» комплексов стад. Полагаем, что в качестве альтернативы, данный метод оценки внутривидовой структуры молоди горбуши в охотоморском бассейне вполне актуален. Однако популяционно-генетические методы идентификации регионального состава рыб в смешанных морских скоплениях остаются предпочтительнее.

С учетом вышесказанного была построена регрессионная модель «учет в море — возврат» для комплекса стад западной Камчатки (рис. 9). Вводные данные, которые использовали для построения прогностической модели, представлены в табл. 8. Описательная регрессионная статистика модели дана в табл. 9.

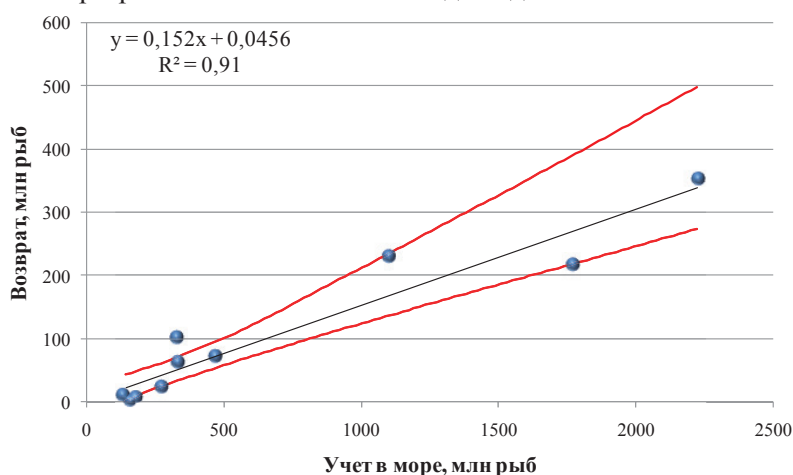


Рис. 9. Регрессионная модель для оценки численности подходов горбуши западной Камчатки на основе линейной зависимости «учет в море — возврат» по данным 2012–2023 гг. (отсутствуют данные 2014 г.), красные кривые показывают границы $\pm CI$ 95 % из переборки

Fig. 9. Regression model for estimating the abundance of pink salmon returns in western Kamchatka based on the linear relationship between the abundance at sea and the returns (data of 2012–2023, with missing 2014). Red curves limit the 95 % percentiles confidence intervals

Полученные результаты моделирования прогнозов динамики численности горбуши западной Камчатки демонстрируют очень высокий уровень детерминации по взаимосвязи «учет в море — возврат» — $R^2 = 0,91$. Соответственно, представленная модель отвечает всем необходимым требованиям для промыслового прогнозирования данной единицы запасов вида.

Диагностика связей типа «запас–пополнение»

Северо-восточная Камчатка. Оптимальной моделью для прогнозирования подходов горбуши к северо-восточной Камчатке от нерестового запаса родителей оказалась простая прямая пропорция с коэффициентом 2,436 и CI 95 % от 1,802 до 3,293 (прил. 2) или 2,403 в диапазоне CI 95 % от 1,780 до 3,249 с применением ортогональной ре-

* Лососи–2023 (путинный прогноз). Владивосток: ТИНРО, 2023. 104 с.; Лососи–2024 (путинный прогноз). Владивосток: ТИНРО, 2024.

Таблица 8

Модельные параметры, использованные для регрессионной модели зависимости «учет в море — возврат» для горбуши западной Камчатки по данным 2012–2023 гг.

Table 8

Model parameters used for the regression model based on the relationship between the abundance at sea and the returns for pink salmon in western Kamchatka (data of 2012–2023)

Модельные параметры (молодь)	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
Общая численность молоди в море, млн рыб	1128	569	696	1060	442	2752	678	555	2113	1271	2564
Доля молоди «северной» группировки стад в море, %	35	34	–	46	46	82	56	62	55	25	73
Численность молоди «северной» группировки стад в море, млн рыб	395	194	–	487	203	2257	380	344	1162	318	1872
Численность молоди западной Камчатки в море, млн рыб*	168	188	–	478	143	2223	341	337	1107	284	1773
Модельные параметры (производители)	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023
Численность подходов производителей западной Камчатки, млн рыб	1,6	7,7	4,6	71,2	11,8	350,0	62,0	100,8	229,0	23,3	215,2
Доля североохотоморских стад в вылове «северной» группировки стад, %**	57,3	3,0	56,8	1,9	29,5	1,5	10,1	2,0	4,7	10,6	5,3

* Определяется путем вычета доли/численности рыб, потенциально имеющих североохотоморское происхождение (Магаданская область).

** Определяется по соотношению фактического вылова горбуши западного побережья Камчатки и Магаданской области в год возврата, последующего после проведения учетной траловой съемки в бассейне Охотского моря.

Таблица 9

Описательная статистика регрессионной прогностической модели зависимости «учет в море — возврат» для горбуши западной Камчатки по данным 2012–2023 гг.

Table 9

Descriptive statistics for the regression predictive model based on the relationship between the abundance at sea and the returns for pink salmon in western Kamchatka (data of 2012–2023)

Регрессионная статистика						
<i>R</i>	0,956					
<i>R</i> ²	0,914					
Нормированный <i>R</i> ²	0,903					
<i>SE</i>	36,798					
Наблюдения	10					
Дисперсионный анализ						
	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	
Регрессия	1	115225,0	115225,0	85,090	< 0,001	
Остаток	8	10833,12	1354,14			
Итого	9	126058,1				
Модель						
Параметры	Коэффициенты	<i>SE</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	− <i>CI</i> 95 %	+ <i>CI</i> 95 %
У-пересечение	0,045	16,446	0,003	0,997	−37,879	37,970
Учет	0,152	0,016	9,224	< 0,001	0,114	0,190

грессии (прил. 3). Любое усложнение такой простой модели по формулам (1, 4, 8) и др. вело к увеличению информационных критериев (ухудшению моделей). Однако в результате многократной перекрестной проверки установлено, что в зависимости от зерна генератора псевдослучайных чисел в оптимальные модели могут входить почти все факторы, кроме F1, но не вместе, а в более простых конфигурациях моделей, чем представленная в табл. 5. Таким образом, мы повторили процедуры смены зерна в случайном лесе по опубликованным скриптам [Фельдман, 2020], переключив их в режим регрессии, а не классификации (прил. 4). Использование идентичного пакета *Boruta* [Kursa, Rudnicki, 2010] позволило нам подтвердить, что пока ни один из предложенных факторов не может считаться достаточно надежным для прогнозирования, так как их эффект буквально не отличался от шума (рис. 10).

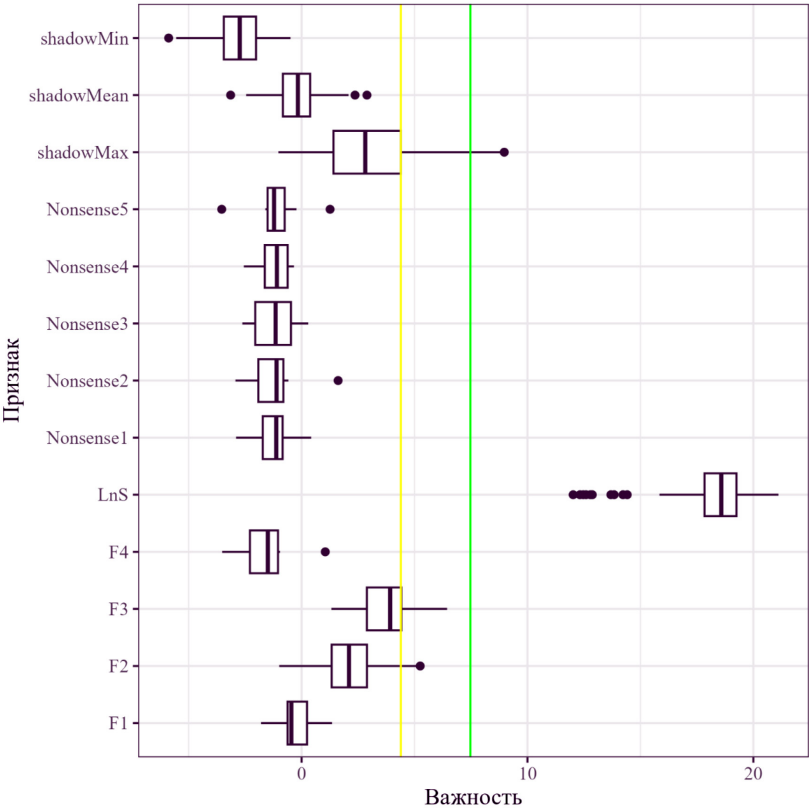


Рис. 10. Результат алгоритма *Boruta* (чем выше Z-показатели уменьшения точности, тем выше важность) для северо-восточной Камчатки: признаки, важность которых выше порога shadowMax, признаются подтвержденными, желтая вертикаль показывает 75,0 % распределения, а зеленая — 97,5 % распределения shadowMax; Nonsense1...5 являются случайным замесом соответствующих признаков F1...F4 и LnS

Fig. 10. Result of the *Boruta* algorithm (Z-scores of accuracy decreasing) for northeastern Kamchatka: the signs with importance higher the shadowMax threshold are reckoned as confirmed. Vertical lines: yellow — 75,0 %, green — 97,5 % of the shadowMax parameter distribution; Nonsense1...5 are a random mixture of the corresponding features F1...F4 and LnS

Самой показательной проверкой качества прогнозирования оказалась средняя абсолютная шкалированная ошибка (MASE). Она в модели Рикера, настроенной на данных без последних 5 лет наблюдений, составила 1,167, а в модели прямой пропорции MASE достиг 0,599 (прил. 5). Это значит, что в тесте на последних 5 годах наивный прогноз (следующий год повторит данный по величине R) был лучше, чем модель Рикера (MASE > 1). Аналогично модель прямой пропорции была ближе к тестовым данным, чем наивный прогноз (MASE < 1).

Западная Камчатка. Оптимальной моделью для прогнозирования подходов горбуши к западной Камчатке от нерестового запаса родителей оказалась простая прямая пропорция с коэффициентом 2,866 и CI 95 % от 1,721 до 4,774 (прил. 6) или 2,868 в диапазоне CI 95 % от 1,887 до 4,378 с применением ортогональной регрессии, с которой модель Рикера оказывается более предпочтительной (прил. 7). Дальнейшее усложнение модели Рикера вело к увеличению информационных критериев (снижению качества прогнозирования). Однако в результате многократной перекрестной проверки установлено, что в зависимости от зерна генератора псевдослучайных чисел в оптимальные модели могут входить все факторы, но не вместе, а в более простых конфигурациях моделей, чем представленная в табл. 6. Таким образом, мы повторили процедуры смены зерна в случайном лесе по опубликованным скриптам [Фельдман, 2020], переключив их в режим регрессии, а не классификации (прил. 8). Использование идентичного пакета *Boruta* позволило нам подтвердить, что пока ни один из предложенных факторов не может считаться достаточно надежным для прогнозирования, так как их эффект буквально не отличался от шума (рис. 11).

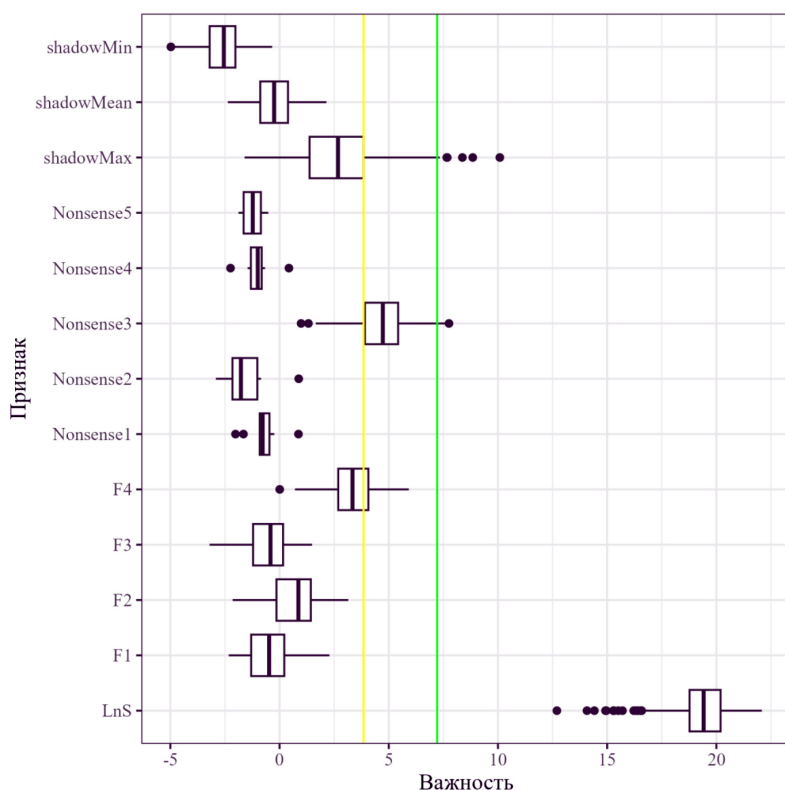


Рис. 11. Результат алгоритма *Boruta* для западной Камчатки. Пояснения см. на рис. 10
Fig. 11. Result of the *Boruta* algorithm for western Kamchatka. See explanation at Fig. 10

Проверка качества прогнозирования по MASE в модели Рикера, настроенной на данных без последних 5 лет наблюдений, составила 1,031, а в модели прямой пропорции MASE достиг 1,157 (прил. 9). Это значит, что в тесте на последних 5 годах наивный прогноз (следующий год повторит данный по величине R) был лучше, чем модель Рикера или прямой пропорции ($MASE > 1$). Таким образом, пока нельзя назвать ни одну из проверенных моделей для западной Камчатки надежной.

Закключение

В результате выполненной работы представлены различные варианты используемых в КамчатНИРО прогностических моделей для оценки численности запасов

(подход, возврат) горбуши Камчатского края. В качестве исходных базовых данных служили ряды наблюдений, характеризующих численность нерестовых запасов и подходов вида в 1990–2023 гг.

Исследования позволили определить наиболее активные климато-океанологические факторы, которые могут быть использованы в качестве предикторов для прогнозирования. К таковым отнесены следующие климатические показатели: индекс Тихоокеанской декадной осцилляции (*PDO*), Западно-Тихоокеанский циклонический индекс (*WP*), индекс Арктической осцилляции (*AO*). В качестве дополнительного параметра использовали дифференцированные по районам и месяцам данные аномалий температуры поверхности океана (*aSST*), которые позволили отследить опосредованную реакцию влияния терморегима вод на ранних этапах морского нагула горбуши на формирование численности ее подходов. На основе выявленных закономерностей были построены прогностические модели типа «запас–пополнение» с учетом климато-океанологических данных для оценки динамики численности возвратов горбуши северо-восточной и западной Камчатки. В первом случае объяснение прогнозов ожидаемых подходов составило 81 % ($R^2 = 0,81$), а во втором — 69 % ($R^2 = 0,69$).

Отдельным блоком рассмотрены методы прогнозирования численности горбуши с использованием регрессионных моделей «учет в море — возврат». По данным учетных траловых съемок ТИНРО были построены зависимости, отражающие связь оцененной численности сеголеток на полигонах исследований в Беринговом и Охотском морях с величиной подходов производителей северо-восточной и западной Камчатки. В бассейне Охотского моря для определения численности западнокамчатской горбуши использовали данные генетической идентификации регионального состава молоди в смешанных траловых уловах. Для горбуши северо-восточной и западной Камчатки объяснение прогнозов ожидаемых подходов составило соответственно 84 % ($R^2 = 0,84$) и 91 % ($R^2 = 0,91$).

Все представленные в тексте статьи регрессионные модели имеют высокую долю описанной дисперсии. Однако анализ их обобщающей способности показал, что все они были переобучены, но и простые модели Рикера или прямой пропорции нельзя назвать достаточно надежными для прогнозирования подходов к западной Камчатке. Тем не менее к северо-восточной Камчатке подходы горбуши, по всей вероятности, находятся в прямой зависимости от числа родителей. Наиболее часто среди всех дополнительных предикторов в различных испытаниях моделей для прогнозирования подходов горбуши оставался *F3* (*aSST*) со средним тестовым $R^2 = 0,62$ у северо-восточной Камчатки, а у западной Камчатки — *F4* (*AO*) со средним тестовым $R^2 = 0,47$.

Для практического прогнозирования численности запасов горбуши Камчатского края, возможно, необходимо применять в комплексе рассмотренные модели типа «запас–пополнение» и «учет в море — возврат». Это позволит более адекватно учесть многофакторную природу процессов, влияющих на формирование численности региональных запасов вида. Однако модель «учет в море — возврат» у северо-восточной Камчатки обладает крайне высокой неустойчивостью параметров и требует дальнейшего накопления наблюдений.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность сотрудникам КамчатНИРО: за сбор генетических материалов во время экспедиционных работ на научно-исследовательских судах — специалистам лаборатории рыбохозяйственной экологии А.П. Лозовому, А.В. Кожевникову, И.А. Заочному; за обработку генетических проб — специалистам лаборатории молекулярной генетики А.Н. Косициной, В.В. Савенкову, А.М. Денисенко, У.О. Муравской.

The authors are grateful to their colleagues from KamchatNIRO: A.P. Lozovoy, A.V. Kozhevnikov, and I.A. Zaachny for collecting genetic samples aboard research

vessels and A.N. Kositsina, V.V. Savenkov, A.M. Denisenko, and U.O. Muravskaya for cameral processing of the genetic samples.

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.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

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

The authors state that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

А.В. Бугаев — обобщение и анализ материалов, подготовка демонстрационных материалов, математические расчеты, написание статьи.

О.Б. Тепнин — подготовка и предоставление климато-океанологических данных.

Н.Ю. Шпигальская — выполнение генетической идентификации регионального происхождения молоди горбуши из траловых уловов в бассейне Охотского моря.

В.В. Кулик — диагностика обобщающей способности моделей, подготовка демонстрационных материалов, редактирование.

A. V. Bugaev — data generalization and analysis, illustrations, mathematical calculations, writing the text; O. B. Tepnin — climatic and oceanographic data providing and processing; N. Yu. Shpigalskaya — genetic identification of origin for juvenile pink salmon from trawl catches obtained in the Okhotsk Sea; V. V. Kulik — diagnostics of generalization ability of models, illustrations, editing.

Список литературы

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

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

Бугаев А.В., Герлиц А.И. Характеристика нагульных миграций заводской молоди тихоокеанских лососей в бассейне Охотского моря и прилегающих водах Тихого океана в осенне-зимний период (региональная идентификация, численность и распределение уловов, биологические показатели, оценки смертности) // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 1. — С. 16–45. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-16-45. EDN: QCEING.

Бугаев А.В., ЗикунOVA О.В., Артюхина Н.Б., Шубкин С.В. Аналитический обзор итогов лососевых путин в Камчатском крае в 2018–2022-х гг. (прогнозы, промысел, запасы). Сообщение 2 (нерка, кижуч, чавыча) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2023а. — Вып. 68. — С. 42–62. doi 10.15853/2072-8212.2023.68.42-62

Бугаев А.В., ЗикунOVA О.В., Шпигальская Н.Ю. и др. Аналитический обзор итогов лососевых путин в Камчатском крае в 2018–2022-х гг. (прогнозы, промысел, запасы). Сообщение 1 (горбуша, кета) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2023б. — Вып. 68. — С. 5–41. DOI: 10.15853/2072-8212.2023.68.5-41.

Бугаев А.В., ЗикунOVA О.В., Артюхина Н.Б., Шубкин С.В. Итоги лососевой путины в Камчатском крае в 2023 г. // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2024. — № 18. — С. 19–41. DOI: 10.26428/losos_bull18-2024-19-41. EDN: SAXNEI.

Бугаев А.В., Тепнин О.Б. Оценка влияния некоторых климатических факторов на численность азиатских стад горбуши и кеты // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 67–87.

Бугаев А.В., Тепнин О.Б. Продуктивность тихоокеанских лососей: влияние термических условий вод в период первой зимы в бассейне Северной Пацифики // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 158. — С. 89–111.

Бугаев А.В., Тепнин О.Б., Радченко В.И. Климатическая изменчивость и продуктивность тихоокеанских лососей Дальнего Востока России // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2018. — Вып. 49. — С. 5–50. DOI: 10.15853/2072-8212.2018.49.5-50.

Бугаев А.В., Фельдман М.Г., Тепнин О.Б., Коваль М.В. Аномалии температуры поверхности воды в западной части Северной Пацифики — потенциальный климатический предиктор прогнозирования тихоокеанских лососей Камчатки // Вопр. рыб.-ва. — 2021. — Т. 22, № 4. — С. 46–62. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-46-62.

Волвенко И.В. Морфометрические характеристики стандартных биостатистических районов для биоценологических исследований рыболовной зоны России на Дальнем Востоке // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 27–42.

Датский А.В., Кулик В.В., Датская С.А. Динамика обилия массовых промысловых рыб дальневосточных морей и прилегающих районов открытой части Тихого океана и влияющие на неё факторы // Тр. ВНИРО. — 2021. — Т. 186. — С. 31–77. DOI: 10.36038/2307-3497-2021-186-31-77.

Ерохин В.Г. Биология молоди тихоокеанских лососей в прикамчатских водах Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2002. — 24 с.

Ерохин В.Г. Методико-биологические основы морского мониторинга тихоокеанских лососей в научной практике КамчатНИРО // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2007. — Вып. 9. — С. 50–78.

Ерохин В.Г. Оценка нерестовых возвратов горбуши и нерки западной Камчатки по материалам траловых учетов их молоди в Охотском море // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-Центр, 2006. — С. 248–252.

Зеленина Д.А., Животовский Л.А., Сошина В.А. и др. Внутривидовая дифференциация азиатской горбуши по данным о последовательности митохондриального гена *Cytb* // Генетика. — 2022. — Т. 58, № 11. — С. 1280–1291. DOI: 10.31857/S0016675822110145.

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

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

Косицына А.И., Шпигальская Н.Ю., Сергеев А.А. и др. Генетическая идентификация молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) Охотоморского бассейна по результатам рестрикционного анализа митохондриальной ДНК и анализа однонуклеотидных полиморфизмов // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2022. — Вып. 66. — С. 52–67. DOI: 10.15853/2072-8212.2022.66.52-67.

Остроумов А.Г. Опыт применения аэрометодов для оценки заполнения нерестилищ лососями // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. — М. : Наука, 1964. — С. 90–99.

Остроумов А.Г. Опыт применения аэрометодов учета тихоокеанских лососей в реках Камчатки. — Петропавловск-Камчатский : Книжная редакция «Камчатской правды», 1962. — 41 с.

Фельдман М.Г. Использование метода Random Forest в целях прогнозирования подходов горбуши северо-востока Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2020. — Вып. 59. — С. 76–96. DOI: 10.15853/2072-8212.2020.59.76-96.

Фельдман М.Г., Бугаев А.В. Современные принципы управления запасами горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Камчатского края (динамика численности, прогнозирование, регулирование промысла) // Вопр. рыб.-ва. — 2021. — Т. 22, № 4. — С. 86–95. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-86-95.

Фельдман М.Г., Бугаев А.В., Тепнин О.Б. Результаты использования климато-океанологических предикторов для модели случайного леса (Random Forest) в целях прогнозирования динамики численности подходов горбуши Западной Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2022. — Вып. 65. — С. 42–51. DOI: 10.15853/2072-8212.2022.65.42-51.

Фельдман М.Г., Шевляков Е.А. Выживаемость камчатской горбуши как результат совокупного воздействия плотностной регуляции и внешних факторов среды // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 182. — С. 88–114. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-182-88-114.

Фельдман М.Г., Шевляков Е.А., Дубынин В.А. Оценка величины, прогноз и управление запасами тихоокеанских лососей в Камчатском крае // Современное состояние и перспективы лососевого хозяйства на Дальнем Востоке России : мат-лы науч. конф. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2018. — С. 38–48. <http://www.sakhniro.ru/userfiles/conference%207-8.11.2017/materials2017.pdf>.

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. — 2024а. — Т. 204, вып. 1. — С. 30–47. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-30-47. EDN: RVYEMU.

Шевляков Е.А., Сомов А.А., Шевляков В.А. и др. Промысел горбуши в Дальневосточном рыбопромысловом бассейне в 2023 г.: предварительные исследования, прогноз, интерпретация итогов путины // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2024б. — № 18. — С. 97–104. DOI: 10.26428/losos_bull18-2024-97-104. EDN: ESMRWK.

Шевляков Е.А., Маслов А.В. Реки, определяющие воспроизводство тихоокеанских лососей на Камчатке, как реперы для оценки заполнения нерестового фонда // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 164. — С. 114–139.

Шевляков Е.А., Сомов А.А., Шевляков В.А. и др. Промысел горбуши в Дальневосточном рыбопромысловом бассейне в 2022 г.: предварительные исследования, прогноз, интерпретация итогов путины // Бюл. № 17 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2023. — С. 101–109. DOI: 10.26428/losos_bull17-2023-101-109. EDN: SYLNEO.

Шпигальская Н.Ю., Брыков В.А., Кухлевский А.Д. и др. Региональная идентификация смешанных морских скоплений молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) на основе изменчивости фрагмента Cytb/D-loop митохондриальной ДНК // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 165. — С. 89–103.

Шунтов В.П. Опыт создания новой базы данных биологических ресурсов дальневосточных морей // Вопр. рыб-ва. — 2005. — Т. 6, № 2(22). — С. 172–190.

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

Boggs P.T., Donaldson J.R., Byrd R.H., Schnabel R.B. Algorithm 676: ODRPACK: software for weighted orthogonal distance regression // ACM Trans. Math. Softw. — 1989. — Vol. 15, Iss. 4. — P. 348–364. DOI: 10.1145/76909.76913.

Karpenko V.I. Ocean mortality of Northeast Kamchatka pink salmon and influencing factors // NPAFC Bull. — 1998. — № 1. — P. 251–261. <https://www.npafc.org/wp-content/uploads/Bulletins/Bulletin-1/page-251-261Karpenko.pdf>.

Kursa M.B., Rudnicki W.R. Feature Selection with the Boruta Package // J. of Statistical Software. — 2010. — Vol. 36, Iss. 11. — P. 2–12. DOI: 10.18637/jss.v036.i11.

Ogle D.H. Introductory Fisheries Analyses with R. — CRC Press : Chapman & Hall/CRC The R Series, 2016. — 304 p.

Ricker W.E. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations : Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada. — Ottawa : Department of the Environment, Fisheries and Marine Service, 1975. — Bull. 191. — 382 p.

Ricker W.E. Stock and recruitment // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1954. — Vol. 11, № 5. — P. 559–623. DOI: 10.1139/f54-039.

Rounsefell G.A. Factors causing decline in sockeye salmon of Karluk River, Alaska // U.S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull. — 1958. — Vol. 58. — P. 83–169. https://spo.nmfs.noaa.gov/sites/default/files/pdf-content/fish-bull/rounsefell_1.pdf.

Varnavskaya N.V., Erokhin V.G., Davydenko V.A. Determining area of origin of pink salmon juveniles on their catadromous migration in the Okhotsk Sea in 1995 using genetic stock identification techniques // NPAFC Bull. — 1998. — № 1. — P. 274–284. <https://www.npafc.org/wp-content/uploads/Bulletins/Bulletin-1/page-274-284Varnavskaya.pdf>.

References

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

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

Bugaev, A.V. and Gerlits, A.I., The characteristics of feeding migrations of hatchery-reared pacific salmon juveniles in the Sea of Okhotsk basin and adjacent Pacific waters in the autumn–winter period (regional identification, abundance, distribution of catches, biological characteristics, and mortality rate estimates), *Russ. J. Mar. Biol.*, 2023, vol. 49, no. 7, pp. 546–568. doi 10.1134/s1063074023070039

Bugaev, A.V., Zikunova, O.V., Artyukhina, N.B., and Shubkin, S.V., Analytical review of the results of salmon fisheries in Kamchatka Territory in 2018–2022 (forecasts, fisheries, stocks). Communication 2 (Sockeye salmon, Coho salmon, Chinook salmon), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2023, vol. 68, pp. 42–62. doi 10.15853/2072-8212.2023.68.42-62

Bugaev, A.V., Zikunova, O.V., Shpigalskaya, N.Yu., Artyukhina, N.B., Shubkin, S.V., Kovalenko, M.N., and Lozovoy, A.P., Analytical review of the results of salmon fisheries in Kamchatka Territory in 2018–2022 (forecasts, fisheries, stocks). Communication 1 (Pink salmon, Chum salmon), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2023, vol. 68, pp. 5–41. doi 10.15853/2072-8212.2023.68.5-41

Bugaev, A.V., Zikunova, O.V., Artyukhina, N.B., and Shubkin, S.V., Results of the salmon fishery season in Kamchatka Region in 2023, *Bull. study of Pacific Salmon in the Far East*, Vladivostok: TINRO, 2024, no. 18, pp. 19–41. doi 10.26428/losos_bull18-2024-19-41. EDN: CAXNEI.

Bugaev, A.V. and Tepnin, O.B., Estimation of some climatic factors influence on abundance of asian pink and chum salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 166, pp. 67–87.

Bugaev, A.V. and Tepnin, O.B., Productivity of Pacific salmon: influence of water thermal conditions during the period of first winter in the basin of North Pacific, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 158, pp. 89–111.

Bugaev, A.V., Tepnin, O.B., and Radchenko, V.I., Climate variability and pacific salmon productivity in Russian Far East, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2018, vol. 49, pp. 5–50. doi 10.15853/2072-8212.2018.49.5-50

Bugaev, A.V., Pheldman, M.G., Tepnin, O.B., and Koval, M.V., On the use of the data of the anomaly of the water surface temperature in the western part of the northern Pacific as a potential climatic predictor for predicting the number of Pacific salmon of Kamchatka, *Vopr. Rybolov.*, 2021, vol. 22, no. 4, pp. 46–62. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-4-46-62

Volvenko, I.V., Morphometric characteristic of standard biostatistical regions for biocenological researches of Russian fishing zone on Far East, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 132, pp. 27–42.

Datsky, A.V., Kulik, V.V., and Datskaya, S.A., The dynamics of the abundance of commercial fish in the Far Eastern seas and adjacent areas of the open part of the Pacific Ocean and factors influencing it, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 186, pp. 31–77. doi 10.36038/2307-3497-2021-186-31-77

Erokhin, V.G., Biology of juvenile Pacific salmon in the Kamchatka waters of the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2002.

Yerokhin, V.G., Methodical and biological basis of marine monitoring of Pacific Salmon in scientific practice of KamchatNIRO, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2007, vol. 9, pp. 50–78.

Erokhin, V.G., Assessment of spawning returns of pink salmon and sockeye salmon from western Kamchatka based on trawl surveys of their juveniles in the Sea of Okhotsk, *Byull. no. 1 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 1 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006, pp. 248–252.

Zelenina, D.A., Zhivotovsky, L.A., Soshnina, V.A., Vilkova, O.Yu., and Glubokovsky, M.K., Intraspecies Differentiation of the Asian Pink Salmon inferred from the Mitochondrial cytb Gene sequences, *Russ. J. Genet.*, 2022, vol. 58, no. 11, pp. 1323–1333. doi 10.1134/s1022795422110138

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

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

Kositsyna, A.I., Shpigalskaya, N.Yu., Sergeev, A.A., Soshnina, V.A., Savenkov, V.V., Denisenko, A.D., Muravskaya, U.O., and Zelenina, D.A., Genetic identification of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) in the Okhotsk Sea basin based on the results of restriction analysis of mitochondrial DNA and analysis of single-nucleotide polymorphism, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2022, vol. 66, pp. 52–67. doi 10.15853/2072-8212.2022.66.52-67

Ostroumov, A.G., The experience of using aerial methods to assess the filling of spawning grounds with salmon, in *Lososevoye khozyaystvo Dal'nego Vostoka* (Salmon farming in the Far East), Moscow: Nauka, 1964, pp. 90–99.

Ostroumov, A.G., *Opyt primeneniya aerometodov ucheta tikhookeanskikh lososey v rekakh Kamchatki* (The experience of using aeromethods of Pacific salmon accounting in the rivers of Kamchatka), Petropavlovsk-Kamchatsky: Book edition of Kamchatka Pravda, 1962.

Feldman, M.G., Using the decisions of the random forest algorithm for the purposes of forecasting pink salmon runs on north-eastern Kamchatka, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2020, vol. 59, pp. 76–96. doi 10.15853/2072-8212.2020.59.76-96

Feldman, M.G. and Bugaev, A.V., Modern principles of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) stocks management in the Kamchatka region (population dynamics, forecasting, fishing regulation), *Vopr. Rybolov.*, 2021, vol. 22, no. 4, pp. 86–95. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-4-86-95

Feldman, M.G., Bugaev, A.V., and Tepnin, O.B., Results of using climate-oceanological predictors in a Random Forest model for the forecast of stock abundance dynamics of pink salmon runs in Western Kamchatka, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2022, vol. 65, pp. 42–51. doi 10.15853/2072-8212.2022.65.42-51

Feldman, M.G. and Shevlyakov, E.A., Survival of Kamchatka pink salmon as result of combined influence of density regulation and environmental factors, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 182, pp. 88–114. doi 10.26428/1606-9919-2015-182-88-114

Feldman, M.G., Shevlyakov, E.A., and Dubynin, V.A., Assessment of the size, forecast and management of Pacific salmon stocks in the Kamchatka Territory, in *Sovremennoe sostoyanie i perspektivy lososevogo khozyaistva na Dal'nem Vostoke Rossii* (Scientific conference “Current state and prospects of salmon farming in the Russian Far East”), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2018, pp. 38–48. <http://www.sakhniro.ru/userfiles/conference%207-8.11.2017/materials2017.pdf>

Shevlyakov, E.A., Dederer N.A., Ostrovsky, V.I., and 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. doi 10.26428/1606-9919-2024-204-30-47. EDN: RVYEMU.

Shevlyakov, E.A., Somov, A.A., Shevlyakov, V.A., Kanzeparova, A.N., Dederer, N.A., and Melnikov, I.V., Pink salmon fishery in the Far-Eastern fishing basin in 2023: preliminary studies, forecast, interpretation of the fishing season results, *Bull. study of Pacific Salmon in the Far East*, Vladivostok: TINRO, 2024, no. 18, pp. 97–104. doi 10.26428/losos_bull18-2024-97-104. EDN: ESMRWK.

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

Shevlyakov, E.A., Somov, A.A., Shevlyakov, V.A., Kanzeparova, A.N., Dederer, N.A., and Melnikov, I.V., Pink salmon fishery in the Far-Eastern fishing basin in 2022: preliminary studies, forecast, interpretation of the fishing season results, in *Bull. No. 17 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 17 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2023, pp. 101–109. doi 10.26428/losos_bull17-2023-101-109. EDN: SYLHEO.

Shpigalskaya, N.Y., Brykov, V.A., Kukhlevsky, A.D., Saravansky, O.N., Klimov, A.V., Chetvertak, A.A., and Shevlyakov, E.A., Regional identification of mixed aggregations of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the sea on the base of mitochondrial DNA Cytb/D-loop fragment variety, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 165, pp. C. 89–103.

Shuntov, V.P., Experience of creating new information database for biological resources of the Far Eastern Seas, *Vopr. Rybolov.*, 2005, vol. 6, no. 2(22), pp. 172–190.

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.

Boggs, P.T., Donaldson, J.R., Byrd, R.H., and Schnabel, R.B., Algorithm 676: ODRPACK: software for weighted orthogonal distance regression, *ACM Trans. Math. Softw.*, 1989, vol. 15, no. 4, pp. 348–364. doi 10.1145/76909.76913

Karpenko, V.I., Ocean mortality of Northeast Kamchatka pink salmon and influencing factors, *NPAFC Bull.*, 1998, no. 1, pp. 251–261. <https://www.npafc.org/wp-content/uploads/Bulletins/Bulletin-1/page-251-261Karpenko.pdf>.

Kursa, M. and Rudnicki, W., Feature Selection with the Boruta Package, *J. of Statistical Software*, 2010, vol. 36, no. 11, pp. 2–12. doi 10.18637/jss.v036.i11

Ogle, D.H., *Introductory Fisheries Analyses with R*, CRC Press: Chapman & Hall/CRC The R Series, 2016.

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

Ricker, W.E., Stock and recruitment, *J. Fish. Res. Bd Canada*, 1954, vol. 11, no. 5, pp. 559–623. doi 10.1139/f54-039

Rounsefell, G.A., Factors causing decline in sockeye salmon of Karluk River, Alaska, *U.S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull.*, 1958, vol. 58, pp. 83–169. https://spo.nmfs.noaa.gov/sites/default/files/pdf-content/fish-bull/rounsefell_1.pdf

Varnavskaya, N.V., Erokhin, V.G., and Davydenko, V.A., Determining area of origin of pink salmon juveniles on their catadromous migration in the Okhotsk Sea in 1995 using genetic stock identification techniques, *NPAFC Bull.*, 1998, no. 1, pp. 274–284. <https://www.npafc.org/wp-content/uploads/Bulletins/Bulletin-1/page-274-284Varnavskaya.pdf>. Cited May 13, 2024.

R Core Team, *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2024, version 4.4.0. <https://www.R-project.org/>. Cited May 13, 2024.

https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/daily_ao_index/monthly.ao.index.b50.current.ascii. Cited May 13, 2024.

<https://www.ncei.noaa.gov/access/monitoring/pdo/>. Cited May 13, 2024.

<https://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/teledoc/telecontents.shtml>. Cited May 13, 2024.

<https://www.ncei.noaa.gov/pub/data/cmb/ersst/v5/netcdf/>. Cited May 13, 2024.

Spiess, A.-N., *onls: Orthogonal Nonlinear Least-Squares Regression*. R package version 0.1-2. <https://CRAN.R-project.org/package=onls>. Cited May 13, 2024.

Working Group on Stock Assessment NPAFC. The status and trends of Pacific salmon and steelhead trout stocks with linkages to their ecosystem, *NPAFC Tech. Rep.*, 2023, no. 19, 256 p. doi 10.23849/LOEX7610

Lososi–2023 (putinnyi prognoz) (Salmon–2024 (Fishing forecast)), Vladivostok: TINRO, 2023.

Lososi–2024 (putinnyi prognoz) (Salmon–2024 (Fishing forecast)), Vladivostok: TINRO, 2024.

Поступила в редакцию 19.04.2024 г.

После доработки 15.05.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

*The article was submitted 19.04.2024; approved after reviewing 15.05.2024;
accepted for publication 5.06.2024*