



ISSN 1606-9919

Научный журнал

ИЗВЕСТИЯ ТИНРО

Год основания 1928



IZVESTIYA TINRO

2025. Том 205, вып. 3

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

Импакт-фактор РИНЦ: 1,006

Периодичность: 4 раза в год

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

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

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ 407

Долганов В.Н. Происхождение и расселение гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) 407

Дуленин А.А. Инвентаризация ассоциаций сублиторальной растительности дальневосточных морей России 423

Каев А.М., Макеев С.С., Сухонос П.С. Некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* залива Анива (остров Сахалин) 448

Каев Д.А. О возможном изменении регионального состава уловов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* у о. Итуруп в 2015 г. 472

Цыгир В.В., Шевляков В.А. Биологические характеристики и оценки возраста по чешуе и отолитам симы *Oncorhynchus masou* (Salmonidae) из Охотского моря 480

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ 493

Лысенко А.В., Никитин А.А., Цыпышева И.Л., Шатилина Т.А., Козлова Т.В., Барабанщиков Е.И. Влияние гидрометеорологических условий в Японском море на динамику промысла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в подзоне Приморье в 2022 и 2024 гг. 493

АКВАКУЛЬТУРА 506

Полтева А.В., Галанина Е.В. Качественные и количественные характеристики бактериопланктона и бактериобентоса на участках естественного и искусственного воспроизводства приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в зал. Анива (о. Сахалин) 506

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ 518

Свиридов В.В., Поваров А.Ю., Коцюк Д.В. Автоматизация беспилотного учета производителей кеты и кижуча методами искусственного интеллекта 518

Шаповалов М.Е., Шабельский Д.Л. Методика оценки коэффициентов смертности рыб озера Ханка 535

BIOLOGICAL RESOURCES 407

Dolganov V.N. Origin and dispersal of the chars of genus *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) 407

Dulenin A.A. Inventory of sublittoral vegetation associations in the Far Eastern Seas of Russia 423

Kaev A.M., Makeev S.S., Sukhonos P.S. Some issues of dynamics for the herd of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the Aniva Bay (Sakhalin Island) 448

Kaev D.A. On possible change in regional composition of catches for pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* at Iturup Island in 2015 472

Tsygir V.V., Shevlyakov V.A. Biological characteristics and age estimation by scales and otoliths of masu salmon *Oncorhynchus masou* (Salmonidae) from the Okhotsk Sea 480

ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES 493

Lysenko A.V., Nikitin A.A., Tsypysheva I.L., Shatilina T.A., Kozlova T.V., Barabanshchikov E.I. Impacts of environmental conditions in the Japan Sea on dynamics of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* fishery in the Primorye subzone in 2022 and 2024 493

AQUACULTURE 506

Polteva A.V., Galanina E.V. Qualitative and quantitative characteristics of bacterioplankton and bacteriobenthos in the areas of natural and artificial reproduction of scallop *Mizuhopecten yessoensis* in Aniva Bay (Sakhalin Island) 506

METHODS OF INVESTIGATIONS 518

Sviridov V.V., Povarov A.Yu., Kotsyuk D.V. Automation of unmanned counting for spawners of chum and coho salmon with methods of artificial intelligence 518

Shapovalov M.E., Shabelsky D.L. A method to estimate the mortality rate of fish in Lake Han-ka 535

Учредитель:

ГНЦ РФ ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»

Издатель:

Тихоокеанский филиал ГНЦ РФ 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. Байталою, канд. биол. наук, заместитель директора — руководитель ТИНО; Р.Дж. Бимиш, 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; 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, ТИНО; 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, ТИНО (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, ТИНО; профессор, Дальрыбвтуз; Н.С. Самойлова, начальник отдела издательство, ТИНО (ответственный секретарь)

Editorial board:

Baitalyuk Aleksei A., deputy head of VNIRO — head of Pacific branch of VNIRO (TINRO), Vladivostok, Russia; Beamish Richard J., Emeritus Scientist at Fisheries and Oceans Canada; Volvenko Igor V., chief researcher, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS; 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
корректоры Л.Н. Иванова, Т.А. Бубенцова
переводчики Ю.И. Зуенко, Е.П. Швецов
компьютерная верстка О.В. Степановой
Подписано в печать 8.09.2025 г. Формат 70х108/16.
Печ. л. 8,9. Уч.-изд. л. 8,3. Тираж 50 экз.
Заказ № 8. Цена 660 р.

Выход тома в свет 25.09.2025 г.

Отпечатано в издательстве ТИНО
690091, Владивосток, ул. Западная, 10

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ
BIOLOGICAL RESOURCES**

Научная статья

УДК 597.552.511–19

DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-407-422

EDN: JVEQIN

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАССЕЛЕНИЕ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS*
(SALMONIDAE, SALMONIFORMES)****В.Н. Долганов***Национальный научный центр морской биологии им. Жирмунского ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17

Аннотация. Предлагается новый взгляд на проблему происхождения и расселения гольцов рода *Salvelinus*, основанный на анализе формирования экологии и биологии размножения видов и форм в процессе климатической и геологической эволюции Земли. В результате анализа делается вывод, что предок гольцов сформировался в начале плиоцена в изолированной восточной части Арктики из наиболее холодноводных популяций филетической линии *Parasalmo clarki* — *Salmo trutta*. При усилении похолодания климата в восточной Арктике шла последовательная адаптация гольцов к более холодным условиям жизни, и ее этапы «фиксируются» во время изоляций предковых форм за пределами региона. Наиболее древний голец *Salvelinus leucomaenis* (около 4 млн лет назад). Большинство остальных видов сформировалось в конце плиоцена в период 1-го оледенения Северного полушария. Показано, что *Cristivomer namaycush* относится к тайменям подсемейства *Huchoninae*, а филогенетическая ветвь *Salvethymus svetovidovi* сформировалась независимо от гольцов рода *Salvelinus* в Тихом океане. Эволюция лососевых рыб с конца миоцена шла по направлению адаптации к прогрессирующему похолоданию климата Земли. Гольцы рода *Salvelinus* и *Cristivomer namaycush* имеют конвергентное сходство как наиболее холодноводные представители филетических линий *Salmoninae* и *Huchoninae*.

Ключевые слова: гольцы рода *Salvelinus*, происхождение, расселение, формирование ареалов, таксономический объем рода

Для цитирования: Долганов В.Н. Происхождение и расселение гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 3. — С. 407–422. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-407-422. EDN: JVEQIN.

Original article

Origin and dispersal of the chars of genus *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes)**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. A new approach to the problem of origin and dispersal of genus *Salvelinus* is proposed, based on analysis of their ecology and reproductive biology forming in the process

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

of climatic and geological evolution of the Earth. There was concluded that the ancestor of the char species formed from one of the coldest populations of phyletic line *Parasalmo clarki* — *Salmo trutta* that occurred in an isolated region of the East Arctic at the beginning of the Pliocene. With further cooling of climate in the East Arctic, the chars adopted consistently to colder living conditions, and the stages of these adaptations were fixed during isolation of the ancestral forms outside the region. The most ancient char species is *Salvelinus leucomaenis* evolved about 4 million years ago. Most other species of this genus were formed at the end of the Pliocene during the first glaciation of the Northern Hemisphere. *Cristivomer namaycush* is considered as the species belonged to subfamily Huchoninae, and the phylogenetic branch of *Salvelinus svetovidovi* as that formed independently from the chars in the Pacific Ocean. Evolution of salmon fishes developed since the late Miocene toward adaptation to progressive cooling of climate, so the chars of genus *Salvelinus* and *Cristivomer namaycush* acquired convergent similarity as the most cold-water representatives of the phyletic lines Salmoninae and Huchoninae.

Keywords: char, genus *Salvelinus*, origin of species, dispersal of species, habitat formation, taxonomic volume

For citation: Dolganov V.N. Origin and dispersal of the chars of genus *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 3, pp. 407–422. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-407-422. EDN: JVEQIN.

Введение

Гольцы рода *Salvelinus* имеют циркумполярный ареал от умеренных широт до высокоарктических вод северной части Канадского Арктического архипелага, Гренландии, островов Северного Ледовитого океана и являются самыми северными пресноводными рыбами. Они обладают большой морфоэкологической и генетической пластичностью, позволившей им к настоящему времени образовать огромное количество форм разной степени репродуктивной изоляции. Гольцы представлены проходными, полупроходными, ручьевыми, речными, озерно-речными и озерными экотипами, которые в зависимости от условий водоемов обитания имеют очень широкий спектр адаптаций к особенностям миграций, питания, размножения и роста [Берг, 1948; Савваитова, 1989; Глубоковский, 1995; Черешнев и др., 2002; и др.]. Вследствие уникального адаптивного полиморфизма гольцы рода *Salvelinus* являются одной из наиболее сложных для изучения групп рыб. Поэтому, несмотря на огромное количество публикаций, посвященных биологии, морфологии и генетике гольцов, до сих пор нет общего мнения о таксономическом объеме группы, родственных связях, происхождении и формировании современных ареалов видов и внутривидовых форм. Несоответствие взглядов наблюдается не только при сравнении морфоэкологических данных с генетическими, но и внутри каждого из этих направлений изучения гольцов.

Особенно слабо разработаны вопросы происхождения и расселения представителей этой группы, которые при отсутствии в анализе реальных данных о климатической и геологической истории Земли трактуются весьма разнообразно и противоречат друг другу. Так, Бенке [Behnke, 1992] считает, что лососевые ещё в олигоцене (30–40 млн лет назад) разделились на две ветви: *Hucho* + *Brahymystax* + *Salvelinus* и *Salmo* + *Oncorhynchus*, — и предки гольцов обитали в Азии и в восточной Арктике, откуда в конце миоцена они расселились в континентальные водоемы северо-западной Атлантики, а в плиоцене — по тихоокеанскому побережью Северной Америки. Родство гольцов и тайменей показало также «супердерево» Salmoniformes, построенное на основе 38 генетических, морфологических и экологических топологий из 34 публикаций [Wilson, Williams, 2010]. Эта же точка зрения поддержана в результате детального изучения палеонтологических данных [Stearley, Smith, 2016]. С другой стороны, на основе изучения остеологических признаков современных видов лососевых признано, что предок рода *Salvelinus* сформировался в плиоплейстоцене в бассейне Северного Ледовитого океана от общего предка с лососями рода *Salmo*, откуда в плейстоцене проник в бассейн Тихого океана

[Глубоковский, Черешнев, 1981; Глубоковский, 1995]. Однако согласно генетическим данным гольцы рода *Salvelinus* являются сестринской группой не атлантических, а тихоокеанских лососевых, от которых они отделились в конце олигоцена — начале миоцена, задолго до деления тихоокеанских лососей и форелей [Осинов, Лебедев, 2004; Crespi, Fulton, 2004; Шедько и др., 2012; Crete-Lafreniere et al., 2012; и др.].

Все известные к настоящему времени эволюционные сценарии имеют декларативный характер без каких-либо обоснованных доказательств соответствия морфологии, экологии и генетики гольцов климатической и геологической истории Северного полушария. Регионы происхождения видов декларируются в местах их современного распространения [Олейник, 2013; Есин, Маркевич, 2018], однако в заявленное время формирования видов климат в них был намного теплее современного [Бискэ, Баранова, 1976; Петров, 1976], и, следовательно, свою видовую экологическую нишу они осваивали намного севернее. Причиной дивергенции видов считается «частичная» изоляция дальневосточных морей, хотя для мелководных прибрежных гольцов «частичная» изоляция морей означает ее полное отсутствие и причиной дивергенции видов служить не могла. При этом в плиоцене на фоне общего похолодания климата Земли в дальневосточных морях неоднократно происходили широтные подвижки фауны на тысячи километров [Долганов, 2024], которые при отсутствии изоляции также исключали формирование видов со столь дискретными характеристиками.

Согласно общему мнению, которое базируется на предположении Бенке [Behnke, 1989], общий ареал гольцов в восточной Арктике и Северной Пацифике в конце миоцена был разделен выхолаживанием Арктики. Часть популяций общего предка (или предков?) мигрировала в северо-западную Атлантику и сформировала там проходного американского гольца *Salvelinus fontinalis* и озерного гольца *Cristivomer namaycush*, а популяции гольцов Тихого океана дали начало всем остальным представителям рода. Это предположение не может соответствовать действительности, так как в конце миоцена (до 5,4–5,5 млн лет назад) Берингия была сушей и связь тихоокеанских вод с арктическими отсутствовала, а миграции на восток через Канадский Арктический архипелаг стали возможными только в середине плиоцена во время Берингийской трансгрессии [Петров, 1976; Кафанов, 1982; Свиточ, Талденкова, 1994; Кафанов, Кудряшов, 2000; Montgomery, 2000; Marincovich, Gladenkov, 2001; Гладенков, Гладенков, 2004; и др.].

Однако это мнение до сих пор не оспаривается и *S. fontinalis* и *C. namaycush* считаются наиболее древними из ныне существующих видов гольцов [Есин, Маркевич, 2018]. Другая точка зрения предполагает, что наиболее морфологически архаичные гольцы сформировались в плиоцене в Арктическом бассейне («арктическая» группа видов, включая *Salvelinus alpinus* и *S. taranetzi*), откуда в плейстоцене они проникли в Тихий океан и дали начало «тихоокеанской» группе гольцов [Глубоковский, Черешнев, 1981; Глубоковский, 1995]. Согласно противоположному мнению [Дорофеева, 1989; Савваитова, 1989], арктические виды произошли от мальмоидных гольцов Тихого океана.

Самые большие затруднения вызывает интерпретация данных, полученных генетическими методами. Согласно им после дивергенции наиболее древних таксонов (*S. fontinalis*, *C. namaycush*, *Salvelinus leucomaenis*, *S. curilus* и *S. levanidovi*) ствол гольцов разделился на два филума: *S. malma* + *S. alpinus* (Берингово море) и *S. taranetzi* + *S. lordi* + *S. confluentus* (Арктика и тихоокеанское побережье Америки) [Олейник, 2013; Есин, Маркевич, 2018; и др.]. Причины, вызвавшие это деление, не обсуждаются, но условность формирования филумов с такими ареалами обитания очевидна, так как географически и климатически это невозможно.

Дальнейшее объяснение формирования видов и их ареалов также далеко от реальности. Например, северная мальма *S. malma* каким-то образом не только «раздвинула» у побережья Северной Америки ареал филума *S. taranetzi* + *S. lordi* + *S. confluentus* и образовала свой ареал между ареалами *S. taranetzi* и *S. lordi*, но и, проникнув в восточной Арктике через ареал давно адаптированного к холодным условиям *S. taranetzi*,

мигрировала на запад и обособилась там как *S. alpinus* [Олейник, 2013; Есин, Маркевич, 2018; и др.].

Почему это не сделал намного более холодноводный *S. taranetzi*, не обсуждается. Также большой вопрос вызывает отсутствие в генетических схемах миграций гольца *S. alpinus* рефугиума у Западной Европы, куда во время оледенений по ослабевающему Северо-Западному течению отходила ихтиофауна Северной Европы. Предполагаемая послеледниковая миграция *S. alpinus* к Европе и далее в сибирские моря Евразии от американского побережья [Brunner et al., 2001; Есин, Маркевич, 2018] не имеет биологического смысла и не соответствует действительности, так как фауна побережья Америки в межледниковья расселялась на север по системе течений, вытекающих из Северного-Ледовитого океана, не далее юго-восточной Гренландии.

Учитывая огромный массив разнообразных данных, полученных к настоящему времени, подобных несоответствий с реальностью излишне много. Поэтому, несмотря на значительный успех в изучении этой «модельной» группы рыб, до сих пор остаются актуальными следующие вопросы:

1. Кто является реальным предком гольцов рода *Salvelinus*?
2. Где, когда и в каких условиях сформировались виды рода?
3. Когда и как формировались современные ареалы видов гольцов?
4. Какой реальный таксономический объем рода *Salvelinus*?
5. Насколько родственны гольцы рода *Salvelinus*, паalia Световидова *Salvethymus svetovidovi* и озерная паalia *C. namaycush* и почему у кристивомера экотипы только хищные или хищные эврифаги, но нет планктофагов и бентофагов?
6. Почему самый древний тихоокеанский голец кунджа *S. leucomaenis* имеет амфипацифический ареал с близким ему видом *S. confluentus*? Если кунджа сформировалась в Японском море, то как *S. confluentus* оказался наиболее южным видом у побережья Северной Америки?
7. Почему «активная» дивергенция гольцов началась в плиоцене [Радченко, 2005; Брыков и др., 2010; и др.], если группа дивергировала от общей ветви лососевых рыб на границе олигоцена и миоцена 25–16 млн лет назад [Grewé et al., 1990; Осин, Лебедев, 2004; Crete-Lafreniere et al., 2012; Животовский, 2015]?
8. Почему северная мальма *S. malma* по генетическим данным [Радченко, 2005] наиболее близка к евросибирской группе *S. alpinus*, а не к гольцам Чукотки, с которыми она обитает симпатрично?
9. Почему наиболее древним видом гольцов рода *Salvelinus* считается *S. fontinalis* атлантического побережья Северной Америки, хотя центром происхождения лососевых рыб является северная часть Тихого океана?
10. Почему северная мальма *S. malma* по генетическим расчетам является самым молодым видом гольцов Тихого океана?

Эти и большое количество других вопросов показывают, что для их решения применяемых в настоящее время морфоэкологических и генетических методов изучения гольцов недостаточно. Автор предлагает дополнить их методом исторической биогеографии, рассмотрев происхождение и расселение гольцовых рыб в процессе их эволюции.

Материалы и методы

Для решения поставленной задачи предлагается система доказательств, основанная на следующих известных данных или не вызывающих сомнения логических положениях.

Центром происхождения лососевых рыб семейства Salmonidae является северная часть Тихого океана, откуда они через Арктику расселились в Северную Атлантику [Шмидт, 1950; Долганов, 2022].

Освоение Арктики и Северной Атлантики началось после открытия Берингова пролива на границе миоцена и плиоцена [Marincovich, Gladenkov, 2001; Гладенков,

Гладенков, 2004] в условиях значительного похолодания климата в конце неогена. Следовательно, эволюция вселенцев шла по направлению адаптации к постепенно усиливающемуся похолоданию вод и обеднению кормовой базы водоемов.

Основную роль в формировании видового разнообразия гольцов рода *Salvelinus* играли неоднократные плиоплейстоценовые изоляции ареалов предковых видов в результате закрытия Берингова пролива [Свиточ, Талденкова, 1994; Гладенков, Гладенков, 2004] и выхолаживания Охотского моря и побережья юго-восточной части зал. Аляска [Долганов, 2024].

Эколого-морфологические характеристики видов и особенности биологии размножения вырабатывались и закреплялись при формировании видов в условиях регионов их происхождения.

Современный ареал гольцов рода *Salvelinus* сформировался в результате их расселения в голоцене после окончания последнего оледенения.

Материалами для работы послужили обширные литературные данные.

Результаты и их обсуждение

Как следует из климатических и геоморфологических условий миоцена и плиоцена [Бискэ, Баранова, 1976; Петров, 1976; и др.], формирование гольцов рода *Salvelinus* в Тихом океане было невозможно, хотя возраст наиболее древних современных видов генетиками уверенно датируется плиоценовым временем [Радченко, 2005; Олейник, 2013; и др.]. В палеолетописи бассейна Тихого океана в самом конце миоцена гольцы отсутствовали, но имелись представители двух филетических линий их предполагаемых предков: тайменей *Parahucho perryi* и симы *Oncorhynchus masou* у Азии и лосося Кларка *Parasalmo clarki* и микижи *Parasalmo mykiss* у Америки [Ueno et al., 1975; Behnke, 1992; Stearley, Smith, 2016; и др.], древность которых подтверждается и генетическими данными [Shed'ko et al., 1996; Животовский, 2015; и др.].

После открытия Берингова пролива на рубеже миоцена и плиоцена 5,5–5,4 млн лет назад лососевые получили возможность расширить свой ареал в Арктику, а затем в Северную Атлантику. Это подтверждает первое появление представителя рода *Salmo* в хорошо изученной палеолетописи Европы только в плиоцене [Владимиров, 1946].

Расширение ареалов лососевых в высокие широты при продолжении похолодания климата планеты привело к дальнейшей адаптации к обитанию в более холодных условиях, начавшейся в олигоцене-миоцене в Тихом океане [Долганов, 2024]. В результате освоения новых экологических ниш виды, нагуливающиеся до созревания в море (сима, микижа), стали отходить зимой еще дальше от побережья и, следовательно, не могут рассматриваться как предки гольцов.

Таймени — прибрежные хищники, зимующие в пресных водах и размножающиеся в верховьях рек, в Арктике освоили нерестилища рек от Печоры до Маккензи. Огромное расстояние от нерестилищ рек, впадающих в моря Северного Ледовитого океана до побережья, сделало миграции на нагул в море энергетически невыгодными, и большинство популяций тайменей в новых условиях стали пресноводными. Затем, в эпоху оледенений конца плейстоцена, прибрежный нагул прекратился практически полностью. Таким образом, филетическая линия тайменей в Арктике в плиоплейстоцене при дальнейшей адаптации к холоду была вынуждена перейти к пресноводному образу жизни и также не может рассматриваться в качестве предковой группы гольцов рода *Salvelinus*.

По мнению сторонников происхождения гольцов от линии тайменей, промежуточным таксоном между ними является озерный голец Северной Америки *C. namaycush*. При рассмотрении происхождения этого вида следует учитывать значительные различия обитания тайменей в реках Сибири и Северной Америки. Реки Сибири никогда не подвергались воздействию покровных оледенений в отличие от рек Северной Америки, которые многократно исчезали под покровом Лаврентийского ледового щита и восстанавливались в периоды межледниковий.

По данным палеолетописи [Smith et al., 1982; Stearley, Smith, 2016; и др.] ледниковые покровы, образующие по периферии приледниковые озера, уже в конце плиоцена оттесняли ихтиофауну на юг до уровня рек Колумбия и Снейк, а в плейстоцене — до верховий Миссури и Миссисипи [Миллер, 1969].

При таянии Лаврентийского ледникового щита образовывалось огромное количество озер с разнообразными условиями обитания, где происходила дальнейшая морфоэкологическая эволюция ихтиофауны приледниковых водоемов. В таких условиях в плиоплейстоцене из речной ихтиофауны сформировалась озерно-речная и озерная ихтиофауна Северной Америки, основу которой составляют плиоценовые вселенцы из Арктики: бычки семейства Cottidae, колюшки семейства Gasterosteidae, сиговые семейства Coregonidae, хариусы подсемейства Thymallinae и представитель подсемейства Huchoninae *C. namaycush*.

Несмотря на столь сложную эволюционную историю родство кристивомера с тайменями хорошо прослеживается. В отличие от гольцов рода *Salvelinus* у кристивомера имеются признаки древней «узкой» специализации тайменей как крупного хищника — уникальное строение зубного аппарата, когда зубы на сошнике и небных костях расположены в виде сплошной полосы. Это относится и к значительно дискретному количеству пилорических придатков у гольцов (14–69) и тайменей (сахалинский — 157, сибирский — 150–250, кристивомер — 93–208) [Behnke, 1980; Атлас..., 2002], отсутствию у тайменя и кристивомера в отличие от гольцов карликовых форм, а также к размерам этих рыб. Наиболее крупные виды гольцов в исключительных случаях достигают длины 120 см и массы 20 кг, в то время как кристивомеры известны до 126 см и 47 кг, а таймени достигают 2 м и 80 кг [Behnke, 1980; Атлас..., 2002]. Кроме этого, кристивомер в озерах образует обычно только хищные экотипы (до четырех в одном озере), переходя в олиготрофных водоемах к эврифагии, но никогда не образует планктонные экоформы [Zimmerman et al., 2006; Muir et al., 2015; и др.]. Общепринято, что ветвь *S. fontinalis* + *C. namaycush* разделилась в результате морфологической адаптации кристивомера к озерному образу жизни. Но почему у всех остальных озерных гольцов нет даже следов подобного направления эволюции? Это позволяет рассматривать отличительные признаки кристивомера не как приобретенные, а как наследственные от предковой линии.

Морфологическая близость кристивомера и сибирского тайменя хорошо показана при анализе остеологических признаков лососевых рыб [Глубоковский, 1995].

Одним из основных доказательств принадлежности кристивомера к тайменям является наличие у обоих весенне-летнего нереста [Atlas..., 1980; Атлас..., 2002], сохранившегося у этой филетической ветви при вселении в Арктику. Гольцы же относятся к ветви лососевых, которые при адаптации к более холодным условиям обитания перенесли размножение сначала на зимне-весеннее, а затем и на осенне-зимнее время [Долганов, 2024].

Рассматривая результаты расселения тихоокеанских форелей после открытия Берингова пролива на рубеже миоцена и плиоцена, нетрудно заметить, что у единственного в Тихом океане вида с прибрежным нагулом — лосося Кларка *Parasalmo clarki* — в Европе есть экологический аналог — кумжа *Salmo trutta*, морфоэкологические изменения которой, полученные при адаптации к холодным водам Арктики, полностью соответствуют направлению и закономерностям экологической эволюции лососевых рыб [Долганов, 2024]. Сохранив прибрежный нагул, кумжа стала размножаться не только в притоках нижнего течения рек, но и намного выше, что удлинило нерестовые миграции. Длительное развитие икры в холодных водах привело к переносу нереста на более ранний срок (осенне-зимний), и в высоких широтах отнерестившиеся рыбы вследствие охлаждающегося к этому времени морского побережья были вынуждены зимовать в пресных водах. Следует также отметить изменение в структуре кариотипа, в котором по сравнению с тихоокеанским предком при значительном увеличении обще-

го числа хромосом акроцентрических хромосом стало больше, чем метацентрических [Behnke, 1992; Атлас..., 2002; и др.].

Однако кумжа обитает в зоне теплого Северо-Западного течения, которое при первом закрытии Берингова пролива в плиоцене и общем похолодании климата [Свиточ, Талденкова, 1994] не могло проникать восточнее п-ова Таймыр, объединенного с островами Северной Земли. Именно здесь, в морях восточной Арктики, изолированных от п-ова Таймыр, до Канадского Арктического архипелага из наиболее холодноводных популяций филетической линии *P. clarki* — *S. trutta* сформировался в начале плиоцена предок гольцов рода *Salvelinus*. Без отепляющего воздействия атлантических и тихоокеанских вод прибрежные рыбы этих популяций были вынуждены зимовать только в пресных водах. Необходимость нагуливаться в море в течение короткого летнего периода и осенний нерест исключали длительные нерестовые миграции. Обеднение кормовой базы рек способствовало формированию озерно-речных и озерных экоформ.

После окончания первой плиоценовой изоляции Арктики через вновь образовавшийся Берингов пролив предковая форма гольцов проникла в северную часть Тихого океана и расселилась вдоль побережий Азии и Америки. Следующее закрытие Берингова пролива, произошедшее около 4 млн лет назад [Свиточ, Талденкова, 1994], привело к обособлению тихоокеанских гольцов и формированию кунджи *S. leucomaenis*. Популяции гольцов восточной Арктики продолжили дальнейшую адаптацию к усиливающемуся похолоданию климата и к уменьшению кормовой базы. Вследствие этого гольцы стали активнее питаться зоопланктоном, что отразилось на увеличении количества жаберных тычинок и освоении более дальних, чем у кунджи, морских нагульных миграций. Уменьшение кормности рек привело также к более активному освоению кормовой базы озер и к увеличению количества озерно-речных популяций и экологических форм.

Наступившая в результате сильного потепления климата в середине плиоцена (3,6 млн лет назад) Берингийская трансгрессия вызвала подъем уровня вод Мирового океана на 30–60 м. Это было время массового расселения тихоокеанской и арктической фауны на запад к берегам Европы и Америки и на восток через Канадский Арктический архипелаг в северо-западную Атлантику [Петров, 1976; Свиточ, Талденкова, 1994; Кафанов, Кудряшов, 2000; и др.]. Сформировавшийся в восточной Арктике во время ее второй изоляции голец приобрел практически циркумарктический ареал, включая и Северную Памифику.

Основной этап видообразования у гольцов начался с наступлением первого оледенения Северного полушария в конце плиоцена [Эндрюс, 1982; Свиточ, Талденкова, 1994] и очередной длительной изоляции морей восточной Арктики, разделившей обширный циркумарктический ареал предкового гольца плиоцена на части. После осушения Канадского Арктического архипелага изолированные в северо-западной Атлантике популяции сформировали американскую палию *S. fontinalis*.

Наиболее сложная эволюция гольцов происходила в северной части Тихого океана, где вселившийся из Арктики в конце плиоценового оптимума голец широко расселился вдоль обоих побережий и разделил ареал кунджи на две части. Это привело к образованию амфипацифических видов: *S. leucomaenis* у Азии и *S. confluentus* у Америки.

Выхолаживание Охотского моря разделило ареал арктического вселенца у Азии на северную и южную группы популяций проходных гольцов. Значительным похолоданием климата проходные популяции с морским нагулом из Охотского моря были вытеснены, и гольцы бассейна р. Амур, нагуливающиеся в его обширном лимане, при усилении похолодания и уменьшении кормовой базы лимана стали речным амурским гольцом *Salvelinus krasheninnikovi*. Проходные гольцы обособившейся северной мальмы *S. malma* вытеснялись холодом не только из Охотского, но и из Берингова моря, и от берегов северо-восточной Камчатки, где выживали только озерно-речные популяции, использующие в основном кормовую базу озер и размножающиеся не только в реках, но часто и в прибрежье озер в местах выхода грунтовых вод.

Эти изоляты дали начало современным озерным гольцам верховьев р. Анадырь (*Salvelinus elgyticus*, *S. «boganidae»*), рек восточной Камчатки (*Salvelinus albus*) и озерно-речных систем севера Охотского моря (*Salvelinus neiva* и др.). Южные группы популяций мальмы во время оледенения конца плиоцена были обособлены в Японском море и у северо-восточного побережья Японии, а затем в плейстоцене произошло смешение ареалов этих форм и амурской мальмы *S. krasheninnikovi* аналогично формированию ареалов у красноперок рода *Tribolodon* [Долганов, 2021]. Из этого следует, что необходима таксонологическая и биогеографическая ревизия «южной» мальмы. Следует также заметить, что название *S. curilus* Pallas, 1814 дано гольцам из рек северных Курильских островов, где совместно обитают северная и южная формы мальмы [Омельченко, 2005]. Невозможность установить, к какой из форм относится данное название, делает его непригодным для употребления.

Одновременно с разделением гольцов у Азии на северную и южную формы у побережья Америки из-за невозможности размножаться в конце плиоцена в реках, стекающих с Берегового хребта в юго-восточную часть зал. Аляска, также происходило деление северной мальмы на 2 формы с образованием южной американской мальмы *S. lordi* [Долганов, 2024].

Выхолаживание Охотского моря в конце плиоцена не могло не разделить и ареал кунджи. Вследствие намного меньшей связи с пресными водами, чем у мальмы, кунджа жилых форм в Охотском море не образовала, и её немногочисленные проходные популяции сохранились только у юго-восточной Камчатки и обособились как голец Леванидова *S. levanidovi*.

В морях Северного Ледовитого океана после закрытия проливов Канадского Арктического архипелага и Берингова пролива отепляющее воздействие осуществлялось за счет вод Атлантики, влияние которых на климат сильно уменьшалось с запада на восток. Соответственно, существовала клинальная изменчивость экологии и биологии размножения предковой плиоценовой формы гольца. Наиболее холодноводные восточные популяции гольцов были озерно-речными с озерным размножением, так как кормовой базы в реках для личинок рыб было недостаточно. По направлению к западу возрастало количество полупроходных и проходных популяций с озерно-речным нерестом, а наиболее тепловодные атлантические популяции были проходными с размножением в реках. По мере ослабления Северо-Западного течения, усиления похолодания климата и понижения уровня Мирового океана в Арктике произошло несколько изоляций, в результате которых образовались новые таксоны. Восстановление Таймыро-Североземельского «барьера» полностью изолировало моря восточной Арктики, где в максимально холодных условиях обитания дивергировал озерно-речной голец Таранца *S. taranetzi*, нерестящийся только в озерах. Западнее оттесненные к Европе проходные популяции с речным, озерно-речным и озерным нерестом обособились в арктического гольца *S. alpinus*. Одновременно с этим из-за регрессии океанических вод произошла изоляция Белого моря, в постепенно опреснившихся водах которого из проходных и прибрежных морских рыб сформировались полностью пресноводные виды: бычки семейства Cottidae, европейская ряпушка *Coregonus albula*, сетки *Osmerus eperlanus* и паalia *Salvelinus lepechini*.

В это же время предковая форма плиоценового гольца изолировалась и в многочисленных крупных озерах плато Путоран (юг п-ова Таймыр), где экологические условия в озерно-речных системах рек Пясины и Хатанга были аналогичны условиям р. Анадырь и рек северного побережья Охотского моря. В результате этой изоляции дивергировали таймырский голец *Salvelinus taimyricus*, есейская паalia *S. tolmachoffi* и, возможно, некоторые экоформы других видов.

После окончания первого оледенения Северного полушария в начале плейстоцена вновь образовался Берингов пролив, пролив между п-овом Таймыр и островами Северной Земли, исчезли холодные барьеры Охотского моря и юго-восточной части

зал. Аляска. Общее потепление климата позволило озерно-речным популяциям гольцов нагуливаться не только в эстуариях рек, но и в морском побережье. Поступающие в Арктику тихоокеанские воды дали возможность северной мальме расселиться в бассейнах Чукотского, Бофорта и Восточно-Сибирского морей и из-за отсутствия конкуренции в использовании нерестилищ обитать симпатрично с *S. taranetzi*.

С усилением атлантических течений проходные популяции *S. alpinus* от берегов Европы смогли расселиться далеко на восток [Алексеев, 2016], вторично вселиться в озерно-речную систему п-ова Таймыр и рек бассейна моря Лаптевых (Лена, Яна, Индигирка), из которых они постепенно вытеснили *S. taranetzi*.

Кунджа из Японского моря вновь заселила Охотское море и восточную Камчатку, а голец Таранца из Арктики проник в Берингово море.

В эпоху оледенений второй половины плейстоцена происходила многократная «пульсация» ареалов проходных гольцов, которые во время оледенений полностью вытеснялись из Северного Ледовитого океана, Охотского моря и юго-восточного побережья зал. Аляска, а в период межледниковий заселяли их вновь.

В начале этого этапа эволюции гольцов наиболее холодноводные популяции *S. alpinus* из западного сектора Арктики через Гренландию вторично мигрировали в северо-западную Атлантику. Максимальные смещения ареалов были у арктического гольца, северной мальмы и гольца Таранца. По мере похолодания климата и ослабления атлантических и тихоокеанских течений из района их смешения в море Лаптевых и Восточно-Сибирском море проходная форма *S. alpinus* мигрировала к северо-западной Европе, а проходная *S. malma* и голец Таранца — в Тихий океан. В пик оледенений проходная форма мальмы могла размножаться у Азии только у юго-восточной Камчатки и отсутствовала в Беринговом и Охотском морях, а голец Таранца расселялся до южной Камчатки и западной части зал. Аляска, создавая там не только проходные, но и озерные популяции [Олейник, Скурихина, 2007].

Многократная смена климата во второй половине плейстоцена вынуждала проходных гольцов Северного Ледовитого океана и северо-западного побережья Тихого океана (*S. alpinus*, *S. malma*, *S. taranetzi*) создавать огромное количество новых популяций, ускоряя процесс их эволюции. В регионах, где вынужденные миграции гольцов были менее значительными (тихоокеанское и атлантическое побережья Северной Америки, Японское море, бассейн р. Амур), темп эволюции гольцов увеличивался незначительно.

В современных морфологических и генетических исследованиях гольцов скорость их эволюции практически не рассматривается. Следовательно, датировка возраста, которая показывает возраст современных популяций, а не реальное время возникновения видов, без учета скорости эволюции не может служить критерием для создания реального эволюционного сценария происхождения и расселения гольцов рода *Salvelinus*.

Большое значение для формирования разнообразия гольцов имело образование в период оледенений приледниковых озер и крупных водоемов, образующихся в результате ледового запруживания рек Северного Ледовитого океана, в которых происходила совместная эволюция всех имеющихся в конкретном регионе гольцов. После окончания очередного оледенения эти крупные водоемы распадались на множество озер с разнообразными условиями обитания, в которых удивительно пластичные гольцы создавали широчайший спектр экологических и морфологических форм. Таким способом формировалось разнообразие гольцов в озерах европейского севера, п-ова Таймыр, озер Забайкалья [Алексеев, 2016] и верховьев рек Колыма и Анадырь на Чукотке.

Вне зоны максимального влияния оледенений разнообразие гольцов в водоемах достигалось адаптацией к совместному обитанию видов с различающейся экологией и биологией размножения. Наиболее интересный и сложный вариант симпатрии и формирования уникального экологического разнообразия наблюдается в оз. Кроноцком на Камчатке. Так как причин для вымирания вселенцев в это большое озеро с разнообразными биотопами не было, автор считает, что уникальное биоразнообразие

гольцов в озере сформировалось в результате последовательного вселения в него *S. albus*, *S. malma* и *S. taranetzi*, каждый из них дал несколько экоформ.

Приведенный эволюционный сценарий происхождения и расселения гольцов рода *Salvelinus* не объясняет наличие в оз. Эльгыгытгын, расположенном в верховьях р. Анадырь, длинноперой палии Световидова. Эту реликтовую рыбу, обладающую рядом уникальных морфоэкологических признаков, описали в качестве не только нового вида, но и рода — *Salvethymus svetovidovi* [Черешнев, Скопец, 1990], однако его родовой статус некоторые исследователи подвергают сомнению, рассматривая его в составе рода *Salvelinus*.

Происхождение этого таксона объясняется тем, что предковая форма гольцов рода *Salvelinus* — *Parasalmo clarki* — до миграции через Берингов пролив в Арктику должна была обитать в северной части Берингова моря и, следовательно, в р. Анадырь. После закрытия Берингова пролива в начале плиоцена и значительного похолодания климата эволюция их общего предка шла независимо в Арктике и в бассейне зал. Анадырь. В более теплых климатических условиях Тихого океана сохранился главный индикатор тихоокеанского происхождения гольцовых рыб — кариотип с небольшим количеством хромосом ($2n = 56$, $NF = 98$), в то время как в Арктике количество хромосом резко увеличилось ($2n$ около 80) и число акроцентрических хромосом стало больше, чем метацентрических [Атлас..., 2002]. Независимое происхождение двух ветвей гольцовых рыб подтверждает родовой статус палии Световидова. Кроме этого, если предком гольцовых рыб родов *Salvelinus* и *Salvethymus* является лосось Кларка, то и нахождение костей рыб, близких к роду *Salvelinus*, в штате Невада (Северная Америка) в миоцене около 10 млн лет назад [Cavender, 1980] может быть связано с их происхождением от предковой формы.

Заключение

Основной причиной разных взглядов исследователей на происхождение этой сложной группы рыб является отсутствие восприятия реальной предковой формы гольцов, места и времени формирования видов и их расселения.

Центром происхождения гольцов рода *Salvelinus* была восточная Арктика (от п-ова Таймыр до Канадского Арктического архипелага), откуда они в плиоплейстоцене расселялись в Тихий и Атлантический океаны. Предковой формой гольцов рода *Salvelinus* и кумжи является лосось Кларка, обитающий ныне у тихоокеанского побережья Северной Америки.

При непрерывном похолодании климата в восточной Арктике шла последовательная адаптация гольцов к более холодным условиям существования (филетическая эволюция), а ее этапы «фиксировались» во время изоляций за пределами региона их формирования.

Предковая форма гольцов рода *Salvelinus* обособилась в начале плиоцена во время первой изоляции морей восточной части Арктики, затем после открытия Берингова пролива проникла в Тихий океан, где в результате второй изоляции Арктики около 4 млн лет назад сформировался наиболее древний из современных видов гольцов — кунджа *S. leucomaenis*. Оставшиеся в Арктике популяции их общего предка сформировали еще более холодноводную форму, которая в период наступившей около 3,6 млн лет назад Берингской трансгрессии широко расселилась в Голарктике, образовав практически циркумарктический ареал.

Основное время дивергенции гольцов — конец плиоцена, когда плиоценовый оптимум сменился первым оледенением Северного полушария, и восточные моря Арктики изолировались вновь. В отделившейся северо-западной Атлантике обособился *S. fontinalis*, в северной Пацифике — комплекс мальмоидных гольцов, западнее п-ова Таймыр — *S. alpinus*, а в морях восточной Арктики сформировался наиболее холодноводный вид гольцов *S. taranetzi*. Одновременно с этими проходными видами

«плиоценовый» предковый вид дал и множество жилых озерных форм в бассейнах Северного Ледовитого океана и северо-западной части Тихого океана. В результате выхолаживания Охотского моря в конце плиоцена произошло деление предковой линии кунджи на *S. leucomaenis* и *S. levanidovi* и предковой линии мальмоидных гольцов на северную мальму *S. malma*, амурскую мальму *S. krashenninnikovi* и южные формы мальмы, изолированные в Японском море и у восточной Японии. У Америки вследствие выхолаживания побережья юго-восточной части зал. Аляска отделилась южная американская мальма *S. lordi*.

Каждый из этих «базовых» видов в зависимости от условий обитания сформировал определенный набор экотипов: проходных, полупроходных, речных, ручьевых, озерно-речных и озерных.

На основании анализа формирования ареала, сложной экологической эволюции и своеобразной морфоэкологической характеристики признается, что *C. namaycush* является максимально адаптированным к холоду видом подсемейства Huchoninae. Гольцы рода *Salvelinus* и *C. namaycush* имеют конвергентное сходство как наиболее холодноводные представители филетических линий Salmoninae и Huchoninae.

Паля *Salvethymus svetovidovi* является отдельной филогенетической ветвью гольцовых рыб, независимо сформировавшейся от общего предка с гольцами рода *Salvelinus* в Тихом океане.

Предлагаемый сценарий формирования фауны гольцовых рыб позволяет сделать следующие уточнения в таксономии и систематике: «боганидская» паля озер верховий р. Анадырь не может считаться идентичной *S. boganidae* Berg, 1926 из таймырских озер. Полагаю, что будет справедливо дать ей название в честь большого знатока гольцов И.А. Черешнева — *S. chereshevi* — и при описании взять диагноз из его работ. Необходимо также убрать непригодное для употребления название *S. curilus* и провести таксономическую ревизию южной мальмы из Японского моря и северо-восточного побережья Японии. Длинноперая паля Световидова *Salvethymus svetovidovi* не может рассматриваться в качестве представителя рода *Salvelinus*, а является монотипичной родовой структурой. После того как оказалось, что кристивомер принадлежит к тайменям, семейство Salmonidae естественно делится на 3 подсемейства: Thymallinae, Huchoninae и Salmoninae.

Используемые в настоящее время методы датировки гольцов показывают возраст современных популяций, а не видов и без учета сильно различающейся скорости эволюции разных видов непригодны для создания реального эволюционного сценария происхождения и расселения гольцов. Не расчетные, а «прямые» палеонтологические данные, использующиеся для изучения геологической и климатической истории Земли, являются основой для предлагаемого эволюционного сценария формирования биоразнообразия гольцов рода *Salvelinus* и исключают какую-либо реальную альтернативу. Только этот сценарий объясняет направление и скорость эволюции гольцов, причину дискретности видов и последовательность их адаптации к прогрессирующему похолоданию климата. Поэтому базовые положения данного сценария будут полезны для переосмысления огромного массива морфологических и генетических данных, полученных к настоящему времени, и совершенствования методической основы изучения лососевых рыб.

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

Алексеев С.С. Распространение, разнообразие и диверсификация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) Сибири : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М. : МГУ, 2016. — 48 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.

Бискэ С.Ф., Баранова Ю.П. Основные черты палеогеографии Берингии в дочетвертичном кайнозое // Берингия в кайнозое. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1976. — С. 121–128.

Брыков В.А., Олейник А.Г., Полякова Н.Е. и др. Неравномерность дивергентной эволюции у рыб Северной Пацифики // Генетика. — 2010. — Т. 46, № 7. — С. 967–973.

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., Черешнев И.А. Спорные вопросы филогении гольцов рода *Salvelinus* Голарктики. I. Изучение проходных гольцов из бассейна Восточно-Сибирского моря // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, № 5. — С. 771–786.

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

Долганов В.Н. Формирование биологического разнообразия дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Cyprinidae) // Биол. моря. — 2021. — Т. 47, № 6. — С. 369–380. DOI: 10.31857/S013434752106005X.

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.

Дорофеева Е.А. Основные принципы классификации и филогении лососевых рыб (Salmoniformes, Salmonidae) // Биология и филогения рыб. — Л. : ЗИН АН СССР, 1989. — С. 5–15.

Есин Е.В., Маркевич Г.Н. Эволюция гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae). 1. Формирование и расселение видов // Вопр. ихтиол. — 2018. — Т. 58, № 2. — С. 161–178. DOI: 10.7868/S0042875218020066.

Животовский Л.А. Генетическая история лососевых рыб рода *Oncorhynchus* // Генетика. — 2015. — Т. 51, № 5. — С. 584–599. DOI: 10.7868/S0016675815050100.

Кафанов А.И. Кайнозойская история малакофаун шельфа Северной Пацифики // Морская биогеография (предмет, методы, принципы районирования). — М. : Наука, 1982. — С. 134–176.

Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография : учеб. пособие. — М. : Наука, 2000. — 176 с.

Миллер Р. Четвертичные пресноводные рыбы Северной Америки // Четвертичный период в США : пер. с англ. — М. : Мир, 1969. — Т. 2. — С. 174–192.

Олейник А.Г. Молекулярная эволюция гольцов рода *Salvelinus*: филогенетические и биогеографические аспекты : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 2013. — 48 с.

Олейник А.Г., Скурихина Л.А. Генетическая дивергенция симпатричных гольцов рода *Salvelinus* из озера Начикинское (Камчатка) // Генетика. — 2007. — Т. 43, № 8. — С. 1097–1106.

Омельченко В.Т. Гольцы рода *Salvelinus* Richardson (Salmoniformes, Salmonidae): генетическая дивергенция популяций Северо-Востока и Дальнего Востока России // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — Вып. 3. — С. 492–509.

Осинов А.Г., Лебедев В.С. Лососевые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes): положение в надотряде Protacanthopterygii, основные этапы эволюционной истории, молекулярные датировки // Вопр. ихтиол. — 2004. — Т. 44, № 6. — С. 738–765.

Петров О.М. Геологическая история Берингова пролива в позднем кайнозое // Берингия в кайнозое. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1976. — С. 28–32.

Радченко О.А. Изменчивость митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus* : моногр. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2005. — 153 с.

Савванитова К.А. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования) : моногр. — М. : Агропромиздат, 1989. — 224 с.

Свиточ А.А., Талденкова Е.Е. Новейшая история Берингова пролива // Океанол. — 1994. — Т. 34, № 3. — С. 439–443.

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

Черешнев И.А., Скопец М.Б. *Salvelthymus svetovidovi* gen. et sp. nova — новая эндемичная рыба из подсемейства лососевых (Salmoninae) из озера Эльгыгтыг (Центральная Чукотка) // Вопр. ихтиол. — 1990. — Т. 30, № 2. — С. 201–213.

Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и ее молекулярная датировка: анализ ядерного гена *RAG1* // Генетика. — 2012. — Т. 48, № 5. — С. 676–680.

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

Эндрюс Дж. Современный ледниковый период: кайнозойский // Зимы нашей планеты : пер. с англ. — М. : Мир, 1982. — С. 220–281.

Atlas of North American freshwater fishes / Lee D.S., Gilbert C.R., Hocutt C.H. et al. — North Carolina Mus. Nat. Hist., 1980. — 867 p.

Behnke R.J. A systematic review of the genus *Salvelinus* // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / ed. Balon E.K. — The Hague : Dr. W. Junk Publ., 1980. — P. 441–480.

Behnke R.J. Interpreting the phylogeny of *Salvelinus* // Physiol. Ecol. Japan. Spec. — 1989. — Vol. 1. — P. 35–48.

Behnke R.J. Native trout of Western North America. — Amer. Fish. Soc., 1992. — 275 p.

Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A. et al. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. — 2001. — Vol. 55, № 3. — P. 573–586.

Cavender T.M. Systematics of *Salvelinus* from the north Pacific basin // Charrs: Salmonid fishes of genus *Salvelinus* / ed. Balon E.K. — The Hague : Dr. W. Junk Publ., 1980. — P. 295–322.

Crespi B.J., Fulton M.J. Molecular systematics of Salmonidae: combined nuclear data yields a robust phylogeny // Mol. Phylogen. Evol. — 2004. — Vol. 31. — P. 658–679.

Crete-Lafreniere A., Weir L.K., Bernatchez L. Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: a more comprehensive picture from increased taxon sampling // PLoS ONE. — 2012. — Vol. 7, № 10. E46662.

Grewe P.M., Billington N., Hebert P.N.D. Phylogenetic relationships among members of *Salvelinus* inferred from mitochondrial DNA divergence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1990. — Vol. 47, Iss. 5. — P. 984–991.

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.

Montgomery D.R. Coevolution of the Pacific salmon and Pacific Rim topography // Geology. — 2000. — Vol. 28, Iss. 12. — P. 1107–1110.

Muir A.M., Hansen M.J., Bronte C.R., Krueger C.C. If Arctic charr *Salvelinus alpinus* is ‘the most diverse vertebrate’, what is the lake charr *Salvelinus namaycush*? // Fish and Fisheries. — 2015. — Vol. 17, Iss. 4. — P. 1194–1207. DOI: 10.1111/faf.12114.

Shed'ko S.V., Ginatulina L.K., Parpura I.Z., Ermolenko A.V. Evolutionary and taxonomic relationships among Far-Eastern salmonid fishes inferred from mitochondrial DNA divergence // J. Fish. Biol. — 1996. — Vol. 49. — P. 815–829.

Smith G.R., Swirychuk 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.

Stearley R.F., Smith G.R. Salmonid fishes from Mio-Pliocene lake sediments in the western Snake river plain and the Great basin : Fishes of the Mio-Pliocene western Snake river plain and vicinity : Mus. Zool. Univ. Michigan. — 2016. — Vol. 204, № 1. — 43 p.

Ueno T., Kimura S., Hasegawa Y. Freshwater fishes from the Late Cenozoic deposits in Kusu Basin, Oita Prefecture, Japan // Mem. Nat. Sci. Mus. — 1975. — № 8. — P. 57–70.

Wilson M.V.H., Williams R.G. Salmoniform fishes: key fossils, supertree, and possible morphological synapomorphies // Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts / eds Nelson J.S., Schultze H.-P., Wilson M.V.H. — München, Germany : Friedrich Pfeil, 2010. — P. 379–409.

Zimmerman M.S., Krueger C.C., Eshenroder R.L. Phenotyping diversity of Lake Trout in Great Slave Lake: differences in morphology, buoyancy, and habitat depth // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2006. — Vol. 135, Iss. 4. — P. 1056–1067. DOI: 10.1577/T05-237.1.

References

Alekseev, S.S., Distribution, diversity and diversification of arctic char *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) of Siberia, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Moscow: MGU, 2016.

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.

Bishe, S.F. and Baranova, Yu.P., Main features of the paleogeography of Beringia in the pre-Quaternary Cenozoic, in *Beringia in Cenozoic*, Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1976, pp. 121–128.

Brykov, V.A., Oleinik, A.G., Polyakova, N.E., Skurikhina, L.A., Semina, A.V., Podlesnykh, A.V., and Kухlevsky, A.D., Punctuate divergent evolution in fish from the Northern Pacific, *Russ. J. Genet.*, 2010, vol. 46, no. 7, pp. 861–866. doi 10.1134/S1022795410070112

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.

Glubokovskij, M.K. and Chereshev, I.A., Debatable questions of the phylogeny of the Holarctic chars of the genus *Salvelinus*. 1. A study of anadromous chars from the basin of the East Siberian Sea, *Vopr. Ikhtiol.*, 1981, vol. 21, no. 5, pp. 771–786.

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., The formation of biological diversity of far eastern redfins of the genus *Tribolodon* (Cyprinidae), *Russ. J. Mar. Biol.*, 2021, vol. 47, no. 6, pp. 413–424. doi 10.1134/S1063074021060055

Dolganov, V.N., The ecological evolution of Salmoniformes, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2024, vol. 50, no. 7, pp. 357–368. doi 10.1134/S1063074024700329

Dorofeyeva, E.A., The basic principles of classification and phylogeny of the salmonid fishes (Salmoniformes, Salmonidae), in *Biology and phylogeny of fishes*, Leningrad: Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR, 1989, pp. 5–15.

Esin, E.V. and Markevich, G.N., evolution of the charrs, genus *Salvelinus* (Salmonidae). 1. Origins and expansion of the species, *Vopr. Ikhtiol.*, 2018, vol. 58, no. 2, pp. 187–203. doi 10.1134/S0032945218020054

Zhivotovsky, L.A., Genetic history of Salmonid fishes of the genus *Oncorhynchus*, *Russ. J. Genet.*, 2015, vol. 51, no. 5, pp. 491–505. doi 10.1134/S1022795415050105

Kafanov, A.I., Cenozoic history of the malacofaunas of the northern Pacific shelf, in *Morskaya biogeografiya (predmet, metody, printsipy rayonirovaniya)* (Marine biogeography (subject, methods, principles of regionalization)), Moscow: Nauka, 1982, pp. 134–176.

Kafanov, A.I. and Kudryashov, V.A., *Morskaya biogeografiya* (Marine biogeography), Moscow: Nauka, 2000.

Miller, R.R., Quaternary freshwater fishes of North America, *The Quaternary of the United States*, A review volume for the VII Congress of the International Association for Quaternary Research, Wright Jr., H.E. and Frey, D.G., editors, Princeton: New Jersey Princeton University Press, 1965, pp. 569–582.

Oleynik, A.G., Molecular evolution of chars of the genus *Salvelinus*: phylogenetic and phyloge-

graphic aspects, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2013.

Oleinik, A.G. and Skurichina, L.A., Genetic divergence of sympatric charrs of the genus *Salvelinus* from Nachikinskoe Lake (Kamchatka), *Russ. J. Genet.*, 2007, vol. 43, no. 8, pp. 910–917. doi 10.1134/S1022795407080133

Omelchenko, V.T., Charrs of genus *Salvelinus* Richardson (Salmoniformes, Salmonidae): genetic divergence of populations of Russian North East and Far East, in *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, Vladivostok: Dal'nauka, 2005, vol. 3, pp. 492–509.

Osinov, A.G. and Lebedev, V.S., Salmonid fish (Salmonidae, Salmoniformes): position in the suborder Protacanthopterygii, basic evolutionary history, molecular dating, *Vopr. Ikhtiol.*, 2004, vol. 44, no. 6, pp. 738–765.

Petrov, O.M., Geological history of the Bering Strait in the late Cenozoic, in *Beringia in Cenozoic*, Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1976, pp. 28–32.

Radchenko, O.A., *Izmenchivost' mitokhondrial'noy DNK gol'tsov roda Salvelinus* (Variability of mitochondrial DNA of charrs of the genus *Salvelinus*), Magadan: Sev.-Vost. Nauch. Tsentr, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2005.

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.

Svitoch, A.A. and Taldenkova, E.E., Recent Bering Strait History, *Oceanology*, 1994, vol. 34, no. 3, pp. 439–443.

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.

Chereshnev, I.A. and Skopets, M.B., *Salvethymus svetovidovi* gen. et sp. n., a new endemic of the subfamily Salmoninae from Lake Elgygytyn (central Chukotka), *Vopr. Ikhtiol.*, 1990, vol. 30, no. 2, pp. 201–213.

Shedko, S.V., Miroshnichenko, I.L., and Nemkova, G.A., Phylogeny of Salmonids (Salmoniformes, Salmonidae) and Its Molecular Dating: Analysis of Nuclear *RAG1*, *Russ. J. Genet.*, 2012, vol. 48, no. 5, pp. 575–579. doi 10.1134/S1022795412050201

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

Andrews, J., The Present Ice Age: Cenozoic, in *The Winters of the World: Earth under the Ice Ages*, New York: John Wiley and Sons, 1979, pp. 179–218.

Atlas of North American freshwater fishes, Lee D.S., Gilbert C.R., Hocutt C.H., Jenkins R.E., McAllister D.E., Stauffer, Jr. J.R., North Carolina Mus. Nat. Hist., 1980.

Behnke, R.J., A systematic review of the genus *Salvelinus*, *Charrs: salmonid fishes of the genus Salvelinus*, ed. Balon E.K., The Hague: Dr. W. Junk Publ., 1980, pp. 441–480.

Behnke, R.J., Interpreting the phylogeny of *Salvelinus*, *Physiol. Ecol. Japan. Spec.*, 1989, vol. 1, pp. 35–48.

Behnke, R.J., Native trout of Western North America, *Amer. Fish. Soc.*, 1992.

Brunner, P.C., Douglas, M.R., Osinov, A., Wilson, C.C., and Bernatchez, L., Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences, *Evolution*, 2001, vol. 55, no. 3, pp. 573–586.

Cavender, T.M., Systematics of *Salvelinus* from the north Pacific basin, *Charrs: salmonid fishes of the genus Salvelinus*, ed. Balon E.K., The Hague: Dr. W. Junk Publ., 1980, pp. 295–322.

Crespi, B.J. and Fulton, M.J., Molecular systematics of Salmonidae: combined nuclear data yields a robust phylogeny, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2004, vol. 31, pp. 658–679.

Crete-Lafreniere, A., Weir, L.K., and Bernatchez, L., Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: a more comprehensive picture from increased taxon sampling, *PLoS ONE*, 2012, vol. 7, no. 10, e46662.

Grewe, P.M., Billington, N., and Hebert, P.N.D., Phylogenetic relationships among members of *Salvelinus* inferred from mitochondrial DNA divergence, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1990, vol. 47, no. 5, pp. 984–991.

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

Montgomery, D.R., Coevolution of the Pacific salmon and Pacific Rim topography, *Geology*, 2000, vol. 28, no. 12, pp. 1107–1110.

Muir, A.M., Hansen, M.J., Bronte, C.R., and Krueger, C.C., If Arctic charr *Salvelinus alpinus* is 'the most diverse vertebrate', what is the lake charr *Salvelinus namaycush*?, *Fish and Fisheries*, 2015, vol. 17, no. 4, pp. 1194–1207. doi 10.1111/faf.12114

Shed'ko, S.V., Ginatulina, L.K., Parpura, I.Z., and Ermolenko, A.V., Evolutionary and taxonomic relationships among Far-Eastern salmonid fishes inferred from mitochondrial DNA divergence, *J. Fish. Biol.*, 1996, vol. 49, pp. 815–829.

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.

Stearley, R.F. and Smith, G.R., Salmonid fishes from Mio-Pliocene lake sediments in the western Snake river plain and the Great basin: Fishes of the Mio-Pliocene western Snake river plain and vicinity: *Mus. Zool. Univ. Michigan*, 2016, vol. 204, no. 1.

Ueno, T., Kimura, S., and Hasegawa, Y., Freshwater fishes from the Late Cenozoic deposits in Kusu Basin, Oita Prefecture, Japan, *Mem. Nat. Sci. Mus.*, 1975, no. 8, pp. 57–70.

Wilson, M.V.H. and Williams, R.G., Salmoniform fishes: key fossils, supertree, and possible morphological synapomorphies, in *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts*, eds Nelson, J.S., Schultze, H.-P., and Wilson, M.V.H., München, Germany: Friedrich Pfeil, 2010, pp. 379–409.

Zimmerman, M.S., Krueger, C.C., and Eshenroder, R.L., Phenotyping diversity of Lake Trout in Great Slave Lake: differences in morphology, buoyancy, and habitat depth, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 2006, vol. 135, no. 4, pp. 1056–1067. doi 10.1577/T05-237.1

Поступила в редакцию 21.05.2025 г.

После доработки 16.07.2025 г.

Принята к публикации 8.09.2025 г.

*The article was submitted 21.05.2025; approved after reviewing 16.07.2025;
accepted for publication 8.09.2025*

Научная статья

УДК 574.58(265.5)

DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-423-447

EDN: JIIMSW



ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ АССОЦИАЦИЙ СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ

А.А. Дуленин*

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

Аннотация. Сообщества сублиторальной растительности дальневосточных морей России до настоящего времени изучены слабо и бессистемно. Объем сообществ (от локального фитоценоза до всего пояса растительности отдельных районов), описанных разными исследователями, различался или не был ясно определен. Общей методологической основы, которая позволяла бы систематизировать их состав, до сих пор не было предложено. Такой основой для систематизации разнородных описаний может служить концепция адаптивной зоны (АЗ). АЗ понимается как участок растительного покрова, на котором условия обитания единственного вида столь благоприятны, что он преобладает по обилию над прочими, формируя фитоценозы с собственным доминированием. Множества фитоценозов с общим главным доминантом могут быть описаны как растительные ассоциации. Проведены инвентаризация и анализ распределения понимаемых таким образом ассоциаций сублиторальной растительности. Для этого из имеющихся литературных источников выбраны сведения о тех доминантах сублиторальной растительности, для которых в районах Дальнего Востока формируются АЗ. Используются приведенные в этих источниках количественные данные либо словесные указания на то, что каждый обсуждаемый вид преобладает по обилию на некотором множестве участков растительности. В результате выделено 67 ассоциаций, распределенных в 13 районах Дальнего Востока. Треть ассоциаций распространены узко, в единственном районе, половина — умеренно, в 3–5 районах, остальные — широко, в 7–9 районах. Высокобореальные районы ценогического бедны (5–11 ассоциаций в каждом), низкобореальные богаты (23–31 ассоциация в каждом). Максимально сходен состав растительности районов Японского моря (не менее 62 %) и северных районов Охотского моря (не менее 73 %). Выраженные термоценогический ($\alpha = 1,7 \pm 0,3$, $R^2 = 0,71$, $p = 0,0006$) и флороценогический ($\alpha = 0,14 \pm 0,06$, $R^2 = 0,56$, $p = 0,05$) градиенты показывают, что увеличение числа ассоциаций с севера на юг закономерно. Оно соответствует правилу Гумбольдта-Уоллеса и представляет собой его фитоценогический аспект. Соотношение числа сообществ разных систематических групп может характеризовать термотропность растительности больших районов и локальных участков.

Ключевые слова: адаптивная зона, ассоциации растительности, сублитораль, дальневосточные моря, инвентаризация

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

© Дуленин А.А., 2025

Для цитирования: Дуленин А.А. Инвентаризация ассоциаций сублиторальной растительности дальневосточных морей России // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 3. — С. 423–447. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-423-447. EDN: JIIMSW.

Original article

Inventory of sublittoral vegetation associations in the Far Eastern Seas of Russia

Alexander A. Dulenin

Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO),

13a, Amursky Blvd, Khabarovsk, 680038, Russia

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

Abstract. Sublittoral vegetation communities in the Russian Far Eastern Seas are still poorly and unsystematically studied. Scopes of the communities described by different authors are different or unclearly defined. Any general methodological framework that would allow systematizing their composition has not yet been proposed. The concept of adaptive zone (AZ) can be such methodological basis for systematizing diverse descriptions. AZ is understood as a vegetation cover area in which the living conditions of a single species are so favorable that it dominates in abundance over others and forms communities with its own dominance. Mosaic of these communities can be described as a vegetation association. Distribution of sublittoral vegetation communities in the Far Eastern Seas is inventoried and analyzed using this approach on the base of information on dominant species of sublittoral vegetation in all available scientific literature where both quantitative data and verbal notes on species domination in certain areas are selected. In total, 67 associations are identified in 13 areas of the Far Eastern Seas. One third of the associations are narrowly distributed in a single region, a half of them are moderately distributed in 3–5 regions, the others are widespread in 7–9 regions. High-boreal areas are cenotically poor (5–11 associations in each), low-boreal areas are cenotically rich (23–31 associations in each). Within the regions, the vegetation composition is distinguished by high similarity in the Japan Sea (at least 62 %) and the northern Okhotsk Sea (at least 73 %). Significant thermo-cenotic ($\alpha = 1.7 \pm 0.3$, $R^2 = 0.71$, $p = 0.0006$) and flora-cenotic ($\alpha = 0.14 \pm 0.06$, $R^2 = 0.56$, $p = 0.05$) gradients are noted as the indices of natural increasing of the associations quantity from north to south that corresponds to the Humboldt-Wallace rule and represents its phytocenotic aspect. The ratio in the number of communities belonging to different systematic groups can characterize thermotropism of vegetation in vast or local areas.

Keywords: adaptive zone, vegetation association, sublittoral zone, Far Eastern Seas, inventory

For citation: Dulenin A.A. Inventory of sublittoral vegetation associations in the Far Eastern Seas of Russia, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 3, pp. 423–447. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-423-447. EDN: JIIMSW.

Введение

Систематическое изучение морского макрофитобентоса дальневосточных морей России начато почти век назад с организацией Тихоокеанской научно-промысловой станции (ТОНС), будущего ТИНРО [Закс, 1927, 1929; Зинова, 1928, 1929; Гайл, 1930а, б, 1931]. Тем не менее макрофитобентос региона до сих пор изучен недостаточно и неравномерно. К настоящему времени относительно полно исследован видовой состав макрофитов [Перестенко, 1980, 1994; Ключкова, 1996, 1998; Ключкова и др., 2009а, б; Семкин и др., 2010а–в; и т.д.] и обобщены сведения о ресурсах водорослей и морских трав региона [Суховеева, Подкорытова, 2006; Блинова, 2014; Ресурсы..., 2020].

Однако все еще крайне слабо и несистемно изучены сообщества донной растительности. Между тем именно в их границах сосредоточены промысловые запасы макрофитов [Дуленин, 2023, 2024а]. По большей части сублиторальные растительные сообщества описывали в Приморье, в частности в зал. Петра Великого. Наиболее полный обзор имеющейся литературы по растительности этого залива дан Т.Л. Калитой и А.В. Скрипцовой [2014]. Хотя список цитируемой ими литературы превышает 3 десятка публикаций, однако растительность даже этого залива они считают недоизученной.

Сообщества сублиторальной растительности других районов описаны в относительно небольшом числе публикаций: на Курильских островах [Гусарова, 1975; Огородников, 2003, 2007; Евсеева, 2007, 2009], у берегов Сахалина [Голиков и др., 1985; Петров, Поздеев, 1992], в Охотском море [Возжинская, 1996; Перестенко, 1996а]. В последние годы растительные ассоциации северо-западных частей Японского и Охотского морей подробно охарактеризованы автором настоящей статьи [Дуленин, 2023, 2024а]. Л.П. Перестенко [1996б, 1997] выделила сообщества восточной Камчатки и Командорских островов. Сведения о доминировании отдельных видов в структуре растительности и о показателях их обилия содержатся в десятках публикаций и большей частью собраны в обобщениях, описывающих макрофитобентос Дальнего Востока и его ресурсы [Суховеева, Подкорытова, 2006; Блинова, 2014; Ресурсы..., 2020], имеющих компилятивный характер.

Проблема систематизации сведений о ценотической структуре растительности региона состоит не столько в неполноте имеющихся сведений, сколько в разности подходов авторов, вследствие чего их описания представлялись несводимыми к «единому знаменателю». Действительно, ряд работ не содержали количественных характеристик растительности [Блинова, 1971; Перестенко, 1980, 1997], другие содержали количественные описания только отдельных фитоценозов, т.е. единичных участков однородной растительности [Скарлато и др., 1967; Голиков и др., 1985], в третьих не ясно, что описывали авторы: отдельные фитоценозы или сложенные ими ассоциации [Возжинская, 1996; Перестенко, 1996а, б, 1997], в четвертых в качестве растительного сообщества понимали весь разнородный пояс растительности целых островов [Огородников, 2003, 2007]. Проблема сравнимости объема сообществ имеет общий характер. Например, исследователи макрофитобентоса Черного моря выделяли там от 13 до 80 сообществ, сравнение которых вряд ли возможно [Афанасьев, Рубан, 2012].

Биологически адекватное описание донной морской растительности требует общей концепции, которая объясняла бы наблюдаемый характер распределения макрофитобентоса. Для морской растительности умеренных и высоких широт обычно формирование таких сообществ, в которых структура каждого из них определяется единственным доминирующим видом, в то время как обилие прочих оказывается существенно ниже [Taniguti, 1962; Скарлато и др., 1967; Огородников, 2003; Селиванова, 2004; den Hartog, 2016; и др.]. Показано, что каждая сублиторальная растительная ассоциация двух больших районов Дальнего Востока из описанных автором [Дуленин, 2023, 2024а] также представляет собой множество однородных фитоценозов с доминированием единственного вида главного яруса. Большинство выделенных ассоциаций может быть визуально опознано по этому главному доминанту [Дуленин, 2024б]. Такая их структура соответствует концепции адаптивной зоны (АЗ) [Симпсон, 1948; Волвенко, 2018, 2019], которая и может быть методологической основой для обобщения данных о сублиторальных растительных сообществах региона. Это означает, что растительные ассоциации региона могут быть выделены и по литературным данным при условии указаний на наличие в них единственного преобладающего по обилию вида. Для этих целей пригодны любые описания растительного покрова, даже те, в которых собственно сообщества не выделены. Такие данные являются необходимыми и достаточными для первичного выделения ассоциаций. Смысл и объем ассоциаций будут одинаковыми, что решает проблему их сравнения. В то же время показано [Дуленин, 2023, 2024а], что присутствие всех остальных видов: доминантов подчиненных ярусов, субдоминантов и сопутствующих — в ассоциациях статистически случайно. Это позволяет опустить данные о составе и структуре ценофлор ассоциаций на этапе их первичного обобщения. Они могут быть получены при дальнейших исследованиях и обобщены на этапе валидации выделенных ассоциаций.

Цель настоящей работы — на основании концепции АЗ инвентаризировать имеющиеся данные о сублиторальных растительных сообществах дальневосточных морей России, охарактеризовав основные закономерности их распространения.

Материалы и методы

Имеющиеся сведения об одинаковых чертах структуры растительных сообществ региона позволяют применить концепцию АЗ для инвентаризации и сравнения сублиторальной растительности дальневосточных морей России.

АЗ в настоящей работе понимается как один или множество участков растительного покрова, где условия обитания единственного вида столь благоприятны, что он преобладает по обилию над всеми прочими, формируя один или множество фитоценозов с собственным доминированием [по: Волвенко, 2018, с изменениями].

Растительная ассоциация понимается как группа однородных фитоценозов с единообразной физиономией [по: Миркин и др., 1989, с изменениями]. Она всегда представляет собой множество участков АЗ единственного вида — главного доминанта группы фитоценозов, объединяемых в ассоциацию [Дуленин, 2023, 2024а].

Для инвентаризации сообществ из имеющихся литературных источников выбраны сведения о тех доминантах сублиторальной растительности, которые в разных районах Дальнего Востока формируют АЗ. Для этого использованы приведенные в этих источниках количественные и качественные данные либо словесные указания на то, что каждый обсуждаемый вид образует АЗ, т.е. количественно преобладает на отдельных участках растительности. Использованы как публикации ценологического характера, так и работы, не имеющие описаний сообществ, но содержащие необходимые данные о доминировании. Из-за отсутствия видов, надежно связанных в сообществе с главным доминантом [Дуленин, 2023, 2024а], при инвентаризации сообществ данные о доминантах подчиненных ярусов, субдоминантах и сопутствующих видах не анализировали. Обобщены сведения, содержащиеся в наиболее информативных публикациях. Проанализирована растительность глубин от 0 до 20–40 м. Сообщества, не опускающиеся ниже сублиторальной каймы (0–1 м глубины), которые не всегда могут быть четко отделены от литоральной растительности, исключены из рассмотрения.

Для анализа пространственного распределения растительности дальневосточных морей они были условно разделены на 13 районов, относительно сходных по характеру берегов и экологическим условиям (прежде всего по температурам воды) с приблизительно равной протяженностью береговой линии (порядка тысячи километров). Эти районы с указаниями доминантов АЗ, найденных в литературе и использованных для дальнейшего анализа, перечислены ниже.

1. Приморье. В качестве наиболее обильных доминантов отдельных сообществ О.А. Скарлато с соавторами [1967] для зал. Посыета были указаны *Costaria costata* (C. Agardh) De A. Saunders, *Desmarestia viridis* (O.F. Müller) J.V. Lamouroux, *Saccharina japonica* (J.E. Areschoug) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders, *S. latissima* (Linnaeus) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders, *S. cichorioides* (Miyabe) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders, *Sargassum miyabei* Yendo, *S. pallidum* (Turner) C. Agardh, *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Link, *Corallina officinalis* Linnaeus, *Phyllospadix iwatensis* Makino, *Zostera asiatica* Miki, *Z. marina* Linnaeus, Л.П. Перестенко [1980] для зал. Петра Великого — *Ahnfeltia fastigiata* (Endlicher) Makienko, *Antithamnion sparsum* Tokida, *Chondrus pinnulatus* (Harvey) Okamura, *Chorda asiatica* Sasaki et Kawai, *Costaria costata*, *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye, *Ulva clathrata* (Roth) C. Agardh, *Desmarestia viridis*, *Odonthalia corimbifera* (S.G. Gmelin) Greville, *Phyllospadix iwatensis*, *Ptilota filicina* J. Agardh, *Punctaria plantaginea* (Roth) Greville, *Rhodomela teres* (Perestenko) Masuda, *Saccharina cichorioides*, *S. latissima*, *S. japonica*, *Sargassum miyabei*, *S. pallidum*, *Stephanocystis crassipes* (Mertens ex Turner) Draisma, Ballesteros, F. Rousseau et T. Thibaut, *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Link, *Turnerella mertensiana* (Postels et Ruprecht) F. Schmitz, *Ulva fenestrata* Postels et Ruprecht, *Zostera marina*, *Z. asiatica*, Ю.А. Галышевой [2004] для зал. Восток — *Chordaria flagelliformis*, *Corallina pilulifera*, *Costaria costata*, *Saccharina japonica*, *Ulva fenestrata*, *Zostera marina*, И.С. Гы-

саровой [2008] для Амурского залива — *Campylaephora kondoi* (Yendo) Barros-Barreto et Maggs, *Saccharina cichorioides*, *Nanozostera japonica* (Ascherson et Graebner) Tomlinson et Posluszny, *Z. marina*, И.С. Гусаровой [2010] для глубоководной растительности северного Приморья — *Desmarestia viridis*, *Saccharina japonica*, *Melyvonnea erubescens* (Foslie) Athanasiadis et D.L. Ballantine, *Turnerella mertensiana*, Т.Л. Калитой и А.В. Скрипцовой [2014] для Уссурийского и Амурского заливов — *Chordaria flagelliformis* (O.F. Müller) C. Agardh, *Costaria costata*, *Desmarestia viridis*, *Phyllospadix iwatensis*, *Polysiphonia morrowii* Harvey, *Punctaria plantaginea*, *Saccharina cichorioides*, *Sargassum pallidum*, *Zostera asiatica*, *Z. marina*.

2. Северо-западная часть Японского моря. Н.Г. Ключкова [1996] отметила виды рода *Alaria* Greville, *Campylaephora kondoi*, *Chorda asiatica*, *Chordaria flagelliformis*, *Corallina pilulifera* Postels et Ruprecht, *C. officinalis*, *Hildenbrandia rubra* Nardo, *Saccharina cichorioides*, *Scytosiphon lomentaria*, *Neorhodomela larix* (Turner) Masuda, автор статьи [Дуленин, 2024а] в качестве главных доминантов ассоциаций района перечислил *Agarum clathratum* Dumortier, *Bossiella compressa* Kloczcova, *Costaria costata*, *Desmarestia viridis*, *Kjellmaniella crassifolia* Miyabe, *Neorhodomela larix*, *Saccharina japonica*, *S. cichorioides*, *Sargassum miyabei*, *S. pallidum*, *Stephanocystis crassipes*, *Odonthalia corymbifera*, *Ptilota asplenoides* (Esper) Scagel et al., *Ulva fenestrata*, *Zostera marina*, *Z. asiatica*, *Phyllospadix iwatensis*, а также *Congregatocarpus kurilensis* (Ruprecht) M.J. Wynne (неопубл. данные автора статьи).

3. Западный Сахалин. Т.П. Бывалина с соавторами [1985] указали *Kjellmaniella crassifolia* и *Saccharina japonica*, К.М. Петров и В.Б. Поздеев [1992] — *Agarum clathratum*, *Congregatocarpus kurilensis*, *Desmarestia viridis*, *Hildenbrandia rubra*, *Odonthalia corymbifera*, *Corallina officinalis*, *Phyllospadix iwatensis*, *Saccharina japonica*, *Sargassum miyabei*, *S. pallidum*, *Stephanocystis crassipes*, *Zostera marina*, Н.Г. Ключкова [1996] — *Chorda asiatica*, *Chordaria flagelliformis*, *Scytosiphon lomentaria*, *Saccharina cichorioides*, *Corallina pilulifera*, *C. officinalis*, *Hildenbrandia rubra*, *Campylaephora kondoi*, *Neorhodomela larix*, Е.И. Блинова с соавторами [1999] — *Arthrothamnus kurilensis* Ruprecht, М.В. Суховеева и А.В. Подкорытова [2006] — в дополнение к перечисленным *Z. asiatica*.

4. Восточный Сахалин. В.В. Громов [1968] в лагуне Буссе зал. Анива выделил *Ahnfeltia fastigiata* и *Zostera asiatica*, Л.П. Перестенко [1996а] — *Agarum clathratum*, *Neohypophyllum middendorffii* (Ruprecht) M.J. Wynne, *Saccharina latissima*, *Zostera marina*, Е.И. Блинова [2014] — *Alaria esculenta* (Linnaeus), *Saccharina japonica*.

5. Север Охотского моря. Е.И. Блинова [1971] отметила *Alaria esculenta* Greville, *Chondrus crispus* Stackhouse, *Crossocarpus lamuticus* Ruprecht, *Saccharina latissima*, *Laminaria appressirhiza* Ju.E. Petrov et Vozzhinskaya, *L. inclinatorhiza* Ju.E. Petrov et Vozzhinskaya, *Pseudolessonia laminarioides* (Postels et Ruprecht) G.Y. Cho, Kloczkova, Krupnova et Boo, *Stephanocystis crassipes*, *Tichocarpus crinitus* (S.G. Gmelin) Ruprecht, *Zostera marina*.

6. Северо-запад Охотского моря. М.В. Суховеева [1976] указала *Alaria esculenta*, *Saccharina latissima*, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, *Pseudolessonia laminarioides*, Л.П. Перестенко [1996а] — *Alaria esculenta*, *Boreolithothamnion sonderi* (Hauck) P.W. Gabrielson, Maneveldt, Hughey et V. Peña, *Crossocarpus lamuticus*, *Neohypophyllum middendorffii*, *Saccharina latissima*, *Pseudolessonia laminarioides*, автор статьи [Дуленин, 2023] — *Alaria esculenta*, *Saccharina latissima*, *Pseudolessonia laminarioides*, *Stephanocystis crassipes*, *Zostera marina*.

7. Шантарские острова. В.Б. Возжинская и Н.М. Селицкая [1970] выделили *Alaria esculenta*, *Saccharina latissima*, *Pseudolessonia laminarioides*, О.С. Рыбаков [1971] — *Saccharina latissima*, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, Л.П. Перестенко [1996а] — *Laminaria appressirhiza*, *Crossocarpus lamuticus*.

8. Западная Камчатка. Е.И. Блинова [1969, 1971] указала *Alaria esculenta*, *Saccharina latissima*, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, *Pseudolessonia laminarioides*, *Stephanocystis crassipes*, *Tichocarpus crinitus*, *Zostera marina*, В.Б. Возжинская и Е.И. Бли-

нова [1970] — *Alaria esculenta*, *Desmarestia aculeata* (Linnaeus) J.V. Lamouroux, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, *Ptilota asplenioides*, *Saccharina latissima*.

9. Восточная Камчатка. Е.И. Блинова и И.С. Гусарова [1971] выделили *Hedophyllum dentigerum* (Kjellman) Starko, S.C. Lindstrom et Martone, *Laminaria longipes* Bory, *Thalassiophyllum clathrus* (S.G. Gmelin) Postels et Ruprecht, М.В. Суховеева [1987а, б, 1988, по: Блинова, 2014] — *Alaria esculenta*, *Hedophyllum bongardianum* (Postels et Ruprecht) Yendo, *Laminaria yezoensis* Miyabe, *Saccharina latissima*, *Arthrothamnus bifidus* (S.G. Gmelin) J. Agardh, Л.П. Перестенко [1997] — *Agarum clathratum*, *Alaria esculenta*, *Arthrothamnus bifidus*, *Chordaria flagelliformis*, *Hideophyllum yezoense* (Yamada et Tokida) A.D. Zinova, *Eualaria fistulosa* (Postels et Ruprecht) M.J. Wynne, *Hedophyllum bongardianum*, *Laminaria longipes*, *L. yezoensis*, *Ptilota asplenioides*, *Saccharina latissima*, *Turnerella mertensiana*, *Hideophyllum yezoense*, *Thalassiophyllum clathrus*, *Zostera marina*, О.Н. Селиванова [2004] — *Agarum clathratum*, *Eualaria fistulosa*, *Hedophyllum bongardianum*, *Laminaria longipes*, *Thalassiophyllum clathrus*, Н.Г. Клочкова соавторами [2009а, б] — *Alaria esculenta*, *Arthrothamnus bifidus*, *Chordaria flagelliformis*, *Chorda asiatica*, *Corallina pilulifera*, *Dictyosiphon foeniculaceus* (Hudson) Greville, *Eualaria fistulosa*, *Hedophyllum bongardianum*, *Laminaria longipes*, *L. yezoensis*, *Scytosiphon lomentaria*, *Ulva linza* Linnaeus.

10. Южные Курильские острова. И.С. Гусарова [1975] перечислила *Agarum clathratum*, *Alaria esculenta*, *Arthrothamnus kurilensis*, *Cymathaere fibrosa* Nagai, *Eualaria fistulosa*, *Hedophyllum dentigerum*, *Laminaria longipes*, *L. yezoensis*, *Odonthalia corymbifera*, *Thalassiophyllum clathrus*, а также [Гусарова, 2023, личное сообщение] *Clathromorphum loculosum* (Kjellman) Foslie, В.И. Лукин [1979, по: Блинова, 2014] — *Alaria esculenta*, *Eualaria fistulosa*, *Thalassiophyllum clathrus*, *Neopolyporolithon arcticum* (Kjellman) P.W. Gabrielson, S.C. Lindstrom et Hughey, М.Б. Иванова с соавторами [1994] — *Ahnfeltia fastigiata*, Н.В. Евсеева [2007] — *Agarum clathratum*, *Ahnfeltia fastigiata*, *Arthrothamnus bifidus*, *Cymathaere fibrosa*, *Desmarestia viridis*, *Odonthalia corymbifera*, *Saccharina angustata*, *S. japonica*, *S. kurilensis* C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders, *Stephanocystis crassipes*, *Turnerella mertensiana*, *Zostera asiatica*, *Z. marina*, *Z. japonica*.

11. Северные Курильские острова. В.И. Лукин [1974, по: Блинова, 2014] указал *Hedophyllum bongardianum*, *Laminaria yezoensis*, *Thalassiophyllum clathrus*, В.С. Огородников [2002, 2003] — *Alaria esculenta*, *Arthrothamnus bifidus*, *Cymathaere triplicata* (Postels et Ruprecht) J. Agardh, *Eualaria fistulosa*, *Hedophyllum bongardianum*, *Laminaria longipes*, *Thalassiophyllum clathrus*.

12. Командорские острова. О.Н. Селиванова [1998, 2004] отметила *Agarum clathratum*, *Clathromorphum nereostratum* Lebednik, *Laminaria longipes*, *Hedophyllum bongardianum*, *H. dentigerum*, *Thalassiophyllum clathrus*.

13. Беринговоморское побережье Чукотки. Н.Е. Толстикова [1980, 1982] привела *Agarum clathratum*, *Alaria esculenta*, *Chorda asiatica*, *Chordaria flagelliformis*, *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Saccharina latissima*.

Для того чтобы полученные данные были доступны для последователей популярного флористического подхода к классификации растительности [Миркин и др., 2001], названия ассоциаций образовывали из видовых названий их главных доминантов, используя рекомендации Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры (МКСН) [Терий и др., 2022]. Названия видов указаны в соответствии с международной базой данных Algaebase (<https://www.algaebase.org>).

Полученные списки ассоциаций сведены в аналитические таблицы, показывающие распределение ассоциаций по районам и ярусам растительности (табл. 1–4). Распространение каждой ассоциации в регионе показано через соотношение количества районов ее формирования к общему числу районов и указано в качестве коэффициента относительного распространения (ОР, %). Ценотическое богатство каждого района показано через отношение числа ассоциаций в каждом районе к общему числу ассоциаций, выделенных для Дальнего Востока, и представлено в качестве коэффициента

относительного ценотического богатства (ОЦБ, %) каждого района. Ассоциации сгруппированы по ярусам, в которых они формируются: I — крупные бурые водоросли и морские травы с высотой растительного покрова от 0,4 до 4,0 м, II — пластинчатые и кустистые водоросли высотой от 5 до 40 см, III — кустистые водоросли высотой до 5 см, IV — корковые водоросли.

Для установления градиентных закономерностей изменения количества ассоциаций в разных районах использовали процедуру регрессионного анализа. Статистическую значимость отличий углового коэффициента регрессии от нуля проверяли при помощи *t*-критерия. Для выявления уровня сходства растительности районов применяли кластерный анализ методом парных групп с использованием коэффициента Брея-Кертиса в качестве меры сходства. Статистическая обработка данных выполнена с использованием свободно распространяемого статистического пакета PAST 5.2 [Hammer, 2025].

Результаты и их обсуждение

Не претендуя на исчерпывающую полноту, можно полагать, что использованные источники хорошо отражают имеющиеся знания о географическом распространении сублиторальных растительных ассоциаций в дальневосточных морях России. На это указывает значительное совпадение списков по данным разных исследователей (например, О.А. Скарлато с соавторами [1967] и Л.П. Перестенко [1980] по Приморью, Л.П. Перестенко [1997] и Н.Г. Ключковой с соавторами [2009а, б] по восточной Камчатке, И.С. Гусаровой [1975] и Н.В. Евсеевой [2007] по южным Курильским островам и т.д.). Поскольку исследования разных ученых имели свою специфику, различались объемами и методическими подходами, невозможно ожидать полного совпадения полученных из их публикаций списков. Так, по северо-западу Японского моря списки автора статьи [Дуленин, 2021, 2024а] и списки, сделанные по монографии Н.Г. Ключковой [1996], различаются сильно. Это связано с тем, что Н.Г. Ключкова исследовала преимущественно мелководья заливов, бухт и прилегающих к ним участков, а автор статьи — почти полный диапазон глубин формирования растительного покрова у открытых побережий. В связи с этим количественное сравнение списков разных авторов вряд ли возможно. Полученная картина будет дополняться по мере дальнейших исследований, особенно по относительно слабо изученным нижним ярусам растительности.

Всего применение концепции АЗ позволило выделить в сублиторали морей Дальнего Востока России 67 доминантов, формирующих АЗ и, следовательно, образующих ассоциации растительности. Аналитические табл. 1–4 создают техническую основу для инвентаризации сублиторальной растительности, анализа ее богатства и распространения ее элементов в Дальневосточном регионе. Кроме того, они сами имеют информационную ценность, поскольку представляют собой экосистемные характеристики растительности региона. Анализ пробелов в этих таблицах позволяет предполагать наличие ряда ассоциаций в районах, где они ранее не обнаружены, и, таким образом, дает возможность планировать дальнейшие ценологические исследования. Два предложенных коэффициента позволяют выполнять количественный анализ качественных показателей: распределения и ценотического богатства сублиторальной растительности в Дальневосточном регионе.

Меньше всего ассоциаций обнаружено среди зеленых водорослей: они формируются только тремя представителями рода *Ulva* (табл. 1). Их образование отмечено лишь в 4 районах из 13. Для зеленых водорослей в целом, как и для наиболее широко распространенной *Ulva fenestrata*, коэффициент ОР составил 31 %. Распространение остальных двух доминантов минимально, поскольку формирование их АЗ ограничено лишь каким-либо одним районом. По имеющимся на сегодняшний день данным сообщества зеленых водорослей следует отнести к узко распространенным. Величина ОР вполне соответствует имеющимся наблюдениям: общая ценотическая роль зеленых водорослей в растительном покрове сублиторали Дальнего Востока невелика, как и

Таблица 1
Распространение ассоциаций зеленых водорослей в районах Дальнего Востока России
Table 1

Distribution of green algae associations by areas of the Russian Far East

Ассоциация	Сев.-зап. Охот. моря	Сев. Охот. моря	Шантарские острова	Западная Камчатка	Восточная Камчатка	Командорские острова	Чукотка	Юж. Курил. острова	Сев. Курил. острова	Восточный Сахалин	Западный Сахалин	Сев.-зап. Яп. моря	Приморье	Всего районов	ОР, %
<i>Ulvetum fenestratae</i> Dulenin, 2024	*						*					*	*	4	31
<i>Ulvetum linzae</i> nom. prov.					*									1	8
<i>Ulvetum clathratae</i> nom. prov.													*	1	8
Итого	1				1		1					1	2		31
ОЦБ, %	1,5				1,5		1,5					1,5	3		

Примечание. Здесь и в табл. 2–4: ОР — относительное распространение, ОЦБ — относительное ценоотическое богатство.

занимаемые ими площади дна. Тем не менее возможно обнаружение ассоциаций некоторых других видов, например сформированных *Codium fragile* [Дуленин, Гусарова, 2016; Дуленин, 2019], *Acrosiphonia duriuscula* (Ruprecht) Yendo [Клочкова и др., 2009а] и т.п.

Кроме того, специализированные исследования могли бы существенно расширить имеющиеся сведения о распространении указанных в табл. 1 ассоциаций. На Дальнем Востоке отмечены ассоциации с доминированием не более чем одного вида зеленых водорослей для каждого района. Исключение составляет Приморье, где найдены 2 такие ассоциации. Во всех районах формирования АЗ зеленых водорослей их относительное ценоотическое богатство составляет лишь 1,5 % регионального ценоотического богатства и лишь для Приморья этот показатель составляет 3 %.

Бурые водоросли (класс Phaeophyceae) — систематическая группа, представители которой формируют основу сублиторальной растительности морей Дальнего Востока России. Среди них выделено 34 доминанта (табл. 2), для которых в рассматриваемых районах реализованы условия АЗ и выделены ассоциации.

Картина, наблюдаемая на Дальнем Востоке России, вполне типична для умеренных и высоких широт других регионов, где бурые водоросли определяют общий облик растительности [Dayton, 1985; Coleman, Wernberg, 2017; Wernberg et al., 2019]. В отличие от зеленых, АЗ бурых водорослей обнаружены во всех рассматриваемых районах. Из всех АЗ 25 формируют I ярус растительности, а 9 — II ярус. Величина ОЦБ составляет 13 ± 2 (8–24) %. На первом месте по ценоотическому богатству стоят южные Курильские острова (ОЦБ = 24 %), далее идет Приморье (ОЦБ = 21 %), восточная Камчатка (ОЦБ = 19 %), а замыкают список наиболее ценоотически богатых регионов оба берега Татарского пролива — северо-западная часть Японского моря и восточный Сахалин (ОЦБ по 16 %). Все остальные районы, прежде всего северные, отличаются значительно более низкими показателями ОЦБ — от 7 % у Шантарских островов до 10 % у западной Камчатки и Командорских островов.

Что касается распространения ассоциаций, показатели ОР в этой группе наиболее высоки, 27 ± 3 (8–69) %. Так, для *Stephanocystisetum crassipae* ОР = 69 %. Эта ассоциация обнаружена в 9 районах из 13. *Alarietum esculentaе* отмечена в 8 районах из 13 (ОР = 62 %). Однако весьма вероятно, что при дальнейших исследованиях она может быть найдена повсеместно. Широко распространена и *Saccharinetum latissimae*, ОР которой составляет 62 % и которая также отмечена в 8 различных регионах из 13. Замыкает список

Таблица 2

Распространение ассоциаций бурых водорослей в районах Дальнего Востока России

Table 2

Distribution of brown algae associations by areas of the Russian Far East

Ассоциация	Сев.-зап. Охот. моря	Сев. Охот. моря	Шантарские острова	Западная Камчатка	Восточная Камчатка	Командорские острова	Чукотка	Юж. Курил. острова	Сев. Курил. острова	Восточный Сахалин	Западный Сахалин	Сев.-зап. Яп. моря	Приморье	Всего районов	ОР, %
<i>Agaretum clathratae</i> Dulenin, 2024					*	*	*	*		*	*	*		7	54
<i>Alarietum esculentae</i> Dulenin, 2023	*	*	*	*	*			*	*	*				8	62
<i>Arthrothamnetum bifidae</i> nom. prov.					*			*	*					3	23
<i>A. kurilensae</i> nom. prov.								*			*			2	15
<i>Costarietum costatae</i> Dulenin, 2024											*	*	*	3	23
<i>Cymatheretum fibrosae</i> nom. prov.								*						1	8
<i>C. triplicatae</i> nom. prov.									*					1	8
<i>Eualarietum fistulosae</i> nom. prov.					*	*		*	*					4	31
<i>Hedophylletum bongardianae</i> nom. prov.					*	*		*	*					3	23
<i>H. dentigeriae</i> nom. prov.					*	*		*						3	23
<i>Kjellmaniellum crassifoliae</i> Dulenin, 2024											*	*		2	15
<i>Laminarietum appressirhizae</i> nom. prov.	*	*	*	*										4	31
<i>L. inclinatorhizae</i> nom. prov.	*	*	*	*										4	31
<i>L. longipae</i> nom. prov.					*	*		*	*					4	31
<i>L. yezoensae</i> nom. prov.					*			*	*					3	23
<i>Pseudolessonietum laminarioidae</i> Dulenin, 2023	*	*	*	*										4	31
<i>Saccharinetum angustatae</i> nom. prov.								*						1	8
<i>S. cichorioidae</i> Dulenin, 2024											*	*	*	3	23
<i>S. latissimae</i> Dulenin, 2023	*	*	*	*	*		*			*			*	8	62
<i>S. japonicae</i> Dulenin, 2023								*		*	*	*	*	5	38
<i>S. kurilensae</i> nom. prov.								*						1	8
<i>Sargassetum miyabeae</i> Dulenin, 2024											*	*	*	3	23
<i>S. pallidae</i> Dulenin, 2024											*	*	*	3	23
<i>Stephanocystetum crassipae</i> Dulenin, 2023	*	*	*	*				*	*		*	*	*	9	69
<i>Thalassiphylletum clathrae</i> nom. prov.					*	*		*	*					4	31
Всего, I ярус	6	6	5	6	10	6	2	14	9	5	8	8	7	13	100
<i>Chordetum asiaticae</i> nom. prov.					*		*				*	*	*	5	38
<i>Chordarietum flagelliformae</i> nom. prov.					*		*				*	*	*	5	38
<i>Desmarestetum aculeatae</i> nom. prov.				*										1	8
<i>D. viridae</i> Dulenin, 2024								*			*	*	*	4	31
<i>Dictyosiphonetum foeniculaceae</i> nom. prov.					*		*							2	15
<i>Ectocarpetum siliculosae</i> nom. prov.													*	1	8
<i>Punctarietum plantagineae</i> nom. prov.													*	1	8
<i>Scytosyphonetum lomentariae</i> nom. prov.					*						*	*	*	3	23
Всего, II ярус				1	4		3	1			4	4	6	7	54
Итого	6	6	5	7	14	7	4	15	7	5	11	12	13	1	100
ОЦБ, %	9	9	7	10	21	10	6	22	10	7	16	18	19		

доминантов наиболее распространенных ассоциаций *Agaretum clathratae* (ОР = 54 %), присутствующая почти во всех южных районах Дальнего Востока, кроме Приморья. Однако есть значительные шансы обнаружить ее и в этом районе. Средняя величина ОР = 27 ± 3 % более чем вдвое ниже, чем для наиболее распространенных доминантов. Близко к этому значению ОР ассоциаций, распространенных в нескольких соседних регионах, например *Laminaria appressirhiza* и *Pseudolessonia laminarioides*, формирующихся в северных районах Охотского моря. Восемь доминантов имеют минимальный ОР = 8 % и найдены только в каком-либо одном районе (например, *Symathere fibrosa*, *C. triplicata* и т.д.). Интересно, что половина из них распространена у наиболее ценотически богатых южных Курильских островов.

Второй (табл. 3) по ценотическому богатству группой являются красные водоросли (Rhodophyta). Описано 26 ассоциаций с их доминированием. Все они формируют нижние ярусы растительности — со II по IV. Наиболее многочисленна (16 доминантов) группа ассоциаций, формирующих II ярус и представленных кустистыми и пластинчатыми водорослями. В этот список входят широко распространенные на Дальнем Востоке виды; представляется, что он вряд ли будет существенно расширен. В III ярусе все 4 его ассоциации формируют только членистые известковые водоросли (представители порядка Corallinales). В IV ярусе выделено 6 ассоциаций. Однако из-за наиболее слабой изученности растительности этого яруса при дальнейших исследованиях список таких доминантов может быть существенно расширен.

Несмотря на то что почти все формирующие АЗ виды красных водорослей широко распространены в морях Дальнего Востока [Перестенко, 1994; Клочкова, 1998], ОЦБ отдельных районов в отношении красных водорослей весьма низко: 7 ± 2 (1–18) %, т.е. в 2 раза ниже, чем для бурых водорослей. В некоторых районах — у берегов Чукотки и северных Курильских островов — АЗ красных водорослей на основе имеющихся данных вообще не удалось обнаружить, а для Шантарских и Командорских островов выделено лишь по одной ассоциации. Только у берегов Приморья состав АЗ красных водорослей богат: там формируется 12 таких ассоциаций, т.е. лишь на 2 меньше, чем среди бурых водорослей.

Показатели распространенности ассоциаций красных водорослей также почти в 2 раза ниже, чем сообществ бурых: ОР 15 ± 2 (8–31) %. Например, фитоценозы максимально распространенной ассоциации *Corallinetum piluliferae* обнаружены только в четырех районах. Самые банальные на Дальнем Востоке виды, такие как *Odonthalia corymbifera*, *Ptilota asplenioides*, *Tichocarpus crinitus*, формируют собственные ассоциации только в трех районах. Почти половина ассоциаций (12 из 26) обнаружены только в каком-либо одном районе.

Следует выделить 3 причины, объясняющие относительно малое количество и узкое распространение сообществ, сформированных красными водорослями в большинстве районов Дальнего Востока. Во-первых, как ранее опубликованные данные [Скарлато и др., 1967; Петров, Поздеев, 1992; Евсеева, 2007], так и результаты, полученные автором статьи [Дуленин, 2021, 2023, 2024а], показывают, что ценотическая роль красных водорослей чаще всего состоит в формировании подчиненных ярусов в сообществах бурых. Это естественно, учитывая определяющее значение бурых водорослей для формирования сублиторальной растительности всех районов Дальнего Востока. Поэтому красные водоросли образуют самостоятельные сообщества существенно реже бурых.

Во-вторых, хорошо видно, что наибольшее число сообществ (по 9–12 в каждом районе) и наиболее широкое их распространение (в трех районах) наблюдается на юге Дальнего Востока — в Приморье, в северо-западной части Японского моря и у западного Сахалина. Минимальное число сообществ (от 0 до 4 в каждом районе) обнаружено в северных районах от Шантарских островов до Чукотки. Эта черта сложения растительности соответствует известной общей закономерности распределения флористического богатства [Перестенко, 1994; Клочкова, 1998]: общая доля видов красных водорослей

Таблица 3

Распространение ассоциаций красных водорослей в сублиторали
районов Дальнего Востока России

Table 3

Distribution of red algae associations in the sublittoral zone by areas of the Russian Far East

Ассоциация	Сев.-зап. Охот. моря	Сев. Охот. моря	Шантарские острова	Западная Камчатка	Восточная Камчатка	Командорские острова	Чукотка	Юж. Курил. острова	Сев. Курил. острова	Восточный Сахалин	Западный Сахалин	Сев.-зап. Яп. моря	Приморье	Всего районов	ОР, %
<i>Ahnfeltietum fastigiatae</i> nom. prov.								*		*			*	3	23
<i>Campilaephoretum kondoe</i> nom. prov.											*	*	*	3	23
<i>Chondretum crispae</i> nom. prov.		*												1	8
<i>C. pinnulatae</i> nom. prov.													*	1	8
<i>Congregatocarpum kurilensae</i> nom. prov.											*	*		2	15
<i>Crossocarpum lamuticae</i> nom. prov.	*	*	*											3	23
<i>Hideophylletum yezoensae</i> nom. prov.					*									1	8
<i>Neohypophylletum middendorfae</i> nom. prov.	*									*	*			3	23
<i>Neorhodomeletum larixae</i> nom. prov.											*	*		2	15
<i>Odonthalietum corymbiferae</i> Dulenin, 2024								*			*	*		3	23
<i>Polysiphonietum morrowae</i> nom. prov.													*	1	8
<i>Ptilotetum asplenioidae</i> Dulenin, 2024				*	*							*		3	23
<i>P. filicinae</i> nom. prov.													*	1	8
<i>Rhodomeletum teresae</i> nom. prov.													*	1	8
<i>Tichocarpum crinitae</i> nom. prov.		*		*	*									3	23
<i>Turnerelletum mertensianaе</i> nom. prov.					*			*					*	3	23
Всего, II ярус	2	3	1	2	3			3		2	5	5	7	10	77
<i>Antithamnionetum sparsae</i> nom. prov.													*	1	8
<i>Bossiellum compressae</i> Dulenin, 2024											*	*		2	15
<i>Corallinetum piluliferae</i> nom. prov.					*						*	*	*	4	31
<i>C. officinaliae</i> nom. prov.											*	*	*	3	23
Всего, III ярус					1						3	3	3	4	31
<i>Boreolithotamnietum sonderae</i> nom. prov.	*													1	8
<i>Clathromorphetum loculosae</i> nom. prov.								*						1	8
<i>C. nereostratae</i> nom. prov.					*									1	8
<i>Melyvonnetum erubescensae</i> nom. prov.													*	1	8
<i>Neopolyporolithetum arcticae</i> nom. prov.								*						1	8
<i>Hildenbrandietum rubrae</i> nom. prov.										*	*	*		3	23
Всего, IV ярус	1					1		2			1	1	2	6	46
Итого	3	3	1	2	4	1		5		2	9	9	12	11	85
ОЦБ, %	4	4	1	3	6	1		7		3	13	13	18		

возрастает к югу. В связи с этим вполне ожидаемо, что на юге число ассоциаций красных водорослей будет больше, чем на севере, при этом они будут более широко распространены. Наконец, третья, вполне очевидная причина: наилучшим образом изучена растительность южных районов. В то же время по тем северным районам, где ассоциации красных водорослей не отмечены, сведения нередко ограничиваются несколькими публикациями, например по растительности Чукотки [Толстикова, 1980, 1982] и северных Курильских островов [Огородников, 2002, 2003, 2007]. Весьма вероятно, что целенаправленные ценоотические исследования в этих районах помогут

обнаружить там сообщества красных водорослей. В то же время очевидно, что эти сообщества будут немногочисленны.

Четвертая систематическая группа, представители которой формируют растительные сообщества в сублиторали морей Дальнего Востока — это морские травы сем. *Zosteraceae* (табл. 4). Все 4 вида морских трав, обитающие в морях Дальнего Востока, образуют свои ассоциации. Их ОЦБ составляет лишь 1–6 %, в среднем 3 ± 1 %. Тем не менее морские травы довольно широко распространены, а их ценотическая роль в отдельных районах весьма значительна: так, в Приморье и северо-западной части Японского моря их луга занимают большие пространства дна, сравнимые по площади с сообществами бурых водорослей [Паймеева, 1984; Дуленин, 2012; Ресурсы..., 2020], а у восточного Сахалина они формируют основу подводной растительности (И.С. Гусарова, 2024, устное сообщение).

Таблица 4

Распространение ассоциаций морских трав в сублиторали районов Дальнего Востока России

Table 4

Distribution of sea grass associations in the sublittoral zone by areas of the Russian Far East

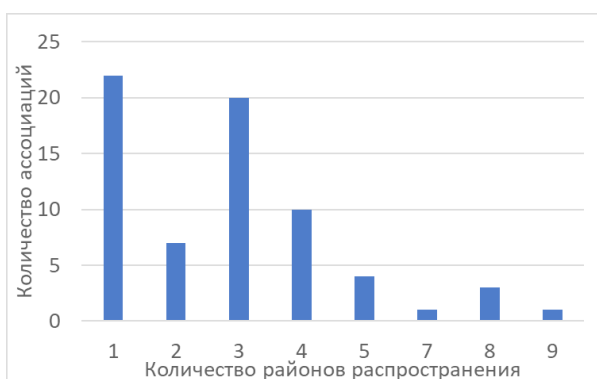
Ассоциация	Сев.-зап. Охот. моря	Сев. Охот. моря	Шантарские острова	Западная Камчатка	Восточная Камчатка	Командорские острова	Чукотка	Юж. Курильские острова	Сев. Курильские острова	Восточный Сахалин	Западный Сахалин	Сев.-зап. Яп. моря	Приморье	Всего районов	ОР, %
<i>Zosteretum asiaticae</i> Ohba et Miyata, 2007 in den Hartog, 2016								*		*	*	*	*	5	38
<i>Z. marinae</i> Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti, 1953	*	*		*	*			*		*	*	*	*	8	62
<i>Phyllospadisetum iwatensis</i> den Hartog, 1977 in den Hartog, 2016											*	*	*	3	23
Всего, I ярус	1	1		1	1			2		2	3	3	3	9	69
<i>Nanozosteretum japonicae</i> nom. prov.								*					*	2	15
Всего, II ярус								1						1	8
Итого	1	1		1	1			3		2	3	3	4	9	69
ОЦБ, %	1	1		1	1			4		3	4	4	6		

Наиболее широко распространена ассоциация *Zosteretum marinae* (ОР = 62 %). Имеется только 4 района из 13, где они не обнаружены, однако это, очевидно, связано с отсутствием подходящих биотопов (защищенных мелководных бухт с мягкими грунтами) у берегов Шантарских, северных Курильских и Командорских островов и со слабой изученностью побережий Чукотки. Второй по распространенности вид — *Z. asiatica* — формирует ассоциации во всех тепловодных районах Дальнего Востока от Приморья до южных Курильских островов. Все тепловодные районы — южные Курильские острова и Японское море — отличаются наибольшим богатством ассоциаций морских трав: в каждом районе их не менее трех, а в самом тепловодном и топически разнообразном Приморье отмечены ассоциации всех четырех видов.

Предложенный подход позволяет ранжировать все выделенные ассоциации по степени их распространенности в регионе. Просуммируем сведения о распространении ассоциаций. График их распределения по количеству районов, где они найдены (рис. 1), имеет 3 вершины и позволяет выделить 3 группы ассоциаций по степени их распространения. Почти треть из них (32 %, например *Cymatheretum triplicatae*, *Chondretum crispae*, *Hideophylletum yezoense* и др.) узко распространены и обнаружены только в пределах какого-либо одного района.

Рис. 1. Распределение ассоциаций макрофитов дальневосточных морей России по количеству районов распространения. Столбец 1 — узко распространенные, столбцы 2–5 — умеренно распространенные, столбцы 7–9 — широко распространенные ассоциации

Fig. 1. Distribution of macrophyte associations in the Far Eastern Seas, number of areas. Column 1 — narrowly distributed, columns 2–5 — moderately distributed, columns 7–9 — widely distributed associations

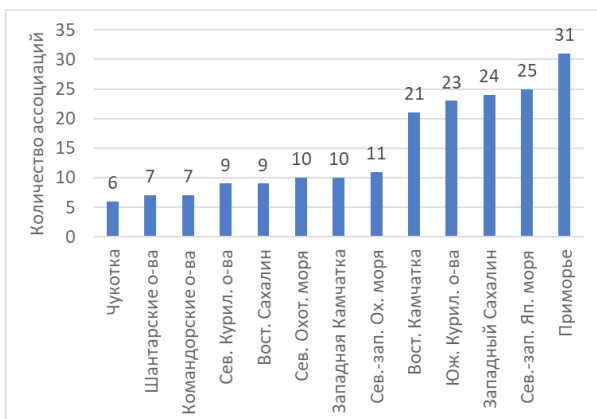


С одной стороны, это указывает на элементы ценотического своеобразия таких районов, с другой — может отражать недостаток их изученности. Около половины ассоциаций (51 %) распространены в 2–5 районах, часто соседних (например, все ассоциации морских трав районов Японского моря). Остальные максимально широко распространенные ассоциации встречаются в 7–9 районах. Они сформированы такими широко распространенными в северном полушарии Земли видами, как *Agarum clathratum*, *Alaria esculenta*, *Zostera marina* и т.д. Очевидно, что представители последних двух групп — умеренно и широко распространенные доминанты — могут рассматриваться в качестве основы сублиторальной растительности морей Дальнего Востока.

Аналогичным образом ранжирование количества ассоциаций по районам (рис. 2) характеризует их общее ценотическое богатство и позволяет выделить две резко различающиеся группы: 8 районов с бедной растительностью, в которых обнаружено 6–11 ассоциаций, и 5 районов с богатой растительностью, где найдена 21–31 ассоциация.

Рис. 2. Распределение ценотического богатства сублиторальной растительности морей Дальнего Востока России по районам

Fig. 2. Cenotic richness of sublittoral vegetation, by areas of the Far Eastern Seas



Самые бедные районы — Чукотка, Шантарские и Командорские острова, где указано по 6–7 ассоциаций, а самый богатый район — Приморье с 31 ассоциацией. Ценотически бедные регионы как правило самые северные и холодноводные.

Богатые районы, наоборот, расположены преимущественно на юге Дальнего Востока, за исключением восточной Камчатки. Общее увеличение богатства растительности в Приморье обусловлено несколькими причинами. Это связано с закономерностью роста числа видов с севера на юг в соответствии с законом Гумбольдта-Уоллеса [Кафанов, Кудряшов, 2000], близостью к центру видообразования макрофитов у берегов Японии [Клочкова, 1996] и наибольшим топическим разнообразием прибрежной зоны Приморья с протяженными открытыми побережьями и многочисленными бухтами и заливами*. Кроме того, растительность Приморья описана в наибольшем количестве

* Лоция северо-западного берега Японского моря. От реки Туманная до мыса Белкина. Л.: ГУН и О, 1984. № 1401. 319 с.

публикаций [Калита, Скрипцова, 2014]. Единственный ценотически богатый район на севере — восточная Камчатка. Причина этого, очевидно, состоит в топическом разнообразии района* и его неплохой изученности [Перестенко, 1997; Селиванова, 1998, 2004; Клочкова и др., 2009а, б].

Западная Камчатка и восточный Сахалин оказались ценотически бедны не только из-за суровости своих климатических условий, но и благодаря преобладанию у их берегов аккумулятивных грунтов, не подходящих для прикрепления водорослей. Аналогично отсутствует водорослевая растительность и на участках таких берегов в северо-западной [Дуленин, 2015] и в северной частях Охотского моря [Белый, 2011].

Отчасти разница в оценках ценотического богатства районов может объясняться их неравномерной изученностью. Однако выявленная выше закономерность уменьшения количества ассоциаций от южных к северным районам проявляется при любом объеме данных по сравниваемым районам. Например, неплохо изученная растительность восточной Камчатки в полтора раза беднее растительности Приморья. Растительность северо-западных побережий Японского и Охотского морей исследована одинаково, однако у охотоморских побережий она в 2,5 раза беднее. Западный Сахалин и западная Камчатка исследованы посредственно, однако растительность последней в 2,4 раза беднее западно-сахалинской.

Поскольку основу дальневосточной морской растительности составляют бурые водоросли, состав и распределение которых достаточно известны [Суховеева, Подковытова, 2006; Блинова, 2014], то дальнейшие ценотические исследования, касающиеся сообществ красных и зеленых водорослей, позволят существенно уменьшить разрыв между ценотически богатыми и ценотическими бедными районами, но не изменят показанный на рис. 2 график принципиально.

Сходство состава доминантов красных водорослей районов Дальнего Востока России обсуждала Л.П. Перестенко [1994]. Она указывала, что растительность дальневосточных морей распадается на 5 общностей: 1) япономорско-сахалинско-малокурильскую, 2) курильскую, 3) охотоморскую, 4) беринговоморскую, 5) командорскую, однако не анализировала растительность прочих отделов макрофитов, а критерии выделения доминантов среди красных водорослей ею указаны не были. В связи с этим рассмотрим общую картину сходства списков ассоциаций, обнаруженных в разных районах (рис. 3). Вполне ожидаемо ценотически сходными оказались прежде всего все районы относительно тепловодной и замкнутой российской части Японского моря.

Максимально (на 90 %) сходны списки западного Сахалина и северо-западной части Японского моря, что неудивительно, учитывая сходство природных условий противоположных берегов Татарского пролива**. Состав сообществ обоих районов Татарского пролива сходен с приморским несколько меньше — на 62 %, что обусловлено значительной удаленностью (более 1000 км) наиболее ценотически богатого южного Приморья от северо-западной части моря и западного Сахалина. Далее, сходными на 73–83 % оказались все районы относительно изолированной холодноводной северной части Охотского моря. Степень сходства грозди сообществ открытых морских районов — восточной Камчатки, Командорских и Курильских остров — ожидаемо оказалась относительно небольшой: 42–51 %. Сублиторальная растительность Чукотки оказалась в отдельной ветви. Она имеет наименьшую степень сходства с другими районами, что должно быть связано с весьма суровыми климатическими условиями, удаленностью и слабой изученностью этого района.

Хотя результаты кластерного анализа, как и результаты ранжирования районов, не позволяют однозначно связать ценотические характеристики с географическим положением, однако в целом полученные результаты дают возможность выделить

* Лоция Берингова моря. СПб.: ГУН и О, 2017. Ч. 1, № 1408. 190 с.

** Лоция Татарского пролива, Амурского лимана и пролива Лаперуза. СПб.: ГУН и О, 2003. С. 10–193.

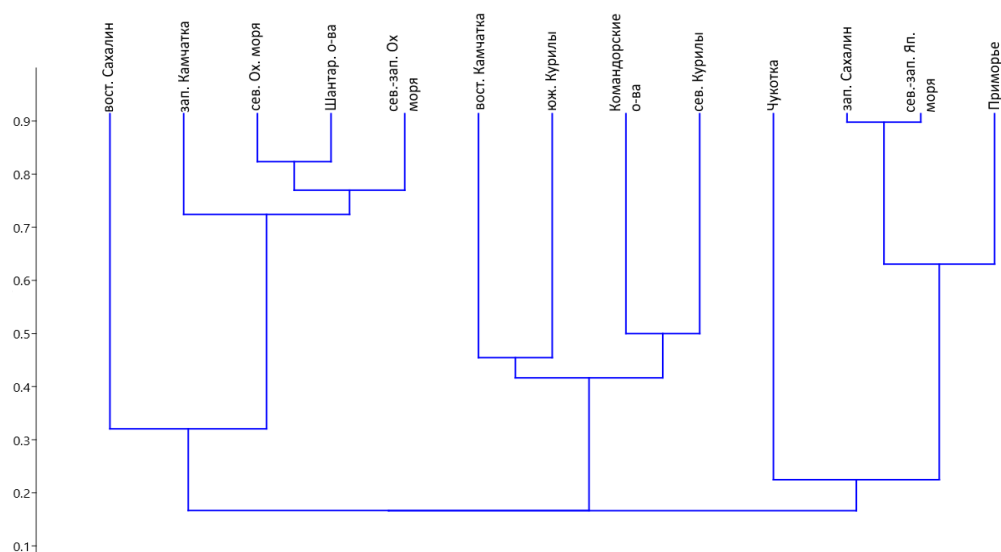


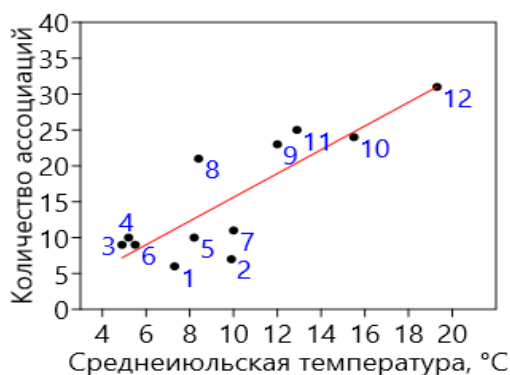
Рис. 3. Сходство состава сублиторальной морской растительности районов Дальнего Востока России (метод парных групп, коэффициент Брэя-Кертиса)

Fig. 3. Similarity of the sublittoral marine vegetation composition, by areas of the Far Eastern Seas (paired group method, Bray-Curtis coefficient)

3 группы районов: районы низкобореальной растительности (Приморье, западный Сахалин и северо-запад Японского моря), районы широкобореальной растительности (восточный Сахалин, южные и северные Курильские острова, восточная Камчатка и Командорские острова) и районы высокобореальной растительности (Шантарские острова, северо-запад Охотского моря, север Охотского моря, западная Камчатка и Чукотка). Первая группа районов наиболее ценотически богата, вторая включает богатые и бедные районы, а третья — самая бедная. Показанное деление отличается от результатов Л.П. Перестенко в силу выделения сообществ по единому критерию и анализа всех групп растительности.

Наименьшее сходство состава сообществ (20 %) двух расположенных рядом районов: северо-западных частей Японского и Охотского морей, у которых общими оказались лишь 2 ассоциации — *Stephanocystetum crassipae* и *Zosteretum marinae*, — оказалось вполне ожидаемо, поскольку эти резко различающиеся по климатическим условиям районы к тому же разделены непреодолимым для морской растительности опресненным лиманом р. Амур, который формирует между ними дискретную биотическую границу. В то же время районы от восточного Сахалина до восточной Камчатки по результатам кластерного анализа объединяются в одну большую гроздь, где рядом расположенные районы имеют большую степень ценотического сходства, а удаленные — меньшую (рис. 3). Районы, включенные в этот кластер, образуют систему дуг, протяженную почти на 3 тыс. км в широтном направлении, а изменение ценотической структуры их растительности, несмотря на дискретные географические границы, в целом имеет континуальные черты. В общих чертах это соответствует изменениям в составе флоры этих районов [Клочкова, 1998; Семкин и др., 2010а–в].

Целесообразно изучить изменение числа растительных ассоциаций в зависимости от географической широты. Однако, поскольку на распределение биоты существенное влияние оказывают местные условия, в частности температура [Жирков, 2017], более корректным будет рассмотрение зависимости количества выделенных в разных районах ассоциаций от среднегодовых июльских температур воды, когда растительный покров сублиторали достигает наибольшего развития [Кусиди, 2007] (рис. 4). Термоценотический градиент весьма хорошо выражен и статистически



прибрежная гидрометеостанция отсутствует, исключены из рассмотрения

Fig. 4. Number of sublittoral associations in dependence on mean sea surface temperature at the coastal hydrometeorological stations in July (<http://portal.esimo.ru/portal>), by areas of the Far Eastern Seas: 1 — Chukotka; 2 — Commander Islands; 3 — northern Kuril Islands; 4 — northern Okhotsk Sea; 5 — West Kamchatka; 6 — East Sakhalin; 7 — northwestern Okhotsk Sea; 8 — East Kamchatka; 9 — southern Kuril Islands; 10 — West Sakhalin; 11 — northwestern Japan Sea; 12 — Primorye; the Shantar Islands area is excluded from consideration due to the lack of a hydrometeorological station

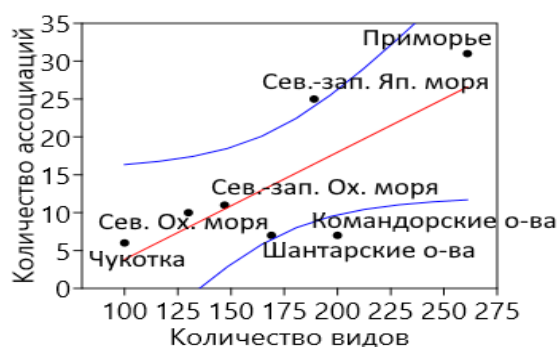
значим ($\alpha = 1,7 \pm 0,3$, $R^2 = 0,71$, $p = 0,0006$). Он означает, что рост среднеиюльских температур воды в прибрежной зоне морей Дальнего Востока на каждый градус Цельсия обуславливает увеличение ценотического богатства районов в среднем на 1,6 ассоциации. По сути дела, выявленная закономерность характеризует фитоценотический аспект закона Гумбольдта-Уоллеса, постулирующего увеличение видового богатства от высоких широт к низким [Кафанов, Кудряшов, 2000], в отношении дальневосточной сублиторальной растительности.

Соотнесем флористическое и ценотическое богатство районов Дальнего Востока. Наиболее полные сведения о количестве видов флоры разных районов приводят Н.Г. Клочкова [1998] и Б.И. Семкин с соавторами [2010а], используя общую схему районирования. Однако поскольку их районирование не совпадает с использованным в настоящей статье (они выделили 40 районов, значительно различающихся по протяженности), рассмотрим здесь только сопоставимые данные (рис. 5), дополнив их сведениями о флористическом богатстве северо-западной части Японского моря [Дуленин, 2008]. Хорошо видно, что ценотическое богатство районов соответствует уровню их флористического богатства: районы с самой богатой флорой, такие как Приморье, имеют и наиболее длинные списки ассоциаций, а районы с самой бедной, как Чукотка, — наиболее короткие. Эти данные позволяют статистически описать флороценотический градиент, т.е. зависимость между количеством видов флоры района и количеством формируемых в районе ассоциаций. Градиент ($\alpha = 0,14 \pm 0,06$) хорошо выражен ($R^2 = 0,56$) и статистически значим при уровне значимости 0,1 ($p = 0,05$). Градиент следует истолковывать таким образом, что в среднем по региону из каждых 14 видов флоры один формирует сообщество в сублиторали. Помимо теоретического, построенный график имеет и практическое значение. Видно, что ценотическое богатство растительности у берегов Командорских островов находится за пределами нижней 95 %-ной доверительной границы. Это указывает на недоизученность растительности этого района и позволяет планировать здесь ценологические исследования. Существование такой зависимости статистически и экологически оправдано: в самом деле, чем богаче флора района, тем для большего количества видов могут найтись участки с такими условиями, где сформируются их АЗ.

Описанные выше закономерности, выраженные в изменении количества сообществ представителей разных систематических групп с юга на север, показывают, что соотношения между структурными элементами растительного покрова можно использовать для характеристики термотропности сублиторальной растительности

Рис. 5. Зависимость между количеством видов флоры и количеством ассоциаций макрофитов в сублиторали некоторых районов морей Дальнего Востока России

Fig. 5. Relationship between the number of flora species and the number of macrophyte associations in the sublittoral zone for some areas of the Russian Far Eastern Seas



районов Дальнего Востока. Ранее Н.Г. Ключковой для термотропной характеристики типов дальневосточной флоры был использован коэффициент Фельдмана [Фельдман, 1937, по: Ключковой, 1996], показывающий соотношение количества видов красных и бурых водорослей (R/P). Преобладание видов красных водорослей ($R/P > 1$) иллюстрировало относительную тепловодность флоры, преобладание бурых ($R/P < 1$) — ее холодноводность. Представляется целесообразным применить коэффициент Фельдмана, по аналогии, и для анализа растительности, вычислив соотношения количества ассоциаций красных и бурых водорослей. Помимо этого, как видно из данных табл. 1–4, от северных районов к южным возрастает количество ассоциаций саргассовых водорослей и морских трав. Следовательно, для термотропной характеристики растительности применимы еще два коэффициента: количество ассоциаций с доминированием водорослей сем. Sargassaceae (S) и с доминированием морских трав сем. Zosteraceae (Z). Для большей информативности последние два коэффициента можно суммировать, получив один общий коэффициент $S+Z$ (табл. 5).

Таблица 5

Термотропные характеристики сублиторальной растительности дальневосточных морей России

Table 5

Thermotropic characteristics of sublittoral vegetation in the Russian Far Eastern Seas

Море	R/P	S	Z	S+Z	Словесная характеристика
Берингово	0,38	—	1	1	Холодноводная
Охотское	0,43	1	3	4	Умеренно холодноводная
Японское	0,53	3	4	7	Умеренно тепловодная
Дальневосточные моря России, среднее	0,45	1,33	2,0	2,33	Умеренно холодноводная

В целом для Дальнего Востока России $R/P = 0,84$, что должно характеризовать дальневосточную растительность как умеренно холодноводную. Это неудивительно, учитывая преобладание относительно холодноводных районов (побережья Охотского и Берингова морей) в регионе. Осредненная по районам величина коэффициента еще ниже и равна 0,45. Это обусловлено тем, что на два моря с холодноводной растительностью приходится только одно с умеренно тепловодной. Впрочем, количество ассоциаций красных водорослей в высокобореальных районах может быть заниженным, отражая худшую изученность сообществ растительности нижних ярусов, сложенных преимущественно красными водорослями.

Целесообразно обозначить возможности практического использования количественных термотропных характеристик растительности. Несмотря на снижение популярности биоиндикации [Миркин и др., 2001; Пузаченко, 2004], предложенные коэффициенты можно использовать не только для характеристики растительности больших районов, но и для косвенной оценки качества окружающей среды локальных участков. Например, в северо-западной части Охотского моря зал. Алдома характеризуется наличием двух ассоциаций-индикаторов тепловодности: *Stephanocystetum*

crassipae и *Zosteretum marinae*. Следовательно, в заливе коэффициент $S + Z = 2$, т.е. достигает максимальной для этого района Охотского моря величины. Это позволяет ожидать, что воды залива хорошо прогреваются, вследствие чего он может иметь повышенное рыбохозяйственное значение. Действительно, летом на мелководьях залива вода прогревается до максимальных в северо-западной части Охотского моря температур в 14 °С. Здесь расположено крупнейшее в районе нерестилище сельди. По неопубликованным данным сотрудников ХабаровскНИРО и наблюдениям автора, в залив отмечаются массовые заходы лососей, корюшек, белух и ластоногих. В близлежащих полузащищенных акваториях за счет присутствия фитоценозов ассоциации *Stephanocystetum crassipae* коэффициент $S + Z = 1$, а их хозяйственная ценность исчерпывается наличием нерестилищ сельди. Соседние открытые побережья, где растительность сложена ламинариевыми водорослями, а сообщества саргассов и трав отсутствуют, являются потенциальными нерестилищами сельди, которая нерестится на них не ежегодно. В северо-западной части Японского моря ситуация аналогична: наибольшей рыбохозяйственной ценностью отличаются заливы Советская Гавань и Чихачева, где коэффициенты $S + Z = 5$. Соседние открытые побережья с $S + Z = 2$ или 3 имеют значительно меньшее хозяйственное значение.

Заключение

Итак, применение концепции АЗ дало возможность на основании количественных данных и словесных описаний выделить ассоциации сублиторальной растительности всех районов Дальнего Востока России. Использование концепции позволило показать основные «горизонтальные» характеристики распределения растительности: установить систематические группы, формирующие ее основу, дать картину распределения сообществ по районам, охарактеризовать уровни ценотического богатства и сходства районов. Результаты анализа позволили выявить и статистически охарактеризовать основные градиенты растительности: термоценотический, показывающий увеличение богатства растительности с севера на юг, и флороценотический, иллюстрирующий его зависимость от флористического богатства. Количественные соотношения сообществ с доминированием разных систематических групп оказались пригодны для термотропных характеристик растительности дальневосточных морей. Кроме того, они полезны для оценки рыбохозяйственной ценности отдельных локальных акваторий.

Проделанная работа позволяет перейти к следующему этапу исследования растительности: построить ее «вертикальную» иерархическую структуру, т.е. выполнить синтаксономическую классификацию растительности и составить ее продромус.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарен к.б.н. И.С. Гусаровой за ценные консультации относительно распространения некоторых ассоциаций сублиторальной растительности.

The author thanks to Ph.D. I.S. Gusarova for valuable consultations regarding distribution of some sublittoral vegetation associations.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not supported by sponsors.

Соблюдение этических стандартов (COMLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые национальные, институциональные и международные этические принципы соблюдены. Автор заявляет об отсутствии у него конфликта интересов.

All acceptable national, institutional and international ethical principles were followed. The author declares that he has no conflict of interest.

Список литературы

- Афанасьев Д.Ф., Рубан Д.А.** Актуальные вопросы эколого-флористической классификации и происхождения макрофитобентоса Черного моря // *Вопр. современной альгологии. Бюллетень*. — 2012. — № 2(2). URL: <http://algology.ru/115>.
- Белый М.Н.** Видовой состав, особенности распределения водорослей-макрофитов в северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата в районах размножения сельди : дис. ... канд. биол. наук. — Магадан : МагаданНИРО, 2011. — 175 с.
- Блинова Е.И.** Водоросли-макрофиты и травы дальневосточных морей России (флора, распространение, биология, запасы, марикультура) : моногр. — М. : ВНИРО, 2014. — 240 с.
- Блинова Е.И.** Основные водоросли северо-восточной части Охотского моря (распределение, экология, фитомасса) // *Раст. ресурсы*. — 1971. — Т. 7, № 2. — С. 252–259.
- Блинова Е.И.** Подводные исследования водорослевого пояса в северо-восточной части Охотского моря // *Морские подводные исследования*. — М. : Наука, 1969. — С. 114–120.
- Блинова Е.И., Гусарова (Субботина) И.С.** Водоросли сублиторали юго-восточного побережья Камчатки // *Изв. ТИНРО*. — 1971. — Т. 76. — С. 139–155.
- Блинова Е.И., Сабурин М.Ю., Штрик В.А.** Макрофитобентос прибрежных вод юго-западного Сахалина и острова Монерон // *Прибрежные гидробиологические исследования*. — М. : ВНИРО, 1999. — С. 60–70.
- Бывалина Т.П., Ключкова Н.Г., Фадеев В.И.** Макрофитобентос сублиторали западного Сахалина // *Бентос и условия его существования на шельфовых зонах Сахалина*. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 27–42.
- Возжинская В.Б.** Макрофитобентос высокобореальных (холодноводно-умеренных) морей России (растительность, экология, динамика, продукция) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1996. — 46 с.
- Возжинская В.Б., Блинова Е.И.** Материалы по распределению и составу водорослей Камчатки (Охотское море) // *Тр. ИОАН СССР*. — 1970. — Т. 88. — С. 298–307.
- Возжинская В.Б., Селицкая (Вишневская) Н.М.** Морская растительность побережья о-ва Большой Шантар (Охотское море) // *Тр. ИОАН СССР*. — 1970. — Т. 88. — С. 288–297.
- Волвенко И.В.** Адаптивная зона, петерсеновские сообщества, ареал и экологическая ниша. Сообщение 1. Определения и соотношения понятий // *Изв. ТИНРО*. — 2018. — Т. 195. — С. 3–27. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-195-3-27.
- Волвенко И.В.** Адаптивная зона, петерсеновские сообщества, ареал и экологическая ниша. Сообщение 2. Прикладное значение новой концепции на примере фауны дальневосточных морей и северной Пацифики // *Изв. ТИНРО*. — 2019. — Т. 196. — С. 219–266. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-219-266.
- Гайл Г.И.** К изучению йодсодержащих водорослей на Дальнем Востоке // *Рыб. хоз-во Дальнего Востока*. — 1930а. — № 7–8. — С. 47.
- Гайл Г.И.** Очерк водорослевого пояса Приморского побережья в связи с некоторыми общими вопросами его использования (отчет по поездкам вдоль Приморского побережья в 1928 и 1929 гг.) : *Изв. ТИРХ*. — 1930б. — Т. 4, вып. 2. — 48 с.
- Гайл Г.И.** Сырьевые ресурсы йодовой промышленности ДВК // *Рыб. хоз-во Дальнего Востока*. — 1931. — № 3–4. — С. 41–43.
- Галышева Ю.А.** Сообщества макробентоса сублиторали залива Восток Японского моря в условиях антропогенного воздействия // *Биол. моря*. — 2004. — Т. 30, № 6. — С. 423–431.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А., Табунков В.Д.** Некоторые биоценозы верхних отделов шельфа южного Сахалина и их распределение // *Биоценозы и фауна шельфа южного Сахалина*. — Л. : Наука, 1985. — С. 4–68. (Исслед. фауны морей; Т. 30(38).)
- Громов В.В.** Растительные сообщества лагуны Буссе (южный Сахалин) // *Бот. журн.* — 1968. — Т. 53, № 7. — С. 921–931.
- Гусарова И.С.** Глубоководная растительность у берегов северного Приморья // *Изв. ТИНРО*. — 2010. — Т. 160. — С. 118–127.
- Гусарова И.С.** Макрофитобентос северной части Амурского залива // *Изв. ТИНРО*. — 2008. — Т. 155. — С. 88–98.
- Гусарова И.С.** Макрофитобентос сублиторальной зоны островов Итуруп, Уруп и Симушир (Большая Курильская гряда) : автореф. ... дис. канд. биол. наук. — Л. : БИН АН СССР, 1975. — 23 с.
- Дуленин А.А.** О выделении ассоциаций морских донных макрофитов северо-западной части Татарского пролива // *Вопр. соврем. альгологии*. — 2021. — № 3(27). — С. 1–17. DOI: 10.33624/2311-0147-2021-3(27)-1-17.

Дуленин А.А. Распределение видов-доминантов макрофитов по глубине в северо-западной части Татарского пролива // Биол. моря. — 2019. — Т. 45, № 2. — С. 97–107. DOI: 10.1134/S0134347519020037.

Дуленин А.А. Распределение макрофитобентоса в условиях сублиторали северо-западной части Татарского пролива : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2008. — 20 с.

Дуленин А.А. Распределение сублиторальной растительности материкового побережья Охотского моря (в пределах Хабаровского края) // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 180. — С. 107–127.

Дуленин А.А. Ресурсы и распределение промысловых макрофитов западной части Татарского пролива (в пределах Хабаровского края) // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 170. — С. 17–29.

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

Дуленин А.А. Характеристика сублиторальной растительности у северо-западного побережья Японского моря на основании концепции адаптивной зоны // Изв. ТИНРО. — 2024а. — Т. 204, вып. 3. — С. 509–547. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-509-547. EDN: PTPBAS.

Дуленин А.А. Возможности визуального опознания сообществ сублиторальной растительности в хозяйственных целях // Рыбохозяйственный комплекс России: 300 лет российской академической науке : мат-лы 2-й Междунар. науч.-практ. конф. — М. : ВНИРО, 2024б. — С. 125–130.

Дуленин А.А., Гусарова И.С. Широтные изменения состава и структуры растительности в северо-западной части Татарского пролива // Биол. моря. — 2016. — Т. 42, № 4. — С. 260–267.

Евсеева Н.В. Макрофитобентос прибрежной зоны южных Курильских островов // Тр. СахНИРО. — 2007. — Т. 9. — С. 125–145.

Евсеева Н.В. Макрофитобентос прибрежной зоны южных Курильских островов: состав, распределение и ресурсы : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : ВНИРО, 2009. — 22 с.

Жирков И.А. Био-география. Общая и частная: суши, моря и континентальных водоемов : моногр. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2017. — 568 с.

Закс И.Г. К познанию донных сообществ Шантарского моря : Изв. ТОНС. — 1929. — Т. 3, вып. 2. — 112 с.

Закс И.Г. Предварительные данные о распределении фауны и флоры в прибрежной полосе залива Петр Великий в Японском море // Производительные силы Дальнего Востока. — Хабаровск ; Владивосток : Кн. дело, 1927. — Вып. 4 : Животный мир. — С. 213–248.

Зинова Е.С. Водоросли Японского моря (бурые) // Изв. ТОНС. — 1929. — Т. 3, вып. 4. — С. 3–62.

Зинова Е.С. Морская капуста (*Laminaria*) и другие водоросли, имеющие промысловое значение // Изв. ТОНС. — 1928. — Т. 1, вып. 1. — С. 77–142.

Иванова М.Б., Новожилов А.В., Цурпало А.П. Условия существования и некоторые особенности флоро-фаунистического состава эксплуатируемых природных полей анфельции тобучинской в проливе Старка (залив Петра Великого, Японское море) и заливе Измены (остров Кунашир, Курильские острова) // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 113. — С. 83–99.

Калита Т.Л., Скрипцова А.В. Сублиторальные сообщества макрофитов Уссурийского и Амурского заливов (Японское море) в современных условиях // Биол. моря. — 2014. — Т. 40, № 6. — С. 427–434.

Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография : учеб. пособие. — М. : Наука, 2000. — 176 с.

Ключкова Н.Г. Водоросли-макрофиты дальневосточных морей России : дис. ... д-ра биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 1998. — 277 с.

Ключкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1996. — 291 с.

Ключкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. — Т. 1. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2009а. — 218 с.

Ключкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. — Т. 2. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2009б. — 304 с.

Кусиди А.Э. Биология развития некоторых видов рода *Laminaria* в прикамчатских водах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2007. — 24 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности : моногр. — М. : Логос, 2001. — 264 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. — М. : Наука, 1989. — 223 с.

Огородников В.С. Вертикальное распределение фитомассы доминирующих видов бурых водорослей в сублиторали о. Парамушир (северные Курильские острова) // Тр. СахНИРО. — 2002. — Т. 4. — С. 250–258.

Огородников В.С. Водоросли-макрофиты Северных Курильских островов : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2007. — 25 с.

Огородников В.С. Особенности распространения и продуктивность фитомассы основных видов бурых водорослей в сублиторали группы островов северной части Курильской гряды // Раст. ресурсы. — 2003. — Т. 39, вып. 1. — С. 12–18.

Паймеева Л.Г. Биология *Zostera marina* L. и *Zostera asiatica* Miki Приморья : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1984. — 185 с.

Перестенко Л.П. Водоросли залива Петра Великого : моногр. — Л. : Наука, 1980. — 232 с.

Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей России : моногр. — СПб. : Ольга, 1994. — 331 с.

Перестенко Л.П. Растительность литорали и сублиторали восточной Камчатки // Бот. журн. — 1997. — Т. 82, № 2. — С. 46–55.

Перестенко Л.П. Фитоценозы сублиторали восточной Камчатки и Командорских островов // Бот. журн. — 1996а. — Т. 81, № 2. — С. 80–96.

Перестенко Л.П. Растительность литорали и сублиторали юго-западного побережья Охотского моря и Шантарских островов // Бот. журн. — 1996б. — Т. 81, № 8. — С. 13–22.

Петров К.М., Поздеев В.Б. Подводные ландшафты и фитобентос у берегов южного Сахалина : моногр. — Владивосток : Изд-во ДВГУ, 1992. — 128 с.

Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях : учеб. пособ. для вузов. — М. : Академия, 2004. — 409 с.

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

Рыбаков О.С. Промысловые водоросли прибрежных вод Шантарских островов // Изв. ТИНРО. — 1971. — Т. 75. — С. 160–164.

Селиванова О.Н. Макрофиты Командорских островов (видовой состав, экология, распределение) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1998. — 25 с.

Селиванова О.Н. Макрофиты российского шельфа Берингова моря, Командорских островов и юго-восточной Камчатки : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2004. — 44 с.

Семкин Б.И., Ключкова Н.Г., Гусарова И.С., Горшков М.В. Дискретность и континуальность флор водорослей-макрофитов дальневосточных морей России. I. Общий видовой состав // Изв. ТИНРО. — 2010а. — Т. 160. — С. 57–70.

Семкин Б.И., Ключкова Н.Г., Гусарова И.С., Горшков М.В. Дискретность и континуальность флор водорослей-макрофитов дальневосточных морей России. II. Зеленые (Chlorophyta), бурые (Phaeophyta), красные (Rhodophyta) // Изв. ТИНРО. — 2010б. — Т. 162. — С. 104–112.

Семкин Б.И., Ключкова Н.Г., Гусарова И.С., Горшков М.В. Дискретность и континуальность флор водорослей-макрофитов дальневосточных морей России. III. Таксономические спектры // Изв. ТИНРО. — 2010в. — Т. 163. — С. 217–227.

Симпсон Д.Г. Темпы и формы эволюции : моногр. — М. : Госиздат, 1948. — 358 с.

Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посьет (Японское море) // Исслед. фауны морей. — 1967. — Вып. 5(13). — С. 5–61.

Сухоевеева М.В. Видовой состав и распределение макрофитов в районах размножения сельди у северо-западного побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1976. — Т. 100. — С. 144–149.

Сухоевеева М.В., Подкорытова А.В. Промысловые водоросли и травы морей Дальнего Востока: биология, распространение, запасы, технология переработки : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 243 с.

Терийа Ж.П., Вилнер В., Фернандес-Гонсалес Ф. и др. Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры. 4-е изд. // Растительность России. — 2022. — № 44. — С. 3–60. DOI: 10.31111/vegus/2022.44.3.

Толстикова Н.Е. Бентосные макрофиты Анадырского залива Берингова моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1980. — 23 с.

Толстикова Н.Е. Доминирующие виды водорослей в Анадырском заливе Берингова моря и перспективы развития их промысла // Раст. ресурсы. — 1982. — Т. 18, № 2. — С. 265–267.

Coleman M.A., Wernberg T. Forgotten underwater forests: The key role of fucoids on Australian temperate reefs // Ecology and Evolution. — 2017. — Vol. 7, № 20. — P. 8406–8418. DOI: 10.1002/ece3.3279.

- Dayton P.K.** Ecology of kelp communities // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* — 1985. — Vol. 16. — P. 215–245.
- den Hartog C.** Sea-grass communities: structure, distribution and classification // *Phytocoenologia*. — 2016. — Vol. 46, Iss. 4. — P. 397–414.
- Hammer Ø.** PAST: Paleontological statistics. Version 5.2. Reference manual. — Oslo : Natural History Museum; Univ. of Oslo, 2025. — 321 p.
- Taniguti M.** Phytosociological study of marine algae in Japan. — Inoue, 1962. — 129 p.
- Wernberg T., Krumhansl K., Filbee-Dexter K., Pedersen M.F.** Chapter 3 — Status and Trends for the World's Kelp Forests // *World Seas: An Environmental Evaluation*. — 2019. — Vol. 3. — P. 57–78. DOI: 10.1016/B978-0-12-805052-1.00003-6.

References

- Afanasyev, D.F. and Ruban, D.A.,** Urgent questions of the ecological-floristic classification and origin of the Black Sea macrophytobenthos, *Issues of modern algology*, 2012, no. 2(2). URL: <http://algology.ru/115>.
- Belyj, M.N.,** Species composition, features of the distribution of macrophyte algae in the northern part of the Sea of Okhotsk and their importance as a spawning substrate in herring breeding areas, *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Magadan: MagadanNIRO, 2011.
- Blinova, E.I.,** *Vodorosli-makrofity i travy dal'nevostochnykh morey Rossii (flora, rasprostraneniye, biologiya, zapasy, marikul'tura)* (Algae-macrophytes and herbs of the Far Eastern seas of Russia (flora, distribution, biology, reserves, mariculture)), Moscow: VNIRO, 2014.
- Blinova, Ye.I.,** Main algae of the northeastern part of the Sea of Okhotsk (distribution, ecology, phytomass), *Rastitelnye Resursy*, 1971, vol. 7, no. 2, pp. 252–259.
- Blinova, E.I.,** Underwater research of the waterfall belt in the north-eastern part of the Sea of Okhotsk, in *Morskiye podvodnyye issledovaniya* (Marine underwater research), Moscow: Nauka, 1969, pp. 114–120.
- Blinova, E.I. and Gusarova (Subbotina), I.S.,** The algae of sublittoral South-Eastern coast of Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1971, vol. 76, pp. 139–155.
- Blinova, E.I., Saburin, M.Yu., and Shtrik, V.A.,** Macrophytobenthos of coastal waters of southwestern Sakhalin and Moneron Island, in *Pribezhrnyye gidrobiologicheskiye issledovaniya* (Coastal hydrobiological studies), Moscow: VNIRO, 1999, pp. 60–70.
- Byvalina, T.P., Klochkova, N.G., and Fadeev, V.I.,** Macrophytobenthos of the sublittoral zone of western Sakhalin, in *Bentos i usloviya yego sushchestvovaniya na shel'fovykh zonakh Sakhalina* (Benthos and the conditions of its existence on the shelf zones of Sakhalin), Vladivostok: Far Eastern Scientific Center, 1985, pp. 27–42.
- Vozzhinskaya, V.B.,** Macrophytobenthos of the high-boreal (cold-water temperate) seas of Russia (vegetation, ecology, dynamics, production), *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Moscow, 1996.
- Vozzhinskaya, V.B. and Blinova, E.I.,** Materials on the distribution and composition of algae in Kamchatka (Sea of Okhotsk), *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1970, vol. 88, pp. 298–307.
- Vozzhinskaya, V.B. and Selitskaya (Vishnevskaya), N.M.,** Marine vegetation of the coastal area of Bolshoi Shantar Island (Sea of Okhotsk), *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1970, vol. 88, pp. 288–297.
- Volvenko, I.V.,** Adaptive zone, Petersen-type communities, geographical range and ecological niche. Report 1. Definitions and relations of the concepts, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 195, pp. 3–27. doi 10.26428/1606-9919-2018-195-3-27
- Volvenko, I.V.,** Adaptive zone, Petersen-type communities, geographical range and ecological niche. Report 2. Applied value of a new concept on the example of fauna of the Far-Eastern Seas and North Pacific, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 196, pp. 219–266. doi 10.26428/1606-9919-2019-196-219-266
- Gayl, G.I.,** On the study of iodine-containing algae in the Far East, *Rybn. Khoz. Dal'nego Vostoka*, 1930, no. 7–8, pp. 47.
- Gayl, G.I.,** Eine uebersicht des tangguertels des kuestengebietes im zusammenhang mit einigen allgemeinen fragen seiner ausbeutung (A report on the journeys along the Primorsky Krai coast in 1928 and 1929), *Izv. Tikhookean. Inst. Rybn. Khoz.*, 1930, vol. 4, no. 2.
- Gayl, G.I.,** Raw materials of the iodine industry of the Far Eastern Territory, *Rybn. Khoz. Dal'nego Vostoka*, 1931, no. 3–4, pp. 41–43.

Galysheva, Yu.A., Subtidal macrobenthos communities of Vostok Bay (Sea of Japan) under conditions of anthropogenic impact, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2004, vol. 3, no. 6, pp. 363–370. doi 10.1007/s11179-005-0001-1

Golikov, A.N., Skarlato, O.A., and Tabunkov, V.D., Some biocenoses of the upper parts of the southern Sakhalin shelf and their distribution, in *Biotsoenozy i fauna shel'fa yuzhnogo Sakhalina*, Leningrad: Nauka, 1985, pp. 4–68 (Research on the fauna of the seas; vol. 30(38).)

Gromov, V.V., Plant communities of the Busse Lagoon (Southern Sakhalin), *Bot. zhurn.*, 1968, vol. 53, no. 7, pp. 921–931.

Gusarova, I.S., Deep-water vegetation of northern Primorye, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 160, pp. 118–127.

Gusarova, I.S., Macrophytobenthos of the northern Amur Bay, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 155, pp. 88–98.

Gusarova, I.S., Macrophytobenthos of the sublittoral zone of the islands Iturup, Urup and Simushir (Great Kuril Ridge), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Leningrad: Botanicheskiy Institut Akad. Nauk SSSR, 1975.

Dulenin, A.A., On the identification of marine bottom macrophyte associations in the north-western Tatar Strait, *Voprosy sovremennoi algologii*, 2021, no. 3(27), pp. 1–17. doi 10.33624/2311-0147-2021-3(27)-1-17

Dulenin, A.A., The depth distribution of dominant species of macrophytes in the northwestern part of the Tatar Strait, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2019, vol. 45, no. 2, pp. 96–105. doi 10.1134/S1063074019020032

Dulenin, A.A., Distribution of macrophytobenthos in the sublittoral zone of the northwestern part of the Tatar Strait, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2008.

Dulenin, A.A., Distribution of sublittoral vegetation at the continental coast of the Okhotsk Sea (within the limits of Khabarovsk Region), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 180, pp. 107–127.

Dulenin, A.A., Resources and distribution of commercial macrophytes in the Western Tartar strait (Khabarovsk territory), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 170, pp. 17–29.

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

Dulenin, A.A., Characteristics of sublittoral vegetation in the northwestern Tatar Strait based on the concept of adaptive zone, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 3, pp. 509–547. doi 10.26428/1606-9919-2024-204-509-547. EDN: PTPBAS.

Dulenin, A.A., Possibilities of visual identification of sublittoral vegetation communities for economic purposes, in *Mat-ly 2-y Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. "Rybkhozyaystvennyy kompleks Rossii: 300 let rossiyskoy akademicheskoy nauke"* (Proc. 2nd Int. scientific-practical. conf. "Fishery complex of Russia: 300 years of Russian academic science"), Moscow: VNIRO, 2024, pp. 125–130.

Dulenin, A.A. and Gusarova, I.S., Latitudinal variations in the composition and structure of vegetation in the northwestern Tatar Strait, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2016, vol. 42, no. 4, pp. 299–307. doi 10.1134/S1063074016040040

Yevseyeva, N.V., Macrophytobenthos of the coastal zone of the southern Kuril Islands, *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 9, pp. 125–145.

Yevseyeva, N.V., Macrophytobenthos of the coastal zone of the southern Kuril Islands: composition, distribution and resources, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: VNIRO, 2009.

Zhirkov, I.A., *Bio-geografiya. Obshchaya i chastnaya: sushi, more i kontinental'nyye vodoyomy* (Biogeography. General and particular: land, sea and continental water bodies), Moscow: KMK, 2017.

Zachs, I., Upon the bottom communities of the Shantar Sea (S-W Okhotsk Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, edited by professor A.N. Derjavin, 1929, vol. 3, no. 2.

Zaks, I.G., Preliminary data on the distribution of fauna and flora in the coastal belt of Peter the Great Bay in the Sea of Japan, in *Proizvoditel'ny'e sily Dal'nego Vostoka* (Productive forces in the Far East), Khabarovsk, Vladivostok: Knizhnoye delo, 1927, no. 4: *Zhivotny'j mir* (Animal world), pp. 213–248.

Sinova, E.S., Algae maris japonensis (Phaeophyceae), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, 1929, vol. 3, no. 4, pp. 3–62.

Sinova, E.S., Sea cabbage (Laminaria) and another sea weeds of industrial value, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, 1928, vol. 1, no. 1, pp. 77–142.

Ivanova, M.B., Novozhilov, A.V., and Tzurpalo, A.P., Environment and some features of flora and fauna composition of the Ahnfeltia tobuchinensis exploited natural fields at Stark strait (Peter the

Great Bay, Sea of Japan) and Ismena Bay (Kunashir Island, Kuril Islands), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1994, vol. 113, pp. 83–99.

Kalita, T.L. and Skriptsova, A.V., The current state of subtidal macrophyte communities of Ussuriysky and Amursky Bays, Sea of Japan, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2014, vol. 40, no. 6, pp. 418–425. doi 10.1134/S1063074014060157

Kafanov, A.I. and Kudryashov, V.A., *Morskaya biogeografiya* (Marine biogeography), Moscow: Nauka, 2000.

Klochkova, N.G., Macrophyte algae of the Far Eastern Seas of Russia, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky, 1998.

Klochkova, N.G., *Flora vodorosley-makrofitov Tatarskogo proliva i osobennosti yeye formirovaniya* (Flora of algae-macrophytes of the Tatar Strait and features of its formation), Vladivostok: Dal'nauka, 1996.

Klochkova, N.G., Koroleva, T.N., and Kushidi, A.E., *Atlas vodorosley-makrofitov prikamchatskikh vod* (Atlas of algae-macrophytes of Kamchatka waters), vol. 1, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2009.

Klochkova, N.G., Koroleva, T.N., and Kushidi, A.E., *Atlas vodorosley-makrofitov prikamchatskikh vod* (Atlas of algae-macrophytes of Kamchatka waters), vol. 2, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2009.

Kusidi, A.E., Developmental biology of some species of the genus *Laminaria* in the Kamchatka waters, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky, 2007.

Mirkin, B.M., Naumova, L.G., and Solomeshch, A.I., *Sovremennaya nauka o rastitel'nosti* (Modern vegetation science), Moscow: Logos, 2001.

Mirkin, B.M., Rosenberg, G.S., and Naumova, L.G., *Slovar' ponyatiy i terminov sovremennoy fitotsenologii* (Dictionary of concepts and terms of modern phytocenology), Moscow: Nauka, 1989.

Ogorodnikov, V.S., Vertical distribution of the phytomass of the dominant species of brown algae in the sublittoral of Paramushir (northern Kuril Islands), *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 4, pp. 250–258.

Ogorodnikov, V.S., Macrophytic algae of the northern Kuril Islands, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky, 2007.

Ogorodnikov, V.S., Peculiarities of distribution and phytomass productivity of the main species of brown algae in sublittoral zone of the Northern Kuril ridge islands, *Rast. Res.*, 2003, vol. 39, no. 1, pp. 12–18.

Paymeeva, L.G., Biology of *Zostera marina* L. and *Zostera asiatica* Miki of Primorye, *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr., 1984.

Perestenko, L.P., *Vodorosli zaliva Petra Velikogo* (Seaweeds of Peter the Great Bay), Leningrad: Nauka, 1980.

Perestenko, L.P., *Krasnyye vodorosli dal'nevostochnykh morey Rossii* (Red algae of the Russian Far Eastern seas), St. Petersburg: Ol'ga, 1994.

Perestenko, L.P., Vegetation of the littoral and sublittoral of eastern Kamchatka, *Bot. zhurn.*, 1997, vol. 82, no. 2, pp. 46–55.

Perestenko, L.P., Phytocenoses of the sublittoral of eastern Kamchatka and the Commander Islands, *Bot. zhurn.*, 1996, vol. 81, no. 2, pp. 80–96.

Perestenko, L.P., Vegetation of the littoral and sublittoral zones of the southwestern coast of the Sea of Okhotsk and the Shantar Islands, *Bot. zhurn.*, 1996, vol. 81, no. 8, pp. 13–22.

Petrov, K.M. and Pozdeev, V.B., *Podvodnyye landshafty i fitobentos u beregov yuzhnogo Sakhalina* (Underwater landscapes and phytobenthos off the coast of southern Sakhalin), Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 1992.

Puzachenko, Yu.G., *Matematicheskiye metody v ekologicheskikh i geograficheskikh issledovaniyakh* (Mathematical Methods in Environmental and Geographic Research), Moscow: Academia, 2004.

Resursy i ratsional'noye ispol'zovaniye morskikh vodorosley i trav dal'nevostochnykh morey Rossii (Resources and rational use of seaweeds and grasses of the Far Eastern seas of Russia), Akulin, V.N., ed., Vladivostok: TINRO, 2020.

Rybakov, O.S., Commercial seaweeds of Shantar coastal water, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1971, vol. 75, pp. 160–164.

Selivanova, O.N., Macrophytes of the Commander Islands (species composition, ecology, distribution), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 1998.

Selivanova, O.N., Macrophytes of the Russian shelf of the Bering Sea, the Commander Islands and south-eastern Kamchatka, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2004.

Semkin, B.I., Klochkova, N.G., Gusarova, I.S., and Gorshkov, M.V., Discreteness and continuity of macrophyte algal floras in the Far-Eastern Seas. I. General species composition, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 160, pp. 57–70.

Semkin, B.I., Klochkova, N.G., Gusarova, I.S., and Gorshkov, M.V., Discreteness and continuity of macrophyte algae floras of the Far Eastern Seas. II. Green (Chlorophyta), brown (Phaeophyta), red (Rhodophyta), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 162, pp. 104–112.

Semkin, B.I., Klochkova, N.G., Gusarova, I.S., and Gorshkov, M.V., Discreteness and continuity of macrophyte algae floras in the Far Eastern Seas. III. Taxonomic spectra, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 163, pp. 217–227.

Simpson, G.G., *Tempo and Mode in Evolution*, Moscow: State Publishing House, 1948.

Skarlato, O.A., Golikov, A.N., Vasilenko, S.V., Tsvetkova, N.L., Gruzov, Ye.N., and Nesis, K.N., Composition, structure and distribution of bottom biocenoses in the coastal waters of Posyet Bay (Sea of Japan), *Issl. fauny morey*, 1967, vol. 5, no. 13, pp. 5–61.

Sukhoveeva, M.V., Species composition and distribution of large seaweeds in herring spawning grounds along North-West coast of Okhotsk, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1976, vol. 100, pp. 144–149.

Sukhoveyeva, M.V. and Podkorytova, A.V., *Promyslovyye vodorosli i travy morey Dal'nego Vostoka: biologiya, rasprostraneniye, zapasy, tekhnologiya pererabotki* (Commercial algae and grasses of the seas of the Far East: biology, distribution, stocks, processing technology), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006.

Theurillat, J.-P., Willner, W., Fernández-González, F., Bültmann, H., Čarni, A., Gigante, D., Mucina, L., and Weber, H.E., International Code of Phytosociological Nomenclature, 4th ed., *Applied Vegetation Science*, 2021, vol. 24, no. 1, e12491. doi 10.1111/avsc.12491

Tolstikova, N.Ye., Benthic macrophytes of the Anadyr Bay of the Bering Sea, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow, 1980.

Tolstikova, N.Ye., Dominant species of algae in the Anadyr Gulf of the Bering Sea and prospects for the development of their fishery, *Rastitelnye Resursy*, 1982, vol. 18, no. 2, pp. 265–267.

Coleman, M.A. and Wernberg, T., Forgotten underwater forests: The key role of fucoids on Australian temperate reefs, *Ecology and Evolution*, 2017, vol. 7, no. 20, pp. 8406–8418. doi 10.1002/ece3.3279

Dayton, P.K., Ecology of kelp communities, *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1985, vol. 16, pp. 215–245.

den Hartog, C., Sea-grass communities: structure, distribution and classification, *Phytocoenologia*, 2016, vol. 46, no. 4, pp. 397–414.

Hammer, Ø., *PAST: Paleontological statistics, version 5.2, Reference manual*, Oslo: Natural History Museum, Univ. of Oslo, 2025.

Taniguti, M., *Phytosociological study of marine algae in Japan*, Inoue, 1962.

Wernberg, T., Krumhansl, K., Filbee-Dexter, K., and Pedersen, M.F., Chapter 3 — Status and Trends for the World's Kelp Forests, *World Seas: An Environmental Evaluation*, 2019, vol. 3, pp. 57–78. doi 10.1016/B978-0-12-805052-1.00003-6

Guiry, M.D. and Guiry, G.M., *World-wide electronic publication*, Galway: National University of Ireland, 2025. <https://www.algaebase.org>. Cited March 10, 2025.

Lotsiya Beringova moray (Pilot of the Bering Sea), St. Petersburg: Gl. Upr. Navig. Okeanogr., 2017, no. 1408.

Lotsiya severo-zapadnogo berega Yaponskogo morya. Ot reki Tumannaya do mysa Belkina (Northwestern Sea of Japan Coast Pilot. From the Tumen River to Cape Belkin), St. Petersburg: Gl. Upr. Navig. Okeanogr. Minist. Oborony, 1996, no. 1401.

Lotsiya Tatarskogo proliva, Amurskogo limana i proliva Laperuza (Pilotage of the Tatar Strait, Amur estuary and La Perouse Strait), St. Petersburg: Gl. Upr. Navig. Okeanogr. Minist. Oborony, 2003, pp. 10–193.

ESIMO — Unified State System of Information on Financial Transactions in the World Ocean. Available through: <http://portal.esimo.ru/portal>. Cited March 15, 2025.

Поступила в редакцию 28.03.2025 г.

После доработки 8.07.2025 г.

Принята к публикации 8.09.2025 г.

The article was submitted 28.03.2025; approved after reviewing 8.07.2025;
accepted for publication 8.09.2025

Научная статья

УДК 597.552.511–152.6(265.53)

DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-448-471

EDN: JNZEJD



НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ДИНАМИКИ СТАДА
ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*
ЗАЛИВА АНИВА (ОСТРОВ САХАЛИН)

А.М. Каев¹, С.С. Макеев², П.С. Сухонос^{2*}¹ Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),
693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196;² Сахалинский филиал Главрыбвода (Сахрыбвод),
693006, г. Южно-Сахалинск, ул. Емельянова, 43а

Аннотация. Представлены результаты мониторинга в 1975–2024 гг. горбуши, нерестящейся в реках побережья зал. Анива (южная часть о. Сахалин). Комплекс проводимых исследований включал изучение динамики подхода рыб к побережью и их биологических показателей, определение численности производителей на нерестилищах и количественный учет покатной молоди в контрольных реках. По этим данным проведены оценки численности рыб-родителей, покатной молоди и возврата взрослых рыб соответствующих поколений, а также эффективности воспроизводства горбуши в пресноводный и морской периоды жизни. В доминировании генеративной линии нечетных лет нереста по численности, как и в целом в формировании численности горбуши зал. Анива, большее значение принадлежит факторам, действующим в течение морского периода жизни. Таким образом, численность взрослых рыб в большей мере зависела от численности покатной молоди, чем от численности производителей на нерестилищах.

Ключевые слова: горбуша, залив Анива, вылов, численность взрослых рыб и покатной молоди, индексы воспроизводства

Для цитирования: Каев А.М., Макеев С.С., Сухонос П.С. Некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* залива Анива (остров Сахалин) // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 3. — С. 448–471. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-448-471. EDN: JNZEJD.

* Каев Александр Михайлович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, kaev@outlook.com, ORCID 0000-0002-5989-3988; Макеев Сергей Степанович, начальник Анивской КНС, smak02@mail.ru, ORCID 0009-0002-1677-4062; Сухонос Павел Сергеевич, заместитель начальника, ichtiologia@mail.ru, ORCID 0009-0007-9870-9454.

© Каев А.М., Макеев С.С., Сухонос П.С., 2025

Original article

Some issues of dynamics for the herd of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the Aniva Bay (Sakhalin Island)

Alexander M. Kaev*, Sergey S. Makeev, Pavel S. Sukhonos*****

* Sakhalin branch of VNIRO (SakhNIRO),

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

, * Sakhalin branch of Glavrybvod (Sakhrybvod),

43a, Emelyanov Str., Yuzhno-Sakhalinsk, 693006, Russia

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

** head of department, smak02@mail.ru, ORCID 0009-0002-1677-4062

*** deputy head, ichtiologia@mail.ru, ORCID 0009-0007-9870-9454

Abstract. Results of monitoring on the pink salmon spawning in the rivers of Aniva Bay (southern Sakhalin Island) in 1975–2004 are presented, including dynamics of the fish run to the coast and the number of spawners on the spawning grounds, biological parameters of the spawners, and quantitative accounts of the juveniles migrated downstream the monitored rivers. Based on these data, the total number of parent fish, juveniles, and returning adults are estimated for each year-class and the reproduction efficiency of pink salmon in the freshwater and marine periods of their life are calculated. Dynamics of pink salmon abundance in the Aniva Bay and dominance of the generative line of odd years were mostly determined by factors acting during the marine period of life, that's why the number of returned adults depended more on the number of juveniles than on the number of producers on the spawning grounds.

Keywords: pink salmon, Aniva Bay, annual catch, number of spawners, number of juveniles, reproduction index

For citation: Kaev A.M., Makeev S.S., Sukhonos P.S. Some issues of dynamics for the herd of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the Aniva Bay (Sakhalin Island), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 3, pp. 448–471. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-448-471. EDN: JNZEJD.

Введение

Горбуша является самым массовым видом среди тихоокеанских лососей, во многом определяя ход лососевого промысла в Сахалино-Курильском регионе. По результатам экологических и морфологических исследований установлено наличие в Сахалино-Курильском регионе нескольких локальных стад этого вида [Воловик, 1967а; Иванков, 1967, 1993, 2011; Гриценко, 1990], одним из которых является группировка рыб в зал. Анива. На фоне общего роста или падения уровня запасов горбуши в регионе каждому из стад присущи свои особенности в воспроизводстве ресурсов, что находит отражение в асинхронности межгодовых изменений их численности, особенностях сезонной динамики нерестовой и покатной миграций [Каев и др., 2025]. Следовательно, для обеспечения рационального использования запасов горбуши необходимо учитывать своеобразие в динамике каждого из ее стад в регионе. Последние обобщения по вопросам динамики стада горбуши зал. Анива были выполнены по материалам, собранным в основном в последней четверти XX в. [Каев и др., 2004; Каев, Антонов, 2005; Kaev et al., 2007]. В связи с этим назрела необходимость восполнить данный пробел в отношении текущего века. Такое обобщение полезно также с точки зрения меняющегося климата, повлекшего существенные изменения численности тихоокеанских лососей в разных районах побережья Северной Пацифики и прилегающих морей [Kaeriyama, 2021; Krovnin et al., 2021].

Цель настоящей работы — оценить численность и выживаемость на разных этапах онтогенеза, а также биологические показатели рыб как отдельных поколений, так и разных генеративных линий горбуши зал. Анива.

Материалы и методы

Ежегодное изучение состояния стада горбуши зал. Анива осуществляли с 1975 г. Комплекс проводимых исследований включал изучение динамики подхода рыб к по-

бережью и их биологических показателей, определение численности производителей на нерестилищах и количественный учет в реках покатной молоди.

Численность возвратов рыб соответствующих поколений установлена при обобщении данных промысловой статистики и результатов обследования рек. В XX в. данные по вылову основывались на отчетных документах рыбодобывающих организаций (в основном рыболовческий колхоз им. Кирова) и сведениях ныне Сахалинского филиала Главрыбвода (СРВ) по вылову производителей в процессе деятельности лососевых рыбозаводных заводов (ЛРЗ), в XXI в. — по официальной статистике компетентных государственных учреждений, ныне Сахалино-Курильского территориального управления Росрыболовства (СКТУ). Количество выловленных рыб рассчитано путем деления биомассы вылова на осредненные по соответствующим пятидневкам значения массы особей, установленные по биологическим анализам.

Численность рыб в обследуемых реках определена по данным подсчета сотрудниками СРВ числа производителей на отдельных площадках нерестилищ в период массового нереста [Глубоковский и др., 2017; Шевляков и др., 2019]. При оценке суммарного захода рыб в реки использован метод расчета с ранжированием водоемов по рангу изученности, позволяющий снизить фактор субъективности при визуальной оценке плотности скоплений рыб на нерестилищах. Реки, которые обследовали почти во все годы, приняты в качестве реперных, данные обследования по которым принимаются за истинные (рис. 1). На западном побережье залива к ним относятся Найча, Кура, Ульяновка, Тамбовка, Урюм и Таранай, в которых сосредоточено 88 % нерестового фонда в реках этой части побережья (790 тыс. м²). По северной части побережья — р. Лютога, в которой ежегодно обследуют р. Быструю (правый приток, 15 % нерестилищ от 767 тыс. м² нерестового фонда) и эпизодически отдельные участки русла или другие притоки. На восточном побережье — реки Островка и Игривая (34 % нерестилищ от 114 тыс. м² нерестового фонда). Плотность заполнения нерестилищ в реках, обследование которых проводится эпизодически, принимается равной среднему значению между наблюдаемой в данном водоеме и в реперных реках. В остальных

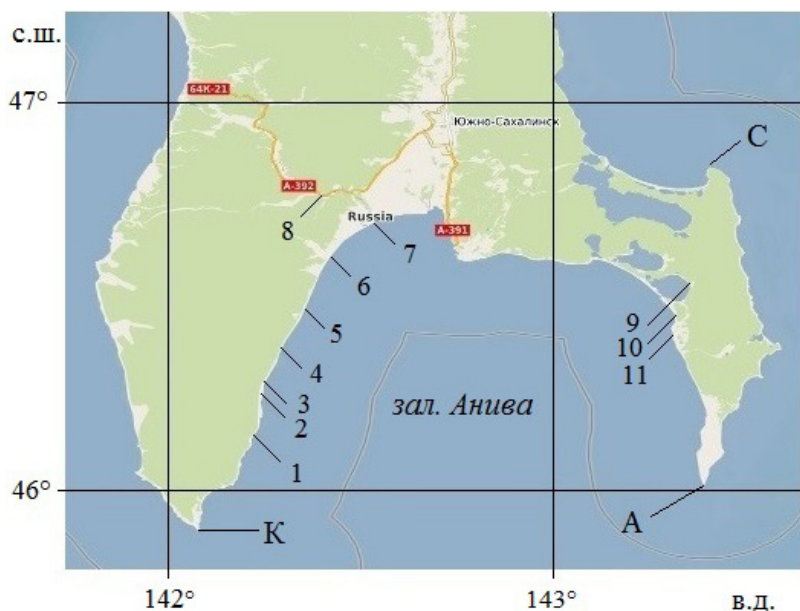


Рис. 1. Зал. Анива: контрольные реки Найча (1), Кура (2), Ульяновка (3), Тамбовка (4), Урюм (5), Таранай (6), Лютога (7), Быстрая (8, правый приток Лютоги), Шешкевича (9), Игривая (10) и Островка (11); К — мыс Крильон, А — мыс Анива, С — мыс Свободный

Fig. 1. The monitoring rivers of Aniva Bay: Naicha (1), Kura (2), Ulyanovka (3), Tambovka (4), Uryum (5), Taranay (6), Lyutoga (7), Bystraya (8, right tributary of Lyutoga River), Sheshkevicha (9), Igrivaya (10), and Ostrovka (11). K — Cape Crillon, A — Cape Aniva, C — Cape Svobodnyy

численность производителей определена на основании их средней расчетной плотности на нерестилищах всех обследованных рек [Каев и др., 2004; Kaev, Klovach, 2014]. Количество нерестилищ в реках время от времени переоценивается разными специалистами при очередных обследованиях (паспортизация) в ту или иную сторону. Однако следует, видимо, исходить из того, что площадь нерестилищ горбуши в значительной мере связана с геоморфологическими характеристиками реки [Montgomery et al., 1999], вследствие чего она относительно постоянна. Поэтому в многолетних рядах данных величина заходов горбуши в реки рассчитана с использованием единого для всех лет значения площади нерестилищ в реках.

Численность покатной молоди определена на основе статистики ее выпусков с ЛРЗ и количества покатников, мигрирующих с нерестилищ. Учет вели на разных участках основного русла р. Лютога (по 1989 г.), затем в ее правом притоке — р. Быстрой (1990–2018 гг.), — а также в реках Шешкевича (1981–1993 гг.), Найча (2008 г.), Таранай (2008, 2013–2024 гг.) и Кура (1985–2024 гг.). Учет осуществляли методом выборочных обловов [Воловик, 1967б; Каев, 2011] с небольшими модификациями методик, используемых в СахНИРО (р. Кура) и СРВ (другие реки) [Каев и др., 2024]. Экстраполяция данных учета покатников в контрольных реках на другие водоемы осуществлена посредством так называемого индекса ската (ИС), рассчитываемого как отношение числа скатившейся молоди в контрольной реке к числу производителей, зашедших в нее для нереста [Kaev, Irvine, 2016].

Индекс ската (ИС) фактически показывает эффективность воспроизводства в пресных водах, отражая величину донерестовой гибели производителей, потерь икры при нересте и смертности в процессе эмбрионального и личиночного развития. Для оценки последующей выживаемости потомства в течение морского периода жизни используется коэффициент возврата поколения (КВ), рассчитываемый как отношение числа вернувшихся взрослых рыб к численности скатившейся из рек молоди.

Для изучения биологических показателей горбуши осуществляли сборы рыб из промышленных уловов ставными неводами и исследовательских уловов в реках. В 1976–2012 гг. большинство материалов собрано из уловов ставных неводов — 286 проб (26930 рыб), в реках — 133 пробы (11496 рыб). В последующие годы сборы из уловов ставных неводов почти прекратились (2 пробы, 151 рыба) с одновременным снижением также объема сборов в реках (80 проб, 5765 рыб), что отчасти связано со слабыми заходами горбуши в реки. Расчет биологических показателей горбуши для каждого из 44 поколений (по 22 поколения разных генеративных линий) выполнен по принципу средневзвешенного значения относительно динамики промысловых уловов ставными неводами, фактически отражающей динамику подхода горбуши к побережью. Полученная при построении данного алгоритма скользящая средняя значений массы тела горбуши использована для расчета числа выловленных рыб по пентадам. В 1975, 1982, 2015–2017 гг. пробы не собирали, поэтому расчет числа выловленных рыб в эти годы был осуществлен по результатам биологических анализов горбуши на юго-восточном побережье о. Сахалин.

Статистическая обработка проведена в среде Windows в программах Microsoft Office Excel и Statistica, при этом использованы следующие символы: M — среднее значение, SD — стандартное отклонение, CV — коэффициент вариации, r — коэффициент корреляции Пирсона, p — уровень доверительной вероятности, n — объем выборки. Разность между средними значениями выборок оценена по критерию Фишера (F), проверка данных на соответствие нормальному распределению — по критерию χ^2 .

Результаты и их обсуждение

Промысел

Горбуша подходит в зал. Анива с разных направлений: с запада — со стороны Японского и с востока — со стороны Охотского морей. При миграции из Японского

моря она входит в залив, видимо, через его центральную часть, так как подходу к мысу Крильон препятствует область холодных вод, отмечаемая ежегодно восточнее этого мыса в результате адвекции глубинных вод [Пищальник, Бобков, 2000]. Вследствие этого рыбы этой группировки сначала подходят к северному побережью залива, а затем распространяются уже в южном направлении вдоль побережья п-ова Крильонского. Горбуша, мигрирующая из Охотского моря, обогнув мыс Анива, распространяется затем по заливу сравнительно широким фронтом, вследствие чего ее уловы ставными неводами фиксируются почти одновременно на разных участках побережья [Антонов, 2006]. Поэтому характеристику промысла представим в целом для залива, так как выделение отдельных группировок горбуши, мигрирующих к рекам своего нереста, является весьма проблематичным.

В послевоенные годы в течение продолжительного периода уловы были невелики с небольшими подъемами во второй половине 1950-х и в середине 1970-х гг. (рис. 2). Очередной подъем пришелся на первую половину 1990-х гг. с достижением на то время рекордного вылова в 1991 г. За этой «волной» после кратковременного снижения в конце века последовала наиболее мощная по величине уловов «волна», в ходе которой были достигнуты исторические максимумы вылова по линии четных и нечетных лет (в 2006 и 2009 гг.) — соответственно 54,9 и 56,9 тыс. т. После достижения этих максимальных значений по обеим линиям произошел резкий спад уловов, причем в последнее 10-летие запас горбуши снизился до критически малого уровня, вследствие чего вводились запреты на ведение промышленного лова.

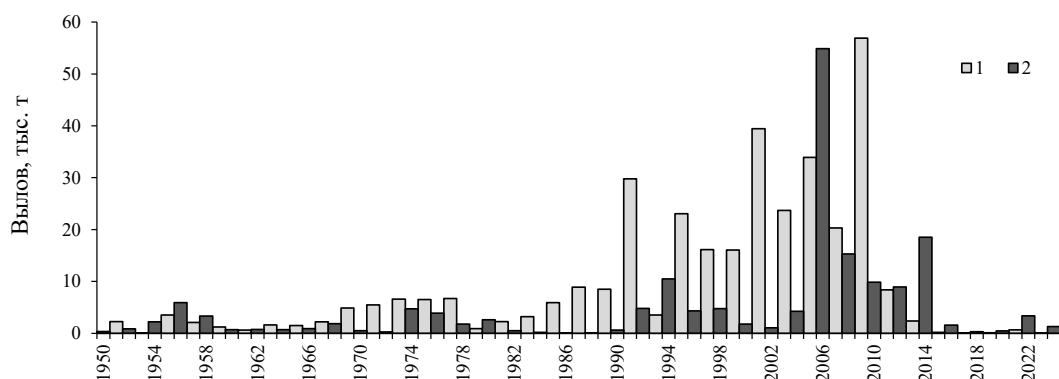


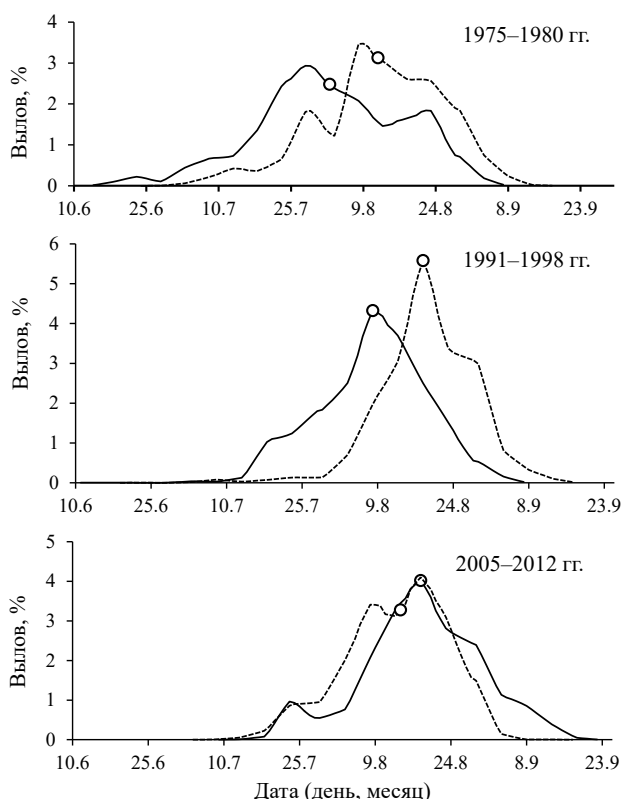
Рис. 2. Динамика вылова горбуши в зал. Анива в нечетные (1) и четные (2) 1950–2024 гг.

Fig. 2. Dynamics of the pink salmon catch in the Aniva Bay in odd (1) and even (2) years of 1950–2024

Сезонная динамика уловов определяется подходом горбуши разных группировок, в связи с этим сроки нерестового хода довольно растянуты. Появление гонцов в реках Лютога и Таранай отмечалось в первых числах июня, однако массовый заход производителей в реки начинается в третьей декаде июля и продолжается по конец августа. Промысел ставными неводами завершается обычно в первой половине сентября с прекращением массового подхода рыб к побережью. Однако ход горбуши в реки продолжается по конец сентября, а отдельных производителей и позже [Антонов, 2006]. При изучении ранней и поздней темпоральных форм горбуши, мигрирующей из Охотского моря и составляющей основу уловов этого вида в заливе, было показано, что смена их доминирования в подходах происходила между 25 июля и 6 августа (в среднем 2 августа). По наблюдениям в 1975–2009 гг. численность рыб поздней формы была обычно выше, составив в среднем 75,8 %, хотя в некоторые годы доли рыб ранней формы несколько превышали доли рыб поздней формы [Каев, 2012]. С этих позиций рассмотрим сезонную динамику уловов горбуши в 1975–1980, 1991–1998 и 2005–2012 гг. (рис. 3). В остальные годы возможны искажения в тенденциях вследствие малых уловов, по крайней мере по одной из генеративных линий.

Рис. 3. Сезонная динамика вылова горбуши в нечетные (сплошная линия) и четные (штриховая линия) годы в зал. Анива в разные периоды лет. Кругами на графиках обозначены даты достижения 50 % нарастающих уловов

Fig. 3. Seasonal dynamics of the pink salmon catch in the Aniva Bay in odd (solid line) and even (dashed line) years, by periods. Circles on the graphs indicate the dates of 50 % cumulative catch



Судя по динамике уловов, в 1975–1980 гг. в них была массово представлена не только ранняя темпоральная форма «охотоморской» горбуши, но и япономорская горбуша, так как суточные уловы зачастую фиксировались в июне. В 1991–1998 гг. количество япономорской горбуши в уловах снизилось до мизерных количеств, а среди «охотоморской» горбуши возросла доля поздней темпоральной формы. В 2005–2012 гг. промысел начинали уже в июле, однако 90 % рыб вылавливали в августе–сентябре, т.е. основу уловов составляла поздняя темпоральная форма «охотоморской» горбуши. В течение двух первых из рассмотренных периодов в нечетные годы в уловах шире, в сравнении с четными годами, были представлены япономорская горбуша и ранняя темпоральная форма из «охотоморской» группировки этого вида. Вследствие этого достижения 50 % нарастающих уловов приходилось в нечетные годы на более ранние даты. В течение последнего периода, когда промысел базировался в основном на подходах рыб поздней темпоральной формы, его сроки уже не столь разительно различались в нечетные и четные годы. Более того, сроки лова в нечетные годы несколько сместились даже на более поздние даты, что отразилось на дате достижения 50 % нарастающих уловов. Из представленных данных по сезонной динамике уловов следует, что сроки промысла в большей мере определяются соотношением в подходах рыб разных темпоральных форм, нежели смещением сроков хода рыб разных поколений в соответствии с условиями их нагула.

Биологические показатели рыб

Прежде всего отметим, что биологические показатели рыб существенно изменяются в процессе нерестового хода горбуши, о чем можно судить, например, по длине тела (рис. 4). Япономорская горбуша, подходящая в залив в июне и в начале июля, в среднем крупнее, чем подходящая после нее ранняя форма «охотоморской» горбуши. Во время этих двух подходов самки обычно крупнее самцов. А с массовым появлением среди мигрантов представителей поздней формы рыбы в уловах становятся в среднем

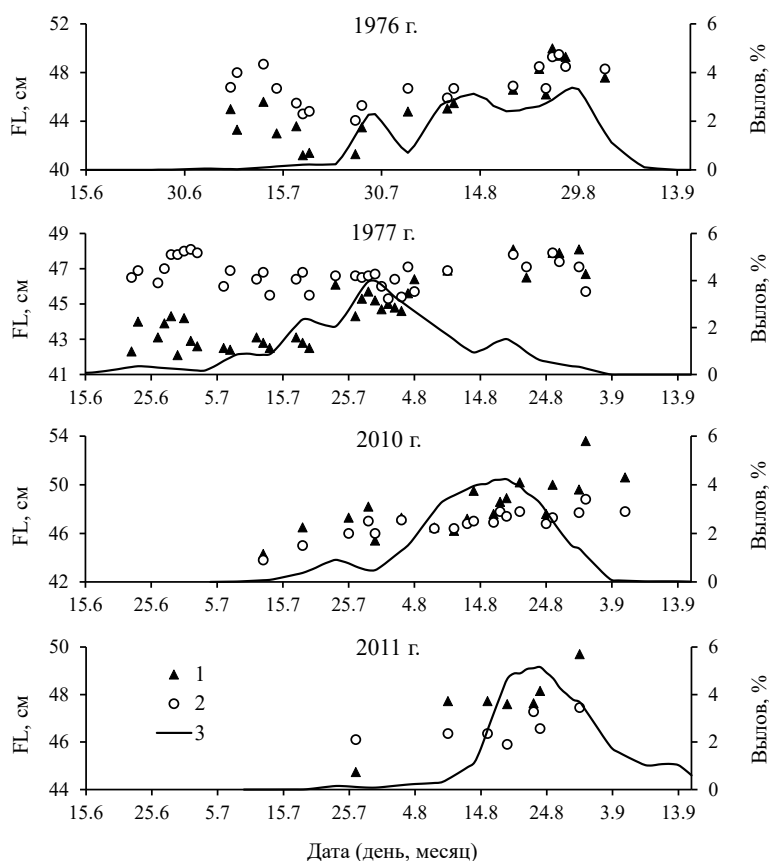


Рис. 4. Изменения длины тела горбуши во время ее подходов в зал. Анива в разные годы: 1 — длина (FL) самцов, 2 — самок, 3 — динамика уловов ставными неводами

Fig. 4. Dynamics of the pink salmon body length (FL) during its migration to the Aniva Bay in certain years: 1 — males, 2 — females, 3 — dynamics of catch by trap-nets

крупнее, особенно самцы, которые, как правило, уже крупнее самок. Существуют также различия по относительной плодовитости самок ($ОП = АП/FL$), при одинаковой длине тела (FL) абсолютная плодовитость (АП) самок ранней формы выше, чем у самок поздней темпоральной формы [Каев, 2012]. Добавим к этому известный эффект протандрии, в соответствии с которым в начале нерестового хода у лососей по численности доминируют самцы, а при завершении — самки [Morbey, 2000]. Причем такой эффект проявляется в течение хода каждой из группировок горбуши. В частности, наблюдаемый «сбой» в тенденции постепенного снижения доли самцов (кратковременное увеличение их доли) был использован наряду с изменением размерного состава рыб (появление в уловах крупных рыб, особенно самцов) для тестирования ориентировочной даты начала доминирования в подходах горбуши в залив рыб поздней темпоральной формы [Каев, 2012]. Вследствие таких изменений расчет биологических показателей горбуши, характеризующих то или иное поколение, осуществлен с учетом динамики уловов ставными неводами, отражающих динамику подходов рыб к побережью.

В среднем за годы наблюдений длина горбуши составила 47,54 см ($SD = 1,501$; $n = 44$), самцы ($M = 47,70$; $SD = 1,847$) и самки ($M = 47,49$; $SD = 1,333$) несущественно различались между собой по этому показателю ($F = 0,38$; $p > 0,05$). Не обнаружено существенных расхождений ($F = 1,48$; $p > 0,05$) по длине тела (см) также между рыбами поколений нечетных ($M = 47,83$; $SD = 1,493$; $n = 21$) и четных ($M = 47,28$; $SD = 1,492$; $n = 23$) лет нереста, хотя вторые чаще были мельче, за исключением последних лет (рис. 5, а).

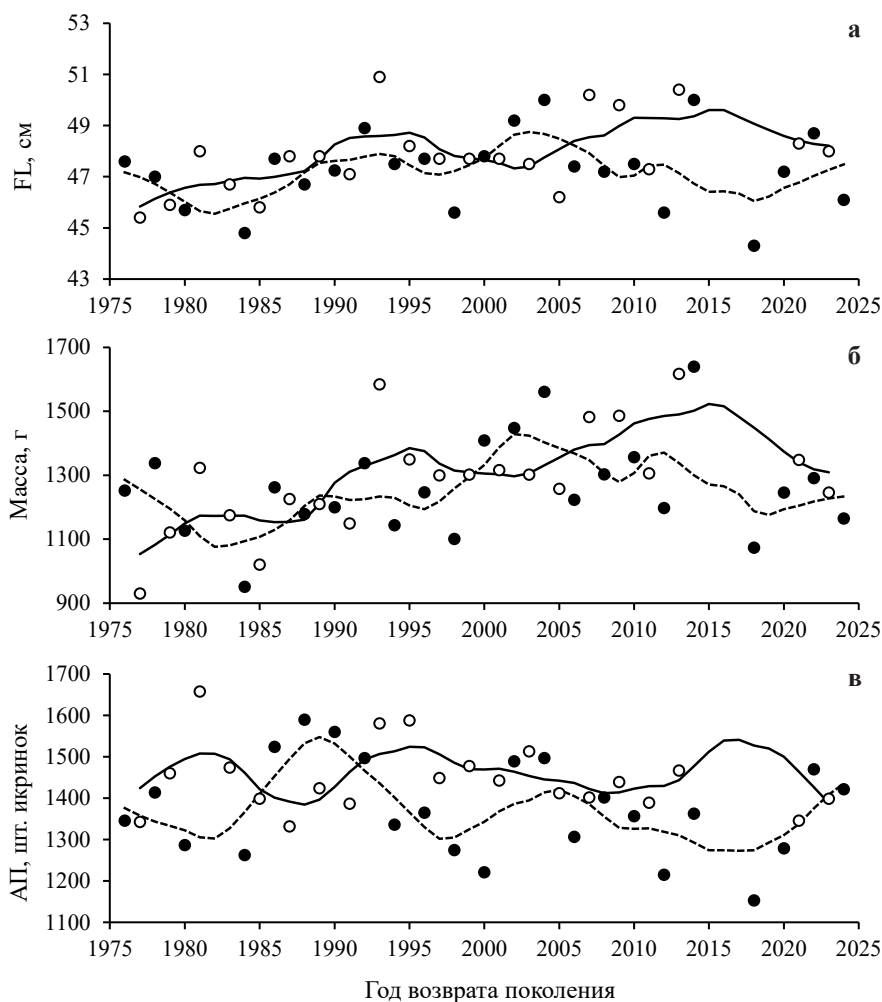


Рис. 5. Изменения длины (а) и массы (б) тела рыб и абсолютной плодовитости самок (в) у горбуши в бассейне зал. Анива в нечетные (светлые кружки, сплошная линия) и четные (темные кружки, пунктирная линия) в 1976–2024 гг. При отсутствии соответствующих данных в 2014, 2017, 2019 гг. скользящая средняя по 7 смежным значениям построена по значениям этих показателей в эти годы у горбуши юго-восточного побережья о. Сахалин

Fig. 5. Interannual dynamics of the pink salmon body length (а), weight (б), and absolute fecundity of females (в) in the Aniva Bay basin in odd (light symbols, solid line) and even (dark symbols, dotted line) years from 1976 to 2024. The absent data in 2014, 2017, and 2019 are restored as moving average of 7 adjacent values for pink salmon on the southeastern coast of Sakhalin Island

В среднем за годы наблюдений масса тела самцов составила 1295 г ($SD = 189$), самок — 1260 ($SD = 138$), всех рыб — 1275 г ($SD = 159$), рыб поколений нечетных и четных лет нереста — соответственно 1288 г ($SD = 167$) и 1263 г ($SD = 155$). При сопоставлении рыб разного пола и разных генеративных линий также не выявлено статистически значимых расхождений по массе тела (рис. 5, б), что вполне объяснимо плотной связью между изменениями длины и массы тела рыб ($r = 0,92$; $p = 0,0000$).

Абсолютная плодовитость самок за годы наблюдений составила в среднем 1409 икр. ($SD = 108$). Ее значения у самок разных поколений в большей мере были связаны с их длиной ($r = 0,53$; $p = 0,0001$), нежели с массой тела ($r = 0,44$; $p = 0,0017$). В отличие от размеров тела рыб, в многолетних трендах изменений абсолютной плодовитости самок наблюдались более заметные расхождения вплоть до противоположной их направленности по отдельным группам лет (рис. 5, в). Вследствие этого отмечены статистически

достоверные различия ($F = 5,32$; $p < 0,05$) по числу икринок между самками горбуши поколений нечетных ($M = 1447$; $SD = 83$) и четных ($M = 1375$; $SD = 118$) лет нереста.

Численность производителей на нерестилищах

Побережье зал. Анива было условно разделено на 3 участка — западный, северный и восточный. Большинство нерестовых рек впадает в залив с его западного побережья. Эти реки имеют горный характер, стекая с Южно-Камышового хребта, протяженность основного русла реперных рек составляет от 29,0 до 57,0 км, в среднем 38,3 км. Реки на восточном побережье залива также имеют горный характер, стекая с Тонино-Анивского хребта, однако они вдвое короче, протяженность основного русла реперных рек — 16 и 20 км. С северного побережья в залив стекает наиболее крупная река — Лютога, протяженность основного русла которой 130 км, а его правого притока (реперная река Быстрая) — 41 км. Верхнее и среднее течение Лютоги и большинство ее притоков (в том числе и р. Быстрая) имеют горный характер. С этой части побережья в залив стекают еще несколько рек, протекающих в основном по местами заболоченной Сусунайской низменности. В среднем за годы наблюдений плотность заполнения нерестилищ производителями горбуши была выше в реках восточного побережья залива при наименьшей вариабельности их значений ($M = 2,06$ рыб/м², $CV = 62,4$ %) в сравнении с реками западного побережья залива ($M = 1,34$ рыб/м², $CV = 78,6$ %) и бассейном р. Лютога ($M = 1,25$ рыб/м², $CV = 107,1$ %). Особенно разительными были расхождения в тенденциях изменений величины заходов горбуши в эти группы рек в 1970-х и в первой половине 1980-х гг. (рис. 6).

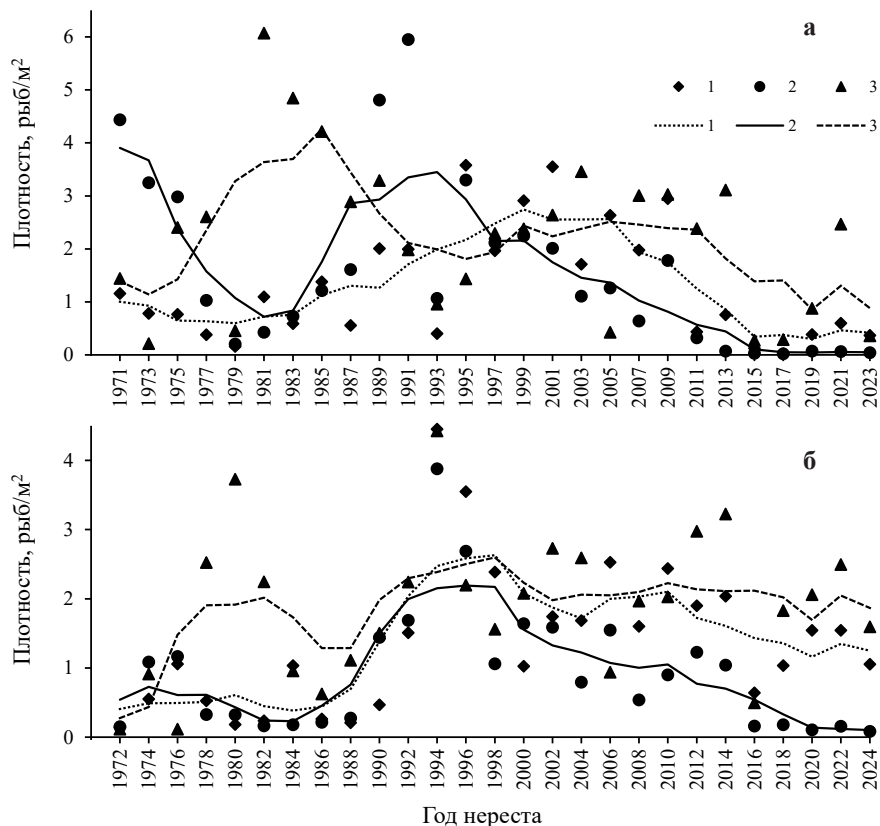


Рис. 6. Изменения плотности скоплений производителей горбуши на нерестилищах в реках западного (1), северного (2) и восточного (3) побережий зал. Анива в нечетные (а) и четные (б) годы; символы — годовые значения, линии — скользящая средняя по 5 смежным значениям

Fig. 6. Interannual dynamics of the pink salmon spawners density on spawning grounds in the rivers of western (1), northern (2) and eastern (3) coasts of Aniva Bay in odd (a) and even (b) years: symbols — annual values, lines — moving averages of 5 adjacent values

Весьма специфичным выглядит профиль изменений заходов горбуши в р. Лютога, что отразилось в наибольшем значении их вариабельности. В среднем наименьшая плотность заполнения нерестилищ производителями в этой реке во многом связана с сокращением по обеим генеративным линиям заходов горбуши, начавшимся с конца XX в. Развитие этой тенденции не удалось предотвратить вводимыми ограничениями на промысел (увеличение расстояния от устья реки до места постановки ближайших ставных неводов, введение сроков запрета промысла и пр.).

Представляя особенности по динамике численности заходов горбуши в реки на локальных участках одного района, мы невольно затрагиваем тему популяционной структуры этого вида. В процессе обсуждения гипотезы «флюктуирующего стада горбуши» [Глубоковский, Животовский, 1986] сторонниками концепции локального стада введена версия, что хоминг горбуши связан с возвратом не в родную реку, а в систему рек в районе воспроизводства того или иного стада [Гриценко, 1990; Иванков, 1993]. В соответствии с этим в пределах таких районов увеличение плотности заполнения нерестилищ в малых реках происходит по причине большого количества мигрантов из крупных рек. Именно этой версией объяснялся высокий уровень заполнения нерестилищ в небольших реках юго-восточного побережья Сахалина вследствие притока мигрантов из крупной р. Найба [Гриценко, 1990]. Причем такое влияние крупных рек на уровень заполнения нерестилищ в соседних малых реках выше в годы многочисленных возвратов и может сказываться на протяжении нескольких сотен километров побережья [Гриценко, 2002]. Однако сохранившийся высокий уровень заполнения нерестилищ в малых реках при почти пустых нерестилищах в р. Найба на фоне большой численности горбуши в 2005–2014 гг. [Каев и др., 2025] опроверг данную версию. Не соответствует ей и сопоставление заходов горбуши в р. Лютога с заходами в другие сравнительно малые реки побережья зал. Анива. Так, рекордно высокие заходы производителей в реки восточного побережья залива происходили на фоне слабых заходов в р. Лютога, а в годы наибольших заходов в р. Лютога заходы в реки западного и восточного побережий залива были на уровне низких или средних (рис. 6). Таким образом, изменения численности горбуши в ее подходах в зал. Анива и в распределении производителей по рекам показывают сравнительно высокий уровень хоминга. Тем не менее это не противоречит гипотезе «флюктуирующего стада горбуши», так как между локальными стадами изредка возможны перераспределения миграционных потоков рыб этого вида [Каев, Животовский, 2017].

Покатная миграция молоди

Скат молоди горбуши из небольших рек бореальной зоны приурочен к темному времени суток [Воловик, 1967б; Гриценко и др., 1987; Гриценко, 2002; Павлов и др., 2010; Кириллов и др., 2018]. Как показали многократные обловы молоди по поперечному створу реки, в светлые ночи она в большей степени, чем в темные безлунные ночи, концентрировалась в стрежневом потоке [Каев, Игнатьев, 2015].

Высокая численность молоди, выходящей из грунта, в сочетании с ограниченной кормовой базой сравнительно небольших рек, в которых преимущественно нерестится горбуша, а также ранняя смолтификация ее молоди до перехода в мальковый период развития свидетельствуют о том, что эволюционная стратегия этого вида в целом направлена на сокращение пресноводной фазы жизненного цикла и минимизацию питания в пресных водах вплоть до начала активного питания в эстуарии и морском побережье [Смирнов, 1975; Гриценко и др., 1987]. Тем не менее в небольших реках в желудках молоди горбуши отмечается наличие пищи, например в реках Иска на материковом побережье Сахалинского залива и Малая Хузи на северо-восточном побережье Сахалина [Канзепарова и др., 2015; Кириллова, 2019]. Наличие пищи (преимущественно личинки и куколки хирономид) в желудках молоди горбуши отмечали и в р. Кура, особенно при низком уровне режиме [Антонов, Ким Хе Юн, 2011]. В то же время нет сведения об укрупнении размеров такой молоди, в отличие от мальков кеты, часть из которых начинает нагул в пресных водах [Каев, 2003].

Скат молоди горбуши в р. Кура начинался в третьей декаде апреля и заканчивался обычно до середины июня (рис. 7). Причем основная часть покатников (в среднем 88,5 %) мигрировала в течение мая. Подобные сроки и динамика покатной миграции наблюдались также в р. Таранай. Это раньше, чем в реках на восточном побережье о. Сахалин [Каев и др., 2024]. Ранний скат молоди в этом районе отражает общую тенденцию такого смещения сроков покатной миграции в южном направлении, в то же время его сроки корректируются также условиями разных климатических районов. Климат Южно-Камышового хребта находится под влиянием ветви теплого Цусимского течения, в результате в этом районе самая мягкая в пределах Сахалина многоснежная зима и сравнительно теплое лето, в то время как юго-восточный Сахалин в большей мере находится под влиянием холодных вод Охотского моря [Атлас..., 1967]. Поэтому скат молоди в реках Вознесенка и Очепуха, впадающих в Охотское море в южной части юго-восточного побережья острова, наблюдается в среднем почти на декаду позже [Каев и др., 2024].

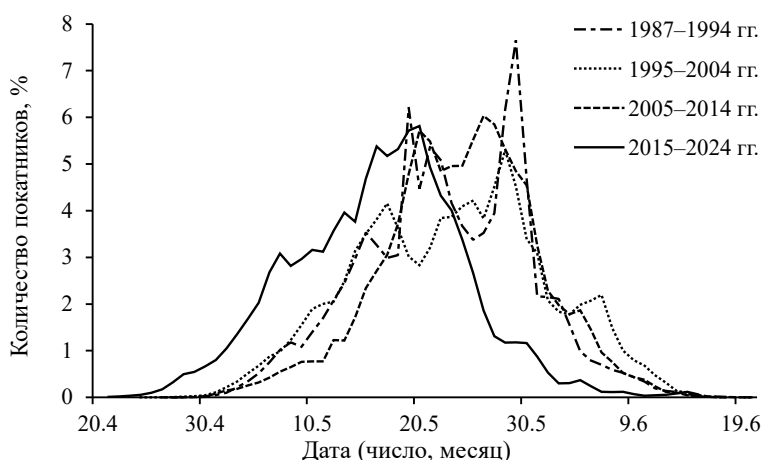


Рис. 7. Динамика покатной миграции молоди горбуши в р. Кура в разные периоды лет

Fig. 7. Dynamics of downstream migration of juvenile pink salmon in the Kura River, by groups of years

В многолетней динамике покатной миграции молоди в р. Кура наблюдается смещение ее сроков на более ранние даты в последнее 10-летие. Массивы каждой из четырех представленных на рис. 7 групп данных подчиняются закону нормального распределения (χ^2 в пределах от 7,41 до 0,99, p — от 0,061 до 0,608), что позволяет оценить величину рассматриваемого смещения сопоставлением средних значений условных дат (порядковый номер суток, начиная с 21 апреля), на которые приходилась середина ската. Средняя дата ската молоди в последнее 10-летие статистически значимо отличалась от соответствующих значений для каждой из предыдущих групп лет (значения F от 31,8 до 49,7, во всех случаях $p < 0,001$), в то время как перекрестное сопоставление средних дат ската между предыдущими группами лет не выявило между ними существенных расхождений (значения F от 0,17 до 1,46, во всех случаях $p > 0,05$). Установлено, что сроки ската молоди связаны преимущественно с уровнем прогрева воды не в год ската, а за весь период эмбрионального и личиночного развития [Каев и др., 2024]. В качестве критерия ее прогрева можно использовать температуру воздуха, так как она в решающей степени определяет температуру подруслового потока в реках [Крючков, 2007]. Сумма среднемесячных температур воздуха, судя по данным сайта pogodaklimat.ru, в месяцы с его положительными значениями (сентябрь–октябрь, апрель–май) не сильно различалась в 1986–1994, 1994–2004 и 2004–2014 гг. — соответственно 26,4, 28,2 и 28,6 °С, в то время как в 2014–2024 гг. она составила 31,4 °С. Еще более разительны расхождения в ряду этих данных при использовании средних

значений температуры воздуха в среднем с сентября по май — соответственно $-8,9$, $-10,4$, $-7,8$ и $-2,0$ °С, т.е. ранние сроки ската молоди в последнее 10-летие полностью соответствовали состоянию климата.

За годы наблюдений из р. Кура скатывалось от 0,1 до 47,0 млн мальков горбуши, или от 6 до 296 мальков от нереста одного условного производителя. Связь между изменениями числа производителей в реке и последующей численностью покатников (рис. 8) характеризуется довольно низким коэффициентом корреляции в поколениях нечетных ($r = 0,44$; $p = 0,0616$) и четных ($r = 0,28$; $p = 0,2404$) лет нереста. Слабая корреляция связана с действием множества факторов, определяющих уровень элиминации от нереста до ската. Так, изначальное уменьшение числа откладываемых икринок в нерестовые гнезда связано с повышенным уровнем воды (снос течением) или с высокой численностью производителей (перекапывание ранее устроенных гнезд). Дальнейшая выживаемость зависит от степени подвижности грунта, его проницаемости для воды, содержания органического ила, на окисление которого расходуется большое количество растворенного в воде кислорода, уровня расхода воды, что обеспечивает как доставку эмбрионам кислорода, так и удаление продуктов их выделения, а также от многих других параметров как внешней среды, так и состояния самих организмов [Леванидов, 1969; Воловик и др., 1972; Смирнов, 1975; Голованов, 2001; Гриценко, 2002; и др.].

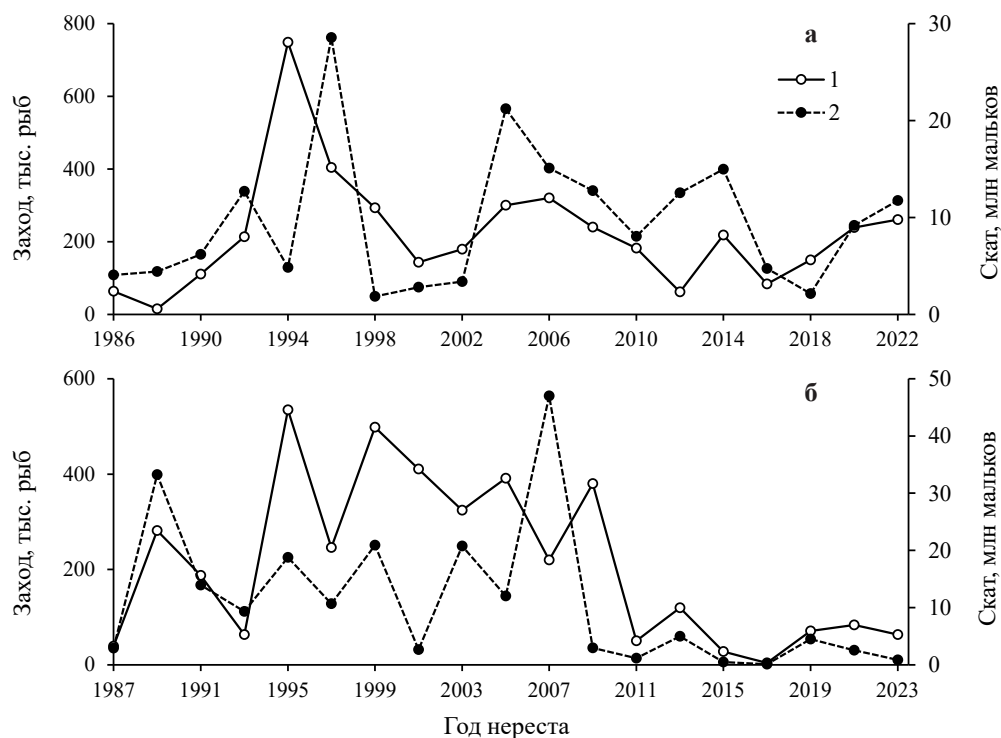


Рис. 8. Изменения численности производителей горбуши (1) и молоди, скатывавшейся с нерестилищ (2), в р. Кура в поколениях нечетных (а) и четных (б) лет нереста

Fig. 8. Interannual dynamics of abundance for the pink salmon spawners (1) and juveniles migrated from the spawning grounds (2) in Kura River in odd (a) and even (b) years of spawning

Динамика численности

Сопоставление полученных данных, отражающих историю конкретных поколений, по численности производителей на нерестилищах, покатной молоди и возвращающихся на нерест взрослых рыб дает представление о выживаемости потомков в течение пресноводного и морского периодов жизни. В то же время возникает вопрос о корректности использования таких данных вследствие предполагаемого высокого уровня стрейнга у горбуши. К примеру, на основании проведенного мечения заводской

молоди горбуши методом ампутации некоторых плавников в возвратах горбуши в район р. Очепуха (базовая река ЛРЗ «Лесной») на юго-восточном побережье Сахалина в 1973 г. 11,2 % среди меченных рыб были тестированы как происходящие с ЛРЗ «Курильский» (о. Итуруп, р. Курилка), напротив, в 1977 г. уже в районе впадения р. Курилка 48,2 % меченых рыб — как происходящие с ЛРЗ «Лесной» [Рухлов, Любаева, 1980]. Однако детальное изучение методических аспектов проведения мечения показало, что данные результаты получены вследствие ошибочного тестирования рыб с разной комбинацией ампутированных плавников [Каев, Чупахин, 2003]. Как подтверждение этому, массовые поимки «чужих» рыб в водах о. Итуруп прекратились с завершением программы мечения на ЛРЗ «Курильский», в то время как такие программы продолжали осуществлять на ряде ЛРЗ о. Сахалин. На основании поимок рыб с маркированными отолитами также сделано заключение, что количество заводских рыб, выловленных на том или ином участке побережья, не связано напрямую с объемом выпуска молоди с местных ЛРЗ и во многом определяется величиной прилова мигрантов. Так, в 2011–2014, 2016 гг. на юго-восточном Сахалине вылавливали в среднем 48,7 % рыб от их общего количества с обнаруженными метками анивских ЛРЗ. Такой прилов был следствием, как сделано заключение, миграции горбуши в направлении зал. Анива вдоль юго-восточного побережья острова с севера на юг [Стекольников, 2021].

Этим заключениям не соответствуют данные по соотношению уловов горбуши в 1994–2006 гг. в зал. Анива и в зал. Мордвинова (от мыса Свободного до 46°55' с.ш.). Лишь только в 2006 г. (экстремально высокий вылов в зал. Анива) прилов «анивских» рыб в зал. Мордвинова составил 4,47 % по отношению к вылову в зал. Анива, а в предыдущие годы такой прилов был существенно ниже [Руднев, 2007]. В 2005–2014 гг. промысел горбуши ставными неводами между мысами Свободный и Анива вели в таком же режиме, как в сопредельных районах острова. Если версия о миграции горбуши вдоль юго-восточного побережья Сахалина в южном направлении справедлива, тогда ее уловы на указанном участке должны были напрямую зависеть от численности подходов горбуши в зал. Анива. Однако такая связь не обнаружена ($r = -0,18$; $p = 0,6102$), напротив, уловы на этом участке достоверно коррелировали с общей численностью подходов горбуши к юго-восточному побережью Сахалина ($r = 0,74$; $p = 0,0139$). Не подтвердили миграцию горбуши в южном направлении и результаты ее мечения на ставных неводах между мысами Свободный и Анива в 2014 г. Так, 6–8 августа вторичная поимка меченых рыб зафиксирована почти исключительно в северном направлении от позиции мечения. Заключение о смене во второй половине августа направления миграции уже в сторону зал. Анива [Антонов и др., 2014] стало следствием переноса пункта мечения в район мыса Анива [Каев, 2017]. Таким образом, вопрос остается дискуссионным, что дает нам право использовать данные по численности подходов горбуши в зал. Анива как отражающие изменения численности рыб разных поколений.

В соответствии с результатами обследования реперных водотоков, во все реки в нечетные годы заходило от 63 до 6333 тыс. производителей ($M = 2441$; $SD = 1839$). От их нереста мигрировало в море от 4 до 466 млн покатников ($M = 172$; $SD = 136$) при ИС от 23 до 218 мальков ($M = 81$; $SD = 56$). В дополнение к ним с ЛРЗ выпускали от 18 до 101 млн мальков ($M = 64$; $SD = 25$). После нагула в морских водах возвращалось от 77 до 42098 тыс. взрослых рыб ($M = 12035$; $SD = 12259$), в соответствии с чем КВ варьировал в пределах от 0,15 до 10,81 % ($M = 4,16$; $SD = 3,04$). В процессе возврата вылавливали от 14 до 38107 тыс. рыб ($M = 9709$; $SD = 10842$), т.е. коэффициент промыслового изъятия находился в пределах от 10,6 до 90,5 % ($M = 64,6$; $SD = 24,5$). В четные годы в реки заходило от 433 до 6926 тыс. производителей ($M = 2115$; $SD = 1511$). От их нереста мигрировало в море от 26 до 486 млн покатников ($M = 127$; $SD = 109$) при ИС от 11 до 137 мальков ($M = 66$; $SD = 32$). В дополнение к ним с ЛРЗ выпускали от 21 до 102 млн мальков ($M = 64$; $SD = 22$). После нагула в морских водах возвращалось от 448 до 47425 тыс. взрослых рыб ($M = 6979$; $SD = 9755$), в соответствии с чем КВ варьировал в пределах от 0,59 до 21,63 % ($M = 3,39$; $SD = 4,18$). В процессе возврата

вылавливали от 15 до 44150 тыс. рыб ($M = 4893$; $SD = 9087$), т.е. коэффициент промыслового изъятия находился в пределах от 3,4 до 93,1 % ($M = 49,3$; $SD = 25,6$) (табл. 1).

Таблица 1

Численность поколений горбуши зал. Анива на разных этапах онтогенеза
(заход производителей в реки — скат молоди — возврат взрослых рыб)

Table 1

Abundance of pink salmon at different stages of their life cycle in the Aniva Bay
(entry of spawners into rivers — downstream migration of juveniles — return of adults)

Заход в реки		Покатники, млн экз.		ИС, шт.	Возврат, тыс. экз.			КВ, %
Год	Тыс. экз.	Скат	ЛРЗ		Вылов	Заход	Всего	
1975	3126	71,7	53,8	23	5713	1346	7059	5,63
1976	1741	99,3	51,5	57	1326	915	2241	1,49
1977	1346	47,8	35,7	36	780	330	1110	1,33
1978	915	111,6	63,6	122	2276	758	3033	1,73
1979	330	67,9	42,7	206	1735	1787	3522	3,18
1980	758	67,8	50,0	89	492	533	1025	0,87
1981	1787	223,3	17,7	125	2721	1499	4220	1,75
1982	533	44,2	21,3	83	176	1051	1227	1,87
1983	1499	157,1	52,8	105	5608	2434	8042	3,83
1984	1051	25,7	30,2	24	15	433	448	0,80
1985	2434	239,0	53,4	98	7393	1958	9351	3,20
1986	433	32,4	37,4	75	65	485	550	0,79
1987	1958	170,0	40,6	87	7141	5595	12737	6,05
1988	485	66,4	33,9	137	513	1624	2136	2,13
1989	5595	369,1	50,1	66	25395	6333	31729	7,57
1990	1624	93,6	60,5	58	3440	2708	6148	3,99
1991	6333	242,0	80,7	38	2244	1230	3474	1,08
1992	2708	209,1	59,4	77	9169	6926	16095	5,99
1993	1230	268,0	51,4	218	13909	5500	19408	6,08
1994	6926	93,5	56,3	14	3444	5078	8522	5,69
1995	5500	465,7	101,0	85	12434	3398	15832	2,79
1996	5078	486,2	99,4	96	4460	2851	7311	1,25
1997	3398	152,6	96,2	45	12703	4254	16956	6,81
1998	2851	30,5	72,4	11	1238	2272	3510	3,41
1999	4254	364,0	86,6	86	29841	4606	34447	7,64
2000	2272	74,1	80,4	33	726	2864	3590	2,32
2001	4606	153,8	95,3	33	18019	2538	20557	8,25
2002	2864	135,5	71,3	47	2682	2196	4878	2,36
2003	2538	206,6	71,4	81	26961	3092	30054	10,81
2004	2196	136,1	83,2	62	44150	3276	47425	21,63
2005	3092	139,3	88,5	45	13707	2349	16056	7,05
2006	3276	286,2	96,6	87	11684	1872	13556	3,54
2007	2349	458,0	100,1	195	38107	3991	42098	7,54
2008	1872	132,2	101,7	71	7206	2815	10021	4,28
2009	3991	151,0	95,8	38	6429	824	7253	2,94
2010	2815	135,6	82,1	48	7475	2732	10206	4,69
2011	824	27,4	55,9	33	1478	957	2434	2,92
2012	2732	302,3	80,9	111	11222	2725	13947	3,64
2013	957	85,3	89,4	89	114	154	267	0,15
2014	2725	246,7	89,9	91	1294	678	1971	0,59
2015	154	4,4	31,5	29	14	63	77	0,22
2016	678	38,4	56,3	57	291	1134	1425	1,50
2017	63	4,3	34,8	68	58	447	504	1,29

Окончание табл. 1
Table 1 finished

Заход в реки		Покатники, млн экз.		ИС, шт.	Возврат, тыс. экз.			КВ, %
Год	Тыс. экз.	Скат	ЛРЗ		Вылов	Заход	Всего	
2018	1134	45,1	65,1	40	363	1502	1865	1,69
2019	447	40,4	60,4	90	481	763	1243	1,23
2020	1502	71,5	51,8	48	2616	1586	4203	3,41
2021	763	25,5	49,8	33	43	359	402	0,53
2022	1586	80,7	46,1	51	1103	1055	2158	1,70

Примечание. История каждого поколения представлена строкой, к примеру, 1975 — год нереста родительского поколения, соответственно скат молоди в 1976 г. и возврат взрослых рыб в 1977 г.; под термином «Скат» понимается численность дикой молоди, под термином «ЛРЗ» — численность заводской молоди.

Связь между числом выловленных рыб и заходом производителей в реки в нечетные годы ($r = 0,72$; $p = 0,0001$) была существенно сильнее, чем в четные ($r = 0,37$; $p = 0,0751$). Такая ситуация вполне объяснима регулированием интенсивности промысла. Численность подходов горбуши в четные годы в среднем была ниже, т.е. в эти годы чаще возникали ситуации, когда требовалось вводить ограничения на режим промысла для увеличения пропуска производителей в реки.

Доминирование генеративной линии нечетных лет нереста по численности обеспечивалось, как показано выше, в среднем более высокой выживаемостью потомства в пресноводный и в морской периоды жизни. Формально разница между средними значениями этих показателей разных генеративных линий была статистически незначимой ($F = 1,33$ для ИС и $F = 0,52$ для КВ) вследствие высокой вариабельности совокупностей данных. Хотя при сопоставлении ранжированных по увеличению значений рядов ИС в 18 из 24 случаев его значения у поколений нечетных лет нереста были выше. А в отношении КВ отмечается его аномально высокое значение у поколения 2006 г. возврата, которое находится за пределами нормального распределения (удалено от M остальных значений на $12,1 SD$). Такому увеличению численности горбуши нет приемлемых объяснений. Исходя из количества скатившейся с нерестилищ молоди (расчет по данным учета в трех реках) и очень высокой численности молоди, учтенной при траловой съемке в заливе, возможно, что эта невероятно высокая выживаемость могла быть следствием сбоя в синхронизации сроков миграции молоди из рек и подходов хищных рыб [Каев, 2007]. При исключении из анализа данного значения средняя величина КВ у поколений четных лет нереста становится существенно меньшей ($M = 2,60$ %; $SD = 1,57$ %), а разница между средними значениями КВ разных генеративных линий — статистически значимой ($F = 4,84$; $p < 0,05$). Из этого можно сделать вывод, что в формировании численности горбуши зал. Анива большее значение принадлежит факторам, действующим в течение морского периода жизни. Это заключение подтверждается непосредственным сопоставлением рядов соответствующих данных (табл. 2), при этом поколение 2006 года возврата также исключено из анализа по обозначенной выше причине. По обеим генеративным линиям горбуши численность взрослых рыб в большей мере зависела от численности молоди, скатывающейся с нерестилищ, чем от численности производителей на нерестилищах. Связь численности горбуши с объемами выпусков молоди с ЛРЗ слабее, что определяется не только меньшей численностью молоди заводского происхождения, но и значительно меньшей изменчивостью ее численности в сравнении с молодью естественного происхождения (значения CV 39,4 против 79,2 % для поколений нечетных и 34,6 против 86,2 % для поколений четных лет нереста). Выпуски молоди с ЛРЗ лишь несколько увеличивают силу связи численности горбуши с численностью молоди, скатывающейся из рек, в сравнении с численностью молоди, скатывающейся с нерестилищ.

Таблица 2

Связь численности горбуши в возвратах с численностью производителей на нерестилищах и скатывающейся из рек молоди для поколений нечетных и четных лет нереста

Table 2

Dependence of the pink salmon returns on the number of producers on spawning grounds and the abundance of juveniles migrated downstream for generations of odd and even years of spawning

Предиктор	Нечетные поколения		Четные поколения	
	r	p	r	p
Производители на нерестилищах	0,49	0,0154	0,54	0,0074
Молодь естественного происхождения	0,78	0,0000	0,60	0,0024
Молодь заводского происхождения	0,48	0,0182	0,56	0,0050
Совокупность всей молоди	0,79	0,0000	0,62	0,0015

Наибольшие в среднем уловы горбуши в заливе по линии нечетных лет пришлись на 1991–2009 гг., по линии четных лет — на 1994–2014 гг. (см. рис. 2). Значения коэффициента возврата этих поколений по линии нечетных лет были в среднем 6,56 %, а предыдущих и последующих поколений с меньшим уровнем численности — 3,57 и 1,33 %. По линии четных лет значения этого показателя для аналогичных групп поколений — 5,35, 1,71 и 1,78 %. Значения ИС по линии нечетных лет для группы поколений с высокой численностью составили 89 мальков и для двух групп с низкой численностью — 97 и 54 малька, а по линии четных лет — соответственно 60, 81 и 57 мальков (табл. 1), т.е. возврат высокочисленных поколений по обоим генеративным линиям обеспечивался высокой выживаемостью горбуши в течение морского периода жизни, в то время как эффективность воспроизводства в течение пресноводного периода жизни этих поколений была на уровне поколений с малой численностью и порой даже ниже. Таким образом, результаты сопоставления поколений по каждой из генеративных линий совпали с таковыми при сопоставлении между собой поколений разных генеративных линий, свидетельствующих о большем вкладе в формирование численности горбуши зал. Анива факторов, действующих в морской период жизни. Этим горбуша зал. Анива существенно отличается от ряда популяций данного вида, воспроизводящихся в реках материкового побережья, у которых главная роль в формировании их численности принадлежит факторам, действующим в пресноводный период жизни [Островский, 2023; Островский, Козлова, 2023; Островский, Лысенко, 2024]. Эта разница объяснима особенностями климата. В отличие от суровых зим на материковом побережье, мягкие и многоснежные зимы в южной части Сахалина [Атлас..., 1967] создают благоприятные и сравнительно стабильные условия для выживаемости икры и личинок в нерестовых гнездах.

Рассмотренное увеличение уловов горбуши подтвердило точку зрения В.П. Шунтова [2000], что в 1990-е гг. динамические процессы в северной части Тихого океана начали менять знак своей направленности. Наблюдавшийся рост вылова горбуши в текущем веке в дальневосточном рыбохозяйственном бассейне России многие исследователи связывают с изменениями климата, в частности с потеплением [Бугаев и др., 2018; Хен и др., 2021; Krovnin et al., 2021; и др.]. О поверхностной температуре воды (SST) на акватории зал. Анива между 46°30' и 47° с.ш. и 142°30' и 143° в.д. судили по данным сайта, созданного NOAA Earth System Research Laboratory [Kalnay et al., 1996]. Период наблюдений — июнь и июль, так как к середине июня уже вся молодь горбуши скатывается из рек (см. рис. 7), а к концу июля уже покидает залив [Shubin et al., 2009]. Выживаемость горбуши в течение морского периода жизни действительно связана со средней температурой воды в июне-июле (рис. 9), однако сила ее невысока для поколений нечетных ($r = 0,33$; $p = 0,1166$) и четных ($r = 0,45$; $p = 0,0330$) лет нереста. Проблема, видимо, в том, что в ранний морской период жизни смертность молоди не только высокая, но и сильно разнится у разных поколений. Ее уровень во многом определяется воздействием хищных рыб, поэтому наиболее критичным в этот период является скорость роста молоди [Каев и др., 2021, 2023].

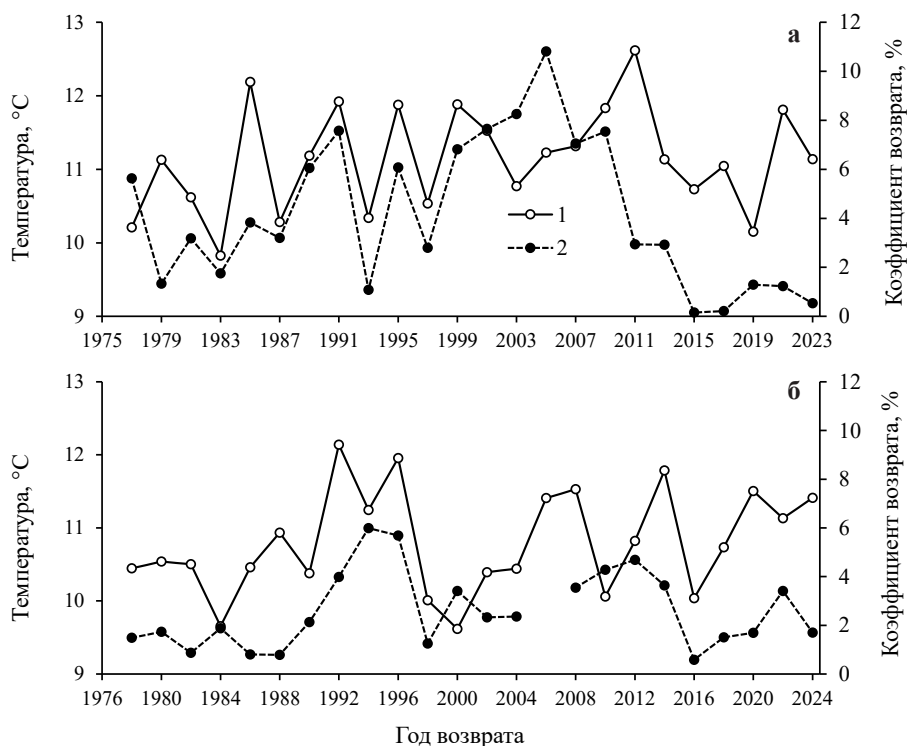


Рис. 9. Изменения поверхностной температуры воды в зал. Анива в период нагула молоди горбуши (1) и выживаемость соответствующих поколений горбуши (2) в возвратах в нечетные (а) и четные (б) годы

Fig. 9. Interannual changes of sea surface temperature in the Aniva Bay during feeding of pink salmon juveniles (1) and survival rate of corresponding year-classes of returned pink salmon (2) for odd (a) and even (b) years

Последующее резкое снижение численности горбуши было вызвано воздействием экстремальных факторов среды — обильными осенними осадками при массовом нересте или после его завершения, в результате которых мощные паводки размывали грунт нерестилищ, разрушая нерестовые гнезда, а также штормами в прибрежных морских водах, создававшими условия для повышенной элиминации недавно скатившейся из рек молоди. Такому воздействию паводков подверглись поколения горбуши возврата в 2011 и 2013 гг., а воздействию штормовых ветров — поколения 2015 и 2016 гг. [Каев, 2018].

Заклучение

Вылов горбуши за период наблюдений в зал. Анива в нечетные годы в среднем был вдвое выше, чем в четные. В череде происходящих подъемов и спадов последнее увеличение уловов, совпавшее с их общим ростом в Дальневосточном регионе, привело в первом 10-летии XXI в. к достижению рекордных выловов в каждой из линий нечетных и четных лет. Межгодовые изменения в сезонной динамике уловов в большей мере определялись соотношением в подходах рыб разных темпоральных форм, нежели смещением сроков хода рыб разных поколений в соответствии с условиями их нагула. Несмотря на в среднем 1,7-кратную разницу в возвратах горбуши разных генеративных линий, не обнаружено статистических достоверных различий между рыбами из уловов в нечетные и четные годы по длине и массе тела, такие различия выявлены лишь по абсолютной плодовитости самок. В формировании численности горбуши зал. Анива доминирующее значение принадлежит факторам, действующим в течение морского периода жизни. Действием этих факторов объяснима также в

среднем более высокая численность возвратов горбуши в нечетные годы, т.е. численность взрослых рыб в большей мере зависела от численности покатной молоди, чем от численности производителей на нерестилищах. Такая ситуация вполне объяснима мягкими и многоснежными зимами в данном районе, способствующими сравнительно стабильным условиям развития потомства в пресноводный период жизни.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность всем сотрудникам Сахрыбвода и СахНИРО, принимавшим участие в сборе проб горбуши и проведении ее биологических анализов, а также в количественном учете производителей и покатной молоди этого вида в контрольных реках.

The authors are thankful to all colleagues in Sakhrybvod and SakhNIRO who took part in collecting the pink salmon samples and conducting biological analyses, as well as in the quantitative accounting of the spawners and juveniles migrating downstream in the monitoring rivers.

Финансирование работы (FUNDING)

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

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Авторы заявляют, что данная статья не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки на все использованные в обзоре данные других авторов оформлены в соответствии с ГОСТом.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The authors declare that this article does not contain their own experimental data obtained using animals or involving humans. Bibliographic references to all data from other authors used in the article are formatted in accordance with the state standards (GOST).

The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

А.М. Каев возглавил проведение данного исследования. Авторы совместно анализировали данные и готовили эту статью.

A.M. Kaev conducted the study; all authors jointly analyzed the data and wrote and illustrated the text of article.

Список литературы

Антонов А.А. Особенности миграции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в зал. Анива (остров Сахалин) // Тр. СахНИРО. — 2006. — Т. 8. — С. 3–11.

Антонов А.А., Буслов А.В., Брагина И.Ю. и др. Результаты мечения горбуши у юго-восточного побережья острова Сахалин в 2014 г. // Бюл. № 9 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — С. 154–157.

Антонов А.А., Ким Хе Юн. Питание и пищевые взаимоотношения молоди лососей рода *Oncorhynchus* в реке Кура залива Анива (о. Сахалин) // Тр. СахНИРО. — 2011. — Т. 12. — С. 3–15.

Атлас Сахалинской области [Карты] / ред. кол.: гл. ред. Г.В. Комсомольский и И.М. Сирьк. — М. : ГУГК, 1967. — 135 с.

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.

Воловик С.П. Структура нерестовых стад и эффективность естественного воспроизводства горбуши на Южном Сахалине : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Калининград : АтлантНИРО, 1967а. — 25 с.

- Воловик С.П.** Методы учета и некоторые особенности поведения покатной молоди горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. — 19676. — Т. 61. — С. 104–117.
- Воловик С.П., Ландышевская А.Е., Смирнов А.И.** Материалы по эффективности размножения горбуши на южном Сахалине // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 81. — С. 69–90.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А.** Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биол. моря. — 1986. — Т. 12, № 2. — С. 39–43.
- Глубоковский М.К., Марченко С.Л., Темных О.С., Шевляков Е.А.** Методические рекомендации по исследованиям тихоокеанских лососей. — М. : ВНИРО, 2017. — 79 с.
- Голованов И.С.** Влияние среды на формирование численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) северного побережья Охотского моря в пресноводный период жизни // Вопр. рыб-ва. — 2001. — Т. 2, № 3(7). — С. 465–475.
- Гриценко О.Ф.** Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 1990. — Т. 30, № 5. — С. 825–835.
- Гриценко О.Ф.** Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел) : моногр. — М. : ВНИРО, 2002. — 248 с.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К.** Экология и воспроизводство кеты и горбуши : моногр. — М. : Агропромиздат, 1987. — 166 с.
- Иванков В.Н.** Внутривидовая дифференциация и популяционная организация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в различных частях ареала // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 167. — С. 64–76.
- Иванков В.Н.** Локальные стада горбуши Курильских островов // Гидробиол. журн. — 1967. — Т. 3, № 1. — С. 62–67.
- Иванков В.Н.** Популяционная организация у тихоокеанских лососей с коротким пресноводным периодом жизни // Вопр. ихтиол. — 1993. — Т. 33, № 1. — С. 78–83.
- Каев А.М.** К дискуссии о снижении численности горбуши в заливе Анива (южная часть острова Сахалин) // Бюл. № 12 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2017. — С. 94–97.
- Каев А.М.** Методическое руководство по количественному учету покатной молоди горбуши и кеты в малых реках методом выборочных обловов. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2011. — 16 с.
- Каев А.М.** О влиянии экстремальных факторов среды на динамику численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 2018. — Т. 58, № 2. — С. 179–191. DOI: 10.7868/S0042875218020078.
- Каев А.М.** Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой : моногр. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2003. — 288 с.
- Каев А.М.** Темпоральная структура и некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // Вопр. ихтиол. — 2012. — Т. 52, № 1. — С. 62–71.
- Каев А.М.** Чья горбуша на Сахалине? // Рыб. хоз-во. — 2007. — № 2. — С. 52–54.
- Каев А.М., Антонов А.А.** Динамика стада горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) залива Анива, остров Сахалин // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 140. — С. 45–60.
- Каев А.М., Антонов А.А., Ким Хе Юн, Руднев В.А.** Показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южной части острова Сахалин // Тр. СахНИРО. — 2004. — Т. 6. — С. 3–38.
- Каев А.М., Животовский Л.А.** О вероятном перераспределении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* между районами воспроизводства разных стад в Сахалино-Курильском регионе // Вопр. ихтиол. — 2017. — Т. 57, № 3. — С. 264–274. DOI: 10.7868/S0042875217030080.
- Каев А.М., Игнатьев Ю.И.** О распределении покатной молоди горбуши в потоке небольшой сахалинской реки // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 180. — С. 93–98.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В., Каев Д.А.** Изучение темпа линейного роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) по чешуе // Вопр. ихтиол. — 2023. — Т. 63, № 1. — С. 50–60. DOI: 10.31857/S004287522301006X.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В., Каев Д.А.** К вопросу об эффективности крупномасштабного заводского разведения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) на острове Итуруп (Курильские острова) // Биол. моря. — 2021. — Т. 47, № 6. — С. 411–420. DOI: 10.31857/S0134347521060073.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В., Макоедов А.А.** Динамика численности и подходов локальных группировок горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) на Восточном Сахалине и о. Итуруп в XXI веке (2001–2024 гг.) // Вопр. рыб-ва. — 2025. — Т. 26, № 2. — С. 113–126. DOI: 10.36038/0234-2774-2025-26-2-113-126.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В., Самарский В.Г. и др.** Региональная и межгодовая изменчивость темпоральных характеристик покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus*

gorbuscha (Salmonidae) в реках Сахалино-Курильского региона // Вопр. ихтиол. — 2024. — Т. 64, № 5. — С. 610–625. DOI: 10.31857/S0042875224050066.

Каев А.М., Чупахин В.М. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Вопр. ихтиол. — 2003. — Т. 43, № 6. — С. 801–811.

Канзепарова А.Н., Золотухин С.Ф., Балускин В.А. Молодь горбуши и кеты р. Иска (Сахалинский залив, Охотское море) в пресноводный период // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 182. — С. 55–68. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-182-55-68.

Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Павлов Д.С. Закономерности покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в р. Малая Хузи (Сахалинская область) // Вопр. ихтиол. — 2018. — Т. 58, № 6. — С. 710–723. DOI: 10.1134/S0042875218060139.

Кириллова Е.А. Результаты количественного учета покатной молоди тихоокеанских лососей в реке Малая Хузи (северо-восток острова Сахалин) в 2019 г. // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2019. — С. 211–215.

Крючков Г.П. Гидрогеотермический режим речных долин для прогнозирования условий инфильтрационного водоснабжения // Проблемы региональной экологии. — 2007. — № 4. — С. 15–18.

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

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

Островский В.И., Козлова Т.В. Закономерности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* материкового побережья Татарского пролива // Лососевые рыбы: биология, воспроизводство, промысел : мат.-лы всерос. науч.-практ. конф. — Мурманск : ПИНРО, 2023. — С. 307–314.

Островский В.И., Лысенко А.В. Закономерности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* материкового побережья Японского моря // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2024. — № 18. — С. 202–208. DOI: 10.26428/losos_bull18-2024-202-208. EDN: GBOYPI.

Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и ее притоках (северо-западная Камчатка). Сообщение 1. Покатная миграция молоди первого года жизни // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 163. — С. 3–44.

Пищальник В.М., Бобков А.О. Океанографический атлас шельфовой зоны острова Сахалин. — Южно-Сахалинск : СахГУ, 2000. — Ч. 1. — 173 с.; Ч. 2. — 108 с.

Руднев В.А. Некоторые особенности промысла горбуши на различных участках юго-восточного побережья Сахалина // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 256–259.

Рухлов Ф.Н., Любаева О.С. Результаты мечения молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) на рыбодонных заводах Сахалинской области в 1976 году // Вопр. ихтиол. — 1980. — Т. 20, № 1. — С. 134–143.

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

Стекольников М.Ю. Пространственное распределение и межгодовая изменчивость уловов горбуши искусственного происхождения в водах восточного побережья о. Сахалин в современный период // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 2. — С. 484–504. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-484-504.

Хен Г.В., Сорокин Ю.Д., Хен Ю.Г. Изменение температуры воздуха и вылова тихоокеанских лососей в дальневосточном бассейне России в 1948–2020 гг. и их прогноз до 2028 г. // Вопр. рыб-ва. — 2021. — Т. 22, № 2. — С. 5–19. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-2-5-19.

Шевляков Е.А., Фельдман М.Г., Островский В.И. и др. Ориентиры и оперативная оценка пропуска производителей на нерестилища как инструменты перспективного и краткосрочного управления запасами тихоокеанских лососей в реках Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 196. — С. 23–62. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-23-62.

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

Kaeriyama M. Dynamics on Distribution, Production, and Biological Interactions of Pacific Salmon in the Changing Climate of the North Pacific Ocean // NPAFC Tech. Rep. — 2021. — № 17. — P. 102–106. DOI: 10.23849/npafctr17/102.106.

Kaev A.V., Antonov A.A., Chupakhin V.M., Rudnev V.A. Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon of southern Sakhalin and Iturup Islands // NPAFC Bull. — 2007. — № 4. — P. 23–33.

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

Kaev A.M., Klovach N.V. Revision of data on pink salmon abundance in East Sakhalin and Kuril Islands : NPAFC Doc. — 2014. — № 1501. — 11 p.

Kalnay E., Kanamitsu M., Kistler R. et al. The NCEP/NCAR 40-year Reanalysis Project // Bull. Amer. Meteor. Soc. — 1996. — Vol. 77, № 3. — P. 437–472. DOI: 10.1175/1520-0477(1996)077<0437:TN YRP>2.0.CO;2.

Krovnin A.S., Kivva K.K., Moury G.P., Sumkina A.A. The ups and downs of Far East salmon stocks during recent decades: some considerations and possible causes // NPAFC Tech. Rep. — 2021. — № 17. — P. 83–87. DOI: 10.23849/npafctr17/83.87.

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

Morbey Y. Protandry in Pacific salmon // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. — 2000. — Vol. 57, № 6. — P. 1252–1257. DOI: 10.1139/f00-064.

Shubin A.O., Kovtun M.V., Moukhametov I.N. et al. Results of trawl count surveys on juvenile salmon and attendant fish species along southern Sakhalin Island (southwestern Sea of Okhotsk) performed by RV “Dmitry Peskov” in July 2006–2008 : NPAFC Doc. — 2009. — № 1201. — 43 p.

References

Antonov, A.A., Peculiarities of the arrival of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* in Aniva Bay (Sakhalin Island), *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 8, pp. 3–11.

Antonov, A.A., Buslov, A.V., Bragina, I.Yu., Zhivoglyadov, A.A., and Sukhonos, P.S., Results of tagging pink salmon off the southeastern coast of Sakhalin Island in 2014, in *Byulleten' no. 9 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 9 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsent, 2014, pp. 154–157.

Antonov, A.A. and Kim, Khe Yun, Nutrition and feeding relationships of juvenile salmon of the genus *Oncorhynchus* in the Kura River of Aniva Bay (Sakhalin Island), *Water life biology, resources status and condition of inhabitation in Sakhalin-Kuril region and adjoining Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 12, pp. 3–15.

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

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

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

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

Volovik, S.P., Landyshevskaya, A.E., and Smirnov, A.I., Materials on the breeding efficiency of pink salmon in southern Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 81, pp. 69–90.

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

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

Golovanov, I.S., Influence of the environment on the formation of the abundance of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) of the northern coast of the Sea of Okhotsk in the freshwater period of life, *Vopr. Rybolov.*, 2001, vol. 2, no. 3(7), pp. 465–475.

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

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

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

Ivankov, V.N., Intraspecific differentiation and the population organizing of pink salmon in different parts of its natural habitat, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 167, pp. 64–76.

Ivankov, V.N., Local schools of salmon of Kuril Islands, *Gidrobiol. Zh.*, 1967, vol. 3, no. 1, pp. 62–67.

Ivankov, V.N., Populational organization in the pacific salmons with short fresh-water life period, *Vopr. Ikhtiol.*, 1993, vol. 33, no. 1, pp. 78–83.

Kaev, A.M., On the discussion of the reduction of the pink salmon boundaries in Aniva Bay (southern part of Sakhalin Island), in *Byulleten' no. 12 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 12 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2017, pp. 94–97.

Kaev, A.M., *Metodicheskoye rukovodstvo po kolichestvennomu uchetu pokatnoy molodi gorbushi i kety v malykh rekakh metodom vyborochnykh oblovov* (A methodological guide to the quantitative registration of downstream juvenile pink and chum salmon in small rivers by the method of selective fishing), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2011.

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

Kaev, A.M., *Osobennosti vosпроизводства kety v svyazi s yeyo razmerno-vozrastnoy strukturoi* (Features of Reproduction of Chum Salmon in Relationship with Its Size and Age Structure), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2003.

Kaev, A.M., Temporal structure and some features of stock dynamics of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae), *J. Ichthyol.*, 2012, vol. 52, no. 1, pp. 57–67.

Kaev, A.M., Whose pink salmon is on Sakhalin?, *Rybn. Khoz.*, 2007, no. 2, pp. 52–54.

Kaev, A.M. and Antonov, A.A., Dynamics of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) stocks in Aniva Bay, Sakhalin Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 140, pp. 45–60.

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

Kaev, A.M. and Zhivotovsky, L.A., On possible re-distribution of pink salmon *Onchorhynchus gorbuscha* between the reproduction areas of different Stocks in the Sakhalin-Kuril region, *J. Ichthyol.*, 2017, vol. 57, no. 3, pp. 354–364. doi 10.1134/S0032945217030079

Kaev, A.M. and Ignatyev, Yu.I., On distribution of migratory fry of pink salmon in the stream of a small Sakhalin river, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 180, pp. 93–98.

Kaev, A.M., Romasenko, L.V., and Kaev, D.A., Study of the linear growth rate of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) by scales, *Vopr. Ikhtiol.*, 2023, vol. 63, no. 1, pp. 50–60. doi 10.31857/s004287522301006x

Kaev, A.M., Romasenko, L.V., and Kaev, D.A., On the issue of efficiency of large-scale hatchery rearing of chum salmon (*Oncorhynchus keta*, Walbaum, 1792) on Iturup Island, Kuril Islands, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2021, vol. 47, no. 6, pp. 470–479. doi 10.1134/S1063074021060079

Kaev, A.M., Romasenko, L.V., and Makoedov, A.A., Dynamics of abundance and approaches of local groups of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) on East Sakhalin and Iturup Island in the XXI century (2001–2024), *Vopr. Rybol.*, 2025, vol. 26, no. 2, pp. 113–126. doi 10.36038/0234-2774-2025-26-2-113-126

Kaev, A.M., Romasenko, L.V., Samarskii, V.G., Sukhonos, P.S., and Bobrov, I.S., Regional and interannual variability of the temporal characteristics of the downstream migration of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) in the rivers of the Sakhalin-Kuril Region, *J. Ichthyol.*, 2024, vol. 64, no. 5, pp. 827–841. doi 10.1134/S0032945224700516

Kaev, A.M. and Chupakhin, V.M., Dynamics of the school of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* of Iturap Island (the Kuril Islands), *J. Ichthyol.*, 2003, vol. 43, no. 6, pp. 801–811.

Kanzeparova, A.N., Zolotukhin, S.F., and Balushkin, V.A., Juveniles of pink and chum salmon in the Iska River (Sakhalin Bay, Okhotsk Sea) in the fresh-water period, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 182, pp. 55–68. doi 10.26428/1606-9919-2015-182-55-68

Kirillov, P.I., Kirillova, E.A., and Pavlov, D.S., Patterns of downstream migration of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* in the Malaya Khuzi River (Sakhalin Oblast), *Vopr. Ikhtiol.*, 2018, vol. 58, no. 6, pp. 710–723. doi 10.1134/S0042875218060139

Kirillova, E.A., Results of quantitative census of downstream juvenile Pacific salmon in the Malaya Khuzi River (northeast of Sakhalin Island) in 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, 2019, pp. 211–215.

Kryuchkov, G.P., The hydrogeothermal rate of river valleys for forecasting of conditions of infiltration water supply, *Problemy regional'noy ekologii*, 2007, no. 4, pp. 15–18.

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.

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

Ostrovsky, V.I. and Kozlova, T.V., Patterns of reproduction of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* of the mainland coast of the Tatar Strait, in *Mater. vseros. nauch.-prakt. konf. "Lososevyie ryby: biologiya, proizvodstvo, promysel"* (Proc. of the All-Russian scientific-practical conf. "Salmon fish: biology, reproduction, trade"), Murmansk: PINRO, 2023, pp. 307–314.

Ostrovsky, V.I. and Lysenko, A.V., Patterns of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* reproduction on the mainland coast of Japan Sea, in *Byulleten' izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin on the study of Pacific salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2024, no. 18, pp. 202–208. doi 10.26428/losos_bull18-2024-202-208. EDN: GBOYPI.

Pavlov, D.S., Kirillova, E.A., and Kirillov, P.I., Downstream migration in the juveniles of salmonids in the Utkholok River and in its tributaries (north-west Kamchatka). Paper 1. Downstream migration in the young of the year, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 163, pp. 3–44.

Pischalnik, V.M. and Bobkov, A.O., *Okeanograficheskiy atlas shel'fovoy zony ostrova Sakhalin* (Oceanographic atlas of the offshore zone of Sakhalin Island), Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalin. Gos. Univ., 2000, part 1, part 2.

Rudnev, V.A., Some features of the pink salmon fishery in various areas of the southeast coast of Sakhalin, in *Byull. N 2 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. no. 2 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2007, pp. 256–259.

Rukhlov, F.N. and Lyubaeva, O.S., Results of tagging juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.) at fish hatcheries in the Sakhalin Region in 1976, *Vopr. Ikhtiol.*, 1980, vol. 20, no. 1, pp. 134–143.

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

Stekolshchikova, M.Yu., Spatial distribution and interannual variability of catches for pink salmon of artificial origin in the waters of eastern coast of Sakhalin Island in modern times, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 2, pp. 484–504. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-484-504

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

Shevlyakov, E.A., Feldman, M.G., Ostrovsky, V.I., Volobuev, V.V., Kaev, A.M., Golub, E.V., Barabanshchikov, E.I., and Golovanov, I.S., Limits and operational evaluation of the spawners escapement to the spawning grounds as tools for prospective and short-term management of the Pacific salmon stocks in the rivers of the Far-Eastern fisheries Basin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 196, pp. 23–62. doi 10.26428/1606-9919-2019-196-23-62

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

Kaeriyama, M., Dynamics on Distribution, Production, and Biological Interactions of Pacific Salmon in the Changing Climate of the North Pacific Ocean, *NPAFC Tech. Rep.*, 2021, no. 17, pp. 102–106. doi 10.23849/npafctr17/102.106

Kaev, A.M., Antonov, A.A., Chupakhin, V.M., and Rudnev, V.A., Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon of Southern Sakhalin and Iturup Islands, *NPAFC Bull.*, 2007, no. 4, pp. 23–33.

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

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

Kalnay, E., Kanamitsu, M., Kistler, R., Collins, W., Deaven, D., Gandin, L., Iredell, M., Saha, S., White, G., Woollen, J., Zhu, Y., Leetmaa, A., Reynolds, B., Chelliah, M., Ebisuzaki, W., Higgins W., Janowiak, J., Mo, K.C., Ropelewski, C., Wang, J., Jenne, R., and Joseph, D., The NCEP/NCAR 40-year Reanalysis Project, *Bull. Amer. Meteor. Soc.*, 1996, vol. 77, no. 3, pp. 437–472. doi 10.1175/1520-0477(1996)077<0437:TNYP>2.0.CO;2

Krovnin, A.S., Kivva, K.K., Moury, G.P., and Sumkina, A.A., The ups and downs of Far East salmon stocks during recent decades: some considerations and possible causes, *NPAFC Tech. Rep.*, 2021, no. 17, pp. 83–87. doi 10.23849/npafctr17/83.87

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

Morbey, Y., Protandry in Pacific salmon, *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.*, 2000, vol. 57, no. 6, pp. 1252–1257. doi 10.1139/f00-064

Shubin, A.O., Kovtun, M.V., Moukhametov, I.N., Faizulin, D.R., and Tsoy, A.T., Results of trawl count surveys on juvenile salmon and attendant fish species along southern Sakhalin Island (southwestern Sea of Okhotsk) performed by RV “Dmitry Peskov” in July 2006–2008, *NPAFC Doc.*, 2009, no. 1201.

Поступила в редакцию 25.07.2025 г.

После доработки 25.08.2025 г.

Принята к публикации 8.09.2025 г.

*The article was submitted 25.07.2025; approved after reviewing 25.08.2025;
accepted for publication 8.09.2025*

Научная статья

УДК 597.552.511–116

DOI: 10.26428/1606-9919-202-472-479

EDN: KUIPSO



О ВОЗМОЖНОМ ИЗМЕНЕНИИ РЕГИОНАЛЬНОГО СОСТАВА УЛОВОВ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* У О. ИТУРУП В 2015 Г.

Д.А. Каев*

Дальневосточный федеральный университет,
690922, г. Владивосток, о. Русский, пос. Аякс, 10

Аннотация. Исследованы динамика уловов и биологические показатели горбуши в её подходах в зал. Курильском (о. Итуруп, Курильские острова) в 2015 г. — изменения длины рыб и плодовитости самок, а также межсклеритные расстояния в первой годовой зоне роста чешуи. По этим показателям проведено сопоставление между группами рыб, выловленных в заливе вблизи впадения в него нерестовых рек и у внешней границы залива. Результаты анализа показали, что основу уловов горбуши у внешней границы залива составили рыбы с нетипичным для местных представителей характером роста чешуи и аномально высокой плодовитостью, мигрирующие в иной район своего воспроизводства.

Ключевые слова: горбуша, остров Итуруп, длина тела, плодовитость самок, склеритограммы первой годовой зоны роста чешуи

Для цитирования: Каев Д.А. О возможном изменении регионального состава уловов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* у о. Итуруп в 2015 г. // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 3. — С. 472–479. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-472-479. EDN: KUIPSO.

Original article

On possible change in regional composition of catches for pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* at Iturup Island in 2015

Danil A. Kaev

Far Eastern Federal University, 10, Ajax Bay, Vladivostok, 690922, Russia
graduate student, dan.kaev@mail.ru, ORCID 0000-0003-1610-7702

Abstract. Dynamics of catches and biological parameters are analyzed for pink salmon during their approaches to the Kuril Bay (Iturup Island, Kuril Islands) in 2015, as the body length, female fecundity, and inter-sclerite distance in the first annual growth zone of scales. These parameters were compared between the fish caught at the outer boundary of the bay and at the mouths of spawning rivers. The scale growth patterns atypical for local herds of pink salmon and heightened fertility of females were observed in the catches obtained in the external part of the bay; these fish migrated obviously to another area of their reproduction.

Keywords: pink salmon, Iturup Island, body length, female fecundity, annual growth zone of scale

* Каев Данил Александрович, аспирант, dan.kaev@mail.ru, ORCID 0000-0003-1610-7702.

For citation: Kaev D.A. On possible change in regional composition of catches for pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* at Iturup Island in 2015, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 3, pp. 472–479. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-472-479. EDN: KUIPSO.

Введение

В Сахалино-Курильском регионе наиболее высокие показатели возврата горбуши по отношению как к площади нерестилищ, так и к количеству производителей в реках приходится на о. Итуруп (южная часть Большой Курильской Гряды) [Каев, 2022]. По оценке М.К. Глубоковского [1995], этот остров входит в зону экологического оптимума воспроизводства этого вида тихоокеанских лососей. Однако в 2015 г. произошло резкое сокращение численности возврата рыб, в результате чего фактический вылов примерно в 7,5 раза снизился по отношению к прогнозу. При этом соотношение долей рыб, выловленных по пятидневкам, заметно отличалось от ожидаемого [Каев, Сидоренко, 2015]. Появление данных о необычно высокой абсолютной плодовитости самок в возврате горбуши на о. Итуруп в 2015 г. [Ельников и др., 2024] заставило вернуться к анализу особенностей ее промысла в 2024 г.

Цель исследования — рассмотреть, не являются ли произошедшие изменения сезонной динамики вылова горбуши и появление в возврате самок с необычно высокой плодовитостью следствием изменения регионального состава уловов этого вида на о. Итуруп в 2015 г.

Материалы и методы

Данные для анализа изменений величины уловов и длины тела рыб в ходе промысла горбуши на о. Итуруп в 2015 г. взяты из опубликованных источников [Каев, Сидоренко, 2015; Ромасенко и др., 2015], плодовитости самок в разных пробах — из архивных материалов СахНИРО. При анализе биологических показателей рыб обращено внимание на место их поимки. Все пробы взяты из уловов ставных неводов в зал. Курильском, первые четыре (с 4 по 18 августа) — из уловов у северной части побережья п-ова Чирип, 27 августа — вблизи устья р. Курилка, 23 августа и 2 сентября — из разных неводов вдоль побережья кутовой части зал. Курильского (рис. 1). Структура чешуи изучена у рыб из двух проб, отобранных 18 и 27 августа из уловов соответственно в северной части побережья п-ова Чирип и вблизи устья р. Курилка. Чешуя была собрана сотрудниками СахНИРО в соответствии с методическими рекомендациями [McLellan, 1987] и обработана автором во время преддипломной практики в СахНИРО. Всего изучено 166 образцов чешуи горбуши. Ее препараты проанализированы по фотографиям (увеличение $\times 150$), полученным с помощью бинокулярного микроскопа Vixen SL-60T и фотонасадки Industrial Digital Camera TouPCam™. Сопоставление склеритограмм проведено для первой годовой зоны (ПГЗ) роста, так как у горбуши в разных районах ее воспроизводства наиболее велики расхождения между межсклеритными расстояниями, отражающими рост молоди в прибрежных водах [Бугаев, 2005; Каев, 2015]. Построение склеритограмм ПГЗ, начиная от центральной чешуйной пластинки, сделано по ранее апробированным методикам [Каев, 2015; Каев и др., 2022].

Статистическая обработка материалов проведена в Microsoft Excel. Проверка массивов данных по межсклеритным расстояниям в ПГЗ чешуи на соответствие нормальному распределению (по критерию χ^2) выполнена с применением компьютерной программы «Statistica». Анализ массивов данных показал, что 42 из 44 эмпирических распределений статистически не отличались от нормального (значения χ^2 варьировали в пределах 0,94–10,29 при p от 0,988 до 0,060). Только в двух из них (18 августа, склериты 19 и 20) уровень различия от нормального распределения превысил второй статистический уровень значимости (в обоих случаях значения χ^2 составили 16,99, p — 0,0014), что вполне приемлемо для биологических исследований [Плохинский, 1970]. При попарном

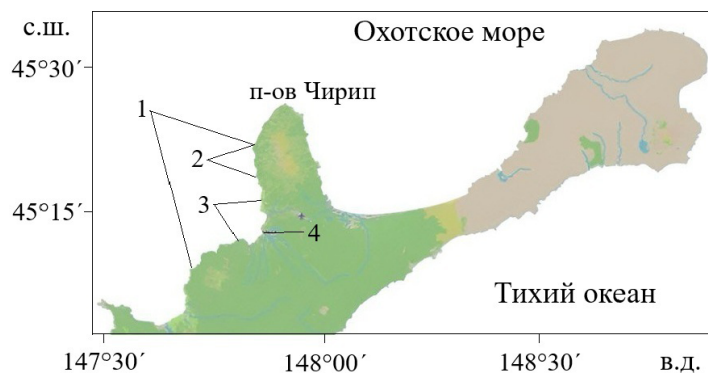


Рис. 1. Северная часть о. Итуруп: 1 — условные границы зоны постановки ставных неводов в зал. Курильском; 2 — район сбора проб из уловов ставных неводов 4, 9, 14 и 18 августа; 3 — то же для 23 августа и 2 сентября; 4 — устье р. Курилка

Fig. 1. Scheme of northern Iturup Island: 1 — area of set net fishery in the Kuril Bay; 2 — area of sampling from catches of set net on August 4, 9, 14, and 18; 3 — same on August 23 and September 2; 4 — Kurilka River mouth

сравнении склеритограмм, усредненных для всех рыб той или иной пробы, оценивали различия между средними значениями межсклеритных расстояний в соответствии с их порядковым номером. Достоверность различия между средними значениями оценена по критерию Фишера (F). В тексте также использованы следующие обозначения: M — среднее значение, SD — стандартное (среднеквадратическое) отклонение, p — уровень значимости нуль-гипотезы, n — объем выборки.

Результаты и их обсуждение

На о. Итуруп 98 % горбуши добывают вдоль северной части охотоморского побережья (рис. 1), в его реках воспроизводится почти весь промысловый запас этого вида на острове [Каев, 2022]. Как показали результаты мечения [Иванков, 1966, 1968; Чупахин, 1973], промысловый запас горбуши формируется рыбами местного происхождения. В то же время в уловах, судя по результатам отолитного маркирования [Стекольников, Акиничева, 2013; Мякишев и др., 2019], встречаются в небольшом количестве рыбы, происходящие из других районов воспроизводства горбуши. Поскольку первые уловы горбуши на острове обычно отмечаются у северной оконечности п-ова Чирип [Каев, 2022], где в это же время в уловах ставных неводов встречаются кета, нерка и чавыча (устное сообщение А.М. Каева), этот далеко выступающий в море полуостров является районом вероятного прилова разных видов тихоокеанских лососей, мигрирующих к другим районам воспроизводства.

В 2015 г. не только произошло резкое снижение вылова горбуши относительно прогноза, но и изменилась сезонная динамика уловов по отношению к ожидаемой (рис. 2). Так, по состоянию на 15 августа было выловлено 17,2 % от ожидаемой на эту дату биомассы вылова, а в последующий период до 20 сентября — 10,9 %. В течение промысла наблюдалась тенденция к увеличению длины тела рыб, при этом в последних трех пробах на фоне развития этой тенденции «скачкообразно» увеличилась длина тела самцов (рис. 2).

В пробах, взятых из уловов в северной части п-ова Чирип, абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП) самок составляла от 2494 до 2607 ооцитов ($M = 2537$; $SD = 380$; $n = 103$), в двух пробах из разных неводов в кутовой части залива — 1693 и 1702 ооцита ($M = 1697$; $SD = 244$; $n = 50$), из малого невода (каравка) вблизи устья р. Курилка — 1554 ооцита ($SD = 254$; $n = 25$). Весьма явными также были различия по относительной индивидуальной плодовитости самок (ОИП, в расчете на 1 см длины АС) — соответственно 49,5–52,5, 32,8–33,0 и 30,1 ооцита. Распределения АИП в пробах, собранных из уловов в кутовой части залива и вблизи впадения р. Курилка, довольно сходны между собой. Явно обособленным от них выглядит распределение значений АИП в пробах из северной части побережья п-ова Чирип (рис. 3), в котором к тому же просматривается небольшая группа значений, входящих в диапазоны первых двух

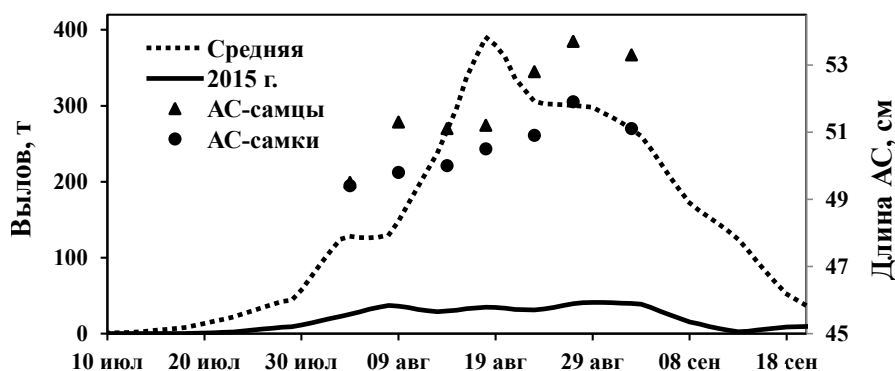


Рис. 2. Динамика ожидаемого (расчет по среднемноголетним значениям) и фактического вылова горбуши, а также длины (АС) самцов и самок на о. Итуруп в 2015 г. [по: Каев, Сидоренко, 2015]

Fig. 2. Dynamics of expected (as multi-year average values) and actual catch of pink salmon on Iturup Island in 2015 and dynamics of the body length (FL) for males and females [from: Kaev, Sidorenko, 2015]

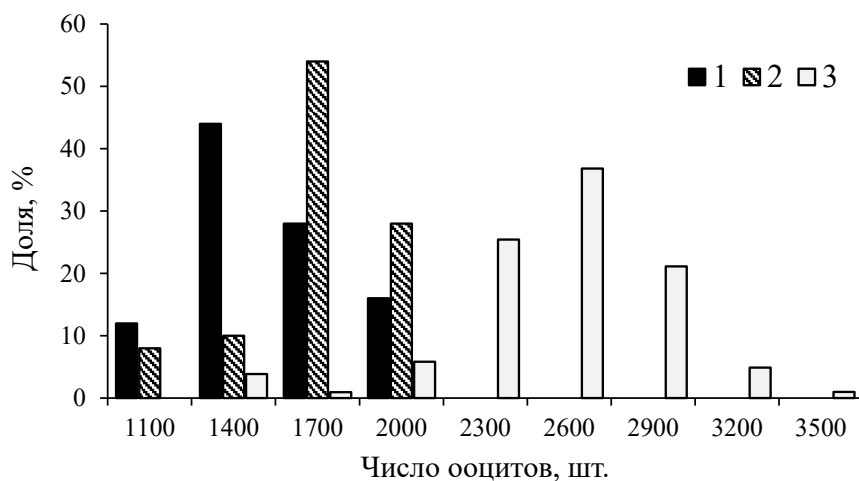


Рис. 3. Абсолютная плодовитость самок горбуши в уловах ставных неводов вблизи устья р. Курилка (1), в кутовой части зал. Курильского (2) и в северной части побережья п-ова Чирип (3) в 2015 г.

Fig. 3. Absolute fecundity of female pink salmon in catches of set net at the Kurilka River mouth (1), in the internal Kuril Bay (2), and along the northern coast of Chirip Peninsula (3) in 2015

распределений. Как следствие, средние значения АИП в первых двух выборках наиболее близки между собой ($F = 5,6$; $p < 0,05$) и существенно отличаются от такового в третьей (значения F 203,2 и 150,5 в обоих случаях $p < 0,001$).

По числу склеритов в ПГЗ рыбы, пойманные вблизи устья р. Курилка ($M = 22,49$; $SD = 1,63$; $n = 82$) и у северной части побережья п-ова Чирип ($M = 22,85$; $SD = 1,62$; $n = 84$), статистически значимо не различаются ($F = 2,00$; $p > 0,05$). Однако склеритограммы ПГЗ чешуи у горбуши, пойманной вблизи устья р. Курилка и в северной части побережья п-ова Чирип, различаются в области фрагмента с локальным минимумом (рис. 4), причем расхождения между средними значениями межсклеритных расстояний на 4-м ($F = 4,73$; $p < 0,05$) и 5-м ($F = 4,81$; $p < 0,05$) склеритах статистически значимы.

Резкое снижение численности горбуши в 2015 г. произошло вследствие воздействия на это поколение экстремальных факторов среды, сначала мощных дождевых паводков в реках после нереста родительского поколения, а затем дважды штормовых ветров во время массового ската молоди из рек [Каев, 2018]. Соотношение фактических

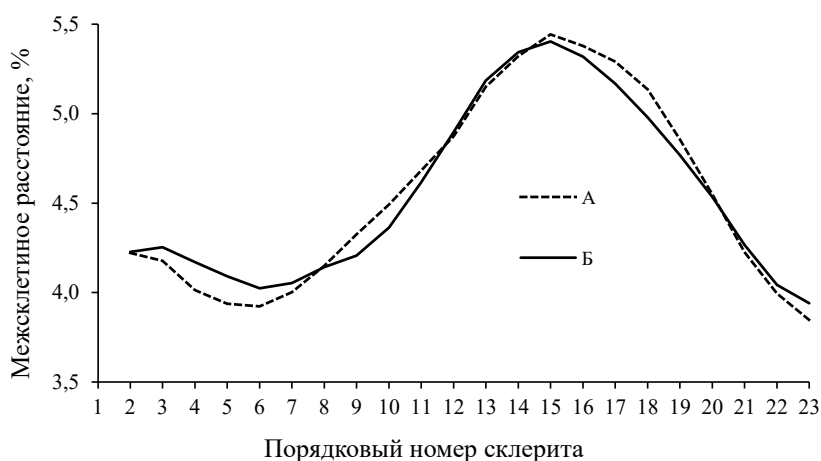


Рис. 4. Склеритограммы первой годовой зоны роста чешуи у горбуши из уловов ставных неводов в 2015 г. вблизи устья р. Курилка (А) и на северном участке побережья п-ова Чирип (Б)

Fig. 4. Scleritograms of the first annual growth zone of scales for pink salmon caught by set net in 2015 at the Kurilka River mouth (A) and at the northern coast of Chirip Peninsula (B)

и ожидаемых уловов по состоянию на 15 августа и 30 сентября позволяет предполагать либо увеличение в подходах доли рано мигрирующих рыб, либо в целом более ранние подходы горбуши к острову. Изменения длины тела горбуши в течение нерестового хода в целом соответствовали характерным для острова: она, особенно у самцов, увеличивалась с подходом обычно более многочисленной группировки — горбуши поздней темпоральной формы [Каев, 2012]. Однако в силу различной локализации мест сбора проб в период промысла полученные в результате анализа данные не отражают истинную картину динамики биологических показателей. Стоит отметить, что длина тела самок в целом увеличивалась постепенно за период сбора проб, в то время как у самцов дважды наблюдалось ее скачкообразное увеличение, сначала в конце первой декады августа, что соответствовало срокам массового подхода рыб поздней темпоральной формы [Каев, 2012], а затем в период сбора последних трех проб в акваториях, прилегающих к устьям нерестовых рек на побережье зал. Курильского (см. рис. 2). Между этими группами проб обнаружены также существенные расхождения по величине АИП у самок (см. рис. 3).

При изучении склеритограмм особое внимание привлекает их фрагмент с локальным минимумом, формирующимся при откочевке молоди из прибрежных морских вод. В частности, такой «прогиб» на склеритограммах значительно более выражен у горбуши зал. Анива и юго-восточного побережья Сахалина в сравнении с горбушей о. Итуруп, что было использовано для идентификации рыб из этих районов в их смешанном скоплении [Каев, Животовский, 2016].

Вышеперечисленные особенности в динамике уловов и изменениях размерного состава рыб и АИП самок, а также различия склеритограмм чешуи позволяют предполагать, что они обусловлены массовым приловом «транзитных» рыб, который наиболее вероятен у побережья далеко выступающего в море п-ова Чирип. Именно поэтому первые четыре пробы вследствие слабых подходов горбуши в куттовую часть залива были взяты из уловов в районе северной части побережья этого полуострова. Начиная с третьей декады августа появились регулярные уловы в ставных неводах, установленных в районах впадения нерестовых рек. Соотношение уловов до 20 августа и после составляет 47 : 53, что в какой-то мере должно отражать величину прилова «транзитных» рыб.

В такой ситуации расчет АИП самок горбуши в возврате 2015 г., при котором были исключены соответствующие значения проб, взятых из уловов ставных неводов в

северной части побережья п-ова Чирип [Каев, 2022], следует признать целесообразным. Горбуша со столь высокими значениями АИП и ОИП (п-ов Чирип) не отмечена ни в одном из районов Сахалинской области, в которых изучались биологические показатели рыб этого вида [Ромасенко и др., 2015]. Наиболее высокой была плодовитость самок горбуши на северо-восточном побережье Сахалина с наибольшим значением этого показателя 1589 ооцитов при средней длине самок 46,1 см (12 августа 2015 г., ставной невод в районе устья р. Нерпичья). Большая плодовитость характерна для горбуши в нечетные годы на юго-западном побережье Сахалина. Данных по ее биологическим показателям в 2015 г. нет. Но, к примеру, в 2011 г. АИП самок составляла в разных пробах от 1738 до 1928 ооцитов, при этом значения ОИП находились в пределах от 33,5 до 37,7 ооцита, так как самки были сравнительно крупными (устное сообщение Л.В. Ромасенко). Наиболее плодотворной в этой части дальневосточного региона является горбуша в реках материкового побережья Татарского пролива. Так, по наблюдениям в 1962–1977 гг. средняя плодовитость одной самки составляла в разных поколениях от 1481 до 2065 ооцитов [Пушкарева, 1981].

Заключение

Полученные результаты позволили предположить, что на о. Итуруп в 2015 г. до конца второй декады августа вследствие крайне низкой численности подходов рыб местного стада значимую долю уловов (около половины общего вылова) составила «транзитная» горбуша. Прилов рыб, мигрировавших в другие районы воспроизводства, происходил в основном у северной оконечности п-ова Чирип. Имеющиеся данные недостаточны для определения регионального состава транзитных скоплений горбуши, для этого требуется комплексный анализ с применением других методик, таких как выявление маркированных рыб и анализ меток на отолитах, использование молекулярно-генетических методов.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарен сотруднице лаборатории лососевых рыб СахНИРО И.Е. Онищенко за обучение камеральной обработке чешуи. Особая благодарность — научному руководителю, профессору, доктору биологических наук В.Н. Иванову за консультации при подготовке данной статьи в процессе очного обучения в аспирантуре ДВФУ.

The author is grateful to I.E. Onishchenko from the Salmon laboratory of Sakhalin Research Institute of Fisheries and Oceanography (SakhNIRO) for the training in laboratory processing of fish scales. Special thanks are extended to the academic supervisor, professor V.N. Ivanov, for his consultations on the issues concerning the article in the times of post-graduate studies at Far Eastern Federal University (FEFU).

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.
The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Данная статья не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки на все использованные в обзоре данные других авторов оформлены в соответствии с ГОСТом. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

The author declares that his own experimental data obtained using animals or involving humans are not presented in this article. Bibliographic references to the data obtained by other authors and used in the study are formatted in accordance with the state standards (GOST). The author declares no conflict of interest.

Список литературы

- Бугаев А.В.** Некоторые методические аспекты идентификации локальных стад тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* по чешуйным критериям // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 142. — С. 104–112.
- Глубоковский М.К.** Эволюционная биология лососевых рыб : моногр. — М. : Наука, 1995. — 343 с.
- Ельников А.Н., Углова Т.Ю., Зеленников О.В.** О плодовитости горбуши острова Итуруп // Тр. ВНИРО. — 2024. — Т. 196. — С. 28–34. DOI: 10.36038/2307-3497-2024-196-28-34.
- Иванков В.Н.** Результаты мечения горбуши у западного побережья острова Итуруп // Рыб. хоз-во. — 1966. — № 2. — С. 15–18.
- Иванков В.Н.** Тихоокеанские лососи острова Итуруп // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 49–74.
- Каев А.М.** О влиянии экстремальных факторов среды на динамику численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 2018. — Т. 58, № 2. — С. 179–191. DOI: 10.7868/S0042875218020078.
- Каев А.М.** Особенности промысла и показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 1. — С. 71–91. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-71-91.
- Каев А.М.** Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: региональная изменчивость // Вопр. ихтиол. — 2015. — Т. 55, № 3. — С. 298–312. DOI: 10.7868/S0042875215030078.
- Каев А.М.** Темпоральная структура и некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // Вопр. ихтиол. — 2012. — Т. 52, № 1. — С. 62–71.
- Каев А.М., Животовский Л.А.** Новые данные к дискуссии о локальных и флуктуирующих стадах горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 187. — С. 122–144.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В., Каев Д.А.** Сезонная и годовая изменчивость склеритограмм чешуи горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (Salmonidae) // Биол. моря. — 2022. — Т. 48, № 2. — С. 101–110. DOI: 10.31857/S0134347522020061.
- Каев А.М., Сидоренко М.Е.** Прогноз и фактическое развитие промысла горбуши в 2015 г. в основных районах ее воспроизводства в Сахалинской области // Бюл. № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2015. — С. 35–40.
- Мякишев М.С., Иванова М.А., Зеленников О.В.** К вопросу о мечении молоди тихоокеанских лососей и эффективности работы рыбоводных заводов // Биол. моря. — 2019. — Т. 45, № 5. — С. 342–348. DOI: 10.1134/S0134347519050085.
- Плохинский Н.А.** Биометрия : моногр. — М. : МГУ, 1970. — 368 с.
- Пушкарева Н.Ф.** Воспроизводство и промысел приморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Изв. ТИНРО. — 1981. — Т. 105. — С. 66–78.
- Ромасенко Л.В., Авдеев Д.В., Антонов А.А. и др.** Биологическая характеристика горбуши в некоторых районах Сахалинской области в 2015 г. // Бюл. № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2015. — С. 116–120.
- Стеколыщикова М.Ю., Акинничева Е.Г.** Некоторые результаты изучения возврата анивской горбуши, маркированной на ЛРЗ в 2009–2011 гг. // Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2013. — С. 134–140.
- Чупахин В.М.** Результаты мечения горбуши у о. Итуруп в 1969 и 1971 гг. // Изв. ТИНРО. — 1973. — Т. 91. — С. 68–71.
- McLellan S.E.** Guide for sampling structures used in age determination of Pacific salmon. — Nanaimo : Dept. Fish. Ocean., Fish. Res. Branch, Pac. Biol. Stat., 1987. — 27 p.

References

- Bugaev, A.V.**, Some methodical aspects for identification local stocks of pacific salmon by scale pattern analysis, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 142, pp. 104–112.
- Glubokovsky, M.K.**, *Evolutsionnaya biologiya lososevykh ryb* (Evolutionary Biology of Salmonid Fishes), Moscow: Nauka, 1995.
- Elnikov, A.N., Uglova, T.Yu., and Zelennikov, O.V.**, About the fertility of pink salmon Iturup Island, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 196, pp. 28–34. doi 10.36038/2307-3497-2024-196-28-34

- Ivankov, V.N.**, Results of pink salmon tagging off the western coast of Iturup Island, *Rybn. Khoz.*, 1966, no. 2, pp. 15–18.
- Ivankov, V.N.**, Pacific salmon of Iturup Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1968, vol. 65, pp. 49–74.
- Kaev, A.M.**, Influence of extreme environmental factors on the dynamics of abundance of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, *J. Ichthyol.*, 2018, vol. 58, no. 2, pp. 204–216. doi 10.1134/S0032945218020066
- Kaev, A.M.**, Features of fishery and indices of reproduction for pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* of Iturup Island (Kuril Islands), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 1, pp. 71–91. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-71-91
- Kaev, A.M.**, Retrospective analysis of growth in pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* using scales: regional variability, *J. Ichthyol.*, 2015, vol. 55, no. 3, pp. 373–386.
- Kaev, A.M.**, Temporal structure and some features of stock dynamics of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae), *J. Ichthyol.*, 2012, vol. 52, no. 1, pp. 57–67. doi 10.1134/S0032945211060038
- Kaev, A.M. and Zhivotovsky, L.A.**, New findings to discussion on local versus fluctuating stocks of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 187, pp. 122–144.
- Kaev, A.M., Romasenko, L.V., and Kaev, D.A.**, Seasonal and annual variations in the scale circulus spacings of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (Salmonidae), *Russ. J. Mar. Biol.*, 2022, vol. 48, no. 2, pp. 91–100. doi 10.1134/S1063074022020067
- Kaev, A.M. and Sidorenko, M.E.**, Forecast and the actual development of the pink salmon fisheries in the main areas of its reproduction in the Sakhalin region 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. 35–40.
- Myakishev, M.S., Ivanova, M.A., and Zelennikov, O.V.**, Marking of salmon juveniles and the efficiency of fish farming, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2019, vol. 45, no. 5, pp. 363–369. doi 10.1134/S1063074019050080
- Plokhinsky, N.A.**, *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1970.
- Pushkareva, N.F.**, Reproduction and fishery of the Primory pink salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1981, vol. 105, pp. 66–78.
- Romasenko, L.V., Avdeev, D.V., Antonov, A.A., Nikitin, V.D., and Onishchenko, I.E.**, Biological characteristics of pink salmon in some areas of the Sakhalin region 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. 116–120.
- Stekolshchikova, M.Yu. and Akinicheva, E.G.**, Some results of the study of the return of anivskaya pink salmon marked at hatchery in 2009–2011, in *Byull. no. 8 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 8 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2013, pp. 134–140.
- Chupakhin, V.M.**, Labeling results of pink salmon near Fr. Iturup in 1969 and 1971, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1973, vol. 91, pp. 68–71.
- McLellan, S.E.**, *Guide for sampling structures used in age determination of Pacific salmon*, Nanaimo: Dept. Fish. Ocean., Fish. Res. Branch, Pac. Biol. Stat., 1987.

Поступила в редакцию 10.08.2025 г.

После доработки 1.09.2025 г.

Принята к публикации 8.09.2025 г.

The article was submitted 10.08.2025; approved after reviewing 1.09.2025; accepted for publication 8.09.2025

Научная статья

УДК 597.552.511–113.4(265.53)

DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-480-492

EDN: KOQRUG

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И ОЦЕНКИ ВОЗРАСТА
ПО ЧЕШУЕ И ОТОЛИТАМ СИМЫ *ONCORHYNCHUS MASOU*
(SALMONIDAE) ИЗ ОХОТСКОГО МОРЯ****В.В. Цыгир, В.А. Шевляков***Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. Определен возраст симы, выловленной при траловых исследованиях на НИС «Профессор Кагановский» осенью 2024 г. в Охотском море, по чешуе и отолитам. Для этого были собраны образцы чешуи у 85 экз. симы длиной тела от 240 до 456 мм (массой от 159 до 1425 г). Для проведения сравнительного анализа оценок возраста по чешуе и отолитам у 70 экз. были собраны отолиды. Согласно полученным данным по чешуе доля симы в возрасте 1.0+ составила 76 %, доля особей в возрасте 2.0+ — 24 % (N = 76), по отолидам — доля симы в возрасте 1.0+ составила 66 %, в возрасте 2.0+ — 34 % (N = 68). Все исследованные экземпляры были в возрасте p.0+, перезимовавших в море особей симы (в возрасте p.1+) не обнаружено. Приводятся изображения чешуи и отолидов симы в возрасте 1.0+ и 2.0+ с пояснениями оценок определения возраста, а также биологические показатели выловленных рыб в соответствии с оценками их возраста и координатами поимки. Представлены данные по пространственному распределению симы в Охотском море в период осенней съемки 2024 г. на НИС «Профессор Кагановский» и «ТИНРО».

Ключевые слова: сима, траловые уловы, Охотское море, отолиды, чешуя, определение возраста

Для цитирования: Цыгир В.В., Шевляков В.А. Биологические характеристики и оценки возраста по чешуе и отолидам симы *Oncorhynchus masou* (Salmonidae) из Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 3. — С. 480–492. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-480-492. EDN: KOQRUG.

Original article

**Biological characteristics and age estimation by scales and otoliths of masu salmon
Oncorhynchus masou (Salmonidae) from the Okhotsk Sea****Victor V. Tsygir*, Valery A. Shevlyakov****

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

* chief specialist, victor-innet@yandex.ru, ORCID 0009-0002-1375-586X

** Ph.D., leading researcher, valerii.shevliakov@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-3753-4650

* Цыгир Виктор Валентинович, главный специалист, victor-innet@yandex.ru, ORCID 0009-0002-1375-586X; Шевляков Валерий Александрович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, valerii.shevliakov@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-3753-4650.

© Цыгир В.В., Шевляков В.А., 2025

Abstract. Age of masu salmon in catches of RV Professor Kaganovsky trawl survey in the Okhotsk Sea in autumn 2024 is estimated by scales and otoliths. The scale samples were collected from 85 specimens of masu salmon with body length from 240 to 456 mm (weight 159–1425 g) and the otoliths were taken from 70 of these specimens. The percentage of fish at age 1.0+ and 2.0+ was 76:24 for the estimations by scales ($N = 76$) and 66:34 for the estimations by otoliths ($N = 68$). All examined specimens were at age R.0+; the masu salmon overwintered at sea (age R.1+) were not observed. Images of the scales and otoliths of fish at ages 1.0+ and 2.0+ are provided with explanations. Biological data on the examined specimens are presented with the coordinates of their capture and results of the age estimation. Spatial distribution of masu salmon in the Okhotsk Sea in autumn of 2024 is discussed on the data of joint survey of RV Professor Kaganovsky and RV TINRO.

Keywords: masu salmon, trawl catch, Okhotsk Sea, otolith, fish scale, age estimation

For citation: Tsygir V.V., Shevlyakov V.A. Biological characteristics and age estimation by scales and otoliths of masu salmon *Oncorhynchus masou* (Salmonidae) from the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 3, pp. 480–492. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-480-492. EDN: KOQRUG.

Введение

В пределах естественного ареала воспроизводства сима *Oncorhynchus masou* (Salmonidae) образует морскую проходную (мигрирующую в море; sea-run form) и жилые (воспроизводящиеся в пресных водоемах) формы. Самки и часть самцов морской формы сима после 1–3 зимовок в реках мигрируют в море, где они живут, как правило, одну зиму [Machidori, Kato, 1984; Цыгир, 1988; Шунтов, Темных, 2011; Morita, 2018a]. После нагула и роста в море производители сима мигрируют в реки для нереста, который происходит осенью — в конце лета.

Морская проходная форма сима размножается в реках азиатского побережья от п-ова Корея до материкового побережья Охотского моря севернее р. Амур, в реках Камчатки, Хоккайдо, Хонсю, Сахалина и южных Курильских островов. Информация по ареалу естественного воспроизводства сима с картами-схемами ее распространения приводится в научных статьях [Morita, 2018b; Марченко и др., 2024]. В морской период жизни сима обитает в основном в Японском и Охотском морях, реже встречается в водах Тихого океана. В осенний период в Охотском море встречается молодь сима из разных регионов воспроизводства, как из рек бассейна Охотского моря, так и из более южных регионов [Machidori, Kato, 1984; Лапко, Старцев, 1996; Шунтов, Темных, 2008, 2011; Nagasawa, 2018].

Исследования регистрирующих структур и оценки возраста лососей могут быть полезны для разных целей при рыбохозяйственных исследованиях (прогнозирование запасов, идентификация стад, изучение роста в пресных и морских/океанических водах и др.). Однако они трудоемки, затратны по времени, а их экономическая целесообразность в настоящее время неочевидна и не поддается оценке. К тому же проблемой при определении возраста тихоокеанских лососей, выловленных при траловых съемках, является частое отсутствие пригодной для определения возраста чешуи, так как почти вся чешуя с тела тихоокеанских лососей опадает при подъеме трала с уловом на борт. Вероятно, по этой причине до настоящего исследования оценок возраста сима (и других видов тихоокеанских лососей), выловленной при траловых исследованиях в Охотском море, не проводилось. Поэтому исследование другой регистрирующей структуры — отолитов — должно способствовать определению возраста.

Цель настоящей работы показать результаты определений возраста сима, выловленной осенью 2024 г. в Охотском море НИС «Профессор Кагановский», по чешуе и отолитам.

Материалы и методы

В рейсе по исследованию молоди лососей в Охотском море, выполненном на НИС «Профессор Кагановский» в октябре 2024 г., была собрана чешуя у 85 экз. сима

из траловых уловов, из них у 70 рыб, помимо чешуи, — еще и отолиты, которые были помещены в отолитные книжки. Карта-схема тралений приводится на рис. 1. Скорость тралений в среднем составила 4,49 уз. (варьировала от 3,70 до 5,40 уз.).

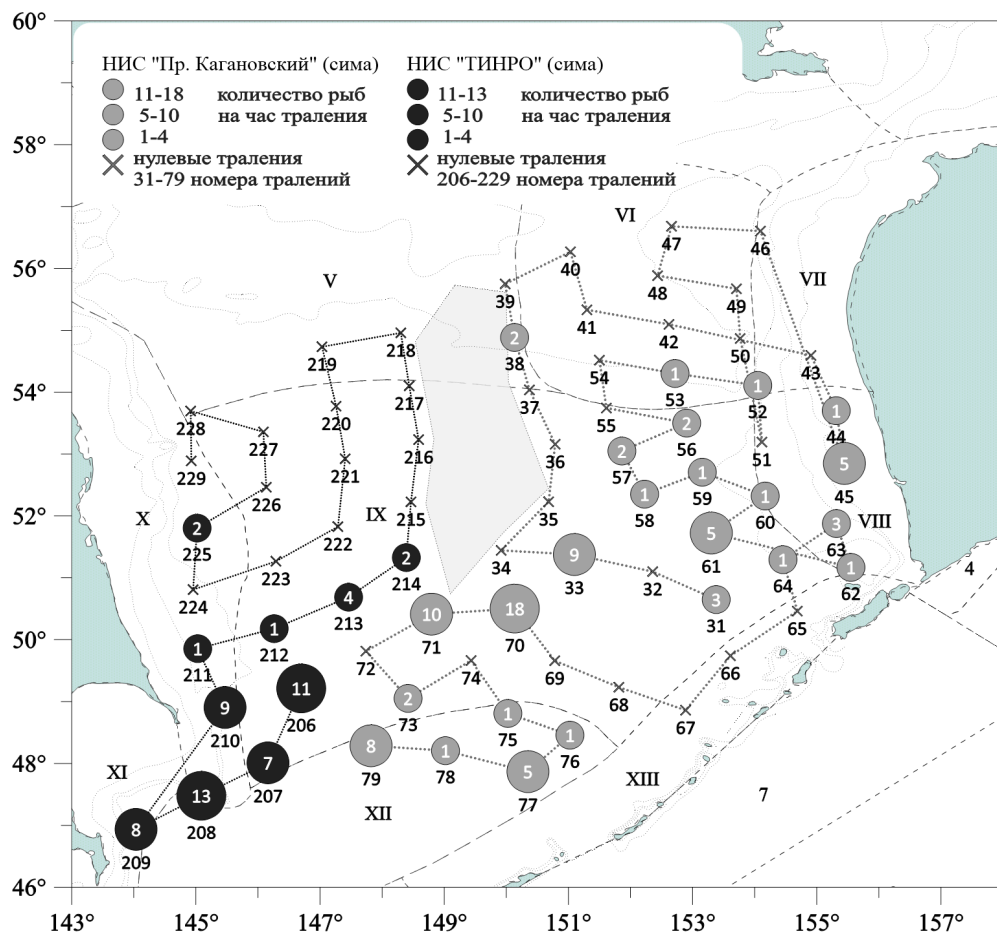


Рис. 1. Карта-схема тралений НИС «Профессор Кагановский» и «ТИНРО» в октябре-ноябре 2024 г. в Охотском море и уловы сима на час траления

Fig. 1. Scheme of joint trawl survey of RV Professor Kaganovskiy and RV TINRO in the Okhotsk Sea in October-November 2024. Catches of masu salmon are shown per hour of trawling

Образцы чешуи по возможности собирали между спинным и жировым плавниками, в так называемой зоне «А» (преимущественно выше боковой линии) [MacLellan, 1987, 2004]. Это обусловлено тем, что чешуя на теле молоди тихоокеанских лососей закладывается в данной зоне раньше других мест, поэтому имеет наибольшее количество склеритов [Clutter, Whitesel, 1956], а также, вероятно, и наибольший радиус.

Зона «А» является стандартной для сбора чешуи тихоокеанских лососей. Однако в случае их поимки в море тралом у молоди и неполовозрелых особей при подъеме трала на борт судна чешуя, как правило, «опадает» с тела рыб, за исключением участков под грудными плавниками (и некоторых других). По этой причине, за редкими исключениями, чешуя отсутствовала в стандартном месте ее сбора и ее собирали в тех местах, где она еще оставалась — под грудным плавником и в районе анального плавника. В чешуйной книжке ставилась соответствующая отметка о месте сбора чешуи («А», «В», «С»). Доля чешуи, отобранной в зоне «А», составила 8 % (7 экз.), остальная чешуя (92 %, 76 экз.) была собрана в зоне «С». Поскольку экземпляры чешуи взяты с разных участков тела рыб, подсчет количества склеритов в каких-либо зонах чешуи для статистических целей не производили.

Обычно определение возраста лососей происходит по чешуе, но иногда и по отолитам [Morita, 2018a; Anderson et al., 2023; и др.]. В отличие от спадающей с тела рыб чешуи, отолиды при подъеме трала с рыбами на борт судна остаются в головах рыб. В случае морских траловых исследований лососей отолиды могут быть более предпочтительной регистрирующей структурой для определения возраста, поскольку пригодной для определения возраста чешуи на теле рыбы может не оставаться.

На берегу в лабораторных условиях чешую извлекали из чешуйных книжек и отмывали от кожи и загрязнений. Затем изучали под бинокулярами (МБС-10 и RF4 (7-50X)) и отбирали образцы с невосстановленными центрами, по возможности наиболее крупные, «правильной» формы.

Из отобранных чешуй изготовили препараты на предметных стеклах, после чего получили изображения отобранных чешуй в проходящем свете с помощью видеокамеры (Mlchrome 20), установленной на микроскоп-тринокуляр (AmScope Doctor Veterinary Clinic Microscope).

Отолиды помещали в ячейки планшета (10 x 10 ячеек, диаметр ячейки — около 7 мм), добавляли воду, после чего их изучали в отраженном свете на черном фоне под бинокулярами (МБС-10 и RF4 (7-50X)). Изображения отолидов получали с помощью видеокамеры (Mlchrome 20), установленной на микроскоп-тринокуляр (AmScope Doctor Veterinary Clinic Microscope).

Наружный край на многих отолидах выглядит темным, подобно гиалиновым зонам. Это происходит оттого, что наружный край является тонким и потому прозрачным. Исследование чешуи всех рыб показало, что все без исключения до момента поимки активно росли. Поэтому прирост последнего года жизни (в море) является приростом года поимки, т.е. «плюсом».

Результаты и их обсуждение

Длина и масса тела. Длина тела рыб по Смитту (АС), масса тела, пол, стадия зрелости гонад, а также результаты определений возраста по отолидам и чешуе приводятся в табл. 1.

Биологические характеристики симы из Охотского моря, даты и координаты поимки
в 2024 г.

Table 1

Dates and coordinates of masu salmon catches in the Okhotsk Sea in 2024
and biological characteristics of the fish

№ п/п	АС, мм	Масса тела, г	Масса без внутрен., г	Пол	Возраст по отолидам	Возраст по чешуе	Место сбора чешуи	Номер трале- ния	Дата поимки	Коор- дината, с.ш.	Коор- дината, в.д.
1	256	198	180	F		1.0+	«С»	31	13.10	50.389	153.228
2	267	240	217	M		1.0+	«С»	31	13.10	50.389	153.228
3	246	183	163	M		1.0+	«С»	31	13.10	50.389	153.228
4	358	651	598	M		1.0+	«С»	33	14.10	51.226	151.058
5	315	373	341	M		1.0+	«А»	33	14.10	51.226	151.058
6	369	580	540	M		1.0+	«А»	33	14.10	51.226	151.058
7	327	473	422	M		1.0+	«С»	33	14.10	51.226	151.058
8	377	741	684	F		1.0+	«С»	33	14.10	51.226	151.058
9	354	577	530	F		1.0+	«С»	33	14.10	51.226	151.058
10	344	569	520	F			«С»	33	14.10	51.226	151.058
11	293	334	299	F		1.0+	«С»	33	14.10	51.226	151.058
12	342	576	535	M				33	14.10	51.226	151.058
13	364	636	589	F		1.0+	«С»	38	16.10	54.530	150.080
14	422	921	858	F		1.0+	«С»	38	16.10	54.530	150.080

Продолжение табл. 1
Table 1 continued

№ п/п	АС, мм	Масса тела, г	Масса без внутрен., г	Пол	Возраст по отолитам	Возраст по чешуе	Место сбора чешуи	Номер трален- ния	Дата поймки	Коор- дината, с.ш.	Коор- дината, в.д.
15	456	1 425	1 297	F			«С»	44	18.10	53.420	155.188
16	283	302	281	M	1.0+	1.0+	«А»	45	19.10	52.509	155.267
17	308	380	343	F	2.0+	2.0+	«А»	45	19.10	52.509	155.267
18	288	335	314	M	2.0+	2.0+	«С»	45	19.10	52.509	155.267
19	314	459	425	F	2.0+	2.0+	«А»	45	19.10	52.509	155.267
20	283	302	281	F	1.0+	1.0+	«С»	45	19.10	52.509	155.267
21	311	386	350	F	1.0+	1.0+	«С»	52	26.10	54.065	154.030
22	338	475	440	M		2.0+	«С»	53	26.10	54.181	152.431
23	280	269	251	F	1.0+	1.0+	«С»	56	27.10	53.300	152.543
24	260	209	195	M	1.0+		«С»	56	27.10	53.300	152.543
25	251	174	165	M	1.0+	1.0+	«С»	57	28.10	53.029	151.517
26	284	297	277	M	2.0+	2.0+	«С»	57	28.10	53.029	151.517
27	323	477	446	F	2.0+		«А»	58	28.10	52.211	152.136
28	285	281	249	F	1.0+	1.0+	«А»	59	28.10	52.424	153.094
29	269	258	234	F	1.0+	1.0+	«С»	60	28.10	52.193	154.102
30	330	437	412	F	1.0+	1.0+	«С»	61	29.10	51.434	153.181
31	294	302	277	F	2.0+	2.0+	«С»	61	29.10	51.434	153.181
32	287	268	250	M	2.0+	2.0+	«С»	61	29.10	51.434	153.181
33	335	480	449	F	1.0+	2.0+	«С»	61	29.10	51.434	153.181
34	274	281	256	F	2.0+	1.0+	«С»	61	29.10	51.434	153.181
35	288	261	229	F	2.0+			62	31.10	51.101	155.330
36	320	485	433	F	2.0+	2.0+	«С»	63	01.11	51.526	155.190
37	270	230	208	F	2.0+		«С»	63	01.11	51.526	155.190
38	288	313	292	M	1.0+	1.0+	«С»	63	01.11	51.526	155.190
39	258	204	186	F	1.0+	1.0+	«С»	64	01.11	51.176	154.273
40	348	544	508	F	2.0+	2.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
41	305	343	316	M		2.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
42	314	398	372	M	2.0+	1.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
43	292	322	299	F	2.0+	1.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
44	251	187	169	M	1.0+	1.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
45	270	251	232	F	1.0+	2.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
46	287	278	255	F	2.0+	1.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
47	295	301	284	F	2.0+	2.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
48	263	237	219	F	1.0+	1.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
49	295	311	284	M	1.0+		«С»	70	03.11	50.302	150.081
50	270	253	234	F	1.0+	1.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
51	259	211	194	M	1.0+	1.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
52	250	159	144	F	2.0+	1.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
53	277	240	223	F	1.0+	1.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
54	253	194	176	F	1.0+	1.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
55	245	186	172	F	1.0+	1.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
56	247	165	154	F	1.0+	1.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
57	325	445	417	F	2.0+	2.0+	«С»	70	03.11	50.302	150.081
58	278	258	242	F	2.0+	1.0+	«С»	71	04.11	50.248	148.477
59	270	240	222	F	1.0+	1.0+	«С»	71	04.11	50.248	148.477
60	310	390	367	F	1.0+	1.0+	«С»	71	04.11	50.248	148.477
61	273	237	217	M	1.0+	1.0+	«С»	71	04.11	50.248	148.477
62	290	256	234	M	1.0+	1.0+	«С»	71	04.11	50.248	148.477

Окончание табл. 1
Table 1 finished

№ п/п	АС, мм	Масса тела, г	Масса без внутрен., г	Пол	Возраст по отолитам	Возраст по чешуе	Место сбора чешуи	Номер траления	Дата поимки	Координата, с.ш.	Координата, в.д.
63	266	227	210	М	1.0+	1.0+	«С»	71	04.11	50.248	148.477
64	275	228	215	F	2.0+	2.0+	«С»	71	04.11	50.248	148.477
65	262	214	196	F	1.0+	1.0+	«С»	71	04.11	50.248	148.477
66	254	191	177	М	1.0+	1.0+	«С»	71	04.11	50.248	148.477
67	256	187	171	М	1.0+	1.0+	«С»	71	04.11	50.248	148.477
68	300	328	306	F	1.0+	1.0+	«С»	73	04.11	49.031	148.251
69	259	196	184	М	1.0+	1.0+	«С»	73	04.11	49.031	148.251
70	255	189	174	F	1.0+		«С»	75	05.11	48.485	150.015
71	365	556	506	F	1.0+	1.0+	«С»	76	05.11	48.274	151.015
72	385	709	646	F	1.0+	1.0+	«С»	77	06.11	47.521	150.209
73	375	624	576	F	1.0+	1.0+	«С»	77	06.11	47.521	150.209
74	365	580	540	М	1.0+	1.0+	«С»	77	06.11	47.521	150.209
75	360	538	500	М	1.0+	1.0+	«С»	77	06.11	47.521	150.209
76	385	628	568	F	1.0+	1.0+	«С»	77	06.11	47.521	150.209
77	270	237	214	М	1.0+	1.0+	«С»	78	06.11	48.124	149.012
78	368	591	550	F	1.0+	1.0+	«С»	79	06.11	48.172	147.493
79	430	1 215	1 146	М	1.0+	1.0+	«С»	79	06.11	48.172	147.493
80	382	733	673	F	1.0+	1.0+	«С»	79	06.11	48.172	147.493
81	333	494	461	М	2.0+	2.0+	«С»	79	06.11	48.172	147.493
82	287	341	310	F	1.0+	1.0+	«С»	79	06.11	48.172	147.493
83	303	352	325	F	2.0+	2.0+	«С»	79	06.11	48.172	147.493
84	295	298	266	F	2.0+	2.0+	«С»	79	06.11	48.172	147.493
85	240	172	158	М	1.0+	1.0+	«С»	79	06.11	48.172	147.493

Примечание. М — самец, F — самка.

Распределение симы по длине и массе тела (в зависимости от пола и без разделения по полу) представлено соответственно на рис. 2 и 3. Коэффициенты асимметрии для распределений длины тела самцов, самок и обоих полов составили соответственно 1,01; 1,00 и 0,99, коэффициенты эксцесса — 0,57 (для трех случаев). Коэффициенты асимметрии для распределений массы тела — соответственно 2,34; 2,15 и 2,17, коэффициенты эксцесса — 7,68; 6,92 и 6,69 (табл. 2).

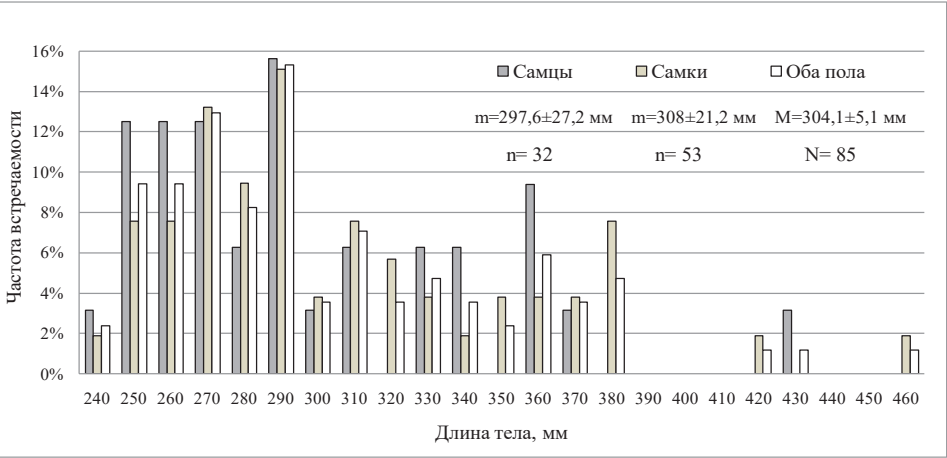


Рис. 2. Распределение симы по длине тела
Fig. 2. Fork length distribution for masu salmon

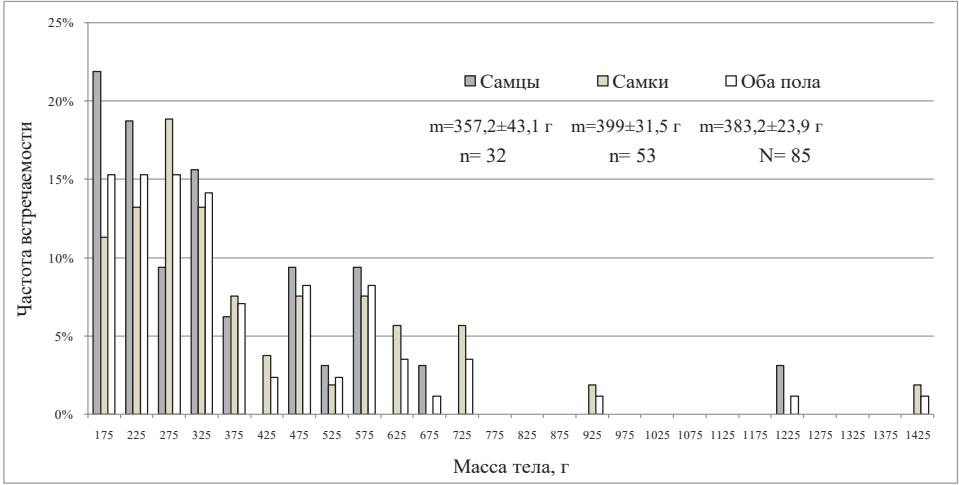


Рис. 3. Распределение симы по массе тела
Fig. 3. Body weight distribution for masu salmon

Таблица 2

Статистические показатели симы из Охотского моря

Table 2

Statistical characteristics of masu salmon from the Okhotsk Sea

Показатель	АС, мм	Масса тела, г	Масса без внутрен., г	Кол-во экз.	Доля, %	Возраст по чешуе	Возраст по отолидам
Самцы							
Кол-во самцов				32	37,6		
Среднее значение	297,6	357,2	330,5				
Ошибка среднего	27,2	43,1	39,7				
Коэф. асимметрии	1,01	2,34	2,41				
Коэф. эксцесса	0,75	7,68	8,10				
Минимум	240	172	158				
Максимум	430	1215	1146				
Кол-во самцов 1.0+						23	18
Кол-во самцов 2.0+						6	5
Доля самцов 1.0+, %						30,3	26,5
Доля самцов 2.0+, %						7,9	7,4
Кол-во самцов (n)						29	23
Самки							
Кол-во самок				53	62,4		
Среднее значение	308,0	399,0	366,9				
Ошибка среднего	21,2	31,5	31,7				
Коэф. асимметрии	1,00	2,15	2,10				
Коэф. эксцесса	0,57	6,92	6,56				
Минимум	245	159	144				
Максимум	456	1425	1297				
Кол-во самок 1.0+						35	27
Кол-во самок 2.0+						12	18
Доля самок 1.0+, %						46,1	39,7
Доля самок 2.0+, %						15,8	26,5
Кол-во самок (n)						47	45
Оба пола							
Кол-во рыб				85	100,0		
Среднее значение	304,1	383,2	353,2				
Ошибка среднего	5,1	23,9	22,1				

Показатель	АС, мм	Масса тела, г	Масса без внутрен., г	Кол-во экз.	Доля, %	Возраст по чешуе	Возраст по отолитам
Коэф. асимметрии	0,99	2,17	2,16				
Коэф. эксцесса	0,57	6,69	6,52				
Минимум	240	159	144				
Максимум	456	1 425	1 297				
Кол-во рыб 1.0+						58	45
Кол-во рыб 2.0+						18	23
Доля рыб 1.0+, %						76,3	66,2
Доля рыб 2.0+, %						23,7	33,8
Кол-во рыб						76	68

Стадия зрелости. Стадию зрелости гонад определяли визуально [по: Правдин, 1966]. Все отловленные особи симы были неполовозрелыми (гонады были на II стадии зрелости).

Соотношение полов. Доля самцов в уловах составила 38 %, самок — 62 % (N = 85).

Оценки возраста. Из 85 экз. симы пригодной для определения возраста чешуи не оказалось у 9 особей. Таким образом, оценки возраста по чешуе сделаны для 76 рыб. Отолиты были собраны у 70 рыб (у 15 в начале съемки отолиты не собирали), из которых у одной особи они были утрачены, а еще у одной — оба отолита оказались непригодными для определения возраста. Таким образом, общее количество особей, у которых возраст определяли по отолитам, составило 68 экз.

Сравнение оценок возраста по чешуе и отолитам оказалось возможным для 63 экз., у которых для определения возраста были пригодны оба параметра. Из этого количества оценки возраста по чешуе и отолитам совпали для 55 особей симы (87 %), а в 8 случаях было расхождение в оценках в один пресноводный год (13 %).

При оценках по чешуе доля симы в возрасте 1.0+* составила 76 %, доля особей в возрасте 2.0+ — 24 % (N = 76). При оценках по отолитам доля симы в возрасте 1.0+ составила 66 %, доля рыб в возрасте 2.0+ — 34 % (N = 68).

Наиболее крупные рыбы (см. табл. 1, кроме № 15, у которого чешуя в чешуйной книжке отсутствовала, а также не были взяты отолиты) имели более значительные приросты в морской зоне чешуи по сравнению с мелкими рыбами. Вероятно, они попали в море раньше мелкоразмерных особей либо в море росли существенно быстрее других. Обе причины также могли существовать одновременно — более длительный период роста в море и более быстрый рост по сравнению с мелкими рыбами. Все исследованные экземпляры были в возрасте р.0+, перезимовавших в море особей симы (в возрасте р.1+) не обнаружено.

Изображения чешуи и отолитов симы в возрасте 1.0+ и 2.0+ с пояснениями приводятся на рис. 4.

Заключение

Многие полученные изображения, очевидно, могут быть использованы как образцы при определении возраста, а отобранные отолиты пригодны для последующих, в том числе и более точных, исследований. В исследованном материале обнаружена сима только двух возрастных групп: 1.0+ и 2.0+. Преобладали рыбы в возрасте 1.0+, их доля составляла 76–66 % при оценках по чешуе и отолитам. Соответственно, доля

* Цифра до точки означает количество зим, прожитых рыбой в пресной воде (реке), цифра после точки — количество зим, прожитых в море. Знак «+» означает прирост в год поимки, без формирования годового кольца.

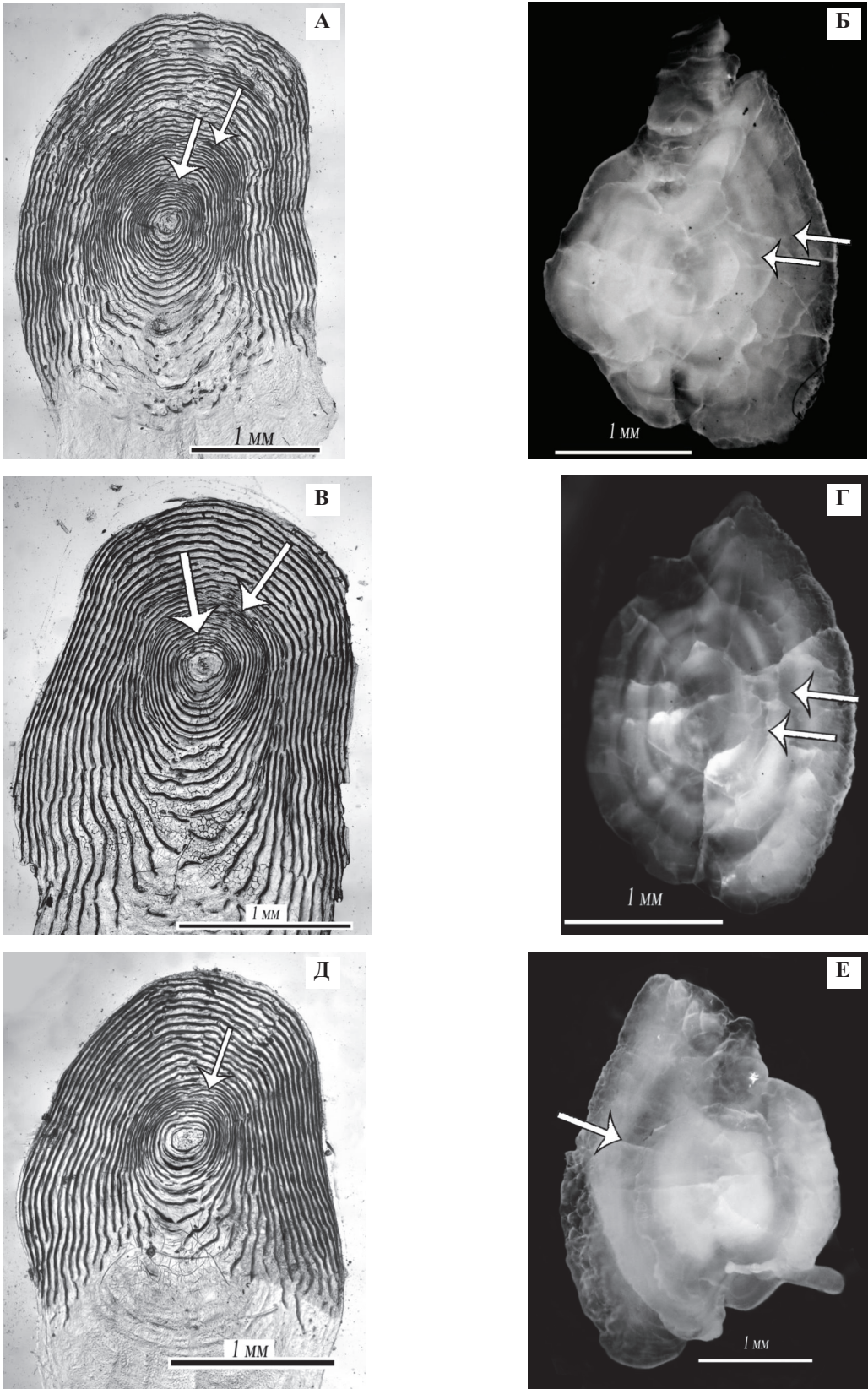


Рис. 4
Fig. 4

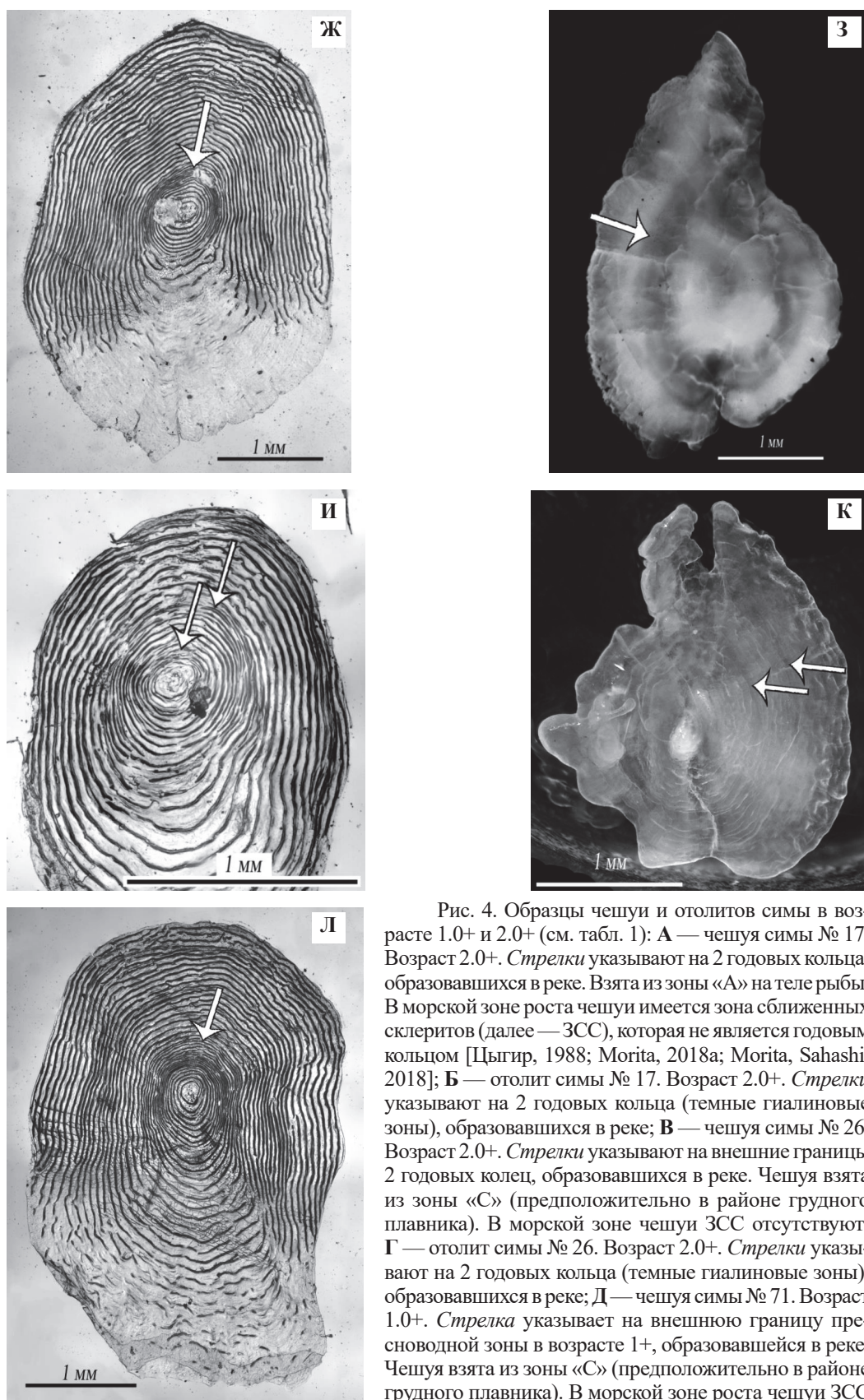


Рис. 4. Образцы чешуи и отолигов симы в возрасте 1.0+ и 2.0+ (см. табл. 1): **А** — чешуя симы № 17. Возраст 2.0+. *Стрелки* указывают на 2 годовых кольца, образовавшихся в реке. Взята из зоны «А» на теле рыбы. В морской зоне роста чешуи имеется зона сближенных склеритов (далее — ЗСС), которая не является годовым кольцом [Цыгир, 1988; Morita, 2018a; Morita, Sahashi, 2018]; **Б** — отолит симы № 17. Возраст 2.0+. *Стрелки* указывают на 2 годовых кольца (темные гиалиновые зоны), образовавшихся в реке; **В** — чешуя симы № 26. Возраст 2.0+. *Стрелки* указывают на внешние границы 2 годовых колец, образовавшихся в реке. Чешуя взята из зоны «С» (предположительно в районе грудного плавника). В морской зоне чешуи ЗСС отсутствуют; **Г** — отолит симы № 26. Возраст 2.0+. *Стрелки* указывают на 2 годовых кольца (темные гиалиновые зоны), образовавшихся в реке; **Д** — чешуя симы № 71. Возраст 1.0+. *Стрелка* указывает на внешнюю границу пресноводной зоны в возрасте 1+, образовавшейся в реке. Чешуя взята из зоны «С» (предположительно в районе грудного плавника). В морской зоне роста чешуи ЗСС

симы в возрасте 2.0+ — 24–34 %. Все исследованные экземпляры были в возрасте р.0+, перезимовавших в море особей симы (в возрасте р.1+) не обнаружено. Стоит отметить, что для оценок возраста тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом при проведении морских/океанических траловых съемок целесообразно собирать как чешую, так и отолиды. К тому же при сборе чешуи в процессе траловых исследований в чешуйных книжках целесообразно указывать конкретное место на теле рыбы, с которого была взята чешуя (например: «под грудным плавником», «над анальным плавником» и т.п.). Это может способствовать улучшению оценок возраста лососей при его определении по чешуе. Также при сборе образцов чешуи при траловых исследованиях (и других полевых работах) следует использовать чешуйные книжки из качественной бумаги, которая не разрушается при замачивании в воде.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность уважаемым рецензентам и редактору за ценные и конструктивные замечания по содержанию рукописи, которые способствовали улучшению качества публикации.

The authors are grateful to anonymous reviewers and editor for their valuable and constructive comments to the manuscript, useful for improving the article.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsorship.

отсутствуют; **Е** — отолит симы № 71. Возраст 1.0+. *Стрелка* указывает на годовое кольцо (темную гиалиновую зону), образовавшуюся в реке; **Ж** — чешуя симы № 79. Возраст 1.0+. *Стрелка* указывает на внешнюю границу пресноводной зоны в возрасте 1 года, образовавшейся в реке. Чешуя взята из зоны «С». В морской зоне чешуи ЗСС отсутствуют; **З** — отолит симы № 79. Возраст 1.0+. *Стрелка* указывает на годовое кольцо (темную гиалиновую зону), образовавшееся в реке; **И** — чешуя симы № 41. Возраст 2.0+. *Стрелки* указывают на внешние границы двух годовых колец, образовавшихся в реке. Чешуя взята из зоны «С» (предположительно в районе грудного плавника). В морской зоне чешуи ЗСС отсутствуют; **К** — отолит симы № 41. Отолит выглядит прозрачным. На нем отсутствуют отчетливые кольца. Этот и подобные ему отолиды считали не пригодными для определения возраста. Однако малозаметные кольца на нем есть (отмечены *стрелками*); **Л** — чешуя симы № 14. Возраст 1.0+. *Стрелка* указывает на внешнюю границу пресноводной зоны в возрасте 1+, образовавшейся в реке. Чешуя взята из зоны «С», предположительно выше анального плавника. В морской зоне чешуи годовые кольца отсутствуют. Отолиды у данного экземпляра не брали

Fig. 4. Samples of scales and otoliths of masu salmon at age 1.0+ and 2.0+ (numbers as in Table 1): **А** — scale of № 17 at age 2.0+ sampled from zone A of fish body. *Arrows* show two annual rings formed in river, the closely spaced circuli in the marine zone indicate a resting zone but not an annual ring [Цыгир, 1988; Morita, 2018a; Morita, Sahashi, 2018]; **Б** — otolith of № 17 at age 2.0+. *Arrows* show two annual rings (dark hyaline zones) formed in river; **В** — scale of № 26 at age 2.0+ sampled from zone C (presumably in the area of pectoral fin). *Arrows* show outside boundaries of two annual rings formed in river, closely spaced circuli in the marine zone are absent; **Г** — otolith of № 26 at age 2.0+. *Arrows* show two annual rings (dark hyaline zones) formed in river; **Д** — scale of № 71 at age 1.0+ sampled from zone C (presumably in the area of pectoral fin). *Arrow* shows outside boundary of freshwater zone formed in river, closely spaced circuli in the marine zone are absent; **Е** — otolith of № 71 at age 1.0+. *Arrow* shows annual ring (dark hyaline zone) formed in river; **Ж** — scale of № 79 at age 1.0+ sampled from zone C. *Arrow* shows outside boundary of freshwater zone formed in river, closely spaced circuli in the marine zone are absent; **З** — otolith of № 79 at age 1.0+. *Arrow* shows annual ring (dark hyaline zone) formed in river; **И** — scale of № 41 at age 2.0+ sampled from zone C (presumably in the area of pectoral fin). *Arrows* show outside boundaries of two annual rings formed in river, closely spaced circuli in the marine zone are absent; **К** — otolith of № 41, almost transparent, with hardly visible rings (marked by *arrows*) — such otoliths were considered as unsuitable for age estimation; **Л** — scales of № 14 at age 1.0+ sampled from zone C (presumably in area above the anal fin). *Arrow* shows outside boundary of freshwater zone formed in river, annual rings in the marine zone are absent. Otoliths were not sampled from this specimen

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Работа выполнена с соблюдением этических стандартов. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The study was conducted in compliance with ethical standards. The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

В.В. Цыгир предложил план исследования по сбору и обработке чешуи и отолитов симы при траловых исследованиях в Охотском море, обработал материал, подготовил изображения чешуи и отолитов, сделал оценки возраста симы, подготовил проект рукописи и выполнял его редактирование. В.А. Шевляков осуществил сбор материала в рейсе, принимал активное участие в обсуждении результатов и редактировании рукописи.

V.V. Tsygir proposed the concept of research, processed the samples, prepared the images of scales and otoliths, estimated age of masu salmon, wrote the draft of manuscript and edited it together with V.A. Shevlyakov. V.A. Shevlyakov collected the samples in the sea, discussed the results of their analysis and edited the manuscript together with V.V. Tsygir.

Список литературы

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

Марченко С.Л., Подорожнюк Е.В., Кириллова Е.А. Современное распространение симы *Oncorhynchus masou* на Дальнем Востоке // Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана : мат-лы 8-й Междунар. науч.-техн. конф. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2024. — С. 190–194. DOI: 10.48612/dalrybvtuz/mntk-wo-2024-24.

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

Цыгир В.В. Возраст симы *Oncorhynchus masou* // Вопр. ихтиол. — 1988. — Т. 28, вып. 2. — С. 248–258.

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

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

Anderson A.J., Claiborne A.M., Smith W. Validation of age estimates for Chum and Sockeye salmon derived from otolith and scale analysis // Fish. Res. — 2023. — Vol. 259. — P. 106556. DOI: 10.1016/j.fishres.2022.106556.

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

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

MacLellan S.E. Guide for sampling structures used in age determination of Pacific salmon. — British Columbia, Nanaimo : Pacific Biological Station, 1987. — 27 p.

MacLellan S.E. Guide for sampling structures used in age determination of Pacific salmon. — British Columbia, Nanaimo : Pacific Biological Station, 2004. — 31 p.

Morita K. General biology of masu salmon // The Ocean Ecology of Pacific Salmon and Trout. — Bethesda, Maryland : American Fisheries Society, 2018a. — P. 703–730.

Morita K. Masu salmon group // The Ocean Ecology of Pacific Salmon and Trout. — Bethesda, Maryland : American Fisheries Society, 2018b. — P. 697–702.

Morita K., Sahashi G. On the ocean age of masu salmon *Oncorhynchus masou* in a natural population, Shiretoko Peninsula, Japan // J. Ichthyol. — 2018. — Vol. 58, № 4. — P. 594–599.

Nagasawa T. Ocean life history of masu salmon from ocean entry to upstream migration // The Ocean Ecology of Pacific Salmon and Trout. — Bethesda, Maryland : American Fisheries Society, 2018. — P. 731–766.

References

Lapko, V.V. and Startsev, A.V. New data on the marine life of the young masu salmon *Oncorhynchus masou* in the Sea of Okhotsk, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1996, vol. 22, no. 3, pp. 151–154.

Marchenko, S.L., Podorozhnyuk, Ye.V., and Kirillova, Ye.A., Modern distribution of masu salmon *Oncorhynchus masou* in the Far East, in *Mater. 8 mezhdunar. nauchno-tech. conf. "Aktual'nye problemy osvoeniya biologicheskikh resursov Mirovogo okeana"* (Proc. 8th Int. Sci. Tech. Conf. "The Actual Problems of Development of Biological Resources of the World Ocean"), Vladivostok: Dal'rybvuz, 2024, part 1, pp. 190–194. doi 10.48612/dalrybvuz/mntk-wo-2024-24

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

Tsygir, V.V., Age-related masu salmon *Oncorhynchus masou*, *Vopr. Ikhtiol.*, 1988, vol. 28, no. 2, pp. 248–258.

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

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.

Anderson, A.J., Claiborne, A., and Smith, W., Validation of age estimates for Chum and Sockeye salmon derived from otolith and scale analysis, *Fish. Res.*, 2023, vol. 259, pp. 106556. doi 10.1016/j.fishres.2022.106556

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

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

MacLellan, S.E., *Guide for sampling structures used in age determination of Pacific salmon*, British Columbia, Nanaimo: Pacific Biological Station, 1987.

MacLellan, S.E., *Guide for sampling structures used in age determination of Pacific salmon*, British Columbia, Nanaimo: Pacific Biological Station, 2004.

Morita, K., General biology of masu salmon, in *The Ocean Ecology of Pacific Salmon and Trout*, Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2018, pp. 703–730.

Morita, K., Masu salmon group, in *The Ocean Ecology of Pacific Salmon and Trout*, Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2018, pp. 697–702.

Morita, K., and Sahashi, G., On the ocean age of masu salmon *Oncorhynchus masou* in a natural population, Shiretoko Peninsula, Japan, *J. Ichthyol.*, 2018, vol. 58, no. 4, pp. 594–599.

Nagasawa, T., Ocean life history of masu salmon from ocean entry to upstream migration, in *The Ocean Ecology of Pacific Salmon and Trout*, Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2018, pp. 731–766.

Поступила в редакцию 13.08.2025 г.

После доработки 4.09.2025 г.

Принята к публикации 8.09.2025 г.

*The article was submitted 13.08.2025; approved after reviewing 4.09.2025;
accepted for publication 8.09.2025*

**УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ
ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES**

Научная статья

УДК 639.2.053.1:551.5

DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-493-505

EDN: IWNDBA

**ВЛИЯНИЕ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ
В ЯПОНСКОМ МОРЕ НА ДИНАМИКУ ПРОМЫСЛА ГОРБУШИ
ONCORHYNCHUS GORBUSCHA В ПОДЗОНЕ ПРИМОРЬЕ
В 2022 И 2024 ГГ.****А.В. Лысенко¹, А.А. Никитин¹, И.Л. Цыпышева¹, Т.А. Шатилина¹,
Т.В. Козлова², Е.И. Барабанщиков^{1*}**¹ Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;² Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

Аннотация. Проанализированы результаты промысла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* поколений четных лет в подзоне Приморье (в границах Приморского и Хабаровского краев) в 2022 и 2024 гг. на фоне многолетней динамики вылова. Установлено, что промысловая обстановка в эти два года существенно различалась как по распределению уловов горбуши между регионами, так и по срокам массового хода. Основным фактором, определившим сроки и районы добычи горбуши, являлось приближение к материковому побережью Японского моря теплых струй Цусимского течения, что обеспечивало оптимальный для нерестовой миграции температурный фон. При этом в оба рассмотренных года Цусимское течение было интенсивным, чему способствовали метеорологические условия, а именно расположение над материком области низкого давления и одновременное усиление западного гребня Гавайского антициклона, что обусловило перенос в северную часть Японского моря теплых воздушных масс и преобладание в прибрежной зоне ветров южных направлений. Такие условия в целом благоприятны для активных подходов горбуши в реки Приморья и Хабаровского края, но конкретные сроки, районы и величины подходов определяются мезомасштабными особенностями динамики вод.

Ключевые слова: горбуша, *Oncorhynchus gorbuscha*, промысел, улов, Японское море, спутниковые данные, температура поверхности моря, аномалия температуры воды, Цусимское течение

* Лысенко Алексей Владимирович, главный специалист, aleksei.lysenko@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0005-0572-8601; Никитин Александр Афанасьевич, кандидат географических наук, ведущий научный сотрудник, aleksandr.nikitin@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0001-1897-1433; Цыпышева Ирина Леонидовна, ведущий специалист, irina.tsypysheva@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0001-9524-7326; Шатилина Татьяна Александровна, кандидат географических наук, ведущий научный сотрудник, tatiana.shatilina@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0005-7954-9745; Козлова Татьяна Викторовна, ученый секретарь, kozlova@khabarovsk.vniro.ru, ORCID 0000-0002-9502-2143; Барабанщиков Евгений Иванович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, evgenii.barabanshchikov@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-2609-7555.

© Лысенко А.В., Никитин А.А., Цыпышева И.Л., Шатилина Т.А., Козлова Т.В., Барабанщиков Е.И., 2025

Для цитирования: Лысенко А.В., Никитин А.А., Цыпышева И.Л., Шатилина Т.А., Козлова Т.В., Барабанщиков Е.И. Влияние гидрометеорологических условий в Японском море на динамику промысла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в подзоне Приморье в 2022 и 2024 гг. // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 3. — С. 493–505. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-493-505. EDN: IWNDBA.

Original article

Impacts of environmental conditions in the Japan Sea on dynamics of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* fishery in the Primorye subzone in 2022 and 2024

Aleksey V. Lysenko^{1*}, Aleksandr A. Nikitin^{2*}, Irina L. Tsypysheva^{3*},
Tatyana A. Shatilina^{4*}, Tatyana V. Kozlova^{5*}, Evgeny I. Barabanshchikov^{6*}

^{1*-4*, 6*} Pacific branch of VNIRO (TINRO), 690091, Vladivostok, 4, Shevchenko Alley

^{5*} Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO), 680038, Khabarovsk, Amursky Blvd., 13a

^{1*} chief specialist, aleksei.lysenko@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0005-0572-8601

^{2*} Ph.D., leading researcher, aleksandr.nikitin@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0001-1897-1433

^{3*} leading specialist, irina.tsypysheva@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0001-9524-7326

^{4*} Ph.D., leading researcher, tatiana.shatilina@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0005-7954-9745

^{5*} scientific secretary, kozlova@khabarovsk.vniro.ru, ORCID 0000-0002-9502-2143

^{6*} Ph.D., head of laboratory, evgenii.barabanshchikov@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-2609-7555

Abstract. Results of fishery on pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* of even year-classes in the Primorye fishing subzone (within the boundaries of Primorye and Khabarovsk Regions) in 2022 and 2024 are analyzed on the background of annual catch dynamics. Significant differences between the years is noted both in distribution of the catch between regions and in timing of the mass run. The main factor that determined the timing and direction of the run for pink salmon was the approaching of Tsushima Current warm jets to the coast that provided optimal conditions for the spawning migration. Meanwhile, the Tsushima Current was active in both considered years driven by prevailing southerly winds supported with atmosphere pressure gradient between the Far-Eastern Low over the mainland and strengthened western ridge of the Hawaiian High that also caused warm air invasion to the northern Japan Sea. Such environmental conditions are generally favorable for migration of pink salmon, but exact timing, spacing and strength of their runs are determined by mesoscale patterns of water dynamics.

Keywords: pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, fishery, catch, Japan Sea, satellite data, sea surface temperature, water temperature anomaly, Tsushima Current

For citation: Lysenko A.V., Nikitin A.A., Tsypysheva I.L., Shatilina T.A., Kozlova T.V., Barabanshchikov E.I. Impacts of environmental conditions in the Japan Sea on dynamics of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* fishery in the Primorye subzone in 2022 and 2024, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 3, pp. 493–505. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-493-505. EDN: IWNDBA.

Введение

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* — основной промысловый вид тихоокеанских лососей в подзоне Приморье, в которую входят реки Приморского края и Советско-Гаванского, Ванинского и отчасти Ульчского районов Хабаровского края. Жизненный цикл япономорской горбуши ограничен воспроизводством в реках Приморского, Хабаровского краев, юго-западного Сахалина и нагулом в центральной части Японского моря. Анадромная миграция вида с мест нагула направлена на север и разделена на 2–3 потока [Барабанщиков и др., 2016; Назаров, Лысенко, 2018]. В Приморском крае основная масса горбуши размножается в реках, впадающих в море по побережью от мыса Маячного до мыса Золотого, наиболее значимые для воспроизводства из них — Венюковка, Единка и Самарга. В Хабаровском крае горбуша нерестится в реках, впадающих между мысами Золотой и Датта, наиболее важные из которых — Нельма, Ботчи, Коппи и Тумнин (рис. 1). Промышленный лов горбуши в подзоне Приморье осуществляется ставными неводами на участках морского побережья рядом с нерестовыми реками.



Рис. 1. Основные нерестовые реки подзоны Приморье в пределах Приморского и Хабаровского краев, близ устьев которых ведется промышленный лов горбуши

Fig. 1. The main spawning rivers of the Primorye subzone within the Primorye and Khabarovsk Regions; commercial fishery of pink salmon is conducted at the mouths of these rivers

Известно, что степень развития инстинкта родной реки (хоминга) у разных видов лососей различна. Наибольшей привязанностью к родным рекам отличается нерка, а у горбуши этот инстинкт развит слабее, и при отсутствии необходимых условий она может менять район нереста [Пушкарева, 1975]. Это характерно и для япономорской горбуши. Поэтому изменения условий среды в прибрежной зоне Японского моря могут влиять на ход нерестовой миграции этого вида, а следовательно, оказывать влияние и на освоение выделенных объемов его добычи.

До середины 2010-х гг. горбуша добывалась преимущественно в реках и морском побережье Хабаровского края, доля Приморского края в годовом вылове не превышала 30 % от общего вылова в подзоне Приморье [Назаров, Лысенко, 2018]. Но в 2018–2022 гг. доля Приморского края возросла до 55 %, а в 2023 г. вылов в Приморском крае (1522 т) превысил добычу в Хабаровском в 2,4 раза [Лысенко и др., 2024] (рис. 2). Такое перераспределение было обусловлено снижением уловов в Хабаровском крае, в результате общий по подзоне вылов в 2018–2022 гг. не превышал 2 тыс. т. В 2024 г. уловы в Хабаровском крае вновь увеличились. Итоги промысла горбуши в 2022 и 2024 гг. сильно различаются как по величине годового вылова, так и по срокам нерестовых подходов. Эти различия могут быть связаны с изменениями условий среды. Ранее на материале 1980–2018 гг. было показано, что горбуша массово подходит на нерест в определенном, хотя и относительно широком, интервале температуры прибрежных вод — от 8,6 до 14,9 °C [Лысенко и др., 2021]. Однако сезонный прогрев прибрежных вод происходит неравномерно и сильно зависит от динамики вод и метеоусловий.

Таким образом, целью исследования стала, помимо анализа особенностей анадромных миграций и промысла горбуши на разных участках подзоны Приморье в

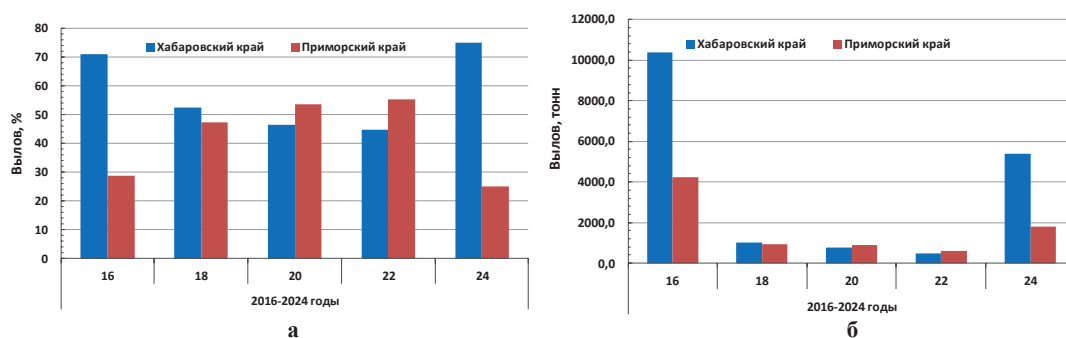


Рис. 2. Соотношение годового вылова горбуши рыбаками Приморского и Хабаровского краев в процентном соотношении в четные годы периода 2016–2024 гг.: к общему вылову в подзоне Приморье (а), в тоннах (б)

Fig. 2. Ratio of pink salmon annual catch by fishermen of Primorye and Khabarovsk Regions in even years of the 2016–2024: % of the total catch in the Primorye subzone (a), tons (б)

четные 2022 и 2024 гг., также оценка влияния на эти особенности различий в гидрометеорологических условиях, сложившихся в Японском море в исследуемые годы.

Материалы и методы

Данные об объемах промышленного вылова горбуши в подзоне Приморье на территориях Хабаровского и Приморского краев предоставлены Приморским и Амурским территориальными управлениями Росрыболовства. В 2022 и 2024 гг. добыча горбуши велась ставными неводами в Приморском крае 2 пользователями на 3 рыболовных участках в морском побережье, близ устьев рек Венюковка, Единка и Самарга, а в Хабаровском крае в основном в южной части Советско-Гаванского района в 2022 г. 8 пользователями и на 11 участках, преимущественно вблизи устьев рек Кармай, Ботчи и Нельма в 2024 г., 10 пользователями на 17 участках — около устьев рек Коппи, Ботчи, Кармай и Кольда. Информацию о суточных уловах промысловых бригад получали ежедневно от пользователей и еженедельно от Приморского и Амурского территориальных управлений Росрыболовства. На основании этих данных с помощью пакета программы Excel построены графики суточных уловов и нарастающего вылова в тоннах (рис. 3). Для анализа термички и динамики морских вод в период анадромной миграции горбуши использована спутниковая информация — данные радиометра AVHRR спутников серии NOAA и спектрорадиометра MODIS спутников Aqua и Terra. Эти сведения по региону Японского моря за 2022 и 2024 гг., полученные и прошедшие первичную обработку в Центре регионального спутникового мониторинга окружающей среды ДВО РАН, были дешифрованы по методикам обработки спутниковых снимков Н.В. Булатова [1984] и А.И. Алексанина, М.Г. Алексаниной [2006], при этом для визуализации пространственного распределения температуры поверхности моря (ТПМ) использован программный пакет Glance1.90. При дешифрировании добивались цветовой дифференциации областей с разной ТПМ, что позволило визуально выявить неоднородности термического состояния морской поверхности, такие как фронты, вихри и струйные течения. Эти мезомасштабные элементы структуры вод классифицированы по терминологии К.Н. Федорова и А.И. Гинзбург [1988]. Для анализа термических и барических условий атмосферы использован архив карт приземного давления и геопотенциала AT-500 Японского метеорологического агентства (<https://www.data.jma.go.jp/gmd/>) и данные ВНИГМИ (<http://cliware.meteo.ru/izomap/>). По картам определены основные элементы циркуляции воздушных масс и характеристики состояния атмосферы над исследованным регионом.

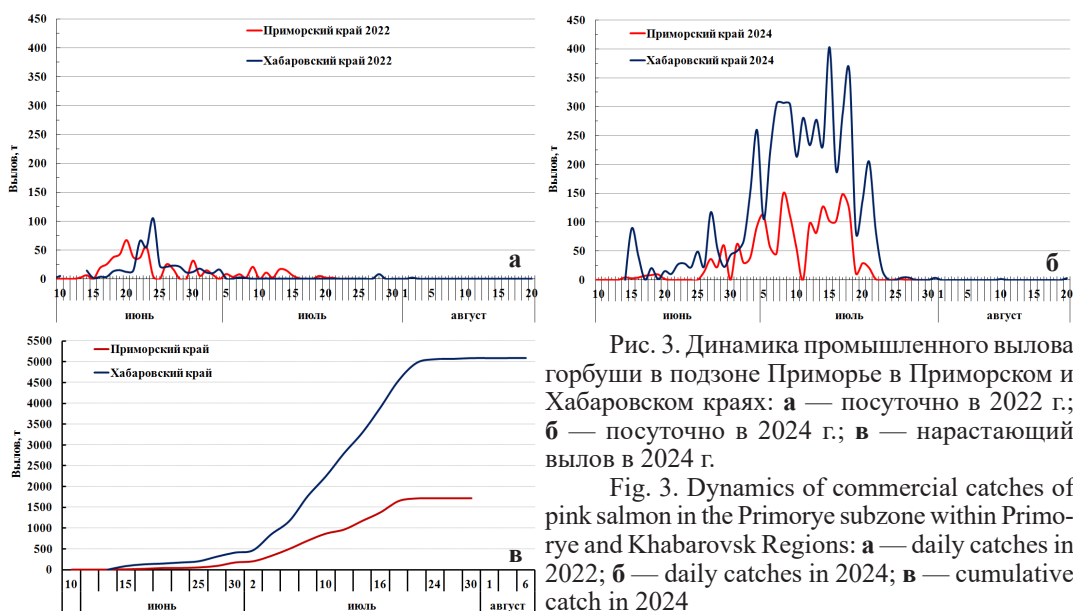


Рис. 3. Динамика промышленного вылова горбуши в подзоне Приморье в Приморском и Хабаровском краях: **а** — посуточно в 2022 г.; **б** — посуточно в 2024 г.; **в** — нарастающий вылов в 2024 г.

Fig. 3. Dynamics of commercial catches of pink salmon in the Primorye subzone within Primorye and Khabarovsk Regions: **а** — daily catches in 2022; **б** — daily catches in 2024; **в** — cumulative catch in 2024

Результаты и их обсуждение

Ход промысла горбуши в Приморском и Хабаровском краях в 2022 и 2024 гг.

В 2022 г. промысел горбуши в подзоне Приморье начался 5 июня, первые уловы были получены 8 июня. Массовый заход горбуши в невода у побережья Приморского края наблюдался в период с 15 по 23 июня, максимальный суточный вылов (67,1 т) был достигнут 20 июня, а после 26 июня уловы постепенно снижались, среднесуточный вылов упал до 12 т (рис. 3). В Хабаровском крае максимальные подходы отмечены 20–25 июня (уловы до 105 т в сутки). По сравнению со средне-многолетними сроками массового подхода горбуши (с 3–5 по 15 июля) в 2022 г. рунный ход прошел на полмесяца раньше обычного, причем его особенностью был почти одновременный подход на все промысловые участки, с небольшими различиями в датах начала массового хода и его интенсивности. В обоих районах резкое нарастание вылова в начале путины сменилось значительным уменьшением в конце июня до уровня менее 20 т в сутки, и до конца путины уловы больше не увеличивались.

В 2024 г. промысел горбуши начался 11 июня, одновременно в обоих районах, но лидерство в добыче ресурса сразу перешло к рыбодобывающим компаниям Хабаровского края и сохранялось в течение всей путины. В июне суточные уловы в Приморском крае были более чем вдвое ниже (в среднем 19 т против 51 т в Хабаровском крае). Уловы быстро росли вплоть до 20 июля, когда был получен максимальный суточный вылов, а 27 июля путина была закрыта, что совпало с окончанием массового хода горбуши (рис. 3). В июле средний суточный вылов хабаровскими предприятиями превышал таковой у приморских в три раза (359 т против 118 т в Приморском крае). По сообщениям рыбаков, в течение июля 2024 г. перед подходом к берегу горбуша концентрировалась на траверзе зал. Рудная Пристань и устьев рек Коппи и Ботчи, причем в скоплениях в прибрежных водах Хабаровского края рыбы было значительно больше, насколько об этом можно судить по визуальным оценкам. Продолжительность массового хода горбуши в 2024 г. почти вдвое превысила обычные сроки, при этом годовой вылов распределился так: 80,9 % от общего объема добычи в подзоне Приморье (7,2 тыс. т) взято в Хабаровском, 19,1 % (1,7 тыс. т) — в Приморском краях.

Океанологические условия в Японском море летом 2022 и 2024 гг.

В оба рассматриваемых года темпы прогрева прибрежных вод на юго-западе Татарского пролива, где располагается большинство промысловых участков, были примерно одинаковыми (рис. 4). Тем не менее в 2022 г. массовый подход горбуши в реки Самарга и Единка начался заметно раньше, при температуре прибрежных вод от 8–12 °С, а в 2024 г. — позже, при температуре 10–14 °С, и максимальные уловы были получены в 2022 г. в июне, а в 2024 г. — в июле. Это означает, что температура морских вод в оптимальном, но довольно широком диапазоне 8–15 °С является необходимым, но недостаточным условием подхода горбуши в промысловый район, и только по этому параметру нельзя судить о сроках подхода.

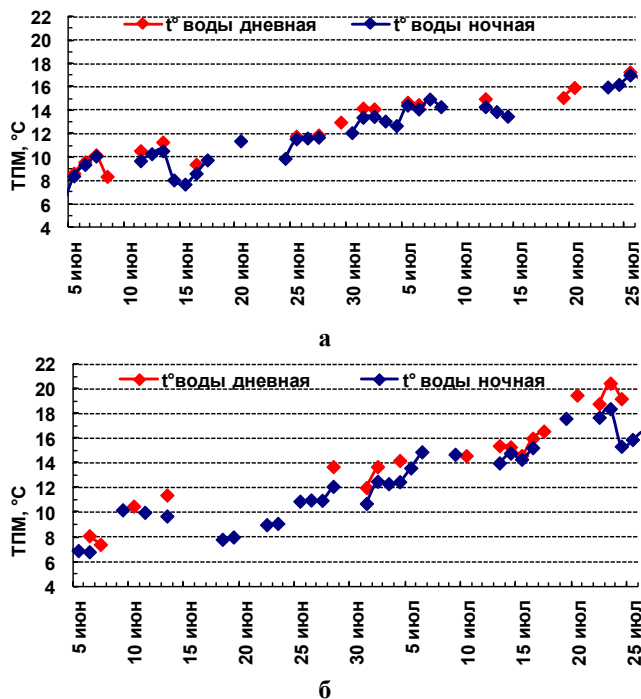


Рис. 4. Сезонный ход дневной и ночной температуры поверхности моря у мыса Гиляк (46,83° с.ш. 138,46° в.д., южнее устья р. Самарги) с 5 июня по 25 июля 2022 (а) и 2024 гг. (б), по спутниковым данным

Fig. 4. Seasonal variations of sea surface temperature (ТПМ) at Cape Gilyak (46.83° N 138.46° E., near the Samarga mouth) in daytime and nighttime from June 5 to July 25 in 2022 (а) and 2024 (б), satellite data

В поисках фактора более тонкого воздействия на подходы горбуши рассмотрим динамику вод Японского моря в эти годы, с особым вниманием к особенностям распространения теплых вод Цусимского течения в Татарском проливе (рис. 5). В конце мая 2022 г., до начала массовых подходов горбуши к материковому побережью, прибрежная зона в этом районе была занята холодным Приморским течением с температурой воды на поверхности моря 4–6 °С (в устье р. Самарга — 6 °С). Но уже в первых числах июня в южную часть Татарского пролива вторгаются теплые воды. Этому способствовала общая повышенная интенсивность Цусимского течения, основные потоки которого направлялись в прол. Лаперуза и на север вдоль западного побережья о. Сахалин, а крупная ветвь была ориентирована в северо-западном направлении, к берегам Тернейского района. В середине июня 2022 г. в вершине этой ветви образовался мезомасштабный антициклонический вихрь с центром примерно в 46,75° с.ш. 140,05° в.д., от которого струи теплых трансформированных субтропических вод направлялись прямо к нескольким участкам побережья, в том числе достигая устьев р. Самарга и более северных рек Хабаровского края (несмотря на то, что в северной части Татарского пролива сохранялась область очень холодных вод с температурой 5–7 °С). Очевидно, действием этого вихря и связанных с ним струйных течений были обусловлены относительно высокие уловы горбуши, полученные в 2022 г. необычно рано, 20–25 июня, при в целом неудовлетворительной промысловой обстановке на япономорском побережье Хабаровского края.

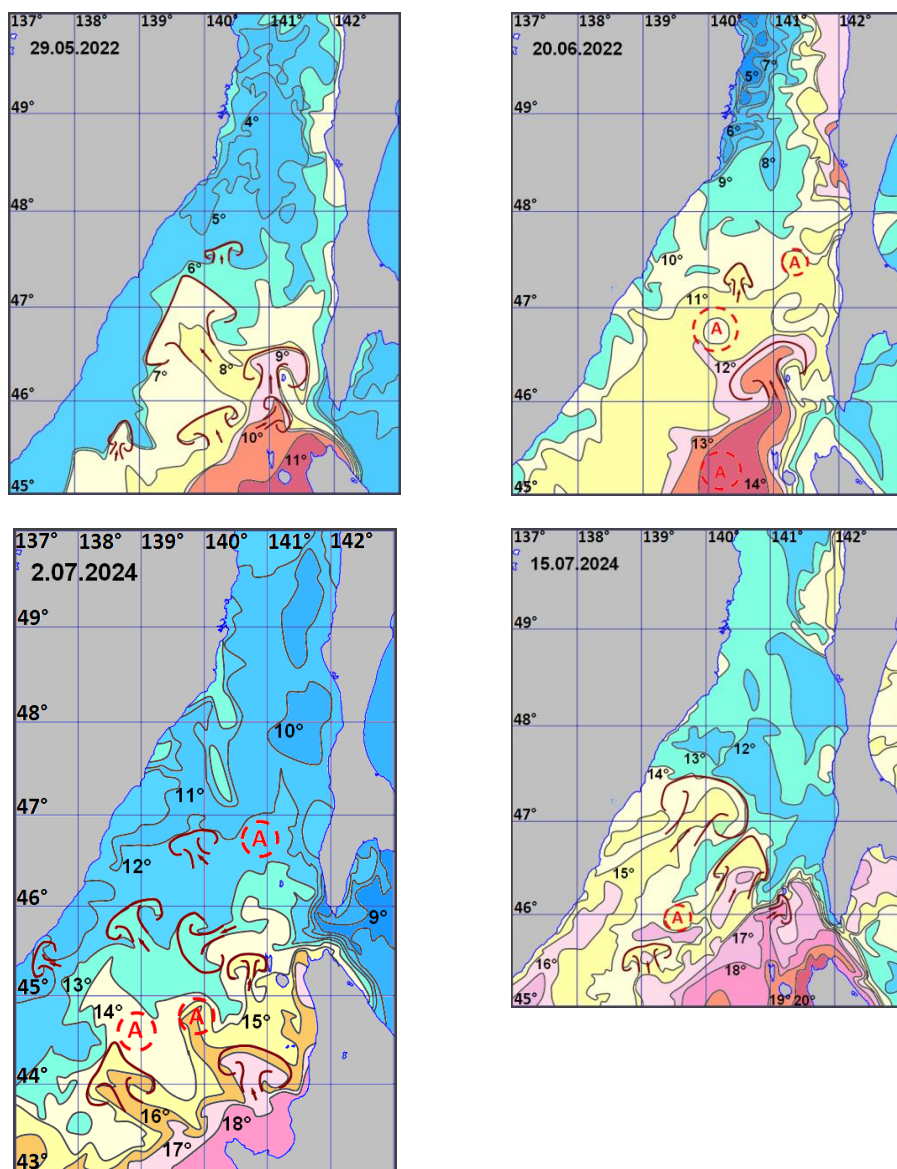


Рис. 5. Температура поверхности моря в южной части Татарского пролива по спутниковым данным за май-июнь 2022 г. (**вверху**) и июль 2024 г. (**внизу**). Пунктиром обозначены мезомасштабные антициклонические вихри (A)

Fig. 5. Sea surface temperature in the southern Tatar Strait in May-June 2022 and July 2024, by satellite data. A — mesoscale anticyclonic eddies

В 2024 г. теплые воды Цусимского течения начали поступать в Татарский пролив лишь в начале июля, но, в отличие от 2022 г., не отдельными ветвями, а широким фронтом, при этом сформировался мощный поток теплых вод на север вдоль побережья Приморья. По-видимому, столь необычная динамика (для прибрежной зоны Приморья более типичен вдольбереговой поток на юг) существенно способствовала мощной, хотя и запоздалой, миграции горбуши в реки как Приморья, так и Хабаровского края. На рыболовном участке вблизи устья р. Самарга максимальный суточный вылов (149 т) был достигнут в середине июля, когда теплое течение принесло сюда воду с температурой до 15 °C.

Стоит отметить, что динамика температуры на конкретном участке побережья (например, в устье р. Самарга) лишь в самых общих чертах связана с общим температурным фоном Японского моря, который в оба года был в целом повышенным. Но

конкретно у юго-западного побережья Татарского пролива вплоть до начала подходов горбуши, т.е. до конца мая 2022 г. и до начала июля 2024 г., наблюдались отрицательные аномалии температуры, и ход горбуши был лишь после смены знака аномалии (рис. 6). Характерно, что быстрый прогрев поверхности моря в северной части Татарского пролива в начале лета 2024 г., не связанный с адвекцией, никоим образом не способствовал ранним подходам: рыба пришла только вместе с теплыми потоками вод субтропического происхождения.

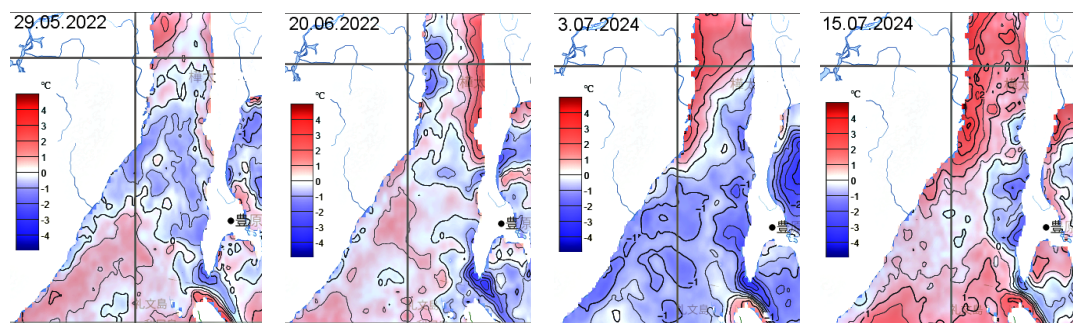


Рис. 6. Аномалии температуры поверхности моря в Татарском проливе в мае-июне 2022 г. и в июле 2024 г. по данным Японского метеорологического агентства (<https://www.data.jma.go.jp/gmd/>)

Fig. 6. Sea surface temperature anomalies in the Tatar Strait in May-June 2022 and July 2024 (Japan Meteorological Agency, <https://www.data.jma.go.jp/gmd/>)

Между тем на примере 2022 и 2024 гг. можно видеть, что уловы горбуши и в целом годовой вылов слабо связаны со сроками нерестовых подходов и ранний подход не означает хороший улов. Но, возможно, успешность промысла горбуши зависит от общей интенсивности Цусимского течения. Японское метеорологическое агентство использует в качестве меры его интенсивности площадь на горизонте 100 м, занятую водой с температурой свыше 10 °C (рис. 7). Этот показатель был чуть выше среднеголетних значений и летом 2022 г., но летом 2024 г. течение усилилось настолько, что величины этой площади вышли за пределы полуквартиля (вероятность менее 12,5 %).

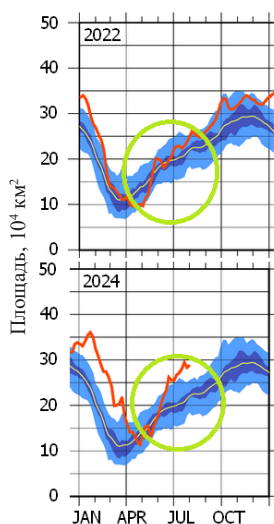


Рис. 7. Сезонные изменения площади с температурой воды на глубине 100 м выше 10 °C в Японском море как мера интенсивности теплого Цусимского течения. Серая линия — многолетние средние значения; темно-синяя штриховка — 1/3 диапазона изменчивости площади за 1982–2010 гг.; светло-синяя штриховка — 4/5 диапазона изменчивости площади за 1982–2010 гг.; красные линии — динамика площади в 2022 и 2024 гг. (<http://www.data.jma.go.jp/gmd/>)

Fig. 7. Seasonal variation of the area with water temperature at the depth of 100 m above 10 °C within the Japan Sea, as a measure of the warm Tsushima Current intensity. Grey line — long-term mean values; dark blue shading — 1/3 of the area variability range for 1982–2010; light blue shading — 4/5 of the area variability range for 1982–2010; red lines — dynamics of the area in 2022 and 2024 (<http://www.data.jma.go.jp/gmd/>)

Особенности атмосферной циркуляции летом 2022 и 2024 гг.

Темпы сезонного прогрева поверхности моря и динамика вод в поверхностном слое зависят от метеоусловий, а следовательно, от атмосферной циркуляции. Для Японского моря эта зависимость особенно важна, так как в начале лета здесь происходит смена фаз летнего муссона. В первой фазе муссона над северной частью моря преоб-

ладают восточные ветры, обычно под действием охотского антициклона, что обуславливает сырую, холодную погоду, а во второй его фазе под влиянием дальневосточной депрессии начинают доминировать юго-восточные ветры, которые приносят на эту акваторию теплый воздух, а также способствуют усилению теплых течений Японского моря. Еще более усиливается летний муссон при распространении на южную часть моря гребня гавайского антициклона, тогда на север Японского моря и в Приморье могут вторгаться и тропические воздушные массы. В 2022 г. охотский антициклон оказывал выхолаживающее действие на район исследования лишь до конца мая (рис. 8). В этих условиях в северной части моря преобладали отрицательные аномалии ТПМ, потоки теплых вод не приближались к побережью Приморья. Но уже в июне, раньше обычного, развилась дальневосточная депрессия, по восточной периферии которой на акваторию моря переносились теплые воздушные массы. Градиент атмосферного давления между этой депрессией и сильно развитым гребнем гавайского антициклона поддерживал ветры южных направлений, способствующие усилению адвекции вод Цусимского течения в Татарский пролив. В июле 2022 г. в результате вторжения холодного воздуха на акваторию Охотского моря летний муссон ослаб, что, возможно, затрудняло миграции горбуши к берегам Приморья, из-за чего уловы снизились, хотя нерестовый ход еще продолжался.

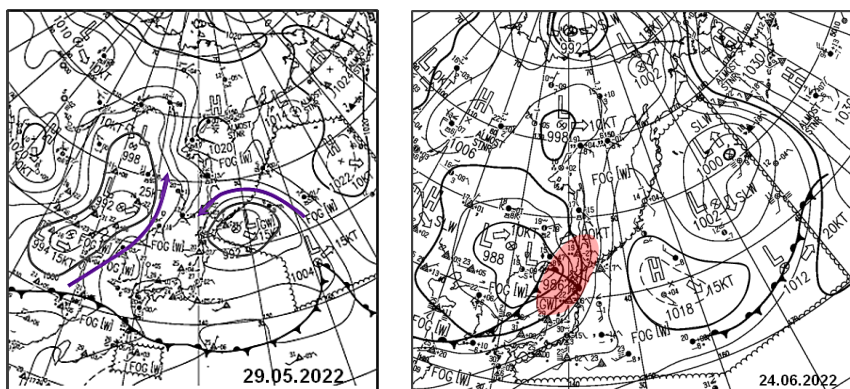


Рис. 8. Карты приземного атмосферного давления за 29.05 и 24.06.2022 г. (<https://n-kishou.com/ee/exp/>): *L* — центры низкого, *H* — высокого приземного давления; *стрелкой* обозначены вынос воздушных масс на акваторию Японского моря. *Красным цветом* выделены области теплой воздушной массы над Японским морем

Fig. 8. Maps of surface analysis for May 29 and June 24, 2022 (<https://n-kishou.com/ee/exp/>): *L* — low pressure; *H* — high pressure; *arrow* indicates the air masses transfer to the Japan Sea area. The area of warm air mass over Japan Sea is shaded in red

В 2024 г. вторая фаза летнего муссона с преобладающими южными ветрами установилась лишь в начале июля, а до того в северной части Японского моря превалировали восточные ветры, вызванные влиянием распространившегося на северо-запад гребня гавайского антициклона, или даже северные ветры в тыловых секторах, блокируемые этим гребнем циклонов (рис. 9). Такие условия препятствовали проникновению Цусимского течения в Татарский пролив. Лишь в июле усилился западный гребень гавайского антициклона, по периферии которого на акваторию Японского моря начали поступать теплые воздушные массы. Южные ветры способствовали усилению потоков субтропических вод, и в этих потоках в Татарский пролив мигрировала горбуша.

На примере 2022 и 2024 гг. можно увидеть, что прогреву поверхности Татарского пролива и активизации теплых течений в северной части Японского моря способствуют развитие летней дальневосточной депрессии и усиление западного гребня гавайского антициклона. Как показали наши исследования, комплекс указанных выше условий необходим для нерестовых миграций горбуши в Японском море, однако это возможно, лишь когда они приводят к конкретным локальным изменениям, прежде всего к

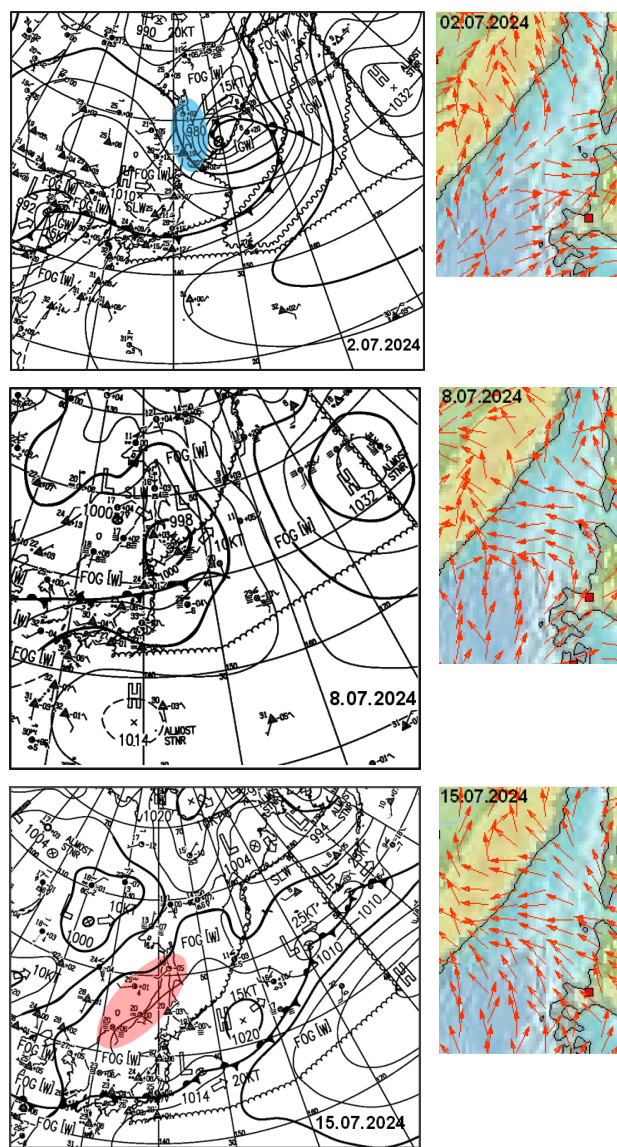


Рис. 9. Карты приземного атмосферного давления за 02.07, 08.07 и 15.07.2024 г. (<https://n-kishou.com/ee/exp/>) и направление приземного/приводного ветра по данным ВНИГМИ в те же сроки (<http://cliware.meteo.ru/izomap/>): синим и красным цветами выделены области холодной и теплой воздушных масс

Fig. 9. Maps of surface analysis for July 2, July 8 and July 15, 2024 (Japan Meteorological Agency, <https://n-kishou.com/ee/exp/>) and wind vectors at the sea surface for the same dates (<http://cliware.meteo.ru/izomap/>): the areas of cold and warm air masses over Japan Sea are shaded in blue and red

формированию удобных для захода мигрантов в устья рек элементов мезомасштабной циркуляции вод.

Анализ результатов промысла горбуши поколений четных лет в подзоне Приморье в 2022 и 2024 гг. показывает, что ход промысла, итоговый вылов и распределение его по регионам существенно различаются в зависимости от условий среды. В оба этих года нерестовые подходы горбуши наблюдались при тех же температурных условиях, что и в предыдущие годы, т.е. при температуре поверхности моря в пределах 8,6–14,9 °C, однако это не помешало формированию межгодовых различий. Более важным оказался фактор динамики вод, а именно наличие теплых потоков либо мезомасштабных струйных течений, благоприятствующих подходу рыбы непосредственно к устьям рек. В 2022 г. такие условия возникли уже в начале июня, в 2024 г. — лишь в начале июля. Эти особенности циркуляции вод были обусловлены особенностями атмосферной циркуляции, прежде всего ветрового режима. И в 2022, и в 2024 гг. начало подходов горбуши совпало по срокам с началом второй фазы летнего муссона, для которой типично преобладание юго-восточных ветров. Эти ветры способствуют проникновению теплых вод субтропического происхождения непосредственно к побережью Приморья,

а с ними к устьям рек подходит и горбуша. Условиями, необходимыми для смены фаз летнего муссона, являются распад охотского антициклона и развитие летней дальневосточной депрессии либо распространение на южную часть Японского моря западного гребня гавайского антициклона.

Заключение

Обстановка на промысле горбуши в подзоне Приморье в пределах Приморского и Хабаровского краев в 2022 и 2024 гг. различалась как по срокам массовых подходов (соответственно в июне и июле), так и по итоговому вылову (в 2024 г. вылов больше, чем в 2022 г.) и его распределению между регионами (в 2024 г. 4/5 суммарного вылова добыта в Хабаровском крае). Фактором, непосредственно определившим различия в сроках промысла и повлиявшим на распределение вылова, стали особенности мезомасштабной циркуляции вод, а именно наличие теплых потоков или теплых струйных течений, достигающих побережья. Такие условия возникают под действием способствующей этому атмосферной циркуляции, типичной для второй фазы летнего муссона, основным признаком которой является развитие летней дальневосточной депрессии над материком. Муссон усиливается также при распространении западного гребня гавайского антициклона на южную часть Японского моря.

В целом можно заключить, что высокий температурный фон является необходимым, но недостаточным условием нерестовых подходов горбуши в реки материкового побережья Японского моря, для которых требуется еще наличие элементов мезомасштабной циркуляции вод, обеспечивающих миграции производителей в теплых потоках непосредственно к устьям рек.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы благодарят представителей промысловых компаний ООО «Тройка» и ООО «Акватехнологии» и специалистов Приморского территориального управления Росрыболовства за регулярно предоставляемую информацию по вылову горбуши. Авторы также выражают искреннюю благодарность рецензентам за ценные советы и замечания в ходе подготовки данной статьи.

The authors are thankful to the staff of fishing companies Troika Ltd., Akvatechnologii Ltd. and the Territorial department of the Russian Fisheries Agency for Primorye Region for regularly provided data on catches of pink salmon. The authors are sincerely grateful to anonymous reviewers for valuable advices and comments.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование финансировалось за счет средств бюджета по Государственной работе «Рыболовство в научно-исследовательских и контрольных целях» (часть II, раздел 12 государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» № 076-00001-24-01).

This study was funded from the budget for the State Work “Fisheries for Research and Control purposes” (part II, section 12 of the State assignment for VNIRO No. 076-00001-24-01).

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

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

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

А.В. Лысенко — сбор и систематизация материалов по промыслу в Приморском крае, подготовка рисунков, раздел Введение; А.А. Никитин и И.Л. Цыпышева — кон-

цепция исследования, сбор, обработка и анализ океанологических данных, подготовка рисунков, написание океанологической и аналитической частей статьи; Т.А. Шатилина — сбор и анализ метеоданных, написание метеорологической части статьи; Т.В. Козлова — сбор и систематизация материалов по промыслу в Хабаровском крае; Е.И. Барабанищikov — систематизация материалов по промыслу в Приморском крае; результаты исследования обсуждались всеми авторами совместно.

A.V. Lysenko — data collection and systematization on the pink salmon fishery in Primorye Region, figures drawings, Introduction writing; A.A. Nikitin and I.L. Tsypysheva — oceanographic data collection, processing and analysis, figure drawing, writing the oceanographic and analytical parts of the article; T.A. Shatilina — meteorological data collection and analysis, writing the meteorological part of the article; T.V. Kozlova — data collection and systematization on the pink salmon fishery in Khabarovsk Region; E.I. Barabanshchikov — data systematization on the pink salmon fishery in Primorye Region; results of the study were discussed by all authors jointly.

Список литературы

Алексанин А.И., Алексанина М.Г. Мониторинг термических структур поверхности океана по данным ИК-канала спутников NOAA на примере Прикурильского района Тихого океана // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. — 2006. — Т. 2, вып. 3. — С. 9–14.

Барабанищikov Е.И., Крупянко Н.И., Лысенко А.В. Результаты лососевой путины в Приморском крае в 2016 г. // *Бюл. № 11 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке*. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — С. 45–54.

Булатов Н.В. Рекомендации по использованию спутниковых ИК снимков в океанологических исследованиях. — Владивосток : ТИНРО, 1984. — 43 с.

Лысенко А.В., Никитин А.А., Шатилина Т.А., Барабанищikov Е.И. Результаты промысла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в Приморском крае и гидрометеорологические условия Японского моря в 2023 году // *Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке*. — Владивосток : ТИНРО, 2024. — № 18. — С. 236–250. DOI: 10.26428/losos_bull18-2024-236-250. EDN: GTBVVM.

Лысенко А.В., Шатилина Т.А., Гайко Л.А. Влияние гидрометеорологических условий на динамику вылова (численности) приморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) на основе ретроспективных данных (Японское море, Татарский пролив) // *Вопр. ихтиол.* — 2021. — Т. 61, № 2. — С. 206–218. DOI: 10.31857/S0042875221020156.

Назаров В.А., Лысенко А.В. Итоги лососевой путины 2018 г. в Приморском крае // *Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке*. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 240–254.

Пушкарева Н.Ф. Состояние запасов приморской горбуши и пути увеличения ее численности // *Тр. ВНИРО*. — 1975. — Т. 106. — С. 106–113.

Федоров К.Н., Гинзбург А.И. Приповерхностный слой океана : моногр. — Л. : Гидрометеиздат, 1988. — 303 с.

References

Aleksanin, A.I. and Aleksanina, M.G., Monitoring of thermal structures of the ocean surface according to the IR channel of the NOAA satellite using the example of the Kuril region of the Pacific Ocean, in *Sovremennyye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa* (Modern problems of remote sensing of the Earth from space), 2006, vol. 2, no. 3, pp. 9–14.

Barabanshchikov, E.I., Krupyanko, N.I., and Lysenko, A.V., Results of the salmon fishing season in Primorsky Krai in 2016, in *Byull. N 11 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 11 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016, pp. 45–54.

Bulatov, N.V., *Rekomendatsii po ispol'zovaniyu sputnikovykh IK snimkov v okeanologicheskikh issledovaniyakh* (Recommendations for the use of satellite IR images in oceanographic research), Vladivostok: TINRO, 1984.

Lysenko, A.V., Nikitin, A.A., Shatilina, T.A., and Barabanshchikov, E.I., Results of fishery for pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in Primorye Region and hydrometeorological conditions in

the Japan Sea in 2023, in *Byulleten' izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin on the study of Pacific salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2024, no. 18, pp. 236–250. doi 10.26428/losos_bull18-2024-236-250. EDN: GTBVVM.

Lysenko, A.V., Shatilina, T.A., and Gayko, L.A., Effect of hydrometeorological conditions on dynamics of catches (abundance) of the Primorye pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* based on retrospective data (Sea of Japan, Strait of Tartary), *Vopr. Ikhtiol.*, 2021, vol. 61, no. 2, pp. 280–292. doi 10.1134/S0032945221020119

Nazarov, V.A. and Lysenko, A.V., Results of the 2018 salmon fishing season in Primorsky Krai, in *Byull. no. 13 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 13 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsent, 2018, pp. 240–254.

Pushkareva, N.F., The state of stocks of Primorsky pink salmon and ways to increase its numbers, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 106, pp. 106–113.

Fedorov, K.N. and Ginzburg, A.I., *Pripoverkhnostnyy sloy okeana* (Surface layer of the ocean), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1988.

<https://www.data.jma.go.jp/gmd/>. Cited May, 25, 2025.

<http://cliware.meteo.ru/izomap/>. Cited May, 25, 2025.

<https://n-kishou.com/ee/exp/>. Cited May, 25, 2025.

Поступила в редакцию 10.03.2025 г.

После доработки 17.06.2025 г.

Принята к публикации 8.09.2025 г.

*The article was submitted 10.03.2025; approved after reviewing 17.06.2025;
accepted for publication 8.09.2025*

**АКВАКУЛЬТУРА
AQUACULTURE**

Научная статья

УДК 579.68:639.446**DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-506-517****EDN: JCLLNH****КАЧЕСТВЕННЫЕ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
БАКТЕРИОПЛАНКТОНА И БАКТЕРИОБЕНТОСА НА УЧАСТКАХ
ЕСТЕСТВЕННОГО И ИСКУССТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА
ПРИМОРСКОГО ГРЕБЕШКА *MIZUHOPECTEN YESSOENSIS*
В ЗАЛ. АНИВА (О. САХАЛИН)****А.В. Полтева, Е.В. Галанина***Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),
693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196

Аннотация. Представлены результаты микробиологических исследований воды и донных отложений, выполненных с мая по октябрь 2024 г. на участках естественного и искусственного воспроизводства приморского гребешка в зал. Анива. Общая численность бактериопланктона на участках в поверхностном горизонте варьировала в пределах 0,50–2,14, в придонном — 0,80–1,24 млн кл./мл, биомасса — соответственно 37,13–220,42 и 69,99–161,12 мг/м³. Концентрация бактериопланктона соответствовала мезотрофно-эвтрофным водам. Уровень численности сапротрофных бактерий в поверхностном слое менялся в течение периода исследований от 10² до 10⁵ кл./мл. В придонном слое и донных осадках сезонные изменения концентрации сапротрофной группы отсутствовали, диапазон численности ограничивался показателями в десятки-сотни тысяч клеток на миллиметр. Индикаторная санитарно-показательная микрофлора не выявлена, что свидетельствовало об отсутствии антропогенного влияния на участки. В воде и донных осадках обнаружены этиологически значимые бактерии *Vibrio parahaemolyticus* — возбудители пищевой токсикоинфекции у человека.

Ключевые слова: бактериопланктон, бактериобентос, *Vibrio parahaemolyticus*, приморский гребешок, *Mizuhopecten yessoensis*, воспроизводство, залив Анива, Сахалин

Для цитирования: Полтева А.В., Галанина Е.В. Качественные и количественные характеристики бактериопланктона и бактериобентоса на участках естественного и искусственного воспроизводства приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в зал. Анива (о. Сахалин) // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 3. — С. 506–517. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-506-517. EDN: JCLLNH.

* Полтева Александра Владимировна, кандидат биологических наук, заведующая лабораторией, poltevaav@sakhniro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-3114-8326; Галанина Елена Владимировна, главный специалист, galaninaev@sakhniro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-9745-2227.

© Полтева А.В., Галанина Е.В., 2025

Qualitative and quantitative characteristics of bacterioplankton and bacteriobenthos in the areas of natural and artificial reproduction of scallop *Mizuhopecten yessoensis* in Aniva Bay (Sakhalin Island)

Alexandra V. Polteva*, Elena V. Galanina**

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

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

* Ph.D., head of laboratory, poltevaav@sakhniro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-3114-8326

** chief specialist, galaninaev@sakhniro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-9745-2227

Abstract. Results of microbiological tests of water and bottom sediments conducted at the sites of natural and artificial reproduction of scallop *Mizuhopecten yessoensis* in the Aniva Bay from May to October 2024 are presented. The total abundance of bacterioplankton at the sea surface ranged in $0.50\text{--}2.14 \cdot 10^6$ cells/mL, at the bottom — in $0.80\text{--}1.24 \cdot 10^6$ cells/mL, and their biomasses were 37.13–220.42 and 69.99–161.12 mg/m³, respectively. These values corresponded to mesotrophic-eutrophic class of water. The abundance of saprotrophic bacteria in the surface layer varied seasonally from 10^2 to 10^5 cells/mL. Such seasonal changes were not registered in the bottom layer and bottom sediments where their abundance varied within the orders of $10^4\text{--}10^5$ cells/mL. No species of sanitary and indicative microflora were detected that was a sign of absent anthropogenic influence. Etiologically significant *Vibrio parahaemolyticus* bacteria were found in water and bottom sediments which are the pathogens of food poisoning for humans.

Keywords: bacterioplankton, bacteriobenthos, *Vibrio parahaemolyticus*, yesso scallop, *Mizuhopecten yessoensis*, scallop reproduction, Aniva Bay, Sakhalin

For citation: Polteva A.V., Galanina E.V. Qualitative and quantitative characteristics of bacterioplankton and bacteriobenthos in the areas of natural and artificial reproduction of scallop *Mizuhopecten yessoensis* in Aniva Bay (Sakhalin Island), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 3, pp. 506–517. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-506-517. EDN: JCLLNH.

Введение

В Сахалинской области растет интерес к разведению приморского гребешка. Учитывая планы создания хозяйств марикультуры в регионе, и в частности в акватории зал. Анива, исследования условий среды обитания на участках воспроизводства моллюсков становятся крайне актуальными. Как показывает опыт искусственного воспроизводства, качество воды играет важнейшую роль при разведении моллюсков. Для характеристики условий среды в акватории хозяйства в комплекс показателей необходимо включать не только гидролого-гидрохимические, но и микробиологические показатели [Григорьева, 1999; Tun, 2000; Беленева и др., 2007]. Микробиологические показатели позволяют оценить санитарное состояние исследуемой акватории, ее трофический статус, выявить участки загрязнения органическими веществами, спрогнозировать риск возникновения заболеваний в природных популяциях гидробионтов в случае выявления возбудителей заболеваний моллюсков, а также угрозу для здоровья человека, употребляющего их в пищу.

Оценка условий среды необходима не только на этапе создания хозяйства, при выборе участка для разведения, но и в процессе его функционирования. Известно, что товарное разведение гидробионтов может оказывать негативное влияние на экологию водного объекта, проявляющееся в ускорении процессов эвтрофирования вод, заилении грунтов, угнетении бентосных сообществ и перестройке всей трофической структуры биотопа [Григорьева, 1999; Felsing et al., 2005; Plew, 2011]. Для контроля за ситуацией в районе действующих хозяйств необходим регулярный мониторинг состояния среды в процессе функционирования хозяйства, а также предваряющая мониторинговые исследования фоновая оценка акватории, в том числе на уровне микробного сообщества [Forrest et al., 2015; Масленников, Щукина, 2018]. Кроме того,

по мнению Е.В. Чуприной [2023], назрела необходимость в разработке критериев для оценки влияния хозяйств марикультуры на окружающую среду.

Сведений о характеристиках микробного сообщества воды и донных осадков зал. Анива на участках, где происходит искусственное или естественное воспроизводство приморского гребешка, в литературе нет. В 2024 г. были проведены микробиологические исследования, для получения фоновых качественных и количественных характеристик бактериопланктона и бактериобентоса на участке, где начато пастбищное выращивание приморского гребешка, и на полигоне экспериментальных работ в районе природного поселения. Цель настоящей работы — представить результаты проведенных исследований.

Материалы и методы

Микробиологические исследования воды и донных осадков на участках искусственного и естественного воспроизводства приморского гребешка в зал. Анива (см. рисунок) включали определение ряда показателей. В пробах воды с поверхностного и придонного горизонтов выявляли общую численность, биомассу бактериопланктона, численность сапротрофной группы, бактерий группы кишечных палочек (БГКП), присутствие бактерий, представителей р. *Vibrio*. В донных отложениях определяли численность сапротрофной группы, БГКП, выявляли бактерии р. *Vibrio*.



Районы отбора проб для микробиологических исследований:
1 — участок хозяйства марикультуры; 2 — район природного поселения моллюсков

Scheme of sampling for microbiological tests: 1 — marine farm;
2 — natural scallop settlement



Материал для исследований собирали с мая по октябрь 2024 г. Отбор проб воды в поверхностном слое выполняли с резиновой лодки на глубине 0,5 м, наполняя стерильную стеклянную емкость объемом 1 л. Пробы придонной воды и донных осадков (поверхностный слой) отбирал водолаз: воду — в стерильную емкость объемом 1 л, донные осадки — в стерильную банку объемом 500–800 мл. Всего за период исследований проанализировано 14 проб поверхностной и придонной воды и 6 проб донных осадков. В хозяйстве марикультуры по погодным и техническим причинам удалось отобрать только три пробы воды. Даты отбора проб, глубина и показатели температуры воды на участках представлены в табл. 1.

Для определения общей численности и биомассы бактерий отбирали 50 мл воды, вносили 1 мл безбактериального формалина (37 %) на 10 мл пробы для фиксации

Таблица 1

Гидрологические показатели на участках отбора проб воды

Table 1

Oceanographic parameters at the sites of water sampling

Район отбора	Дата	Глубина, м	Температура воды, °С	
			Поверхностный слой	Придонный слой
Участок 1	25.07.2024	10,0	9,0	—*
	28.08.2024	10,0	17,0	10,0
Участок 2	20.05.2024	14,0	5,5	2,7
	19.06.2024	14,5	12,7	11,7
	23.07.2024	13,0	18,7	13,8
	29.08.2024	14,0	18,4	15,3
	24.09.2024	14,5	14,1	13,2
	28.10.2024	15,0	10,0	10,0

* Нет данных.

клеток микроорганизмов. Пробы до исследований хранили при температуре 4 °С. Фиксированные, окрашенные красителем акридиновым оранжевым пробы воды (0,3 мл) фильтровали через черные поликарбонатные мембраны (GVS) с диаметром пор 0,2 мкм. Подсчет клеток микроорганизмов на фильтрах вели с использованием люминесцентного микроскопа Nikon Eclipse Ni-U в 20 полях зрения при увеличении в 1000 раз. Для определения биомассы бактерий проводили определение линейных размеров клеток с помощью окуляр-микрометра. Численность и биомассу бактерий на единицу объема рассчитывали по формулам, приводимым в методических указаниях [Руководство..., 1980].

Определение численности сапротрофной группы бактерий (СБ) в воде и донных отложениях выполняли методом предельных разведений [Родина, 1965; Руководство..., 1980]. Перед посевами донных отложений предварительно готовили суспензию из них на морской воде [Родина, 1965]. В качестве питательной среды для сапротрофной группы применяли ГРМ-бульон (Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии, г. Оболенск), приготовленный на морской воде из зал. Анива. Посевы инкубировали в мае при температуре 6–8 °С, в остальное время при комнатной температуре. Результаты фиксировали на седьмые-десятые сутки роста. Численность гетеротрофных групп рассчитывали как наиболее вероятное число бактерий и выражали количеством клеток в 1 мл для воды и в 1 г для грунта [Руководство..., 1980].

Для оценки антропогенного влияния на участках определяли присутствие в воде и донных осадках санитарно-показательных бактерий — лактозоположительных БГКП. Выделение этой группы бактерий проводили на среде Эндо при 37 °С. У выросших за 24 ч колоний проверяли оксидазную активность, окраску по Грамму, ферментацию лактозы. Колонии оксидазо- и грамтрицательные, сбрасывающие лактозу с образованием кислоты и выделением газа, относили к группе кишечных палочек*.

Присутствие условно-патогенных бактерий из рода *Vibrio* в пробах воды и донных отложениях (только *Vibrio parahaemolyticus*) определяли ПЦР-методом. Тотальную ДНК, в которой выявляли присутствие ДНК вибрионов, выделяли в одних случаях при посеве воды и донных осадков из общей бактериальной биомассы, собранной бактериологической петлей с агаризованной среды (ГРМ-агар, приготовленный на морской воде из залива), в других — из общей биомассы, собранной в ходе фильтрации 1 л пробы воды.

Выделение ДНК из бактериальной биомассы выполняли с использованием набора D-Cells-250 (ООО «Биолабмикс», Новосибирск), из фильтратов — классическим фенол-хлороформным методом в модификации Н.Л. Бельковой и А.М. Андреевой [2009].

* МУ № 2260-80. Методические указания по гигиеническому контролю загрязнения морской среды. М.: Минздрав СССР, 1981. 18 с.

ПЦР-смесь готовили из компонентов набора Intifica TaqM мастер-микс (зеленый) (ООО «Компания Алкор Био», Санкт-Петербург) по прописи изготовителя. Для выявления бактерий из р. *Vibrio* использовали пару праймеров, предложенных ранее [Sawabe et al., 2007], для видовой детекции *V. parahaemolyticus* — другие праймеры [Cao et al., 2019].

Амплификацию проводили с использованием термоциклера T-100 ThermoCycler (Bio-Rad). Протокол реакции включал этапы: первичной денатурации при 95 °С в течение 3 мин; 25–35 циклов — денатурация при 95 °С 30 с, отжиг праймеров при 60 °С 30 с, элонгация при 72 °С 1 мин; финальной элонгации при 72 °С в течение 5 мин. Анализ продуктов ПЦР выполняли методом электрофореза в 1,5 %-ном агарозном геле с бромистым этидием в трис-ацетатном буфере.

Результаты и их обсуждение

По результатам микробиологических исследований воды и донных отложений общая численность бактериопланктона на участке 1 варьировала в поверхностном слое в пределах 0,50–0,77 млн кл./мл, на участке 2 — в поверхностном слое 0,79–2,14 млн кл./мл, в придонном — 0,80–1,24 млн кл./мл (табл. 2). В районе природного поселения моллюсков динамика изменения биомассы в целом совпадала с колебаниями численности бактерий как в поверхностном горизонте, так и в придонных слоях. Максимумы численности и биомассы бактериопланктона для этого участка были зафиксированы в конце июля. Отсутствие аналогичного ряда данных для участка 1 не позволяет оценить вариации численности и биомассы с весны до осени. Однако можно отметить сравнимые показатели численности бактерий в поверхностном слое на участках 1 и 2 (соответственно 0,77 и 0,90 млн кл./мл) в конце августа.

Показатели общей численности и биомассы бактериопланктона на участках воспроизводства приморского гребешка в зал. Анива в 2024 г.

Indices of total abundance and biomass of bacterioplankton at the sites of yesso scallop reproduction in Aniva Bay in 2024

Район исследований	Дата	Горизонт	Общая численность, млн кл./мл	Биомасса, мг/м ³
Участок 1	27.07.24	Поверхностный	0,50	46,18
	28.08.24		0,77	37,13
Участок 2	20.05.24	Поверхностный	1,31	82,89
		Придонный	1,05	69,99
	19.06.24	Поверхностный	1,23	101,43
		Придонный	1,14	114,78
	23.07.24	Поверхностный	2,14	220,42
		Придонный	0,80	127,79
	29.08.24	Поверхностный	0,90	87,73
		Придонный	1,10	97,48
	24.09.24	Поверхностный	1,29	182,34
		Придонный	1,24	161,12
	28.10.24	Поверхностный	0,79	82,52
		Придонный	0,95	88,59

К настоящему времени не разработаны критерии оценки морских вод по трофо-сапробиологическим показателям (в том числе численности бактериопланктона, сапротрофной и санитарно-показательной групп) подобно тем, что используются для комплексной экологической классификации качества поверхностных вод суши [Оксиюк и др., 1993]. Ретроспективная информация по количественным характеристикам (общей численности и биомассе бактериопланктона), необходимая для сравнительной оценки

по зал. Анива, в литературе отсутствует, однако имеются данные для открытых вод и шельфовой зоны Охотского моря, к бассейну которого относится залив. Так, согласно литературным данным [Сорокин и др., 1997] в июле-августе 1992 г. при численности более 1 млн кл./мл биомасса бактерий в верхнем слое была выше 70–100 мг/м³, что сопоставимо с уровнем развития бактериопланктона в мезотрофных водах. На шельфе биомасса выше 150–200 мг/м³ соответствовала эвтрофным водам.

Ориентируясь на приведенные критерии, выявленный уровень численности планктонных бактерий на описываемых участках можно оценить преимущественно как мезотрофный. Показатели численности и биомассы, соответствующие эвтрофным водам, зафиксированы на участке 2 в последней декаде июля в поверхностном слое, в сентябре — в поверхностном и придонном горизонтах.

Литературные данные [Вербина, 1980; Байтаз и др., 1996; Гордиенко, Ерохин, 2019] свидетельствуют о том, что в относительно чистых водах, не загрязненных органическими веществами, численно доминируют кокковые формы. Палочковидные, крупные формы бактерий преобладают при загрязнении трудноминерализуемыми органическими веществами антропогенного происхождения, коммунальными, производственными стоками в районах, богатых детритными частицами.

Анализ морфологической структуры бактериопланктона на участках показал доминирование кокковых форм в течение всего периода исследований как в поверхностной, так и в придонной воде. Среди кокковых форм доминировали клетки диаметром 0,20–0,49 мкм, реже — более мелкие клетки диаметром менее 0,20 мкм и крупные — 0,50–0,99 мкм, редко — относительно крупные кокки с диаметром 1,0–1,5 мкм. Среди палочковидных бактерий преобладали клетки длиной 1,0 мкм, диаметром 0,2–0,5 мкм. Немногочисленны были клетки длиной 1,5 мкм, диаметром 0,3–0,7 мкм. Единично присутствовали палочки длиной — 2,0–4,0 мкм.

Полагаясь на существующие в настоящее время представления о том, что морфологическая структура микробного сообщества отражает уровень загрязнения морских вод, и учитывая выявленное в ходе исследований устойчивое доминирование кокков, преимущественно мелких, в планктонном бактериальном сообществе, можно сделать вывод об отсутствии органического загрязнения и чистоте воды, омывающей участки, где воспроизводился гребешок.

Численность сапротрофной группы микроорганизмов в водных объектах коррелирует с содержанием легкоокисляемых органических веществ различного генезиса. Определение количественных показателей этой группы лежит в основе санитарно-бактериологического контроля водоемов, позволяет оценить степень загрязнения и качество исследуемых вод [ГОСТ 17.1.2.04-77; Мишустина и др., 1985; Баубекова, Проскурина, 2023]. Данные о численности сапротрофной группы на участках представлены в табл. 3.

Уровень численности сапротрофных бактерий менялся в течение периода исследований в поверхностном слое. Вслед за ростом температуры (коэффициент корреляции составил 0,92) происходило увеличение концентрации бактерий летом и снижение осенью. Максимум (250000 кл./мл) приходился на конец августа.

Показатели численности в придонном слое и в донных осадках были выше показателей поверхностного горизонта, не опускались ниже значений в десятки-сотни тысяч клеток в 1 мл. Сезонные изменения отсутствовали. Относительно высокая плотность сапротрофных бактерий в осадках, вероятнее всего, обусловлена их обилием в илистой фракции донных отложений, обволакивающей галечные грунты на рассматриваемых участках, в придонном слое — их вымыванием из грунта.

Опубликованные данные о вертикальном и горизонтальном распределении сапротрофной группы в заливе немногочисленны. По результатам исследований 2002 г. в акватории, граничащей с участком 2, в августе-октябре показатели численности сапротрофной группы варьировали в пределах 4,5–250,0 тыс. кл./мл в поверхностном слое [Полтева, 2005], что согласуется с показателями 2024 г.

Таблица 3

Численность планктонных и бентосных сапротрофных бактерий на участках воспроизводства в зал. Анива в 2024 г.

Table 3

Number of planktonic and benthic saprotrophic bacteria at the sites of yesso scallop reproduction in Aniva Bay in 2024

Район исследований	Дата	Горизонт	Сапротрофная группа, кл./мл (вода), кл./г (грунт)
Участок 1	27.07.24	Поверхностный	25000
	28.08.24	Поверхностный	250000
		Придонный	600000
		Донные осадки	600000
Участок 2	19.06.24	Поверхностный	2500
		Придонный	25000
		Донные осадки	250000
	23.07.24	Поверхностный	50000
		Придонный	60000
		Донные осадки	25000
	29.08.24	Поверхностный	60000
		Придонный	600000
		Донные осадки	50000
	24.09.24	Поверхностный	2500
		Придонный	60000
		Донные осадки	250000
	28.10.24	Поверхностный	600
		Придонный	25000
		Донные осадки	250000

В загрязненных морских акваториях, подверженных стокам с жилых, рекреационных, промышленных зон, концентрация сапротрофного бактериопланктона составляет миллионы клеток в 1 мл, достигая значений 10^{7-9} кл./мл [Журавель и др., 2012; Бойченко, Галышева, 2021]. Численность группы на участках была ниже, что является признаком сравнительно чистой воды в районах проведения исследований.

О наличии антропогенного прямого или опосредованного влияния на любой водный объект, в частности хозяйственно-коммунальных сбросов с береговой территории, можно говорить при обнаружении санитарно-показательных микроорганизмов в пробах воды из исследуемой акватории. Количество выявленной санитарно-индикаторной флоры позволяет оценить степень или уровень существующей нагрузки на водоем в период исследований.

Выживаемость санитарно-показательных микроорганизмов, таких как БГКП, при попадании в морскую воду низкая. Обнаружение этих бактерий в морской воде свидетельствует, как правило, о свежем поступлении органических веществ антропогенного происхождения или указывает на хроническое загрязнение акватории в ходе хозяйственной деятельности [Cavallo et al., 1999; Огородникова, 2001].

Описываемые участки в разной степени находятся в зоне влияния стоков с рекреационных и промышленной зон, жилых поселений. По результатам мониторинга воды и донных осадков представители санитарной группы за период исследований выделены не были, что подтверждает отсутствие хозяйственно-бытового загрязнения морских вод на участках.

В ходе микробиологических исследований воды определяли присутствие микроорганизмов из р. *Vibrio*, поскольку ряд представителей этого рода являются возбудителями бактериальных инфекций у двустворчатых моллюсков в аквакультуре [Thompson et al., 2004; Liu et al., 2013; Морозова и др., 2020; Гаврилова и др., 2021]. В результате

бактерии рода были выявлены на участках как в поверхностном, так и в придонном слое (табл. 4). Видовая идентификация обнаруженных вибрионов с целью выявления среди них возбудителей заболеваний у моллюсков, а также определение их биохимической активности, патогенности — предмет отдельного исследования, результаты которого будут опубликованы позднее.

Таблица 4

Присутствие бактерий из р. *Vibrio* в пробах воды

Table 4

Район отбора проб	Дата	Вода, горизонт	
		Поверхностный	Придонный
Участок 1	28.08.24	+	+
Участок 2	20.05.24	–	+
	19.06.24	+	+
	23.07.24	+	+
	29.08.24	–	+
	24.09.24	+	+
	28.10.24	–	–

Факт обнаружения бактерий из р. *Vibrio* свидетельствует о существовании потенциального риска возникновения заболеваний у молодежи и взрослых особей моллюсков в случае их массового разведения и о необходимости контроля за ситуацией при товарной аквакультуре.

Приморский гребешок — деликатесный продукт питания. При его разведении важно учитывать присутствие в районе хозяйства микроорганизмов — возбудителей заболеваний человека, поскольку в ходе питания и фильтрации воды моллюски могут накапливать бактерии в органах и тканях [Пученкова, 1991; Лаженцева и др., 2004].

Основное внимание в наших исследованиях было сосредоточено на выявлении вида *V. parahaemolyticus* — возбудителя тяжелой пищевой токсикоинфекции у человека (табл. 5).

Таблица 5

Присутствие бактерий *V. parahaemolyticus* в воде и донных отложениях в 2024 г.

Table 5

Район исследований	Дата	Вода, горизонт		Донные отложения
		Поверхностный	Придонный	
Участок 1	27.07.24	–	–	–
	28.08.24	–	+	–
Участок 2	20.05.24	–	+	–
	19.06.24	–	–	–
	23.07.24	–	+	–
	29.08.24	–	+	–
	24.09.24	–	–	+
	28.10.24	–	–	–

В результате выявлена приуроченность данного вида бактерий к придонным слоям воды и донным осадкам. Эту особенность пространственного распределения микроорганизмов следует учитывать при пастбищном выращивании моллюсков.

Заключение

Согласно данным, полученным в 2024 г., выявленный уровень общей численности планктонных микроорганизмов и показатели биомассы на участках естественного и

искусственного воспроизводства в зал. Анива соответствуют мезотрофному типу водоемов. Признаки эвтрофии вод отмечены при наибольшем прогреве поверхностного горизонта в конце лета. Отсутствие санитарной индикаторной микрофлоры и концентрация сапротрофного бактериопланктона, а также доминирование в морфологической структуре кокковых форм бактерий свидетельствуют о сравнительной чистоте природных вод на участках и отсутствии влияния разнообразной хозяйственной деятельности человека в береговой зоне.

Обнаружение в воде и донных осадках условно-патогенных микроорганизмов из р. *Vibrio*, потенциальных возбудителей заболеваний моллюсков и человека, требует контроля за содержанием патогенов как в объектах разведения, так и в окружающей среде при товарной аквакультуре гребешка.

Полученные качественные и количественные показатели микробного сообщества на участках залива можно рассматривать в качестве фоновых при мониторинге условий среды на участках, а также использовать при разработке региональных критериев для оценки воздействия аквакультуры на окружающую среду в зал. Анива.

Благодарности (ASKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность сотрудникам лаборатории аквакультуры беспозвоночных и водорослей, лаборатории исследований среды и мониторинга антропогенного воздействия СахНИРО, а также руководителю хозяйства марикультуры В.А. Тену за помощь в отборе проб воды и донных отложений для исследований.

The authors are thankful to colleagues in SakhNIRO Lab. Aquaculture of invertebrates and seaweeds and Lab. Environmental studies and anthropogenic impact monitoring, as well as to V.A. Ten, director of marine farm, for their assistance in collecting the samples of water and bottom sediments for the study.

Финансирование работы (FUNDING)

Данная работа не имела дополнительного финансирования.
The study did not have any additional sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional principles for the care and use of animals have been observed. The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Оба автора совместно проводили сбор, анализ данных, обсуждение результатов, занимались поиском литературы, написанием текста работы. А.В. Полтева осуществляла общую редакцию статьи.

Both authors jointly collected and processed samples, analyzed the data, discussed the results, and wrote and illustrated the text; A.V. Polteva made general editing of the article.

Список литературы

Байтаз В.А., Байтаз О.Н., Мишустина И.Е. Морфометрия клеток, численность и биомасса основных морфологических групп бактериопланктона Баренцева моря // Океанол. — 1996. — Т. 36, № 6. — С. 883–887.

Баубекова Д.Г., Проскурина В.В. Оценка влияния абиотических факторов на гетеротрофные бактериоценозы воды и донных отложений в северной части Каспийского моря // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. — 2023. — № 5. — С. 71–84. DOI: 10.35567/19994508_2023_5_6.

Беленева И.А., Жукова Н.В., Лу Лан Х., Нгуен Тран Д.Х. Таксономический состав микрофлоры, ассоциированной с культивируемыми моллюсками *Crassostrea lugubris* и *Perna viridis* и с водой в лагуне залива Нячанг, Вьетнам // Микробиология. — 2007. — Т. 76, № 2. — С. 253–262.

Белькова Н.Л., Андреева А.М. Введение в молекулярную экологию микроорганизмов : учебно-методическое пособие. — Ярославль : Принтхаус, 2009. — 91 с.

Бойченко Т.В., Галышева Ю.А. Эколого-функциональные группы бактерий в поверхностных водах и донных отложениях бухты Золотой Рог (залив Петра Великого, Японское море) // Актуальные научные исследования : сб. статей Междунар. науч.-практ. конф. — Пенза : Наука и Просвещение, 2021. — С. 19–26.

Вербина Н.М. Гидромикробиология с основами общей микробиологии : учеб. пособие. — М. : Пищ. пром-сть, 1980. — 288 с.

Гаврилова Г.С., Мотора З.И., Поздняков С.Е. Результаты исследований состояния приморского гребешка (*Mizuhopecten yessoensis*) на плантациях марикультуры Приморья // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 4. — С. 895–909. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-895-909. EDN: WYCLDU.

Гордиенко А.П., Ерохин В.Е. Морфологическая структура бактериопланктона открытых акваторий Средиземноморского бассейна // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем : мат-лы 17-й Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. — Киров : ВятГУ, 2019. — Кн. 1. — С. 276–280.

Григорьева Н.И. Эколого-гидрологическая характеристика залива Посыета как района культивирования моллюсков : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1999. — 136 с.

Журавель Е.В., Христофорова Н.К., Дроздовская О.А., Токарчук Т.Н. Оценка состояния залива Восток (залив Петра Великого, Японское море) по гидрохимическим и микробиологическим показателям // Изв. Самар. науч. центра Российской академии наук. — 2012. — Т. 14, № 1–9. — С. 2325–2329.

Лаженцева Л.Ю., Шульгина Л.В., Гришин А.С. и др. Микробиологическая оценка анадарты (*Anadara broughtoni*) зал. Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138. — С. 389–396.

Масленников С.И., Щукина Г.Ф. Взаимодействие плантаций марикультуры и морских прибрежных экосистем // Рыб. хоз-во. — 2018. — № 4. — С. 96–99.

Мишустина И.Е., Щеглова И.К., Мицкевич И.Н. Морская микробиология : учеб. пособие. — Владивосток : ДВГУ, 1985. — 184 с.

Морозова М.А., Рыбальченко А.Д., Бугаев Л.А., Стрижакова Т.В. Аналитический обзор по наиболее значимым бактериальным заболеваниям морских двусторчатых моллюсков // Ветеринарная патология. — 2020. — № 3(73). — С. 48–53. DOI: 10.25690/VETPAT.2020.24.39.002.

Огородникова А.А. Эколого-экономическая оценка воздействия береговых источников загрязнения на природную среду и биоресурсы залива Петра Великого : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — 193 с.

Оксинок О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П. и др. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. — 1993. — Т. 29, № 4. — С. 62–76.

Полтева А.В. Индикаторные группы гетеротрофных микроорганизмов прибрежных вод залива Анива (пос. Пригородное) // Тр. СахНИРО. — 2005. — Т. 7. — С. 385–392.

Пученкова С.Г. Санитарно-микробиологические исследования устриц и морской воды у побережья Северного Кавказа // Гигиена и санитария. — 1991. — № 3. — С. 22–24.

Родина А.Г. Методы водной микробиологии : практическое руководство. — М. ; Л. : Наука, 1965. — 363 с.

Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений / под ред. А.В. Цыбань. — Л. : Гидрометеиздат, 1980. — 193 с.

Сорокин Ю.И., Сорокин П.Ю., Мамаева Т.И., Сорокина О.В. Бактериопланктон и планктонные инфузории в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 210–216.

Чуприна Е.В. Экологическое взаимодействие морской аквакультуры и окружающей среды // Экология гидросферы. — 2023. — № 1(9). — С. 1–7.

Cao X., Zhao L., Zhanga J. et al. Detection of viable but nonculturable *Vibrio parahaemolyticus* in shrimp samples using improved real-time PCR and real-time LAMP methods // Food Control. — 2019. — Vol. 103(4). — P. 145–152. DOI: 10.1016/j.foodcont.2019.04.003.

Cavallo R.A., Rizzi C., Voza T., Stabili L. Viable heterotrophic bacteria in water and sediment in «Mar Piccolo» of Taranto (Ionian Sea, Italy) // J. Appl. Microbiol. — 1999. — Vol. 86, № 6. — P. 906–916. DOI: 10.1046/j.1365-2672.1999.00767.x.

- Felsing M., Glencross B., Telfer T.** Preliminary study on the effects of exclusion of wild fauna from aquaculture cages in a shallow marine environment // *Aquaculture*. — 2005. — Vol. 243. — P. 159–174.
- Forrest B., Cornelisen C., Clement D. et al.** Monitoring framework for the Waikato Coastal Marine Area: Report 2 — Regional aquaculture monitoring priorities and guidance : Waikato Regional Council Technical Report 15/39. — Cawthron Report No. 2429. — 2015. — 67 p.
- Liu R., Qiu L.M., Yu Z. et al.** Identification and characterisation of pathogenic *Vibrio splendidus* from Yesso scallop (*Patinopecten yessoensis*) cultured in a low temperature environment // *J. Invertebr. Pathol.* — 2013. — Vol. 114(2). — P. 144–150. DOI: 10.1016/j.jip.2013.07.005.
- Plew D.R.** Shellfish farm-induced changes to tidal circulation in an embayment, and implications for seston depletion // *Aquac. Environ. Interact.* — 2011. — Vol. 1(3). — P. 201–214. DOI: 10.3354/aei00020.
- Sawabe T., Kita-Tsukamoto K., Thompson F.L.** Inferring the Evolutionary History of Vibrios by Means of Multilocus Sequence Analysis // *J. Bacteriol.* — 2007. — Vol. 189, № 21. — P. 7932–7936. DOI: 10.1128/JB.00693-07.
- Thompson F.L., Iida T., Swings J.** Biodiversity of Vibrios // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* — 2004. — Vol. 68, № 3. — P. 403–431. DOI: 10.1128/MMBR.68.3.403-431.2004.
- Tun T.** A review of mass mortalities in pearl oysters // *SPC Pearl Oyster Information Bulletin*. — 2000. — № 14. — P. 17–20.

References

- Baitaz, V.A., Baitaz, O.N., and Mishustina, I.E.,** Cell morphometry, abundance and biomass of main morphological groups of the Barents Sea bacterioplankton, *Oceanology*, 1996, vol. 36, no. 6, pp. 883–887.
- Baubekova, D.G. and Proskurina, V.V.,** Assessment of the influence of some abiotic factors on heterotrophic bacteriocoenosis of water and bottom sediments in the northern part of the Caspian Sea, *Water Sector of Russia: Problems, Technologies, Management*, 2023, no. 5, pp. 71–84. doi 10.35567/19994508_2023_5_6
- Beleneva, I.A., Zhukova, N.V., Le Lan, H., and Tran, D.H.N.,** Taxonomic composition of bacteria associated with cultivated mollusks *Crassostrea lugubris* and *Perna viridis* and with the water of the gulf of Nha Trang Lagoon, Vietnam, *Microbiology*, 2007, vol. 76, no. 2, pp. 220–228.
- Belkova, N.L. and Andreeva, A.M.,** *Vvedeniye v molekulyarnuyu ekologiyu mikroorganizmov* (Introduction to molecular ecology of microorganisms), Yaroslavl: Printhouse, 2009.
- Boychenko, T.V. and Galysheva, Yu.A.,** Ecological and functional groups of bacteria in the surface waters and bottom sediments of the Golden Horn Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan), in *Sb. statey Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii "Aktual'nyye nauchnyye issledovaniya"* (Collection of articles from the International scientific and practical conference "Current scientific research"), Penza: Nauka i Prosveshcheniye, 2021, pp. 19–26.
- Verbina, N.M.,** *Gidromikrobiologiya s osnovami obshchey mikrobiologii* (Hydromicrobiology with the basics of general microbiology), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1980.
- Gavrilova, G.S., Motora, Z.I., and Pozdnyakov, S.E.,** Results of examination the state of yesso scallop (*Mizuhopecten yessoensis*) on plantations of aquaculture in Primorye, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 4, pp. 895–909. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-895-909. EDN: WYCLDU.
- Gordienko, A.P. and Erokhin, V.E.,** Morphological structure of bacterioplankton of open waters of the Mediterranean basin, in *Materialy XVII Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiyem "Biodiagnostika sostoyaniya prirodnikh i prirodno-tekhnogennykh system"* (Proc. XVII All-Russ. Sci. and Pract. Conf. with international participation "Biodiagnostics of the state of natural and natural-technogenic systems"), Kirov: Vyatka State University, 2019, book 1, pp. 276–280.
- Grigorieva, N.I.,** Ecological and hydrological characteristics of Posyet Bay as a mollusc cultivation are, *Cand. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 1999.
- Zhuravel, E., Khristoforova, N., Drosdovskaya, O., and Tokarchuk, T.,** Estimation the water state of Vostok Gulf (Peter the Great Bay, Japan Sea) on hydrochemical and microbiological parameters, *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*, 2012, vol. 14, no. 1–9, pp. 2325–2329.
- Lazhentseva, L.Yu., Shulgina, L.V., Grishin, A.S., Zagorodnaya, G.I., and Yavnov, S.V.,** Microbiological testing of anadara (*Anadara broughtoni*) from Peter the Great Bay, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 138, pp. 389–396.
- Maslennikov, G.I. and Shukina, G.F.,** Interaction between mariculture plantations and coastal ecosystems, *Rybn. Khoz.*, 2018, no. 4, pp. 96–99.
- Mishustina, I.E., Shcheglova, I.K., and Mitskevich, I.N.,** *Morskaya mikrobiologiya* (Marine microbiology), Vladivostok: DVGU, 1985.

Morozova, M.A., Rybalchenko, A.D., Bugaev, L.A., and Strizhakova, T.V., Analytical review on the most important bacterial diseases of marine bivalve molluscs, *Veterinarnaya patologiya*, 2020, no. 3(73), pp. 48–53. doi 10.25690/VETPAT.2020.24.39.002

Ogorodnikova, A.A., *Ekologo-ekonomicheskaya otsenka vozdetsviya beregovykh istochnikov zagryazneniya na prirodnyuyu sredy i bioresursy zaliva Petra Velikogo* (Ecological and Economic Assessment of the Impact of Coastal Sources of Pollution on the Natural Environment and Bioresources of Peter the Great Bay), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2001.

Oksiyuk, O.P., Zhukinsky, V.N., Braginsky, L.P., Linnik, P.N., Kuzmenko, M.I., and Klenus, V.G., Complex ecological classification of quality of the land surface water, *Gidrobiol. Zh.*, 1993, vol. 29, no. 4, pp. 62–76.

Polteva, A.V., Indicator groups Ofheterotrophic microorganisms in the coastal waters of Aniva Bay (settlement Prigorodnoye), *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 7, pp. 385–392.

Puchenkova, S.G., Sanitary and microbiological studies of oysters and sea water off the coast of the North Caucasus, *Gigiyena i sanitariya*, 1991, no. 3, pp. 22–24.

Rodina, A.G., *Metody vodnoy mikrobiologii* (Methods of water microbiology), Moscow, Leningrad: Nauka, 1965.

Rukovodstvo po metodam biologicheskogo analiza morskoy vody i donnykh otlozheniy (Guide to methods of biological analysis of sea water and bottom sediments), Tsyban, A.V., Ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1980.

Sorokin, Yu.I., Sorokin, P.Yu., Mamaeva, T.I., and Sorokina, O.V., The Sea of Okhotsk bacterioplankton and planktonic ciliates, in *Kompleksnye issledovaniya ekosistemy Okhotskogo morya* (Complex Studies of the Sea of Okhotsk), Moscow: VNIRO, 1997, pp. 210–216.

Chuprina, E.V., Ecological relationship of marine aquaculture and the environment, *Ekologiya gidrosfery*, 2023, no. 1(9), pp. 1–7.

Cao, X., Zhao, L., Zhang, J., Chen, X., Shi, L., Fang, X., Xie, H., Chang, Y., and Wang, L., Detection of viable but nonculturable *Vibrio parahaemolyticus* in shrimp samples using improved real-time PCR and real-time LAMP methods, *Food Control*, 2019, vol. 103, no. 4, pp. 145–152. doi 10.1016/j.foodcont.2019.04.003

Cavallo, R.A., Rizzi, C., Voza, T., and Stabili, L., Viable heterotrophic bacteria in water and sediment in «Mar Piccolo» of Taranto (Ionian Sea, Italy), *J. Appl. Microbiol.*, 1999, vol. 86, no. 6, pp. 906–916. doi 10.1046/j.1365-2672.1999.00767.x

Felsing, M., Glencross, B., and Telfer, T., Preliminary study on the effects of exclusion of wild fauna from aquaculture cages in a shallow marine environment, *Aquaculture*, 2005, vol. 243, pp. 159–174.

Forrest, B., Cornelisen, C., Clement, D., Keeley, N., and Taylor, D., Monitoring framework for the Waikato Coastal Marine Area: Report 2 — Regional aquaculture monitoring priorities and guidance, *Waikato Regional Council Technical Report 15/39*, Cawthron Report No. 2429, 2015.

Liu, R., Qiu, L.M., Yu, Z.A., Zi, J., Yue, F., Wang, L., Zhang, H., Teng, W., Liu, X., and Song, L., Identification and characterisation of pathogenic *Vibrio splendidus* from *Yesso scallop* (*Patinopecten yessoensis*) cultured in a low temperature environment, *J. Invertebr. Pathol.*, 2013, vol. 114, no. 2, pp. 144–150. doi 10.1016/j.jip.2013.07.005

Plew, D.R., Shellfish farm-induced changes to tidal circulation in an embayment, and implications for seston depletion, *Aquac. Environ. Interact.*, 2011, vol. 1, no. 3, pp. 201–214. doi 10.3354/aei00020

Sawabe, T., Kita-Tsukamoto, K., and Thompson, F.L., Inferring the Evolutionary History of Vibrios by Means of Multilocus Sequence Analysis, *J. Bacteriol.*, 2007, vol. 189, no. 21, pp. 7932–7936. doi 10.1128/JB.00693-07

Thompson, F.L., Iida, T., and Swings, J., Biodiversity of Vibrios, *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 2004, vol. 68, no. 3, pp. 403–431. doi 10.1128/MMBR.68.3.403-431.2004

Tun, T., A review of mass mortalities in pearl oysters, *SPC Pearl Oyster Information Bulletin*, 2000, no. 14, pp. 17–20.

MU № 2260-80. Metodicheskiye ukazaniya po gigiyenicheskomu kontrolyu zagryazneniya morskoy sredy (MU No. 2260-80. Methodological guidelines for hygienic control of pollution of the marine environment), Moscow: USSR Ministry of Health, 1981.

Поступила в редакцию 16.05.2025 г.

После доработки 30.06.2025 г.

Принята к публикации 8.09.2025 г.

The article was submitted 16.05.2025; approved after reviewing 30.06.2025;
accepted for publication 8.09.2025

**МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ
METHODS OF INVESTIGATIONS**

Научная статья

УДК 597.087.1:004.8**DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-518-534****EDN: JCTWNA****АВТОМАТИЗАЦИЯ БЕСПИЛОТНОГО УЧЕТА ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ
КЕТЫ И КИЖУЧА МЕТОДАМИ ИСКУССТВЕННОГО ИНТЕЛЛЕКТА****В.В. Свиридов, А.Ю. Поваров, Д.В. Коцюк***Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

Аннотация. Опубликованные методики беспилотного учета тихоокеанских лососей позволяют получать силами специалистов дальневосточных филиалов ВНИРО качественные фотоматериалы, однако их обработка в целях подсчета на них производителей весьма трудоемка, а практика применения методов искусственного интеллекта, в частности моделей глубокого обучения (иначе — искусственных нейронных сетей), отсутствует. Публикации по автоматизации беспилотного учета тихоокеанских лососей посредством нейросетей посвящены лишь снелке кеты и носят предварительный характер. Нами создана модель глубокого обучения, способная эффективно проводить автоматическое видоспецифичное выявление производителей кеты и кижуча, а также снелки кеты в многовидовых скоплениях на материалах беспилотного учета. Нейросеть базируется на обширных обучающих материалах, работает на изображениях одновременно с несколькими классами объектов по их выявлению. Приведено подробное воспроизводимое техническое описание подготовки, проверки качества и эксплуатации модели глубокого обучения по тихоокеанским лососям на базе настольной ГИС. Описаны различные факторы, влияющие на качество работы нейросети, даны рекомендации по его повышению. Обосновано, почему показатели качества модели следует рассматривать лишь в контексте визуальных характеристик целевых объектов на обрабатываемых фотоматериалах, которые могут значительно варьировать. Предложены способы повышения качества результатов работы нейросети посредством задействования функционала геоинформационного программного обеспечения. Приведены рекомендации по оптимизации создания модели с помощью инструментария фотограмметрического и геоинформационного программного обеспечения. Предложена схема пересчета выдачи нейросети по обработанным фотоматериалам для получения скорректированной оценки тотального количества объектов на отснятой акватории.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, БПЛА, автоматизация, искусственный интеллект, глубокое обучение, нейросеть, ГИС

* Свиридов Владимир Владимирович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, sviridov@khabarovsk.vniro.ru, ORCID 0000-0002-6060-1532; Поваров Андрей Юрьевич, заведующий сектором, povarov@khabarovsk.vniro.ru, ORCID 0009-0000-7664-7458; Коцюк Денис Владимирович, кандидат биологических наук, руководитель филиала, kotsyuk@khabarovsk.vniro.ru, ORCID 0000-0002-7123-1792.

Для цитирования: Свиридов В.В., Поваров А.Ю., Коцюк Д.В. Автоматизация беспилотного учета производителей кеты и кижуча методами искусственного интеллекта // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 3. — С. 518–534. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-518-534. EDN: JCTWNA.

Original article

Automation of unmanned counting for spawners of chum and coho salmon with methods of artificial intelligence

Vladimir V. Sviridov*, Andrey Yu. Povarov**, Denis V. Kotsyuk***

*—*** Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO),

13a, Amursky Blvd, Khabarovsk, 680038, Russia

* Ph.D., leading researcher, sviridov@khabarovsk.vniro.ru, ORCID 0000-0002-6060-1532

** head of sector, povarov@khabarovsk.vniro.ru, ORCID 0009-0000-7664-7458

*** Ph.D., director, kotsyuk@khabarovsk.vniro.ru, ORCID 0000-0002-7123-1792

Abstract. Published methods of unmanned counting of pacific salmon allow to obtain high-quality photographic materials, but their processing is a rather hard labor. Practice of using the artificial intelligence methods, in particular deep learning models (otherwise — artificial neural networks), for this purpose is still insufficient, preliminary and concerns the counts of post-spawn chum salmon only. In this study, a deep learning model was created capable for effective automatic species-specific detection of chum and coho salmon spawners and post-spawn chum salmon in multi-species aggregations using enumerated data of unmanned surveys. This neural network is based on wide training materials and is able to process simultaneously images with several classes of objects and identify all of them. Detailed and reproducible technical description of the preparation, quality control, and operation with the deep learning model for pacific salmon is presented for a desktop GIS environment. Various factors affecting quality of the neural network are described, and recommendations for improving its work are given. Quality indicators of the model should be considered in the context of visual characteristics of target objects in processed photographic materials, which can vary significantly. Quality of the neural network output can be improved by using functionality of geoinformation software. Recommendations are given for optimizing the model development using the tools of photogrammetric and geoinformation software. Scheme for recalculating the neural network output based on processed photographic materials is proposed to obtain a corrected estimate of the total number of objects in the surveyed water area.

Keywords: pacific salmon, UAV, automation, artificial intelligence, deep learning, neural network, GIS

For citation: Sviridov V.V., Povarov A.Yu., Kotsyuk D.V. Automation of unmanned counting for spawners of chum and coho salmon with methods of artificial intelligence, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 3, pp. 518–534. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-518-534. EDN: JCTWNA.

Введение

Методы искусственного интеллекта (ИИ), в частности модели глубокого обучения, или, иначе, искусственные нейронные сети (ИНС), плотно вошли в практику автоматизации учета объектов животного мира по материалам беспилотной фотосъемки [Attard et al., 2024]. На перспективность применения искусственных нейросетей для автоматизации беспилотного учета указывалось как в отношении водных биологических ресурсов (ВБР) в целом, так и по тихоокеанским лососям в частности [Dujon et al., 2021; Свиридов и др., 2022a; Rodofili et al., 2022; Свиридов, Поваров, 2024]. Опубликованные методики беспилотного учета тихоокеанских лососей позволяют получать силами специалистов дальневосточных филиалов ВНИРО качественные фотоматериалы, однако их обработка в целях подсчета производителей весьма трудоемка, а практика применения моделей глубокого обучения в целях автоматизации отсутствует [Свиридов и др., 2022a, б].

Среди работ по автоматизации подсчета ВБР посредством нейросетей на материалах беспилотной, пилотируемой и спутниковой фотосъемки доминируют публикации по морским млекопитающим [Borowicz et al., 2019; Gray et al., 2019; Guirado et

al., 2019; Методические рекомендации..., 2021; Dujon et al., 2021; Infantes et al., 2022; Rodofili et al., 2022; Boulent et al., 2023]. Есть успешные попытки применения ИНС на крупных хрящевых рыбах [Gorkin et al., 2020; Butcher et al., 2021; Desgarnier et al., 2022]. Принципиальная возможность использования нейросетей для автоматизации обработки материалов беспилотного учета для костистых рыб впервые была показана на примере отнерестившихся особей кеты [Свиридов, Поваров, 2024]. Однако данная работа носила предварительный характер, была проведена на сравнительно малом объеме обучающих данных и лишь для снулых экземпляров (сненки). Для учета заходов тихоокеанских лососей в нерестовые реки по очевидным причинам значим подсчет не столько сненки, сколько живых производителей. Аналогично другим видам ВБР для работ по тихоокеанским лососям актуальна возможность видоспецифичного учета в многовидовых скоплениях [Rodofili et al., 2022].

Производители тихоокеанских лососей в ходе нерестовой миграции в водотоках претерпевают значительные брачные изменения: ввиду подвижности они более визуально изменчивы в сравнении со сненкой. Это неизбежно приводит к повышенной сложности распознавания их на материалах беспилотной фотосъемки: чем визуально разнообразнее объекты учета, тем труднее создать нейросеть, способную эффективно выявлять их на фотоматериалах. Дополнительные сложности для выявления тихоокеанских лососей на снимках создают их сравнительно малые размеры и особенности водного окружения, что делает их намного более сложным объектом для автоматического подсчета в сравнении с морскими млекопитающими, крупными наземными видами животных и тем более объектами антропогенной инфраструктуры [Свиридов и др., 2022а; Свиридов, Поваров, 2024; Attard et al., 2024].

Целью настоящей работы было создание модели глубокого обучения, способной эффективно проводить автоматическое выявление производителей и сненки тихоокеанских лососей (кеты и кижуча) в многовидовых скоплениях на материалах беспилотного учета в зависимости от видовой принадлежности. Учитывая новизну разрабатываемого вопроса и потенциальный интерес других исследователей к воспроизведению разработанных подходов на собственных материалах, дополнительной целью ставили подробное описание полученной нейросети и ее применения.

Материалы и методы

Беспилотный учет тихоокеанских лососей в реках Хабаровского края в 2020–2024 гг. проводили на основе методических подходов собственной разработки [Свиридов и др., 2022а, б]. Объем, сроки и места сбора материалов беспилотной аэрофотосъемки, использованных при создании и тестировании модели глубокого обучения, приведены в табл. 1. Если для этапа создания нейросети применялись фотоматериалы лишь по рекам Охотского района Хабаровского края, то для тестирования — дополнительно по притокам р. Амур. Трекканальные 8-битные снимки, полученные потребительскими БПЛА модельных рядов Mavic и Phantom производства компании DJI, подвергали фотограмметрической обработке в ПО Agisoft Metashape Professional 2.2. Векторизацию полученных фотограмметрических продуктов в целях подготовки обучающих данных для создания нейросети, а также все дальнейшие работы по созданию и тестированию модели глубокого обучения проводили в настольной геоинформационной системе (ГИС) ArcGIS Pro 3.1 с установленными библиотеками сред глубокого обучения и расширением Image Analyst. В целях ускорения работ использовали специализированный сервер для разработки нейросетей, оснащенный промышленными видеокартами NVIDIA A100 с выделенной памятью 80 Гб.

Для качественного учета объектов методами ИИ они должны быть четко различимы на материалах аэрофотосъемки, иметь относительно стабильные визуальные характеристики [Свиридов и др., 2022а]. Если оператор не может выявить объекты учета на снимке, то нейросеть тоже не сможет сделать этого, так как ее работа основана

Таблица 1

Объем, сроки и места сбора материалов беспилотной аэрофотосъемки, использованных при создании и тестировании модели глубокого обучения

Table 1

Volume, timing, and locations of drone aerial photography datasets used for creation and testing the deep learning model

Вид работ	Река–контрольный участок	Дата	Количество векторизованных рыб, экз.		
			Производители кеты	Сненка кеты	Производители кижуча
Создание модели	Кухтуй–Бакирка	11.09.2021	3303	158	7
	Кухтуй–Бакирка	04.10.2022	4	34	
	Кухтуй–Бакирка	28.09.2023	1786	129	
	Охота–Аганджа	24.09.2022	72	352	29
	Охота–Алонка	13.09.2021	12	1	
	Охота–Безымянный	02.10.2022	151	1036	
	Охота–Ключи	05.09.2023	57		
	Охота–Ключи	25.09.2023	162	90	174
	Охота–Комендантский	30.09.2022	93	386	404
	Охота–Комендантский	25.09.2023	81	439	13
	Охота–Кочумазная	30.09.2022	99	189	233
	Охота–Мельчиканка	26.09.2022		4	
	Охота–Третий Гайдык	12.09.2021	90	7	
	Урак–Луктур	28.08.2023	23	1	
	Урак–Тырай	22.08.2021	12	7	
	Всего		5945	2833	860
Тестирование модели	<i>Охотский район</i>				
	Охота–Сухой ключ	24.09.2022	101	124	251
	Охота–Третий Гайдык	30.09.2024	73	49	
	Охота–Третий Гайдык	24.09.2022	141	69	
	Охота–Чумка	01.10.2023	198	204	470
	Всего		513	446	721
	<i>Бассейн р. Амур</i>				
	Амгунь–Дуки	19.10.2021	33	119	
	Ануй–Аджу	28.10.2020	81	119	
	Хор–Теплая	31.10.2022	45	30	
	Хор–Теплая	29.10.2023		37	
	Всего		159	305	

на тренировке по обучающим данным, размеченным (векторизованным в настольной ГИС) оператором. Соответственно, для создания ИНС была проделана работа по отбору подходящих фотоматериалов. Стремались, чтобы на них были представлены все стадии брачных изменений лососей и разнообразные окружающие условия, а качество фотосъемки позволяло оператору уверенно опознавать объекты учета, не имело артефактов или брака. Не использовали фотоматериалы, характеризующиеся низким качеством (мутность, турбулентность, ветровая рябь, избыточный смаз, некорректная экспозиция, визуальные артефакты и т.д.).

Методы создания нейросети и оценки ее качества в настоящей работе выполнены по схеме, реализованной и подробно описанной ранее при разработке модели глубокого обучения по сненке кеты [Свиридов, Поваров, 2024]. Во избежание повторов описание данных методов в настоящей работе опущено, за исключением некоторых улучшающих нововведений, изложенных далее. Количество классов (категорий выявляемых объектов) разрабатываемой нейросети было расширено с одного до трех: помимо сненки кеты нейросеть обучали по производителям кеты и кижуча. По сненке кижуча работу не проводили

ввиду недостаточности объемов отснятых по ней материалов (данный вид в районе работ нерестится преимущественно позже, и количества его сненки на фотоматериалах было недостаточно для создания качественных обучающих библиотек для тренировки нейросети).

В целях повышения качества модели для класса сненки кеты количество обучающих меток (размеченных образцов изображений для тренировки модели) было существенно увеличено по сравнению с таковым в ранее проведенной работе (табл. 1; [Свиридов, Поваров, 2024]). Стремление расширить количество обучающих меток по сненке кеты оправдано, учитывая, что создание качественной нейросети по визуальным изменчивым ВБР обычно требует их не менее нескольких тысяч [Gorkin et al., 2020]. Количество обучающих меток по производителям кеты было максимальным среди трех классов, это связано как с обилием материалов по данному классу, так и с его более высоким визуальным разнообразием, что выдвигает повышенные требования к объему обучающих данных. Объем обучающих данных по кижучу был вынужденно минимален среди трех классов по причине ограниченности сборов по данному виду.

Процедуры фотограмметрической обработки отобранных фотоматериалов повторяли таковые в ранее опубликованной методике по сненке кеты [Свиридов, Поваров, 2024]. Однако конечным фотограмметрическим продуктом, используемым для векторизации обучающих меток в настольной ГИС, были не ортофотопланы, а ортофотоснимки (исходные снимки, подвергнутые ортотрансформации). Для подвижных объектов ортофотоснимки дают возможность многократного увеличения объемов обучающих данных, так как для тренировки модели можно использовать все исходные снимки, подвергнутые ортотрансформации, а не их фотомозаику (ортофотоплан), на которой ввиду сшивки отображается лишь небольшая часть изначальной фотографии. Такой подход был расценен как допустимый из-за естественной подвижности производителей, приводящей к визуальным различиям их внешнего вида на перекрывающихся снимках, снятых с пространственным пересечением (рис. 1). Отчасти он приемлем и по сненке, поскольку при фотографировании в существенно различающихся ракурсах ее внешний вид значительно различается на разных ортофотоснимках. Предложенный способ увеличения объема обучающих выборок — важный элемент оптимизации разработки нейросети, так как увеличение количества обучающих меток, являющееся важным



Рис. 1. Изменчивость внешнего вида производителей кеты в одном месте на перекрывающихся ортофотоснимках (а, б — интервал между снимками 2 с) участка Бакирка, р. Кухтуй, 11.09.2021. Желтым цветом показан векторизованный в настольной ГИС контур объекта (обучающая метка полигональной геометрии в векторном формате)

Fig. 1. Variability in appearance of chum salmon spawners in one location on overlapping orthophotographs (a, б — the images with 2 second interval) in the Bakirka site on Kukhtuy River on September 11, 2021. Yellow line indicates the object contour vectorized in the desktop GIS (training label of polygonal geometry in vector format)

элементом повышения качества модели, может быть затруднено при малых сборах. Очевидно, что созданные таким образом обучающие данные уступают в качестве тем, что создавались бы по принципу «один экземпляр — одна обучающая метка». Однако на начальном этапе, в условиях ограниченности объема качественных фотоматериалов, такой прием представляется приемлемым.

Из других различий с ранее реализованным подходом [Свиридов, Поваров, 2024] следует упомянуть увеличенное количество тренировочных эпох при обучении нейросети (100 вместо 20) в целях повышения качества ИНС. Также для тестирования полученной модели по каждому классу использовали не один ортофотоплан, а несколько, чтобы лучше оценить изменчивость качества работы нейросети (табл. 1).

Для оценки качества полученной нейросети использовали два главных показателя — точность и полноту [Свиридов, Поваров, 2024]. Точность рассчитывали как отношение числа истинноположительных (корректно выявленных) прогнозов модели к числу всех положительных прогнозов модели (т.е. сумме истинноположительных и ложноположительных — ошибочно выявленных). За полноту принимали отношение количества истинноположительных прогнозов модели к реальному числу объектов данного класса на ортофотоплане. Реальное число объектов равно сумме истинноположительных и ложноотрицательных (ошибочно пропущенных) прогнозов модели. При интерпретации результатов модели по отдельному классу ложноотрицательными считали не только пропуски объектов соответствующего класса, но и их отнесение к неверному классу. Достаточная точность модели важна для минимизации затрат времени на ручную выбраковку оператором ложноположительных срабатываний при корректировке выдачи нейросети. Высокий охват особенно важен при учете видов, характеризующихся низкой встречаемостью на учетных материалах [Boulent et al., 2023].

Результаты и их обсуждение

Показатели созданной нейросети

Нейросеть, созданная посредством инструмента геообработки «Тренировать модель глубокого обучения», характеризовалась достаточно высокими показателями точности для всех трех классов: производители кеты — 0,95, сненка кеты — 0,98, производители кижуча — 0,96. Данные показатели точности рассчитаны по валидационной выборке — части векторизованных обучающих меток, не использованных для тренировки модели, но зарезервированных для оценки ее качества по ходу обучения. Визуальное сравнение векторизованных оператором полигональных контуров из валидационной выборки с полигонами, сгенерированными нейросетью, показало сходство их геометрии, что положительно характеризует полученную модель (рис. 2).

Тестирование качества созданной нейросети на ортофотопланах посредством инструмента геообработки «Выявить объекты при помощи глубокого обучения» показало, что она способна обнаруживать сразу нескольких классов объектов, т.е. обрабатывать фотоматериалы, содержащие многовидовые скопления производителей тихоокеанских лососей и сненку. Разработанная нейросеть оказалась эффективна и в случаях присутствия на фотоматериалах сложного фона (тени от производителей, опад и т.д.) при условии хорошего качества снимков (рис. 3).

На рис. 4 приведены разные виды прогнозов нейросети по производителям кеты на участке на р. Охота для иллюстрации того, как конкретный вариант соотношения между ними привел к результирующим значениям точности и полноты, определяющим качество модели. Так, значение точности работы модели по этим фотоматериалам согласно проведенному тестированию составило 0,93. То есть 93 % экземпляров производителей кеты, выявленных моделью, были истинноположительными (139 экз. — истинноположительных прогнозов и 11 экз. — ложноположительных). Полнота модели составила 0,70: нейросеть выявила 70 % от реального количества производителей кеты



Рис. 2. Примеры пар валидационной выборки с полупрозрачными полигонами целевых классов, оцифрованными оператором (**верхний ряд**) и спрогнозированными созданной моделью (**нижний ряд**)

Fig. 2. Examples of validation sample pairs with semi-transparent polygons of target classes digitized by operator (**top row**) and predicted by the created model (**bottom row**)



Рис. 3. Пример одновременного выявления нейросетью нескольких классов объектов, присутствующих на фрагменте ортофотоплана участка Сухой ключ, р. Охота, 24.09.2022. Пунктирные красные линии — истинноположительные прогнозы модели по производителям кеты, черные — по снетке кеты, синие — производителям кижуча

Fig. 3. An example of simultaneous detection by the neural network of several classes of objects presented on a fragment of the orthophoto of the Sukhoi Klyuch site on Okhota River on September 24, 2022. True positive predictions of the model for chum salmon spawners are shown by *dotted red contours*, for post-spawn chum salmon — by *black contours*, and for coho salmon spawners — by *blue contours*

на анализируемом участке (139 экз. в выдаче были истинноположительными, 59 — ложноотрицательными).

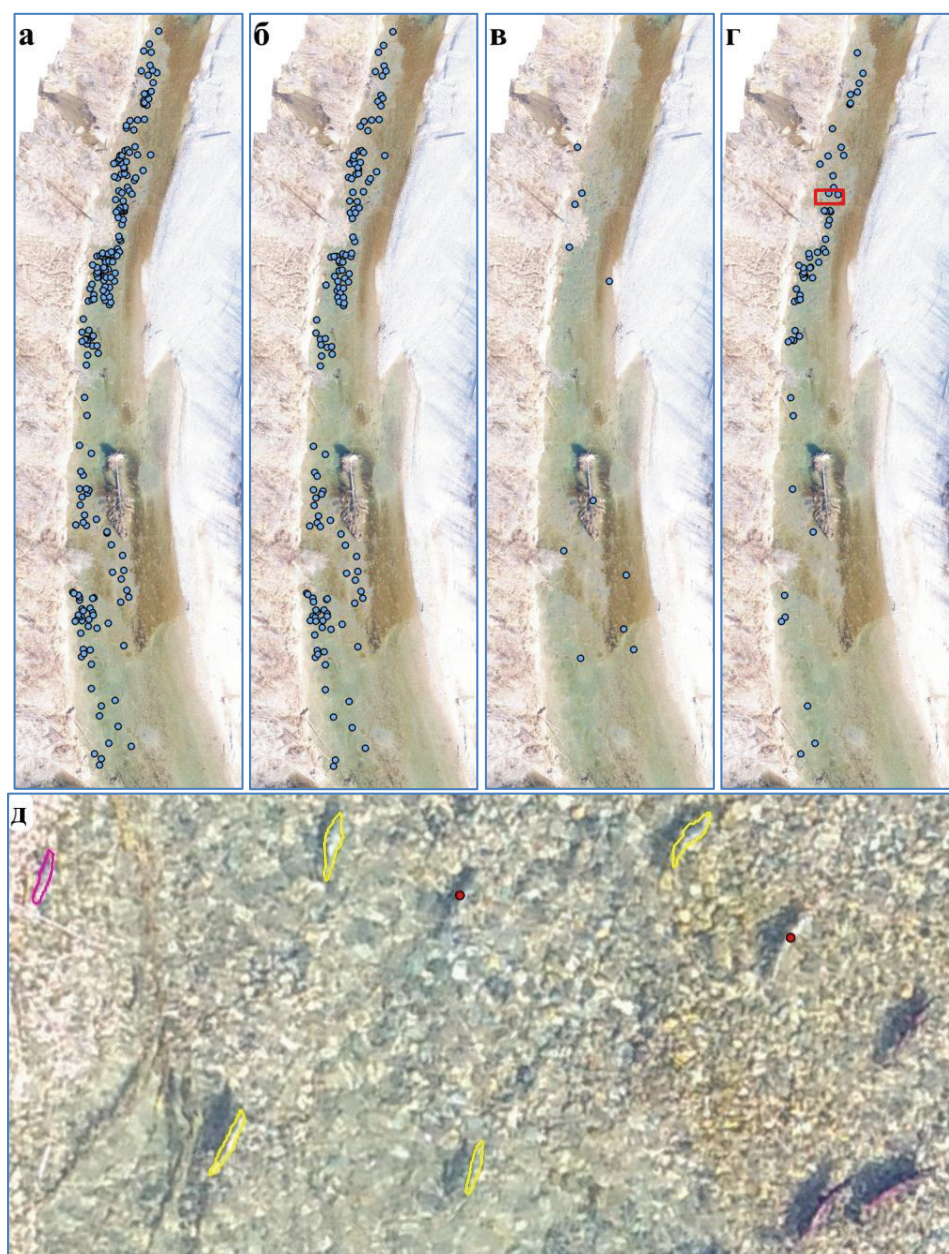


Рис. 4. Результаты ручной векторизации производителей кеты оператором и автоматического выявления моделью для участка Чумка, р. Охота, 01.10.2023. Отдельные экземпляры обозначены синими кружками; **а** — фактическая ситуация (ручная векторизация оператором, 198 экз.); **б** — истинноположительные прогнозы (139 экз.); **в** — ложноположительные (11 экз.); **г** — ложноотрицательные (59 экз.) и границы увеличенного фрагмента (красный прямоугольник); **д** — увеличенный фрагмент (желтые контуры — истинноположительные прогнозы, розовые — ложноположительные, красные кружки — ложноотрицательные, в правом нижнем углу — три экземпляра кижуча вне выдачи модели)

Fig. 4. Results of manual vectorization for chum salmon spawners by operator and their automatic detection by the model for the Chumka site on Okhota River on October 1, 2023. Individuals are marked with blue circles: **а** — real situation (manual vectorization by operator, 198 ind.); **б** — true positive predictions (139 ind.); **в** — false positive predictions (11 ind.); **г** — false negative predictions (59 inds.) and the boundaries of enlarged fragment (red rectangle); **д** — enlarged fragment (yellow contours — true positive predictions, pink contours — false positive predictions, red circles — false negative predictions, three individuals of coho salmon in the lower right corner are not presented in the model output)

Значения точности и полноты разработанной нейросети, рассчитанные по результатам тестирования на нескольких ортофотопланах для каждого из трех целевых классов, приведены в табл. 2. В ней для трех обследованных классов указано не только среднее значение точности и полноты, но и их размах, чтобы оценить изменчивость качества работы нейросети.

Таблица 2

Показатели качества разработанной нейросети

Table 2

Quality parameters of the developed neural network

Регион	Река–контрольный участок	Дата	Показатели качества					
			Точность			Полнота		
			М	Min	Max	М	Min	Max
Производители кеты								
Охотский район	Охота–Сухой ключ	24.09.2022	0,87			0,53		
	Охота–Третий Гайдык	30.09.2024	0,95			0,58		
	Охота–Третий Гайдык	24.09.2022	0,93			0,38		
	Охота–Чумка	01.10.2023	0,93			0,70		
	Для региона		0,92	0,87	0,95	0,55	0,38	0,70
Бассейн р. Амур	Ануй–Аджу	28.10.2020	0,80			0,30		
	Амгунь–Дуки	19.10.2021	0,63			0,45		
	Хор–Теплая	31.10.2022	0,65			0,38		
	Для региона		0,69	0,63	0,80	0,38	0,30	0,45
Для класса			0,82	0,63	0,95	0,47	0,30	0,70
Сценка кеты								
Охотский район	Охота–Сухой ключ	24.09.2022	0,25			0,58		
	Охота–Третий Гайдык	30.09.2024	0,68			0,80		
	Охота–Третий Гайдык	24.09.2022	0,67			0,72		
	Охота–Чумка	01.10.2023	0,67			0,46		
	Для региона		0,57	0,25	0,68	0,64	0,46	0,80
Бассейн р. Амур	Ануй–Аджу	28.10.2020	0,72			0,69		
	Амгунь–Дуки	19.10.2021	0,70			0,90		
	Хор–Теплая	31.10.2022	0,31			0,83		
	Хор–Теплая	29.10.2023	0,31			0,86		
	Для региона		0,51	0,31	0,72	0,82	0,69	0,90
Для класса			0,54	0,25	0,72	0,73	0,46	0,90
Производители кижуча								
Охотский район	Охота–Сухой ключ	24.09.2022	0,94			0,30		
	Охота–Чумка	01.10.2023	0,97			0,26		
	Для региона и класса		0,96	0,94	0,97	0,28	0,26	0,30

Качество работы нейросети, оцениваемое по показателям точности и полноты, варьировало в широком диапазоне и зависело от качества визуализации объектов учета на ортофотопланах, использованных для тестирования. Следует различать точность модели, оцененную по результатам тестирования на ортофотопланах, приведенную в табл. 2, и точность, рассчитанную по набору валидационных данных, указанную ранее. Показатели точности по набору валидационных данных являются предварительными и завышенными, так как основаны на случайной выборке из разметки, векторизованной для обучения модели. Отчасти это обусловлено тем, что для повышения качества разрабатываемой нейросети для ее обучения использовались наиболее качественные фотоматериалы из имеющихся, что является стандартной практикой. При тестировании модели качество обрабатываемых ортофотопланов в целом было ниже, что и привело к меньшим показателям точности нейросети для этапа тестирования.

Сопоставление показателей качества нейросети между тремя классами показывает, что наибольшая точность модели характерна при работе по производителям кижуча (0,96), а наименьшая — по сненке кеты (0,54, табл. 2). Это объяснимо наибольшей разнородностью визуального ряда сненки кеты в сравнении с двумя другими классами ввиду существенного изменения ее внешнего вида в процессе распада. Производители кижуча характеризуются более компактным и выраженным визуальным рядом, что минимизирует ложноположительные срабатывания по данному классу и приводит к увеличению точности. Однако для производителей кижуча отмечено наименьшее значение полноты модели (0,28) среди всех трех классов, что, по-видимому, объяснимо многократно меньшим объемом обучающих данных по нему.

Большее значение полноты модели по сненке кеты (0,73) в сравнении с производителями данного вида (0,47, табл. 2) может быть обусловлено следующими причинами. Зачастую сненка, в отличие от живых производителей, ориентирована боком вверх, что приводит к существенному увеличению площади ее контура на фотоснимке, сделанном в надир. Проистекающая из этого представленность сненки повышенным количеством пикселей может приводить к улучшенным показателям полноты модели. Очевидно, что качество работы нейросети по определенному объекту напрямую связано с количеством пикселей, которыми он показан на обучающих и рабочих фотоматериалах. Ориентированность сненки вверх светлым боком или брюхом, а не темной спиной, как у живых производителей, также приводит к улучшенной визуализации на снимках в условиях сильного поглощения света водой. Немаловажно и то, что сненка в большинстве случаев неподвижна, что дает ее меньший фотографический смаз на снимках в сравнении с подвижными производителями.

Усредненные по классу значения точности и полноты для разработанной модели колебались в интервале соответственно 0,54–0,96 и 0,28–0,73 (табл. 2). В целом они сопоставимы с усредненными показателями качества нейросетей, опубликованными для различных ВБР. Так, для ластоногих приводятся как сравнительно низкие показатели точности и полноты (0,27 и 0,79 по капскому морскому котика [Dujon et al., 2021]), так и высокие (0,94 и 0,97 по обыкновенному тюленю [Infantes et al., 2022]). Сравнительно высокие значения точности и полноты представлены по скатам без разделения по видам — 0,90 и 0,92 [Desgarnier et al., 2022]. Для головастой морской черепахи опубликованы существенно меньшие значения — 0,20 и 0,75 [Dujon et al., 2021]. Для голотурий без разделения по видам данные показатели качества модели довольно высоки — 0,82 и 0,83 [Li et al., 2021]. Столь существенный разброс показателей качества нейросетей, разработанных для разных видов ВБР, очевидно, связан с различиями в качестве отснятых материалов, условиях съемки, размерных и визуальных характеристиках учетных объектов.

Изменчивость качества работы модели можно оценить визуально, сопоставляя результаты обработки ею ортофотопланов и реальную ситуацию на них, анализируя причины и частоту типичных ложных срабатываний. На рис. 5 приведены примеры типичной работы нейросети по каждому из целевых классов.

О межрегиональной преемственности созданной модели, обученной на фотоматериалах из рек Охотского района, свидетельствует сопоставимость показателей ее качества (точности и полноты) между водотоками Охотского района и бассейна р. Амур (табл. 2). Данный факт имеет практическое значение: он демонстрирует возможность применения созданной нейросети для районов, фотоматериалы из которых не применялись для ее обучения.

Другим важным показателем качества разработанной нейросети является сходство между генерируемым моделью полигональным контуром и реальной геометрией целевого объекта. Как видно на рис. 2, 3, 4 и 5, разработанная нейросеть для всех целевых классов генерирует контуры, преимущественно близкие к реальной геометрии. Очевидно, что качество оконтуривания целевых объектов, как и эффективность

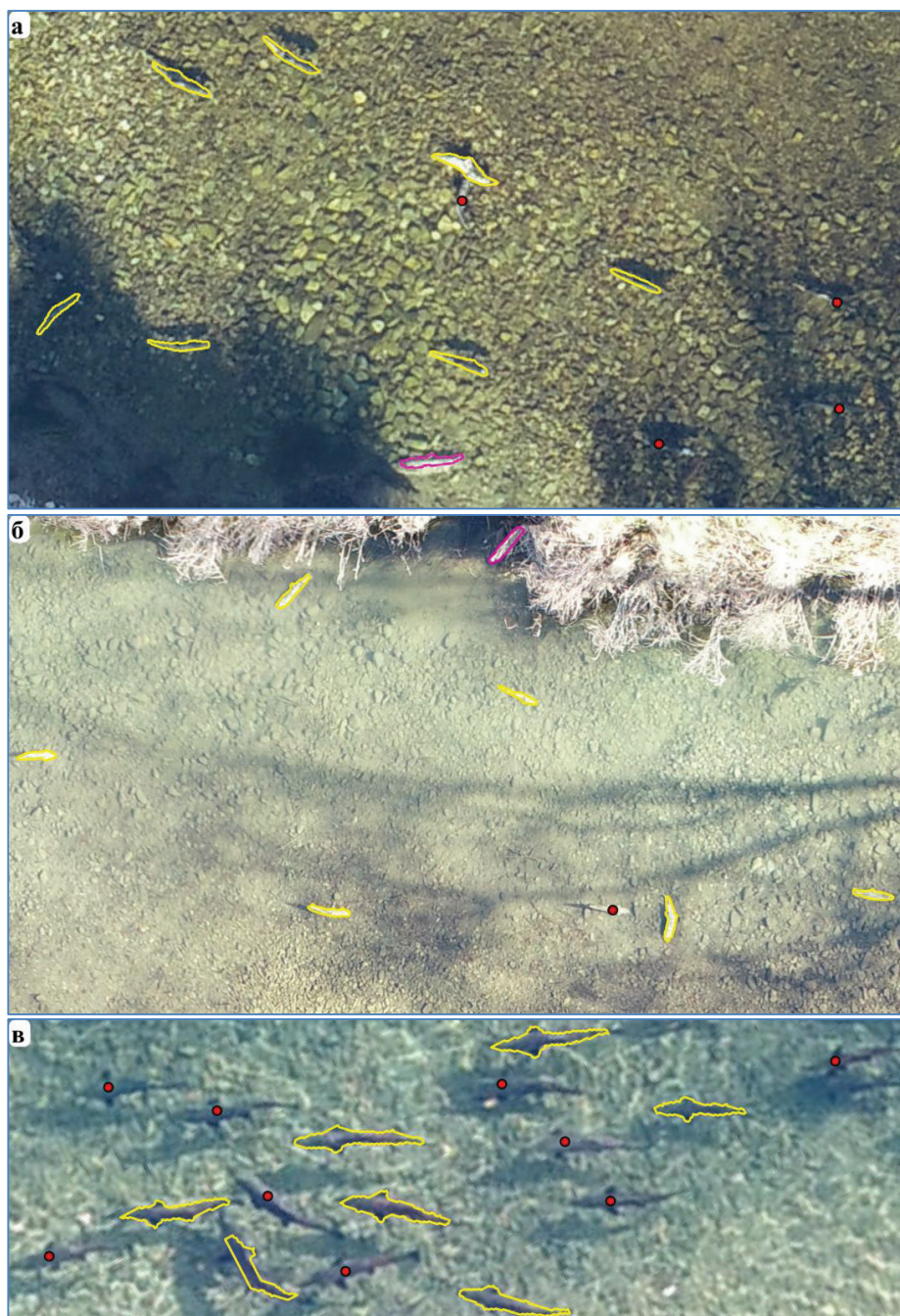


Рис. 5. Примеры типичной работы нейросети по каждому из целевых классов на фрагменте ортофотоплана: производители кеты, участок Дуки, р. Амгунь, 19.10.2021 (а); сценка кеты, участок Теплая, р. Хор, 29.10.2023 (б); производители кижуча, участок Чумка, р. Охота, 01.10.2023 (в). Желтые контуры — истинноположительные прогнозы, розовые — ложноположительные, красные кружки — ложноотрицательные. Для визуального упрощения рисунка по конкретному классу выдача модели приведена лишь для него

Fig. 5. Examples of typical neural network performance for each of the target classes on an orthophoto fragment: chum salmon producers, Duki site on Amgun River on October 19, 2021 (а); post-spawn chum salmon, Teplaya site on Khor River on October 29, 2023 (б); coho salmon producers, Chumka site on Okhota River on October 1, 2023 (в). Yellow contours are true positive predictions, pink contours are false positive predictions, red circles are false negative predictions. To simplify visually this figure for a specific class, the model output is given only for it

их выявления на снимках, зависят от визуальных характеристик отснятых фотоматериалов, от того, насколько четко на них видны объекты учета. Точность контуров, генерируемых нейросетью, важна для автоматизации контроля качества результатов работы нейросети, например для выбраковки ложноположительных срабатываний. Такая выбраковка возможна благодаря функционалу настольной ГИС, позволяющему автоматически отфильтровывать ложноположительные срабатывания модели, характеризующиеся размерными и морфологическими характеристиками, не свойственными производителям (нереально малые или чрезмерные значения площади сгенерированного полигона и т.д.).

Причины изменчивости качества работы нейросети

Рассмотрим типичные ошибочные срабатывания созданной нейросети как проявление разнокачественности ее работы по различным эпизодам учета и проанализируем их возможные причины. Часть ложноположительных срабатываний нейросети обусловлена отнесением объекта к некорректному классу (например, принятие производителя кеты за сненку этого вида и наоборот). По очевидным причинам визуальная дифференциация сненки и живых производителей весьма затруднена в случае последних стадий брачных изменений. Соответственно, чем больше целевых классов присутствует на обрабатываемом нейросетью ортофотоплане, тем выше вероятность снижения качества работы модели по каждому классу. Поэтому для выявления объектов посредством глубокого обучения представляется целесообразным использовать нейросети, обученные лишь по классам объектов, присутствующим на целевых фотоматериалах.

Другой причиной ложноположительных срабатываний модели являются элементы фона, визуально сходные с тихоокеанскими лососями, в первую очередь древесная и водная растительность, опад. Отмеченные низкие показатели точности модели для сненки кеты (табл. 2) обусловлены в том числе ее внешним сходством с элементами опада, приводящим к увеличению частоты ложноположительных срабатываний (рис. 6, а). Очевидно, что качество работы нейросети будет выше в случае визуально несходного с лососями фона, без растительности, опада.

Ложноположительные срабатывания модели характерны по растительности и опадку не только в воде, но и на суше. В ранее проведенной работе по снелке кеты для минимизации подобных ошибочных срабатываний и повышения тем самым качества работы нейросети для инструмента геообработки «Выявить объекты при помощи глубокого обучения» использовали ограничивающий полигон, охватывающий целевую часть водотока с буфером в 2 м для частичного охвата берега [Свиридов, Поваров, 2024]. Аналогичный подход был использован и в настоящей работе, что позволило избежать большого числа ложноположительных срабатываний на наземной растительности и существенного снижения качества работы нейросети.

Основной причиной ложноотрицательных срабатываний является сниженное качество фотоматериалов, которое может быть обусловлено как устранимыми ошибками оператора БПЛА по настройке полетного задания и камеры, приводящими к ухудшению качества фотоматериалов (рис. 6, б), так и неустранимыми неблагоприятными условиями аэрофотосъемки (мутность, ветровая рябь, избыточная глубина и т.д.). Дополнительной причиной ложноотрицательных срабатываний является визуальное блокирование объектов учета как элементами их окружения (растительность и т.д.), так и другими экземплярами (взаимное наложение в скоплениях). Плотные многоуровневые скопления производителей — наиболее сложный вариант для автоматического подсчета нейросетью, неизбежно требующий экспертной корректировки результатов работы модели (рис. 6, в).

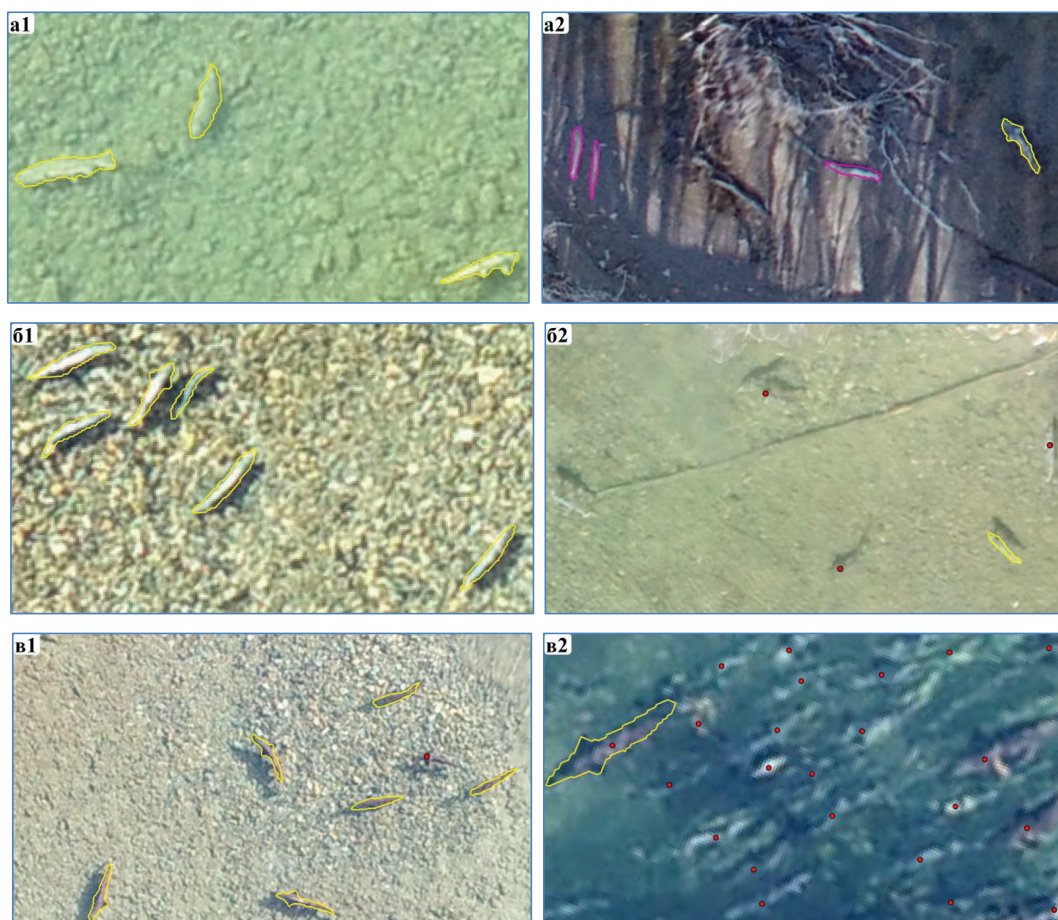


Рис. 6. Изменчивость частоты ошибочных срабатываний модели в зависимости от особенностей обрабатываемых фотоматериалов. Желтые контуры — истинноположительные прогнозы, розовые — ложноположительные, красные кружки — ложноотрицательные. Верхний ряд — фоновое окружение и ложноположительные срабатывания по снимке кеты (a1 — однородное дно, a2 — дно с обильным опадом и растительностью); средний ряд — качество съемки и ложноотрицательные срабатывания по производителям кеты (b1 — качественная съемка, b2 — избыточный смаз); нижний ряд — блокирование объектов и ложноотрицательные срабатывания по производителям кижуча (в1 — без блокирования, в2 — блокирование другими производителями)

Fig. 6. Variability of the model's false positives predictions depending on characteristics of the processed photo materials. Yellow contours are true positive predictions, pink contours are false positive predictions, red circles are false negative predictions. Top row: background environment and false positive predictions for post-spawn chum salmon (a1 — uniform bottom, a2 — bottom with abundant litter and vegetation). Middle row: photographic quality and false negative predictions for chum salmon spawners (b1 — high-quality shooting, b2 — excessive blur). Bottom row: blocking of objects and false negative predictions for coho salmon spawners (в1 — no blocking, в2 — blocking by other spawners)

Эксплуатация и дальнейшая оптимизация нейросети

Чтобы добиться автоматизации беспилотного учета лососей посредством методов ИИ, нужно не только выполнить их автоматическое выявление с помощью нейросети на фотоматериалах, но и трансформировать эти сведения в оценку тотального количества объектов на отснятой акватории. Предлагаемая схема расчета общего количества объектов на всей площади, покрытой съемкой, включает ряд этапов, реализуемых посредством функционала настольной ГИС (рис. 7).

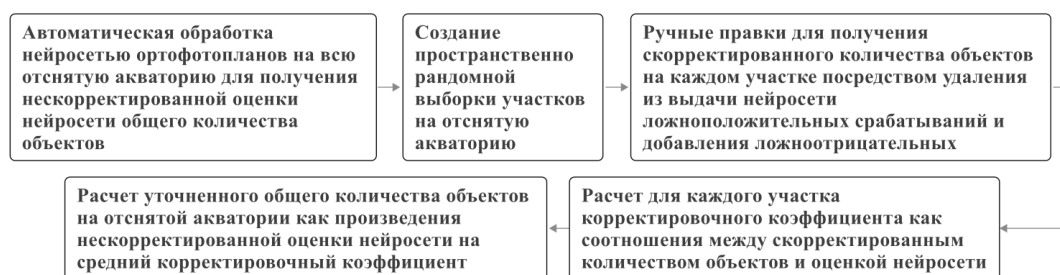


Рис. 7. Этапы расчета общего количества объектов учета на акватории, охваченной беспилотной аэрофотосъемкой

Fig. 7. Stages of calculating the total number of enumerated objects in the water area covered by unmanned aerial photography

Как видно на данной схеме (рис. 7), нецелесообразно подвергать ручной корректировке результаты работы нейросети по всей отснятой акватории, достаточно ограничиться пространственно-случайной выборкой, получить по ней корректировочный коэффициент и посредством его уточнить результаты модели. Очевидно, что в пределах отснятой акватории соотношение между локальным истинным количеством учетных объектов и оценкой нейросети будет разниться ввиду неизбежной пространственной изменчивости качества визуализации объектов на фотоматериалах. Поэтому необходима ручная обработка набора участков для вычисления среднего корректировочного коэффициента в целях пересчета оценки нейросети на уточненное количество объектов. Следует понимать, что в ряде случаев попросту невозможно точно определить количество ложноотрицательных срабатываний модели (маскирование производителей мутностью, избыточной глубиной и блокирующей растительностью, многоуровневые плотные скопления и т.д.), что неизбежно скажется на точности получаемых оценок общего количества на отснятой акватории.

Дополним способы дальнейшей оптимизации нейросети, приведенные нами ранее [Свиридов, Поваров, 2024], новыми рекомендациями. В свете опыта, полученного в ходе векторизации 9638 полигональных меток для обучения нейросети по трем целевым классам (см. табл. 1), стало очевидным, что для создания обучающих библиотек крайне желательно использовать фотоматериалы с присутствием лишь одного вида. Это позволяет существенно снизить нагрузку на оператора настольной ГИС, проводящего векторизацию, повысить ее скорость, минимизировать риски присвоения некорректного класса оцифрованному объекту. Также как для облегчения и ускорения работ по векторизации обучающих данных, так и для повышения качества создаваемой нейросети важно по возможности использовать фотоматериалы с наиболее качественной визуализацией целевых объектов.

Заключение

Выполненная работа демонстрирует для костистых рыб возможность автоматического распознавания живых особей на материалах беспилотной съемки посредством методов ИИ. На обширных обучающих материалах создана нейросеть, способная распознавать на изображениях одновременно нескольких классов объектов, т.е. работать по многовидовым скоплениям, включающим как производителей тихоокеанских лососей, так и снетку. Представлено подробное воспроизводимое техническое описание создания, тестирования и эксплуатации модели глубокого обучения по тихоокеанским лососям на базе настольной ГИС. Изложены факторы, определяющие качество работы нейросети, а также рекомендации по его повышению. Показано, что точность и полноту модели можно рассматривать лишь в контексте качества обрабатываемых ею фотоматериалов, которое может значительно варьировать. Приведены способы оптимизации создания модели и повышения качества ее работы посредством функ-

ционала фотограмметрического и геоинформационного программного обеспечения. Предложена схема перехода от выдачи нейросети по обработанным фотоматериалам к скорректированной оценке тотального количества объектов на отснятой акватории.

Дальнейшая автоматизация беспилотного учета тихоокеанских лососей методами ИИ должна охватить другие виды тихоокеанских лососей, их нерестовые бугры, проводиться с учетом региональной специфики. Предложенный подход по созданию нейросетей на базе настольной ГИС, обладающей полнофункциональным инструментарием для разработки и эксплуатации моделей глубокого обучения, применим для решения аналогичных задач по другим видам рыб и ВБР.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы благодарят сотрудников Хабаровского филиала ВНИРО за участие в сборе материалов.

Authors are grateful to colleagues from Khabarovsk branch of VNIRO for their assistance in materials collection.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена в рамках бюджетного финансирования.

The study was conducted on the basis of budget funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые национальные, институциональные и международные этические принципы соблюдены. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All applicable national, institutional and international ethical guidelines are implemented. Authors claim that they have no conflict of interests.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

В.В. Свиридов и А.Ю. Поваров — сбор и обработка данных, анализ результатов, написание статьи; Д.В. Коцюк — планирование работ, анализ результатов, написание статьи.

V.V. Sviridov and A.Yu. Povarov — data collection and processing, results analysis, text writing and illustrating; D.V. Kotsyuk — survey planning, results analysis, text writing.

Список литературы

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

Свиридов В.В., Коцюк Д.В., Подорожнюк Е.В. Беспилотный фотограмметрический учет тихоокеанских лососей посредством БПЛА потребительского класса // Изв. ТИНРО. — 2022а. — Т. 202, вып. 2. — С. 429–449. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-429-449. EDN: CNQNAF.

Свиридов В.В., Подорожнюк Е.В., Никитин В.Д., Скорик А.В. Модификации беспилотного учета производителей тихоокеанских лососей в реках Сахалинской области и Хабаровского края // Изв. ТИНРО. — 2022б. — Т. 202, вып. 4. — С. 1015–1031. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-1015-1031. EDN: JULFRV.

Свиридов В.В., Поваров А.Ю. Применение методов искусственного интеллекта для автоматизации беспилотного учета отнерестившихся особей кеты в Хабаровском крае // Вопр. рыб-ва. — 2024. — Т. 25, № 4. — С. 113–124. DOI: 10.36038/0234-2774-2024-25-4-113-124.

Attard M.R., Phillips R.A., Bowler E. et al. Review of Satellite Remote Sensing and Unoccupied Aircraft Systems for Counting Wildlife on Land // Remote Sensing. — 2024. — Vol. 16, № 4. — P. 1–23. DOI: 10.3390/rs16040627.

Borowicz A., Le H., Humphries G. et al. Aerial-trained deep learning networks for surveying cetaceans from satellite imagery // PLoS ONE. — 2019. — Vol. 14, № 10: e0212532. DOI: 10.1371/journal.pone.0212532.

- Boulent J., Charry B., Kennedy M. et al.** Scaling whale monitoring using deep learning: A human-in-the-loop solution for analyzing aerial datasets // *Frontiers in Marine Science*. — 2023. — Vol. 10. — P. 1–13. DOI: 10.3389/fmars.2023.1099479.
- Butcher P., Colefax A., Gorkin I. et al.** The drone revolution of shark science: A review // *Drones*. — 2021. — Vol. 5, № 1. — P. 1–8. DOI: 10.3390/drones5010008.
- Desgarnier L., Mouillot D., Vigliola L. et al.** Putting eagle rays on the map by coupling aerial video-surveys and deep learning // *Biological Conservation*. — 2022. — Vol. 267. — P. 109494. DOI: 10.1016/j.biocon.2022.109494.
- Dujon A., Ierodiaconou D., Geeson J. et al.** Machine learning to detect marine animals in UAV imagery: effect of morphology, spacing, behaviour and habitat // *Remote Sensing in Ecology and Conservation*. — 2021. — Vol. 7, № 3. — P. 341–354. DOI: 10.1002/rse2.205.
- Gorkin R., Adams K., Berryman M.J. et al.** Sharkeye: Real-Time Autonomous Personal Shark Alerting via Aerial Surveillance // *Drones*. — 2020. — Vol. 4, № 2. — P. 1–18. DOI: 10.3390/drones4020018.
- Gray P., Bierlich K., Mantell S. et al.** Drones and convolutional neural networks facilitate automated and accurate cetacean species identification and photogrammetry // *Methods in Ecology and Evolution*. — 2019. — Vol. 10, № 9. — P. 1490–1500. DOI: 10.1111/2041-210X.13246.
- Guirado E., Tabik S., Rivas M. et al.** Whale counting in satellite and aerial images with deep learning // *Scientific reports*. — 2019. — Vol. 9, № 1. — P. 14259. DOI: 10.1038/s41598-019-50795-9.
- Infantes E., Carroll D., Silva W. et al.** An automated work-flow for pinniped surveys: a new tool for monitoring population dynamics // *Frontiers in Ecology and Evolution*. — 2022. — Vol. 10. — P. 1–17. DOI: 10.3389/fevo.2022.905309.
- Li J.Y., Duce S., Joyce K.E. et al.** SeeCucumbers: Using Deep Learning and Drone Imagery to Detect Sea Cucumbers on Coral Reef Flats // *Drones*. — 2021. — Vol. 5, № 2. — P. 1–28. DOI: 10.3390/drones5020028.
- Rodofili E., Lecours V., LaRue M.** Remote sensing techniques for automated marine mammals detection: review of methods and current challenges // *Peer J*. — 2022. — Vol. 10. — P. 1–22. DOI: 10.7717/peerj.13540.

References

- Bizikov, V.A., Peterfeld, V.A., Chernook, V.I., Kuznetsov, N.V., Petrov, E.A., Bobkov, A.I., Tkachev, V.V., Sidorov, L.K., and Boltnev, E.A.,** *Metodicheskiye rekomendatsii po provedeniyu ucheta priploda baykal'skoy nerpy (Pusa sibirica) s bespilotnykh letatel'nykh apparatov v Baykal'skom rybokhozyaystvennom bassejne* (Methodological recommendations for the accounting of the offspring of the Baikal seal (*Pusa sibirica*) from unmanned aerial vehicles in the Baikal fishery basin), Moscow: VNIRO, 2021.
- Sviridov, V.V., Kotsyuk, D.V., and Podorozhnyuk, E.V.,** Photogrammetric counts of pacific salmon by means of unmanned aerial vehicles of consumer grade, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 429–449. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-429-449. EDN: CNQHAF.
- Sviridov, V.V., Podorozhnyuk, E.V., Nikitin, V.D., and Skorik, A.V.,** Modifications of unmanned aerial survey on spawners of pacific salmon in the rivers of Sakhalin and Khabarovsk Regions, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 4, pp. 1015–1031. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-1015-1031. EDN: JULFRV.
- Sviridov, V.V. and Povarov, A.Yu.,** Application of artificial intelligence methods to automate post-spawn chum salmon individuals enumeration by means of unmanned aerial vehicles in Khabarovsk Territory, *Vopr. rybolov.*, 2024, vol. 25, no. 4, pp. 113–124. doi 10.36038/0234-2774-2024-25-4-113-124
- Attard, M.R.G., Phillips, R.A., Bowler E., Clarke, P.J., Cubaynes, H., Johnston, D.W., and Fretwell, P.T.,** Review of Satellite Remote Sensing and Unoccupied Aircraft Systems for Counting Wildlife on Land, *Remote Sensing*, 2024, vol. 16, no. 4, pp. 1–23. doi 10.3390/rs16040627
- Borowicz, A., Le, H., Humphries, G., Nehls, G., Höschle, C., Kosarev, V., and Lynch, H.J.,** Aerial-trained deep learning networks for surveying cetaceans from satellite imagery, *PLoS ONE*, 2019, vol. 14, no. 10, art. ID e0212532. doi 10.1371/journal.pone.0212532
- Boulent, J., Charry, B., Kennedy, M., Tissier, E., Fan, R., Marcoux, M., Watt, C., Gagné-Turcotte, A.,** Scaling whale monitoring using deep learning: A human-in-the-loop solution for analyzing aerial datasets, *Frontiers in Marine Science*, 2023, vol. 10, pp. 1–13. doi 10.3389/fmars.2023.1099479
- Butcher, P., Colefax, A., Gorkin, I. Kajiura, S., López, N., Mourier, J., Purcell, C., Skomal, G., Tucker, Ja., Walsh, A., Williamson, Ja., and Raoult, V.,** The drone revolution of shark science: A review, *Drones*, 2021, vol. 5, no 1, pp. 1–8. doi 10.3390/drones5010008

Desgarnier, L., Mouillot, D., Vigliola, L., Chaumont, M., and Mannocci, L., Putting eagle rays on the map by coupling aerial video-surveys and deep learning, *Biological Conservation*, 2022, vol. 267, pp. 109494. doi 10.1016/j.biocon.2022.109494

Dujon, A., Ierodiconou, D., Geeson, J., Arnould, J., Allan, B., Katselidis, K., and Schofield, G., Machine learning to detect marine animals in UAV imagery: effect of morphology, spacing, behaviour and habitat, *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 2021, vol. 7, no. 3, pp. 341–354. doi 10.1002/rse2.205

Gorkin, R., Adams, K., Berryman, M.J., Aubin, S., Li, W., and Davis, A.R., Sharkeye: Real-Time Autonomous Personal Shark Alerting via Aerial Surveillance, *Drones*, 2020, vol. 4, no. 2, pp. 1–18. doi 10.3390/drones4020018

Gray, P., Bierlich, K., Mantell, S., Mantell, S., Friedlaender, A., Goldbogen, J., and Johnston, D., Drones and convolutional neural networks facilitate automated and accurate cetacean species identification and photogrammetry, *Methods in Ecology and Evolution*, 2019, vol. 10, no. 9, pp. 1490–1500. doi 10.1111/2041-210X.13246

Guirado, E., Tabik, S., Rivas, M., Alcaraz-Segura, D., and Herrera, F., Whale counting in satellite and aerial images with deep learning, *Scientific reports*, 2019, vol. 9, no. 1, pp. 14259. doi 10.1038/s41598-019-50795-9

Infantes, E., Carroll, D., Silva, W., Härkönen, T., Edwards, S.V., and Harding, K.C., An Automated Work-Flow For Pinniped Surveys: A New Tool For Monitoring Population Dynamics, *Frontiers In Ecology And Evolution*, 2022, vol. 10, pp. 1–17. doi 10.3389/Fevo.2022.905309

Li, J.Y., Duce, S., Joyce, K.E., and Xiang, W., SeeCucumbers: Using Deep Learning and Drone Imagery to Detect Sea Cucumbers on Coral Reef Flats, *Drones*, 2021, vol. 5, no. 2, pp. 1–28. doi 10.3390/drones5020028

Rodofili, E., Lecours, V., and LaRue, M., Remote sensing techniques for automated marine mammals detection: review of methods and current challenges, *Peer J.*, 2022, vol. 10, pp. 1–22. doi 10.7717/peerj.13540

Поступила в редакцию 4.06.2025 г.

После доработки 2.07.2025 г.

Принята к публикации 8.09.2025 г.

*The article was submitted 4.06.2025; approved after reviewing 2.07.2025;
accepted for publication 8.09.2025*

Научная статья

УДК 597–152.6(282.257.583.1)

DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-535-549

EDN: JPWLEZ



МЕТОДИКА ОЦЕНКИ КОЭФФИЦИЕНТОВ СМЕРТНОСТИ РЫБ ОЗЕРА ХАНКА

М.Е. Шаповалов, Д.Л. Шабельский*

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

Аннотация. Предлагается методика, позволяющая формализовать и уточнить процесс экспертной оценки основных параметров динамики численности популяций рыб (воспроизводства и убыли), запасы которых оцениваются косвенными методами, что может частично компенсировать существующие недостатки данных промысловой статистики. Предлагаемый метод основан на известных методиках и дает возможность использования полученных коэффициентов общей смертности в качестве индикаторов влияния промысла на эксплуатируемые популяции рыб, что позволяет рассматривать их как критерий оценки эффективности применяемых мер регулирования промысла.

Ключевые слова: оз. Ханка, промысловые рыбы, половое созревание, длина тела, коэффициенты смертности

Для цитирования: Шаповалов М.Е., Шабельский Д.Л. Методика оценки коэффициентов смертности рыб озера Ханка // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 3. — С. 535–549. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-535-549. EDN: JPWLEZ.

Original article

A method to estimate the mortality rate of fish in Lake Khanka

Maksim E. Shapovalov*, Dmitry L. Shabelsky**

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

* Ph.D., leading researcher, maksim.shapovalov@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-1172-1765

** leading specialist, dmitrii.shabelski@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0001-5019-4235

Abstract. A new methodic approach is proposed that allows to formalize and refine the expert assessments of the basic parameters of fish population dynamics obtained by indirect methods, such as reproduction and mortality rates, and to compensate partially gaps in fishery statistics. It is based on well-known results of Tyurin [1972], Richter and Yefanov [1977], and Zykov and Slepukurov [1982] concerning the total mortality rate dependence on fishing pressure in exploited fish populations. The mortality rate can be used as a criterion for effectiveness of fishery regulation measures.

Keywords: Lake Khanka, exploited fish population, sexual maturity, body length, mortality rate

* Шаповалов Максим Евгеньевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, maksim.shapovalov@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-1172-1765; Шабельский Дмитрий Леонидович, ведущий специалист, dmitrii.shabelski@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0001-5019-4235.

© Шаповалов М.Е., Шабельский Д.Л., 2025

For citation: Shapovalov M.E., Shabelsky D.L. A method to estimate the mortality rate of fish in Lake Hanka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 3, pp. 535–549. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-535-549. EDN: JPWLEZ.

Введение

Оценки общей смертности рыб часто затруднены, с одной стороны, неполнотой или недостоверностью промысловой статистики, а с другой — трудностью получения информации о величине естественной смертности. В связи с этим все большее внимание уделяется разработке методов расчета параметров динамики численности, в частности коэффициентов естественной смертности, косвенными методами — по наиболее доступным и достоверным данным о темпах роста, возрасте наступления половой зрелости и динамике размерно-возрастного состава. При этом для сбора необходимых данных не требуется больших усилий и времени [Рихтер, Ефанов, 1977]. И хотя некоторые исследователи справедливо полагают, что следует с осторожностью подходить к таким оценкам [Ильин и др., 2014], мы считаем, что в условиях дефицита информации разработка таких методов необходима.

В бассейне оз. Ханка в настоящее время отсутствуют данные прямых учетных ихтиопланктонных съемок, в связи с чем нами предпринята попытка оценить смертность рыб косвенными методами. В настоящей работе применяются некоторые известные в литературе подходы к оценке естественной смертности рыб. Целью работы является адаптация подходов П.В. Тюрина [1972], В.А. Рихтера, В.Н. Ефанова [1977] и Л.А. Зыкова, В.А. Слепокурова [1982] для расчета коэффициентов естественной и общей смертности применительно к популяциям основных промысловых и массовых рыб оз. Ханка.

Материалы и методы

Использованы данные о росте и созревании 14292 экз. 20 видов рыб оз. Ханка, описанные ранее [Шаповалов, 2010; Шаповалов, Королева, 2013]. Возраст определялся по стандартным методикам по чешуе и спилам лучей грудного плавника у сомов и косаток [Правдин, 1966]. Динамика размерно-возрастного состава популяций рыб оз. Ханка оценивалась по данным промысловых и научных уловов за 1996–2024 гг. (более 30 тыс. экз.). Расчет коэффициентов естественной и общей смертности проводился с использованием программы Microsoft Excel. Расчет коэффициентов естественной смертности осуществлен по методикам П.В. Тюрина [1972] и В.А. Рихтера, В.Н. Ефанова [1977], применение которых было подробно рассмотрено на примере пеляди оз. Ендырь Л.А. Зыковым и В.А. Слепокуровым [1982].

П.В. Тюриным [1972] значения коэффициентов естественной смертности определяются графически. При расчете коэффициента естественной смертности в возрасте полового созревания (ϕ_n) он исходил из того, что коэффициенты естественной смертности, являясь знаменателем геометрических убывающих прогрессий численности рыб, связаны с предельным возрастом (Т) U-образной зависимостью. Заданную в табличной форме зависимость между ϕ_n и Т [Тюрин, 1972] для стандартной пробы (суммы членов прогрессии) в 1000 экз. для удобства вычислений описали уравнением

$$\phi_n = 4,77T^{-0,98} \text{ при } T > 6 \text{ [Зыков, Слепокуров, 1982].} \quad (1)$$

Т определяли по уравнению

$$T = (l/p)^{1/q}, \quad (2)$$

где p и q — коэффициенты из уравнения линейного роста рыб вида $l = pt^q$, полученные при определении темпов роста исследуемых видов рыб оз. Ханка.

Определенные таким образом значения Т и ϕ_n исследуемых рыб оз. Ханка представлены в табл. 1 и на рис. 1 (а, метод I).

В.А. Рихтер и В.Н. Ефанов [1977] на основе экспериментальных данных показали, что эмпирическая зависимость между возрастом массового полового созревания (t_m)

Таблица 1
Рассчитанные двумя способами значения мгновенного коэффициента естественной смертности M и коэффициента естественной смертности в возрасте массового полового созревания φ_n промысловых и массовых рыб оз. Ханка

Table 1
Values of the instantaneous coefficient of natural mortality M and the coefficient of natural mortality in the age of mass sexual maturity φ_n for commercial and mass fish species in Lake Khanka calculated in two ways

Вид	Длина, см		Возраст, годы			$\varphi_n = 4,77T^{-0,98}$ (метод I)		M	$\varphi_n = 1 - e^{-M}$ (метод II)	
	L_{max}	L_M	T_{max}	t_M	φ_n	%	%		φ_n	%
Амурская щука <i>Esox reichertii</i> Dybowski, 1869	101,0	48	10,0	4	0,50	50	0,50	0,50	0,33	33
Серебряный карась <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	38,0	21	12,0	4	0,42	42	0,57	0,33	0,33	33
Амурский сазан <i>Cyprinus rubrofuscus</i> LaCepede, 1803	93,0	40	17,0	6	0,30	30	0,43	0,23	0,23	23
Амурский сом <i>Parasilurus asotus</i> (Linnaeus, 1758)	128,0	55	15,0	4	0,34	34	0,50	0,33	0,33	33
Пятнистый конь <i>Hemibarbus maculatus</i> Bleeker, 1871	38,5,0	23	12,0	4	0,42	42	0,43	0,33	0,33	33
Монгольский краснопер <i>Chanodichthys mongolicus</i> (Basilewsky, 1855)	65,0	29	11,0	5	0,45	45	0,43	0,28	0,28	28
Мелкочешуйный желтопер <i>Plagiognathops microlepis</i> (Bleeker, 1871)	56,0	32	13,0	4	0,39	39	0,42	0,33	0,33	33
Горбушка <i>Chanodichthys oxycerphalus</i> (Bleeker, 1871)	42,5	22	11,0	5	0,45	45	0,50	0,28	0,28	28
Уклея <i>Culter alburnus</i> Basilewsky, 1855	35,0	26	10,0	5	0,50	50	0,50	0,28	0,28	28
Черный амурский лещ <i>Megalobrama</i> sp.	58,0	32	12,0	5	0,42	42	0,50	0,28	0,28	28
Корейская востробрюшка <i>Hemiculter leucisculus</i> (Basilewsky, 1855)	19,5	13	6,0	3	—	—	0,77	0,41	0,41	41
Верхоглаз форма 1 (озерный)* <i>Chanodichthys erythropterus</i> (Basilewsky, 1855)	110,0	45	19,4	6	0,26	26	0,26	0,23	0,23	23
Верхоглаз форма 2*	71,0	50	13,2	7	0,38	38	0,21	0,20	0,20	20
Верхоглаз тугорослый*	45,0	25	8,4	4	0,59	59	0,46	0,33	0,33	33
Белый амурский лещ <i>Parabramis pekinensis</i> (Basilewsky, 1855)	53,0	30	15,0	5	0,34	34	0,46	0,28	0,28	28
Уссурийская востробрюшка <i>Hemiculter lucidus</i> (Dybowski, 1872)	18,5	13	6,0	3	—	—	0,77	0,41	0,41	41
Белый толстолобик <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	102,0	65	12,0	6	0,42	42	0,32	0,23	0,23	23
Подуст-чернобрюшка <i>Xenocypris macrolepis</i> (Bleeker, 1871)	32,0	20	6,0	4	—	—	0,53	0,33	0,33	33
Судак <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	72,5	30	10,0	4	0,50	50	0,43	0,33	0,33	33
Косатка-скрипун <i>Tachysurus sinensis</i> Lacépède	31,0	20	10,0	4	0,50	50	0,50	0,33	0,33	33
Амурский змеетолов <i>Channa argus</i> (Cantor 1842)	80,0	40	16,0	3	0,32	32	0,53	0,41	0,41	41
Ящерный пескарь <i>Saurogobio dabryi</i> Bleeker, 1871	26,5	15	10,0	3	0,50	50	0,77	0,41	0,41	41

Примечание. T_{max} и L_{max} — соответственно максимальные расчетные возраст и длина, t_M и L_M — возраст и длина в возрасте массового (более 50 %) полового созревания.
* По данным М.Е. Шаповалова [2010].

и величиной мгновенного коэффициента естественной смертности в этих возрастах (М) справедлива для уравнения

$$Y = 1,521/X^{0,72} - 0,155, \quad (3)$$

где Y — величина естественной мгновенной смертности (М); X — возраст массового полового созревания (t_m).

Рассчитанные значения М представлены в табл. 1.

При этом В.А. Рихтером и В.Н. Ефановым [1977] отмечается, что точность оценок, полученных с помощью предложенного ими эмпирического уравнения, определяется степенью достоверности исходных данных и метод может применяться только для локальных популяций, когда установлен возраст массового (более 50 %) созревания особей в популяции.

Коэффициент естественной смертности в возрасте массового полового созревания вычисляется по формуле, предложенной Л.А. Зыковым и В.А. Слепокуровым [1982]:

$$\phi_n = 1 - e^{-M}. \quad (4)$$

Определенные таким образом значения ϕ_n исследуемых рыб оз. Ханка представлены в табл. 1 и на рис. 1 (б, метод II).

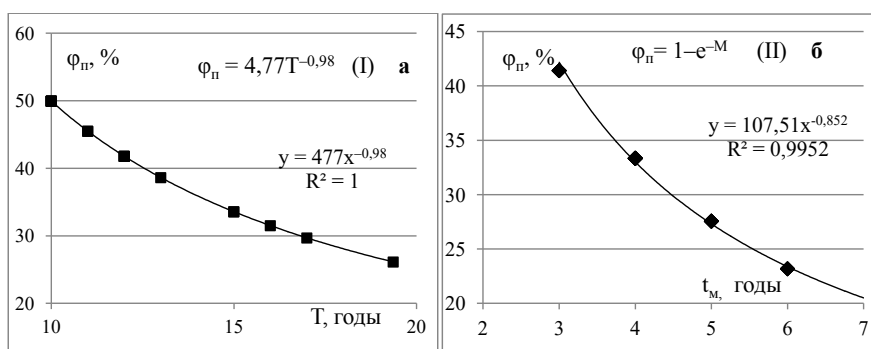


Рис. 1. Рассчитанные двумя способами коэффициенты естественной смертности: по методу П.В. Тюрин [1972] (а, метод I) и Л.А. Зыкова и В.А. Слепокурова [1982] (б, метод II) для рассматриваемых видов рыб оз. Ханка: T — расчетный максимальный возраст; t_m — возраст массового полового созревания

Fig. 1. Natural mortality rates for fish species in Lake Khanka calculated in two ways: а) by the method of P.V. Tyurin [1972]; б) by the method of Zykov and Slepokurov [1982]. T — estimated maximum age; t_m — age of mass sexual maturity

Результаты и их обсуждение

Л.А. Зыков и В.А. Слепокуров [1982] предложили определять коэффициент естественной смертности ϕ_M аналитически, опираясь на числовое отношение длины рыб, достигших полового созревания, l_m к максимальной длине рыб L в популяции. При этом формула имеет вид квадратичной функции:

$$\phi_M = aL^2 + bL + c, \quad (5)$$

где L — длина рыбы; a , b , c — коэффициенты.

Используя уравнение зависимости коэффициентов естественной смертности от длины **амурского сазана**, воспользуемся формулой (5) и построим график функции, отражающий изменение коэффициентов естественной смертности ϕ_M от длины сазана, в виде параболы. Для этого необходимо определить минимальную и максимальную длину сазана, при которой ϕ_M будет близка к 1.

Известно, что формирование численности поколений рыб начинается на стадии оогенеза. В течение последующего периода раннего онтогенеза рыб до перехода на внешнее питание отмечают несколько критических этапов, на которые приходится самая высокая смертность [Журавлёва, 2009]. При этом, согласно рыбоводным нор-

мативам, диапазон допустимых потерь рыболовной продукции на отдельных этапах выращивания молоди растительноядных рыб может достигать значительных величин: количество самок, отдавших некачественную икру, — 20 %; количество неоплодотворенной икры — 10 %; отход икры за период инкубации — 30 %; отход за период выдерживания — 60 %; потери за период выращивания молоди — 70 % [Бурлаченко, Яхонтова, 2015]. Для карповых показатель оплодотворенности икры составляет 78–89 %, а выживаемость личинок в нормальных условиях может достигать 60–70 % [Рыжков, 1987]. Таким образом, коэффициент смертности личинок карповых рыб в почти идеальных условиях рыбоводства — 30–70 %.

В связи с этим за исходную точку для построения параболы мы принимаем длину сазана при переходе на внешнее питание (стадия развития малек), которая составляет около 1 см [Крыжановский и др., 1951]. Смертность молоди сазана на ранних этапах развития (до перехода на внешнее питание) в естественных условиях оз. Ханка по нашей экспертной оценке составляет 99,9 %.

Смертность в возрасте массового полового созревания, которое у сазана наступает в 6 лет при длине 40 см, — 23 % (табл. 1). Третью точку, необходимую для построения параболы, получаем, воспользовавшись свойством симметричности функции параболы. При построении графика этой теоретической функции максимальная длина сазана, при которой коэффициент естественной смертности φ_M приближается к 1, была равна 80 см (рис. 2).

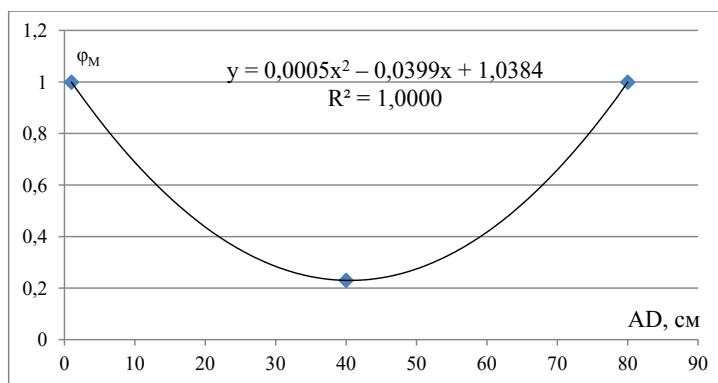


Рис. 2. График зависимости коэффициента естественной смертности φ_M от длины сазана L (AD, см)

Fig. 2. Natural mortality rate φ_M dependence on body length L (AD, cm) for amur carp

Полученная линия показывает зависимость естественной смертности φ_M от длины сазана L :

$$\varphi_M = 0,0005L^2 - 0,0399L + 1,0384. \quad (6)$$

Используя полученную формулу и рассчитанный из эмпирических данных размерно-возрастной ключ, построим графики распределения коэффициентов естественной смертности сазана оз. Ханка по возрасту и по длине (рис. 3, 4, табл. 2).

Принимая во внимание, что рыбы младших возрастов промысловому воздействию практически не подвергаются, левая часть графика зависимости смертности от возраста (рис. 3) от 0 до 5 лет рассматривается в наших расчетах как соответствующая реально происходящим демографическим процессам в популяциях рыб в оз. Ханка на ранних стадиях развития и отражающая естественную смертность до вступления в промысел.

Промысловому изъятию в популяции сазана в оз. Ханка подвергаются особи начиная с возраста 6 лет, что соответствует длине около 40 см, поэтому правая часть этого графика от 6 лет и далее должна быть пересчитана с учетом промысловой смертности. Влияние промысловой смертности на естественную смертность сазана неиз-

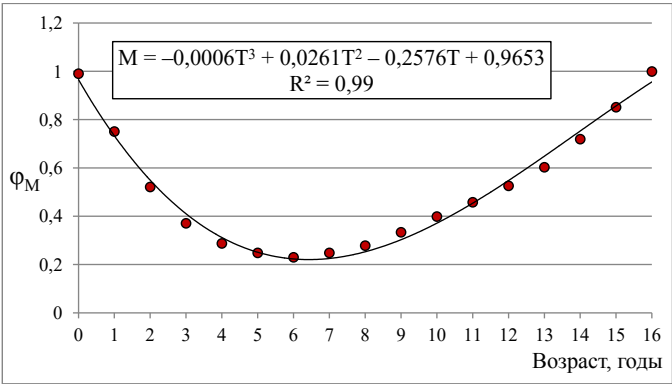


Рис. 3. Зависимость коэффициентов естественной смертности φ_M от возраста сазана T
Fig. 3. Natural mortality rate φ_M dependence on age T for amur carp

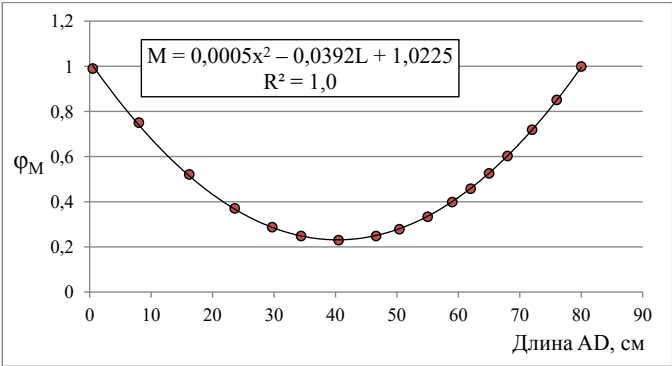


Рис. 4. Зависимость коэффициентов естественной смертности φ_M от длины сазана AD
Fig. 4. Natural mortality rate φ_M dependence on lifespan of amur carp

Таблица 2
Значения коэффициентов естественной смертности φ_M размерно-возрастных классов сазана оз. Ханка

Natural mortality rate φ_M of amur carp in Lake Khanka, by size and age classes

Возраст, годы	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
L (AD), см	0,5	8	16,2	23,6	29,7	34,4	40,5	46,6	50,4	55	59	62	65	68	72	76	80
M, %	0,99	0,75	0,52	0,37	0,29	0,25	0,23	0,25	0,28	0,33	0,40	0,46	0,53	0,60	0,72	0,85	1,00

вестно, поэтому рассматриваем правую часть кривой как сумму естественной (φ_M) и промысловой (φ_F) смертности — общую смертность φ_z .

Для расчета распределения коэффициентов общей смертности с 6 лет до максимального возраста использованы данные о размерах и возрасте сазана в промысловых уловах (табл. 3).

Максимальным возрастом рыб в уловах принят тот, после которого доля рыб более старших возрастов в сумме не превышает 1 % от всех рыб в улове. Максимальный возраст сазана в уловах, таким образом, определен в 13 лет (табл. 3).

Однако установления точки предельного возраста недостаточно для построения кривой распределения φ_z в старших возрастах. При проведении расчетов численности поколений от возраста массового созревания (100 %) до почти полного исчезновения (менее 1 %) при заданном значении максимального возраста выяснилось, что ни прямое, ни параболическое распределение φ_z не подходит, так как при указанных типах распределения функции смертности от возраста численность поколений снижается до

Таблица 3
Возрастной состав промысловых уловов сазана в оз. Ханка за 2020–2024 гг., %

Table 3
Age composition of amur carp in commercial catches in Khanka Lake in 2020–2024, %

Год	Возраст, годы														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
2020	1,2	1,2	11,9	13,1	16,7	13,1	8,3	4,8	3,6	7,1	9,5	8,3	–	1,2	–
2021	–	–	1,5	4,6	15,8	44,4	18,1	6,6	3,5	1,9	1,9	1,2	–	0,5	–
2022	–	–	–	3,2	24,1	30,5	22,0	6,4	5,3	2,7	2,1	2,1	0,5	1,1	–
2023	–	–	0,8	5,5	27,4	30,5	19,8	8,9	6,0	0,5	0,3	0,3	–	–	–
2024	–	–	2,1	13,8	23,8	36,7	10,7	7,1	2,6	1,2	0,9	0,2	0,2	0,5	0,2
Среднее	1,2	1,2	4,1	8,0	21,6	31,0	15,8	6,7	4,2	2,7	2,9	2,4	0,4	0,8	0,2

ноля раньше, чем поколение достигает предельного возраста 13 лет. Форма функции распределения естественной смертности в зависимости от возраста была принята как одновершинная, U-образная, с резким увеличением смертности в начале и конце жизни рыб [Тюрин, 1972]. Дальнейший анализ показал, что заданным параметрам распределения φ_z для старших возрастов наиболее всего отвечает функция полинома 3-й степени вида:

$$y_t = ax^3 + bx^2 + cx + d, \tag{7}$$

где y_t — общая смертность φ_z в возрасте t (%), а x — длина сазана (AD, см) в возрасте t ; a, b, c, d — коэффициенты, которые были подобраны автоматически с использованием функции «Подбор параметра» в Microsoft Excel (табл. 4).

Такой же подход к расчету коэффициентов уравнения был применен в работе Н.А. Шиловой и А.В. Семушина [2011]. Для этого в каждом возрастном классе определялось среднее значение доли рыб (D), доживших от возраста перед началом промысла (5 лет) до предельного возраста 13 лет. Далее строилась оптимизационная задача: поиск коэффициентов a, b, c и d для уравнения, при которых минимизируется разница между расчетной величиной выживших рыб к предельному возрасту ($D_{\text{расч}}$) и рассчитанная на предыдущем этапе доля рыб (D):

$$|D - D_{\text{расч}}| \rightarrow \min. \tag{8}$$

При использовании функции «Подбор параметра» применялись ограничения, накладываемые на результирующую функцию. Первая группа ограничений предназначена для обеспечения одновершинности кривой: минимальное значение смертности рассчитано для возраста массового созревания гонад (см. табл. 1), и в последующие годы жизни рыб величина естественной смертности увеличивается. Величины смертности для текущего возраста, большего, чем возраст массового полового созревания, больше соответствующих величин предыдущего возраста:

$$\varphi_T > \varphi_{T-1}. \tag{9}$$

Вторая группа ограничений: распределение коэффициентов смертности должно иметь U-образный вид, где максимальные величины смертности наблюдаются на первом и на последних годах жизни. Дополнительное ограничение для предельного возраста сазана: общая смертность (φ_z) в предельном возрасте равна 100 %.

Рассчитанные коэффициенты естественной (возраст 1–16 лет) и общей (возраст 6–13 лет) смертности сазана оз. Ханка представлены на рис. 5. Как видно, коэффициенты общей смертности выше, чем

Таблица 4
Коэффициенты уравнения (7), рассчитанные с использованием функции «Подбор параметра» в Microsoft Excel

Table 4
Coefficients of equation (7) fitted with the Select Parameter function in Microsoft Excel

Коэффициент	Значение
a	0,302955
b	–6,36207
c	44,23166
d	–65,4138

рассчитанные коэффициенты естественной смертности (ϕ_M), что, по нашему мнению, отражает влияние промысла на динамику численности интенсивно эксплуатируемой популяции сазана оз. Ханка.

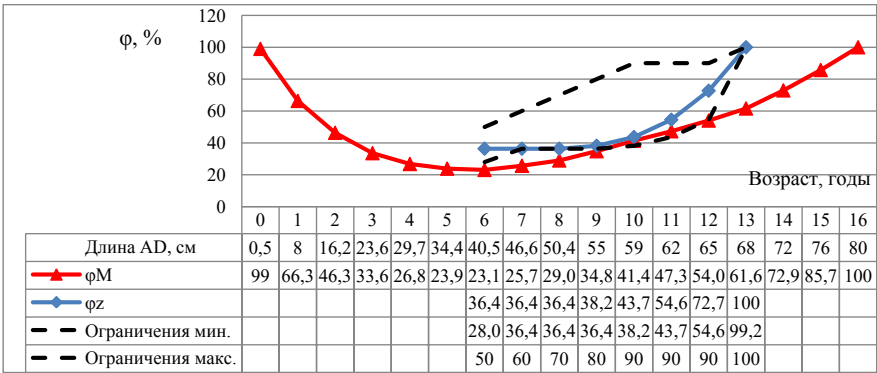


Рис. 5. Распределение значений смертности сазана оз. Ханка по возрастам: ϕ_M — коэффициенты естественной смертности в возрасте 1–16 лет; ϕ_z — коэффициенты общей смертности в возрасте 6–13 лет

Fig. 5. Natural and total mortality rate of amur carp in Lake Khanka, by age classes: ϕ_M — natural mortality rate at the age of 1–16 years; ϕ_z — total mortality rate at the age of 6–13 years

Аналогичным образом были рассчитаны значения коэффициентов смертности для ряда основных промысловых видов рыб в оз. Ханка (рис. 6–13).

Серебряный карась в оз. Ханка достигает длины (AD) 38 см и массы 1,5 кг. Средняя длина (AD) в уловах — 19–24 см, масса — 230–450 г. Половозрелость в оз. Ханка наступает при достижении длины (AD) около 18–23 см в возрасте 3+...5+ лет [Горяинов и др., 2014].

Согласно Приказу Министерства сельского хозяйства РФ от 6 мая 2022 г. № 285 «Об утверждении Правил рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна» (с изменениями и дополнениями в редакции от 10.03.2023 г.) промысловая длина карася в оз. Ханка (AC) — 20 см, что соответствует возрасту 5 лет (табл. 5).

Как видно на рис. 6, распределения расчетных коэффициентов естественной и общей смертности практически совпадают. Это может свидетельствовать о незначительном влиянии промысла на состояние популяции карася в оз. Ханка, что подтверждается данными о промысле этого вида.

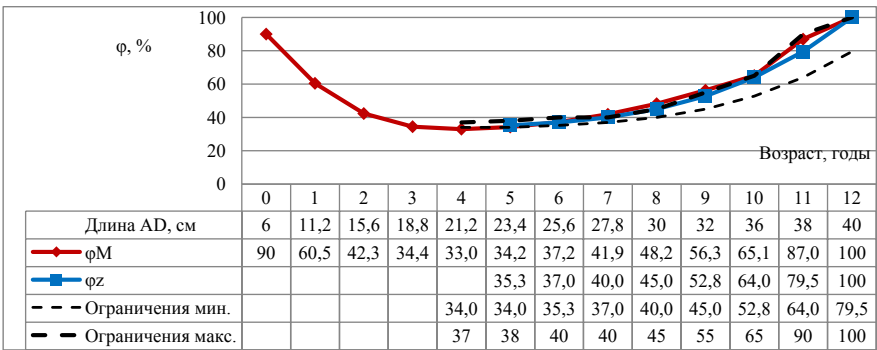


Рис. 6. Распределение значений смертности серебряного карася оз. Ханка по возрастам
Fig. 6. Mortality rate of silver carp in Lake Khanka, by age classes

Амурская щука в оз. Ханка достигает длины более 100 см и массы 10,5 кг. Средняя длина в промысловых уловах в озере составляет 51 см, масса 1,5 кг. Половозрелость в оз. Ханка наступает иногда уже в возрасте 2+ лет, но в основной массе щука созревает

Таблица 5

Промысловый размер водных биоресурсов при осуществлении промышленного и (или) прибрежного рыболовства во внутренних водах Российской Федерации, за исключением внутренних морских вод Российской Федерации (с сокращениями)
(Приказ Министерства сельского хозяйства РФ от 6 мая 2022 г. № 285)

Table 5

Commercial size established for industrial and (or) coastal fishing of aquatic biological resources in the internal waters of the Russian Federation, excluding the internal sea waters
(from: Order of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation dated May 6, 2022 No. 285)

№	Вид водных биоресурсов	Промысловый размер*, не менее (см)
1	Сазан в бассейне р. Амур и оз. Ханка	42
2	Карась в р. Амур и в бассейне оз. Ханка	20
3	Щука в водных объектах Приморского края	60
4	Сом пресноводный	50
5	Конь	20
6	Верхогляд	60
7	Краснопер монгольский	30
8	Горбушка	20
9	Судак**	—

* Промысловый размер водных биоресурсов определяется в свежем виде у рыб путем измерения длины от вершины рыла (при закрытом рте) до основания средних лучей хвостового плавника.

** Промысловый размер не установлен.

в возрасте 3+...4+ лет при длине около 35–40 см [Горяинов и др., 2014]. В уловах отмечаются особи с возраста 4 лет, что соответствует промысловой длине 60 см (табл. 5).

Распределения расчетных коэффициентов естественной и общей смертности практически совпадают (рис. 7), что подтверждает незначительность влияния промысла на состояние популяции амурской щуки в оз. Ханка, и это отмечается многолетними данными промысловой статистики.

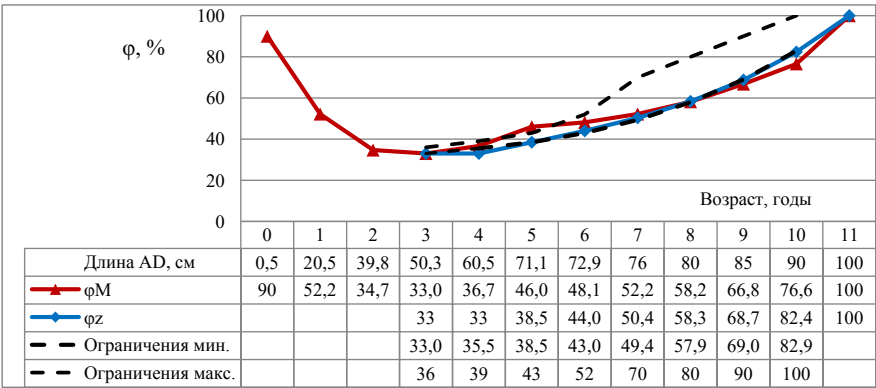


Рис. 7. Распределение значений смертности щуки амурской оз. Ханка по возрастам
Fig. 7. Mortality rate of amur pike in Lake Khanka, by age classes

Амурский сом в оз. Ханка достигает длины (АД) 118 см и массы 17 кг. Средняя длина (АД) в уловах — 50–60 см, масса — 1,5–2,0 кг, самок — 56,0 см и 1,8 кг, самцов — 46,6 см и 1,1 кг. Половозрелость сома в оз. Ханка наступает при достижении длины (АД) около 35 см в возрасте 3+, но в основном в 4+ [Горяинов и др., 2014]. В уловах отмечаются особи с возраста 4 лет, что в общем соответствует промысловой длине 50 см (табл. 5).

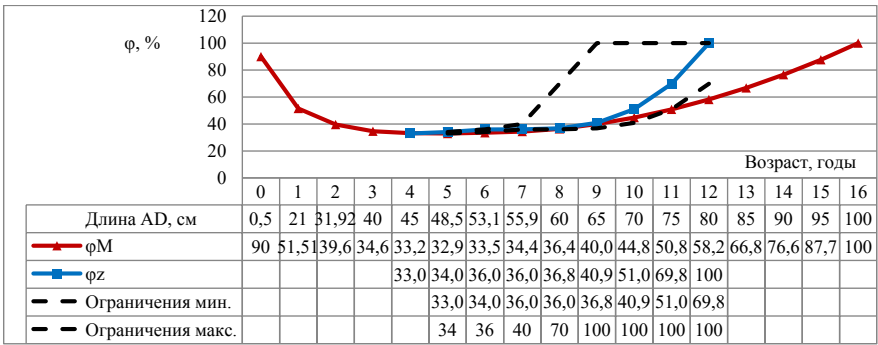


Рис. 8. Распределение значений смертности амурского сома оз. Ханка по возрастам
Fig. 8. Mortality rate of amur catfish in Lake Khanka, by age classes

Как видно на рис. 8, распределение расчетных коэффициентов общей смертности выше, чем естественной, что может указывать на заметное влияние промысла, снижающее численность старших возрастных групп в популяции амурского сома в оз. Ханка.

Пятнистый конь в оз. Ханка достигает длины (AD) 27 см и массы 390 г. Средние размеры в уловах — 22,9 см, масса — 244 г, самок — 22,7 см и 238 г, самцов — 23,0 см и 247 г. Половозрелым становится иногда на четвертом, но в основном на пятом году жизни (4+) [Горяинов и др., 2014], в этом же возрасте достигает промысловых размеров (табл. 5).

Промыслом затрагиваются старшие возрастные группы популяции пятнистого коня оз. Ханка (рис. 9), что соответствует имеющимся данным промысловой статистики.

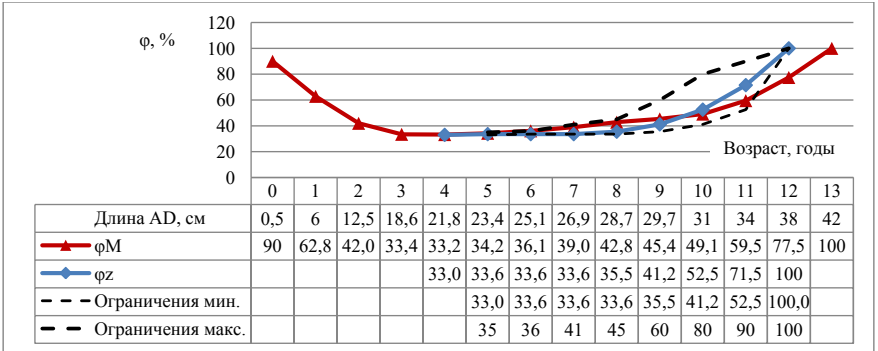


Рис. 9. Распределение значений смертности пятнистого коня оз. Ханка по возрастам
Fig. 9. Mortality rate of spotted steed in Lake Khanka, by age classes

Верхогляд. Установлено, что в оз. Ханка обитают 3 формы верхогляда, различающиеся темпом роста и рядом особенностей биологии [Шаповалов, 2010] (табл. 6). При этом в промысловых уловах верхогляд озерной и речной форм не разделяется, а тугорослый промыслом не осваивается. В связи с этим размерно-возрастной состав и общая смертность в уловах определялись для верхогляда озерной формы как наиболее массовой и быстрорастущей (табл. 6).

Анализ распределения коэффициентов смертности верхогляда в оз. Ханка (рис. 10) показывает, что промысел оказывает заметное воздействие на смертность в старших возрастных группах озерной и речной форм.

Монгольский краснопер в оз. Ханка достигает длины (AD) 54 см и массы 2 кг. Средняя длина (AD) в уловах — 30,0–33,0 см, масса — 0,5–0,6 кг, самок — 35,8 см и 700 г, самцов — 33,7 см и 550 г. Половозрелость краснопера в оз. Ханка наступает при

Таблица 6
Размеры и возраст созревания верхогляда разных форм оз. Ханка [Шаповалов, 2010]
Table 6
Size and age of maturation for certain forms of predatory carp-skygazer in Lake Khanka [Shapovalov, 2010]

Параметр	Пол	Озерная (форма 1)	Речная (форма 2)	Тугорослая (форма 3)
Минимальный размер созревания (AD), см	Самки	42	33,5	18,5
	Самцы	40	22,5	17,3
Минимальный возраст созревания, годы	Самки	5	4	3
	Самцы	4	3	3
Возраст массового созревания, годы	Самки	6	8	4
	Самцы	5	7	4
Размер массового созревания (AD), см	Общее	40–50	45–55	20–25
Максимальный размер, см	Общее	110	71	45
Максимальный возраст, годы	Общее	20	15	12

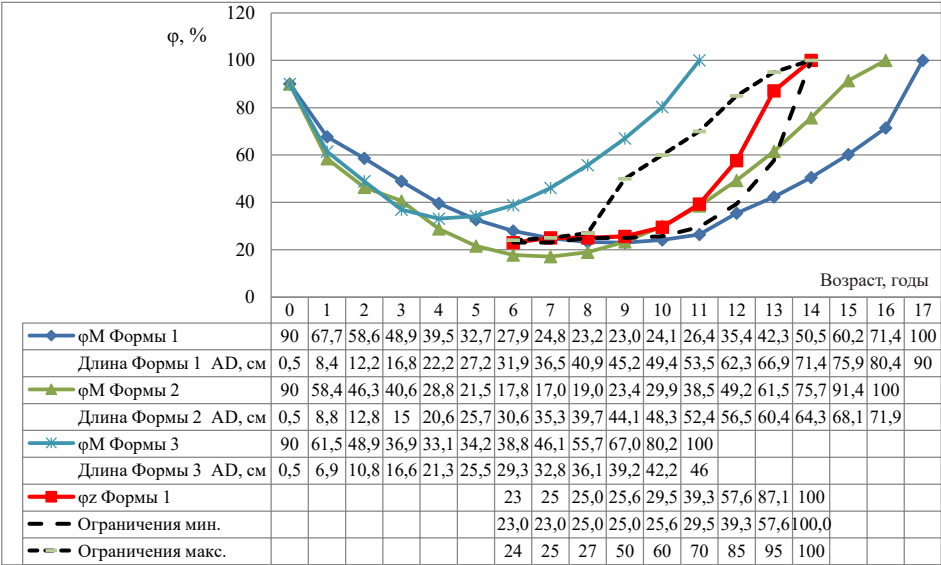


Рис. 10. Распределение значений смертности разных форм верхогляда оз. Ханка по возрастам
Fig. 10. Mortality rate for certain forms of predatory carp-skygazer in Lake Khanka, by age classes

достижении длины (AD) около 25–30 см в возрасте 4+ [Горяинов и др., 2014]. Промысловый размер 30 см (см. табл. 5), возраст — 6 лет.

Расчетные коэффициенты естественной и общей смертности практически совпадают (рис. 11), что может свидетельствовать о незначительности влияния промысла на состояние популяции монгольского краснопера в оз. Ханка, что подтверждается многолетними данными промысловой статистики.

Горбушка в оз. Ханка достигает длины (AD) 42,5 см и массы 1122 г (отмечена в 1992 г.). Средние размеры в уловах — 23,5 см, масса 196,0 г, самок — 25,2 см и 224,5 г, самцов — 22,8 см и 167,0 г. Половозрелость горбушки в оз. Ханка наступает при достижении длины (AD) около 22 см в возрасте 4+ [Горяинов и др., 2014], что соответствует установленной промысловой длине (табл. 5).

Как видно на рис. 12, расчетные коэффициенты естественной и общей смертности практически совпадают, что показывает незначительность влияния промысла на состояние популяции горбушки оз. Ханка и подтверждается многолетними данными промысловой статистики.

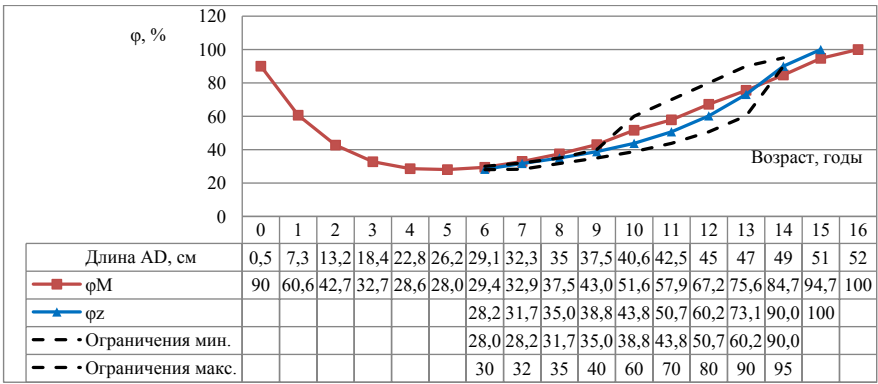


Рис. 11. Распределение значений смертности монгольского краснопера оз. Ханка по возрастам

Fig. 11. Mortality rates of mongolian redfin in Lake Khanka, by age classes

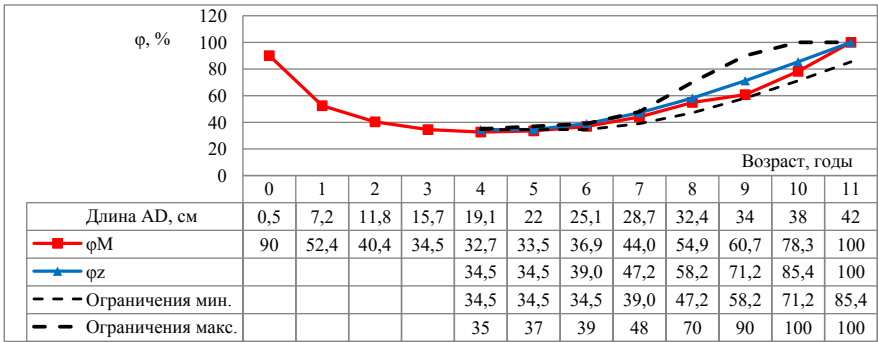


Рис. 12. Распределение значений смертности горбушки оз. Ханка по возрастам

Fig. 12. Mortality rate of predatory carp *Chanodichthys oxyccephalus* in Lake Khanka, by age classes

Судак в оз. Ханка достигает длины (AD) 73 см и массы более 5 кг. Средняя длина (AD) в уловах 40–50 см, масса — 1–2 кг. Средняя длина самок — 54 см, масса 2,3 кг, самцов — 50 см и 1,7 кг. Половозрелость судака наступает при достижении длины (AD) около 30 см в возрасте 2+...4+. Промысловый размер судака в оз. Ханка не установлен. По данным из промысловых уловов интенсивно добываются особи длиной от 40 см в возрасте от 4+.

Анализ распределения коэффициентов смертности показывает (рис. 13), что общая смертность рыб в старших возрастах выше, чем естественная, что может свидетельствовать о заметном воздействии промысла на популяцию судака в оз. Ханка.

Заключение

Проведенное исследование с использованием имеющихся в нашем распоряжении данных о биологии размножения и размерно-возрастном составе популяций массовых промысловых видов рыб оз. Ханка продемонстрировало примеры эффективного применения разработанной методики для расчета коэффициентов естественной смертности рыб пресноводных водоемов по данным о возрасте полового созревания.

При условии, что распределение коэффициентов естественной смертности в зависимости от возраста имеет U-образный вид, а массовое половое созревание рыб происходит при достижении ими половины максимальной длины, можно рассчитать коэффициенты естественной смертности для всех размерно-возрастных классов в популяции.

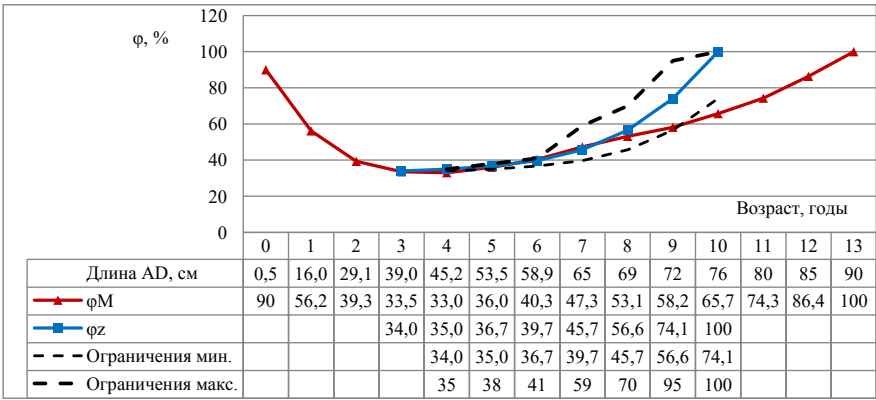


Рис. 13. Распределение значений смертности судака оз. Ханка по возрастам
Fig. 13. Mortality rates of zander in Lake Khanka, by age classes

При помощи функции подбора параметров был разработан способ определения коэффициентов общей смертности для популяции по имеющимся данным о возрастном составе. Сравнение характера распределения показателей коэффициентов общей и естественной смертности может служить индикатором влияния промысла на эксплуатируемые популяции рыб и являться критерием оценки эффективности применяемых мер регулирования промысла.

Для таких видов, как карась, щука, конь пятнистый и краснопер монгольский, коэффициенты естественной смертности для некоторых возрастов превышают значения коэффициентов общей смертности (см. рис. 5, 6, 8, 10). Данные объекты обладают высокой численностью в озере, но слабо осваиваются промыслом, в связи с чем, с одной стороны, мы имеем мало данных о динамике размерно-возрастного состава уловов, а с другой — промысел, скорее всего, не оказывает заметного влияния на популяции этих видов. Таким образом, данное наблюдение может являться следствием либо недостаточности промысловых данных, либо, что близко к реальности, практического отсутствия влияния промысла на динамику численности этих видов рыб, что и отражается на графиках распределения коэффициентов смертности, показывая в том числе уровень чувствительности этого метода.

Предлагаемая методика позволяет формализовать и уточнить процесс экспертной оценки основных параметров динамики численности популяций рыб (воспроизводства и убыли), запасы которых оцениваются косвенными методами, что может частично компенсировать существующие недостатки данных промысловой статистики. Методика может использоваться в моделях динамики численности рыб в условиях дефицита промысловой информации.

Сравнение характера распределения показателей коэффициентов общей и естественной смертности подтверждает возможность использования их как индикаторов влияния промысла на эксплуатируемые популяции рыб и рассматривать как критерий оценки эффективности применяемых мер регулирования промысла.

Полученные в ходе исследования зависимости могут быть применены при разработке моделей динамики численности локальных популяций как пресноводных, так и морских рыб.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность рецензентам за ценные замечания, полученные при подготовке работы.

The authors are thankful to anonymous reviewers for their valuable comments useful for the article.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

This 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.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

The authors declare no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

М.Е. Шаповалов — подготовка и анализ исходных данных, Д.Л. Шабельский — подбор методов и анализ данных.

M.E. Shapovalov — field observations, processing and analyzing the data of observations, D.L. Shabelsky — selection of methods and data analysis.

Список литературы

Бурлаченко И.В., Яхонтова И.В. Рыбоводные технологии в искусственном воспроизводстве: современное состояние, проблемы, решения // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 153. — С. 137–153.

Горяинов А.А., Барабанщиков Е.И., Шаповалов М.Е. Рыбохозяйственный атлас озера Ханка. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — 205 с.

Журавлёва Н.Г. Влияние абиотических и биотических факторов среды на выживаемость эмбрионов и молоди рыб // Вестн. МГТУ. — 2009. — Т. 12, № 2. — С. 338–343.

Зыков Л.А., Слепокуров В.А. Уравнение для оценки коэффициентов естественной смертности рыб (на примере пеляди оз. Ендырь-Согомский) // Рыб. хоз-во. — 1982. — № 3. — С. 36–37.

Ильин О.И., Трофимов И.К., Золотов А.О. и др. Оценка естественной смертности тресковых рыб (Gadidae) прикамчатских вод // Тр. ВНИРО. — 2014. — Т. 151. — С. 75–80.

Крыжановский С.Г., Смирнов А.И., Соин С.Г. Материалы по развитию рыб Амура // Тр. Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. — М. : МОИП, 1951. — Т. 2. — С. 78–79.

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

Рихтер В.А., Ефанов В.Н. Об одном из подходов к оценке естественной смертности рыбных популяций // Тр. АтлантНИРО. — 1977. — Вып. 73. — С. 77–85.

Рыжков Л.П. Озерное товарное рыбоводство : моногр. — М. : Агропромиздат, 1987. — 334 с.

Тюрин П.В. «Нормальные» кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как основа регулирования рыболовства // Изв. ГосНИОРХ. — 1972. — Т. 71. — С. 403–427.

Шаповалов М.Е. Внутривидовая структура верхогляда *Chanodichthys erythropterus* озера Ханка // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 36–60.

Шаповалов М.Е., Королева В.П. Сроки нереста, плодовитость и воспроизводительная способность некоторых видов рыб оз. Ханка // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 175. — С. 69–92.

Шилова Н.А., Семушин А.В. Расчет показателей естественной смертности для популяции *Laminaria saccharina* (L) Lamour // Вестн. Поморского ун-та. Серия: Естественные науки. — 2011. — № 4. — С. 96–101.

References

Burlachenko, I.V. and Yakhontova, I.V., Aquaculture Technologies in Restocking: the Modern Status, the Problems and Solutions, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 153, pp. 137–153.

Goryainov, A.A., Barabanshchikov, Ye.I., and Shapovalov, M.Ye., *Rybohozyajstvennyj atlas ozera Khanka* (Fishery Atlas of Lake Khanka), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

Zhuravlyova, N.G., Dependence of abiotic and biotic environmental factors on probability of embryos and young fish survival, *Vestn. Murm. Gos. Tekh. Univ.*, 2009, vol. 12, no. 2, pp. 338–343.

Zykov, L.A. and Slepokurov, V.A., Equation for assessing the coefficients of natural mortality of fish (using the example of peled from Lake Endyr-Sogomsky), *Rybn. Khoz.*, 1982, no. 3, pp. 36–37.

Ilin, O.I., Trofimov, I.K., Zolotov, A.O., Terentyev, D.A., Novikova, O.V., and Varkentin, A.I., Estimation of Instantaneous Natural Mortality Rate of Gadidae Family of the Kamchatka Shelf, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 151, pp. 75–80.

Kryzhanovsky, S.G., Smirnov, A.I., and Soin, S.G., Amur Fish Development Materials, *Tr. Amurskoy ikhtiologicheskoy ekspeditsii 1945–1949 gg.*, Moscow: Mosk. O-vo Ispyt. Prir., 1951, vol. 2, pp. 78–79.

Pravdin, I.F., *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh)* (Guide to the Study of Fish (Mainly Freshwater)), 4th ed., Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.

Rikhter, V.A. and Yefanov, V.N., On one of the approaches to the estimate of fish population natural mortality, *Tr. Atlant. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1977, vol. 73, pp. 77–85.

Ryzhkov, L.P., *Ozornoye tovarnoye rybovodstvo* (Lake commercial fish farming), Moscow: Agropromizdat, 1987.

Tjurin, P.V., “Normal” curves of survival and natural mortality rates in fish as the theoretical basis for fishing regulation, *Izv. Gos. Nauchno-Issled. Inst. Ozer. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1972, vol. 71, pp. 403–427.

Shapovalov, M.E., Intraspecific structure of skygazer *Chanodichthys erythropterus* in Khanka Lake, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 162, pp. 36–60.

Shapovalov, M.E. and Koroleva, V.P., Time of spawning, fecundity, and reproduction ability for certain fish species in Lake Khanka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 175, pp. 69–92.

Shilova, N.A. and Semushin, A.V., Estimation of natural mortality indices for *Laminaria saccharina* (L) Lamour population, *Vestn. Pomor University. Series: Natural Sciences*, 2011, no. 4, pp. 96–101.

Prikaz Ministerstva sel'skogo khozyaystva RF ot 6 maya 2022 g. № 285 «Ob utverzhdenii pravil rybolovstva dlya Dal'nevostochnogo rybokhozyaystvennogo basseyna» (Order of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation dated May 6, 2022 No. 285 “On approval of the Fishing Rules for the Far Eastern Fishery Basin”), Moscow, 2022.

Поступила в редакцию 25.03.2025 г.

После доработки 7.08.2025 г.

Принята к публикации 8.09.2025 г.

The article was submitted 25.03.2025; approved after reviewing 7.08.2025; accepted for publication 8.09.2025