



Промысловые виды и их биология

Количественные закономерности распределения обькрения на естественных нерестилищах охотской сельди

А.А. Дуленин, Д.С. Диденко

Хабаровский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ХабаровскНИРО»), Амурский бульвар, 13а, г. Хабаровск, 680030
E-mail: dulenin@mail.ru

Цель работы состояла в ретроспективном анализе количественных характеристик обькрения на естественных нерестилищах охотской популяции сельди, расположенных в пределах сублиторального пояса макрофитов основной части ее нерестового ареала, т.е. у северо-западного побережья Охотского моря в границах Хабаровского края.

Основным методом сбора материалов послужили специализированные водолазные съёмки на нерестилищах, выполненные единообразно, в одних и тех же районах в 2008–2020 гг.

В результате были проанализированы данные о межгодовой динамике общей площади нерестилищ, количества ежегодно откладываемой на макрофиты икры и расчётной численности нерестового запаса. Рассмотрена временная и пространственная динамика площадей локальных нерестилищ, плотностей обькрения, массовых долей икры на макрофитах. Установлено, что количество отложенной сельдью икры связано сильно выраженной степенной зависимостью с площадью локальных нерестилищ ($y = 0,41x^2 + 3,27x + 0,46$; $R^2 = 0,87$; $F = 1182,8$; $p < 0,0001$). При этом количество икры оказалось слабо связано с плотностью обькрения ($R^2 = 0,14$) и массовой долей икры на макрофитах ($R^2 = 0,25$). Тестовые расчёты количества отложенной икры по уравнению зависимости от площади локальных нерестилищ показали высокое сходство результатов ($r_s = 0,94$) с расчётами стандартным методом (с использованием показателей площади и плотности обькрения). Установлено, что плотности и массовые доли обькрения относительно равномерно распределяются по глубине и в широтном направлении.

Заключение. Выявленные закономерности могут быть использованы для рационализации учетных съёмок и для расчёта нерестового запаса.

Ключевые слова: охотская сельдь *Clupea pallasii*, естественные нерестилища, обькрение, закономерности распределения.

Quantitative regularities of roe distribution on natural spawning grounds of Okhotsk herring within the macrophyte belt

Aleksandr A. Dulenin, Dmitry S. Didenko

Khabarovsk Branch of VNIRO («KhabarovskNIRO»), 13a, Amursky boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia

The aim of this paper is the retrospective analysis of quantitative characteristics of roe coverage on natural spawning grounds of Okhotsk herring within the sublittoral macrophyte belt in the main part of its spawning range (the northwestern coast of the Sea of Okhotsk within Khabarovsk Krai).

Methods. The main data collecting method were the specialized SCUBA roe surveys on the spawning ground, carried out uniformly in the same areas in 2008-2020.

As results, spawning grounds total area interannual dynamics, annual amount of roe deposited on macrophytes, and spawning stock estimates, calculated by these indicators according to the generalized data were analyzed. The temporal and spatial dynamics of the local spawning areas, roe density and mass ratios on macrophytes were analyzed. It was found that the amount of roe laid by herring is associated with a strongly pronounced power dependence with the area of local spawning grounds ($y = 0.41x^2 + 3.27x + 0.46$, $R^2 = 0.87$, $F = 1182.8$, $p < 0.0001$). At the same time, the amount of roe turned out to be weakly related to the density of its laing ($R^2 = 0.14$) and the mass fraction of roe on macrophytes ($R^2 = 0.25$). Test calculations of the amount of laid roe using the equation of dependence on the area of local spawning grounds showed a high similarity of the results ($r_s = 0.94$) with the calculations by the standard method (using indicators of area and roe density). Therefore, deposited roe quantity is suggested to be calculated from the equation of its relationship with the spawning grounds area estimates. It has been found that roe densities and mass fractions are relatively evenly distributed over depth and latitude.

Conclusion. The revealed patterns can be used to rationalize roe survey and for the herring stock assessment.

Keywords: Pacific herring *Clupea pallasii*, Okhotsk population, natural spawning grounds, roe coverage, distribution regularities, deposited roe estimation.

ВВЕДЕНИЕ

Из нескольких популяций сельди (*Clupea pallasii* Cuvier et Valenciennes, 1847), обитающих в Охотском море, наиболее многочисленной в настоящее время является охотская [Булгакова, Смирнов, 2016]. Это самая крупная эксплуатируемая сельдевая популяция в мире и второй по значимости после минтая объект добычи в северной части Охотского моря [Фархутдинов, 2007]. Её численность в последние годы растёт. Нерест происходит преимущественно на донную растительность. В своё время считалось, что сельдь нерестится большей частью на литорали [Галкина, 1960]. Однако, вскоре выяснилось, что основной зоной нереста является сублитораль, где для определения площади нерестилищ стали использовать водолазные съёмки. Нерестовый ареал популяции простирается у материковых побережий северо-западной части Охотского моря от Удской губы на юге до Тауйской губы на севере [Тюрнин, 1973]. Его общая протяжённость составляет более 1000 км. За весь период исследований обнаружено 107 локальных нерестилищ; их потенциальная площадь оценена в 77,956 км² при общей протяжённости 355,5 км.¹ Реальная площадь нерестилищ всегда значительно меньше: ранее в разные годы она колебалась в пределах от 1,5 до 30 км² [Тюрнин, 1973; Бенко и др., 1987]. Основные нерестилища расположены на участках от мыса Борисова на юго-западе до Ейриной губы на северо-востоке района [Тюрнин, 1967; Пономарев, 2012].

Главными нерестовыми субстратами являются 4 доминирующих вида бурых водорослей района: *Saccharina gurjanovae* (A.D. Zinova) Selivanova, Zhigadlova & G.I. Hansen 2007, *Alaria esculenta* (L.) Greville 1830, *Stephanocystis crassipes* (Mertens ex Turner) Draisma, Ballesteros, F. Rousseau & T. Thibaut 2010, *Pseudolessonia laminarioides* (Postels & Ruprecht) G.Y. Cho, N.G. Klochkova, T.N. Krupnova & Woo 2006, а также многовидовые группировки красных водорослей: *Ptilota asplenioides* (Esper) C. Agardh 1822, *Odonthalia corymbifera* (S.G. Gmelin) Greville 1830, *Tichocarpus crinitus* (S.G. Gmelin) Ruprecht 1850, *Chondrus platynus* (C. Agardh) Ruprecht 1850, *Neohyphosiphon middendorffii* (Ruprecht) M.J. Wynne 1983, *Hymenena ruthenica* (Postels & Ruprecht) A.D. Zinova 1965, зелёная водоросль *Ulva lactuca* L. 1753 и морская трава *Zostera marina* L. 1753. Количественные закономерности распределения донных макрофитов в пространстве и времени в районе расположения основных нерестилищ сельди уже были

проанализированы [Дуленин, 2015; 2016]. Кроме того, ранее был определён процент встречаемости икры на разных видах макрофитов [Суховеева, 1976], изучена мощность их обсырания [Бенко и др., 1987]. Далее исследованы качественные характеристики нерестилищ, развитие и выживаемость на них икры [Тюрнин, 1973; Пономарев, 2012]. Ряд недавних работ [Белый, 2008 а, б; 2009, 2013] обсуждают характеристики обсырания, полученные у северо-восточного края нерестового ареала, преимущественно вне основной его части. При всем том, градиентные количественные закономерности распределения обсырания на нерестовых субстратах в пространстве и времени в пределах основной части нерестового ареала, т.е. на пространстве от мыса Борисова до Ейриной губы, до сих пор не были изучены. Зависимости между численностью родительских поколений сельди и количественными характеристиками нерестилищ были исследованы отчасти, преимущественно на материалах тех лет, когда популяция охотской сельди была в депрессивном состоянии [Фархутдинов, 2005; Пономарев, 2012].

Между тем, помимо собственно научного интереса, исследование таких закономерностей имеет важное практическое значение для прогнозирования состояния запаса сельди. Поэтому для их выявления необходимо было выполнить ретроспективный анализ имеющихся данных. Настоящая статья представляет результаты проведённого анализа. Основными его задачами были следующие:

1. Выявить закономерности изменения обсырания во времени в период роста численности охотской популяции сельди.
2. Показать связь характеристик обсырания с общим количеством отложенной на нерестилищах икры при современном состоянии популяции охотской сельди.
3. Описать закономерности распределения обсырания в пространстве (по географической широте вдоль побережья и по глубине).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для анализа особенностей обсырания использованы материалы икорных водолазных съёмок, проведённых вдоль основной части нерестового ареала охотской сельди (табл. 1, рис. 1) в границах Хабаровского края, выполненных единообразно и охватывающих одни и те же акватории. Для непосредственного наблюдения закономерностей обсырания под водой первый автор лично выполнил не менее 300 погружений (водолазных станций) вдоль всей основной части нерестового ареала и участвовал в проведении 5 икорных съёмок.

¹ Фархутдинов Р.К. 2005. Экология воспроизводства, динамика численности и состояние запасов охотской сельди. Дисс. канд. биол. наук. Хабаровск: ХФТИНРО. С. 26.

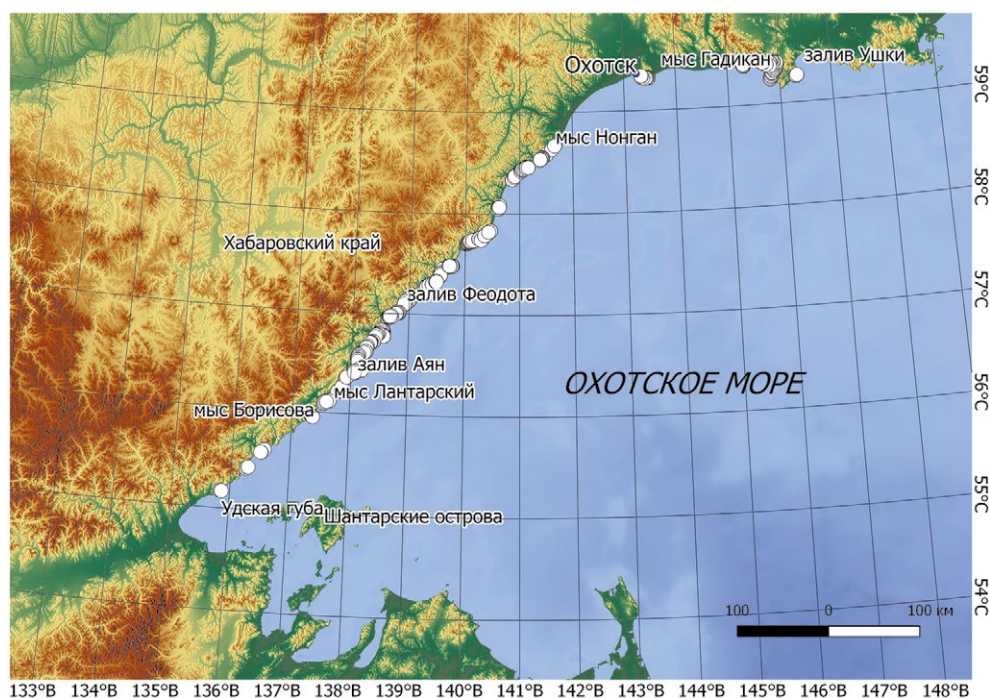


Рис. 1. Районы проведения икорных водолазных съёмок ХабаровскНИРО на основной части нерестового ареала охотской сельди у побережий северо-западной части Охотского моря в 2008–2020 гг.

Fig. 1. SCUBA roe surveys areas in the main part of Okhotsk herring spawning range at the north-western Sea of Okhotsk, according to the KhabarovskNIRO data of 2008–2020

Таблица 1. Данные икорных съёмок ХабаровскНИРО

Table 1. Roe surveys data of KhabarovskNIRO

Год	Судно	Обследованные участки	Глубины, м	Число станций
2008	ПТР «Иней»	Мыс Борисова – Ейринейская губа	1–20	286
2009	НИС «Потанино»	Мыс Борисова – зал. Ушки	1–15	395
2010	НИС «Потанино»	Мыс Борисова – Ейринейская губа	1–12	390
2011	НИС «Потанино»	Мыс Борисова – Ейринейская губа	1–13	425
2012	НИС «Потанино»	Мыс Борисова – Ейринейская губа	1–21	509
2013	НИС «Потанино»	Мыс Борисова – Ейринейская губа	1–13	592
2014	НИС «Потанино»	Зал. Аян – Ейринейская губа	1–23	412
2015	НИС «Потанино»	Мыс Борисова – Ейринейская губа	1–16	580
2017	НИС «Убеждённый»	Зал. Аян – зал. Ушки	1–13	522
2018	НИС «Убеждённый2	Мыс Лантарь – Ейринейская губа	1–11	506
2019	НИС «Убеждённый»	Мыс Александры – зал. Ушки	2–14	486
2020	НИС «Убеждённый»	Зал. Аян – Ейринейская губа	2–16	492
Итого:			1–21	5183

Стандартная методика проведения икорных водолазных съёмок и последующей обработки проб, изложенная Р.К. Фархутдиновым,² с некоторыми дополнениями используется до настоящего времени. Съёмки

² Там же, с. 8–10.

проводят с борта среднетоннажных судов с использованием специализированных водолазных ботов и надувных моторных лодок. Водолазы используют лёгкое автономное снаряжение. Водолазные станции располагают сериями, объединёнными в разрезы перпенди-

кулярно береговой линии. Станции выполняют через каждые 50 м от глубины 1–2 м до окончания встречаемости икры сельди на макрофитах (до 12–23 м в разные годы) или до нижней границы пояса макрофитов (что наступит раньше). Разрезы делают на приблизительно равном расстоянии друг от друга (от 200 метров на небольших нерестилищах до 500 метров на крупных). В связи с высокими темпами и суровыми условиями проведения съёмки, используют упрощённую схему отбора водолазных проб. Пробы отбирают приблизительно, с 0,25 м², отмеряя стороны учётной площади (50×50 см) при помощи локтя водолаза [Дуленин, 2017], с тотальной выборкой всех обыкренных растительных субстратов. Водолаз визуально оценивает процент ОПП (общего проективного покрытия дна макрофитами) и ПП (проективного покрытия каждого из доминирующих видов). Глубину определяют по эхолоту, координаты – при помощи спутниковых навигаторов. Далее координаты экспортируют в GoogleEarth (с 2010 г.) и с помощью инструмента «многоугольник» оконтуривают каждое нерестилище, определяя его площадь.

На судне пробы взвешивают с максимальной возможной точностью (обычно до 10 г) с указанием общей биомассы макрофитов и биомассы доминирующих видов. Для оценки массовой доли икры (МДИ, %) и плотности обыкрения (ПО, млн икринок/м²), из каждой пробы на глаз отбирают мини-пробу массой около 50 г с характерными для основной пробы показателями соотношения видов и обыкрения. Мини-пробы этикетировывают, фиксируют в 4%-ном формалине и обрабатывают в камеральных условиях. Отделённую от макрофитов икру и растительный субстрат взвешивают на электронных весах с точностью до сотых долей грамма. В каждой пробе берут навеску икры (около 300 мг). Икру в навеске просчитывают. МДИ определяют отношением массы икры к массе субстрата в мини-пробе. Далее вычисляют ПО:

1) $Q_0 = \sum M_i \times k_i \times 4 \times ПП_i / 10000$, где Q_0 – ПО в пробе, г/м²; M_i – масса макрофитов в пробе с 0,25 м², г; k_i – МДИ, % на макрофитах; 4 – коэффициент пересчёта на 1 м²; ПП – %.

2) $P_0 = \sum Q_i \times n_i$, где P_0 – ПО в пробе, млн икринок/м²; Q_i – ПО на макрофитах из пробы, г/м²; n_i – количество икринок в 1 г на макрофитах.

Количество отложенной на нерестилище икры определяют как произведение средней ПО на этом нерестилище и площади нерестилища. Среднюю ПО нерестилища вычисляют как сумму ПО всех проб, взятых на этом нерестилище, делённую на количество этих проб. Для устранения неточностей, возникавших при расчёте количества икры во время икорных съём-

ок, авторы вычислили количество икры, отложенной на каждом нерестилище повторно, поэтому в статье используются скорректированные данные. Общее количество отложенной икры определяется как сумма количеств икры, учтённых на всех нерестилищах. Популяционную плодовитость охотской сельди определяют, как общее количество икры на нерестилищах с экспертными поправками, учитывающими количество икры на дне, штормовые выбросы икры, выедание икры животными и т.п. Поскольку с помощью инструментальных методов определяют только количество икры, отложенной на растительные субстраты в пределах нерестилищ, авторы для количественного анализа обыкрения использовали именно этот показатель. Численность сельди, отнерестившейся на каждом нерестилище, рассчитывают исходя из количества отложенной икры, средней индивидуальной абсолютной плодовитости сельди и доли самок. Общую численность нерестового запаса (ЧНЗ) определяют как сумму численности производителей, отнерестившихся на каждом нерестилище.

В настоящей работе для выявления зависимостей между показателями обыкрения использовали процедуру регрессионного анализа. Градиентные изменения биоты как правило наблюдаются с глубиной [Жирков, 2010] и по широте [Вальтер, 1982; Миркин и др., 2001], поэтому здесь проанализированы изменения обыкренности по глубине и по географической широте. Для оценки размаха колебаний показателей сравнивали величины их коэффициентов вариации. Оценку статистической значимости изменений в случае единственной выборки выполняли при помощи одновыборочного теста Вилкоксона, в случае множественности выборок при помощи теста Краскела-Уоллиса. Относительное влияние различных учитываемых параметров (площади нерестилищ, МДИ и ПО) выявляли методом главных компонент. Для того, чтобы выяснить какой метод расчёта количества отложенной икры наиболее пригоден для практического применения, сравнивали результаты расчётов, выполненные разными способами. Использовали уравнение зависимости, которая показывает наибольший коэффициент детерминации с количеством отложенной икры. Для расчёта количества отложенной икры применили уравнение связи между площадями локальных нерестилищ и количеством отложенной на них икры, полученное на основе суммирования многолетних данных икорных съёмок с 2008 по 2020 г. Для расчёта количества икры с поправкой на МДИ и ПО результат расчёта по уравнению площади умножали на коэффициенты МДИ или ПО. Эти коэффициенты вычислены, как отношение значения МДИ и ПО в расчётный год

к среднемноголетнему значению. Для выявления связи между результатами расчётов использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмена. Выбор коэффициента обусловлен тем, что он, будучи непараметрическим, пригоден для сравнения небольших выборок. Статистическая обработка выполнена с использованием свободно распространяемого статистического пакета PAST 3 [Hammer, 2018] и тестов, входящих в базовую комплектацию программной среды R.³ Картографические данные обработаны в пакете NextGIS QGIS.⁴

РЕЗУЛЬТАТЫ

За период относительно высокой численности сельди с 2008 по 2020 гг. статистически значимо растёт ЧНЗ охотской популяции сельди ($\alpha = 0,28 \pm 0,07$,

$R^2 = 0,62, p = 0,002$), общее количество откладываемой икры ($\alpha = 8,52 \pm 2,11, R^2 = 0,62, p = 0,002$) и общая площадь нерестилищ ($\alpha = 1,34 \pm 0,4, R^2 = 0,53, p = 0,007$), определяемые по данным ежегодных икорных съёмок (рис. 2). При этом среднегодовая ПО, наоборот, относительно постоянна (с некоторыми исключениями) и не показывает статистически значимого тренда ($\alpha = 0,01 \pm 0,05, R^2 = 0,02, p = 0,67$).

Сказанное даёт основания рассмотреть связь площади нерестилищ, ПО и связанных с ними показателей – количеством откладываемой икры и ЧНЗ (рис. 3).

Зависимости количества отложенной икры ($\alpha = 4,6 \pm 1,7, R^2 = 0,61, p < 0,003$) и ЧНЗ ($\alpha = 0,15 \pm 0,04, R^2 = 0,59, p < 0,003$) от площади хорошо выражены. В то же время зависимости количества отложен-

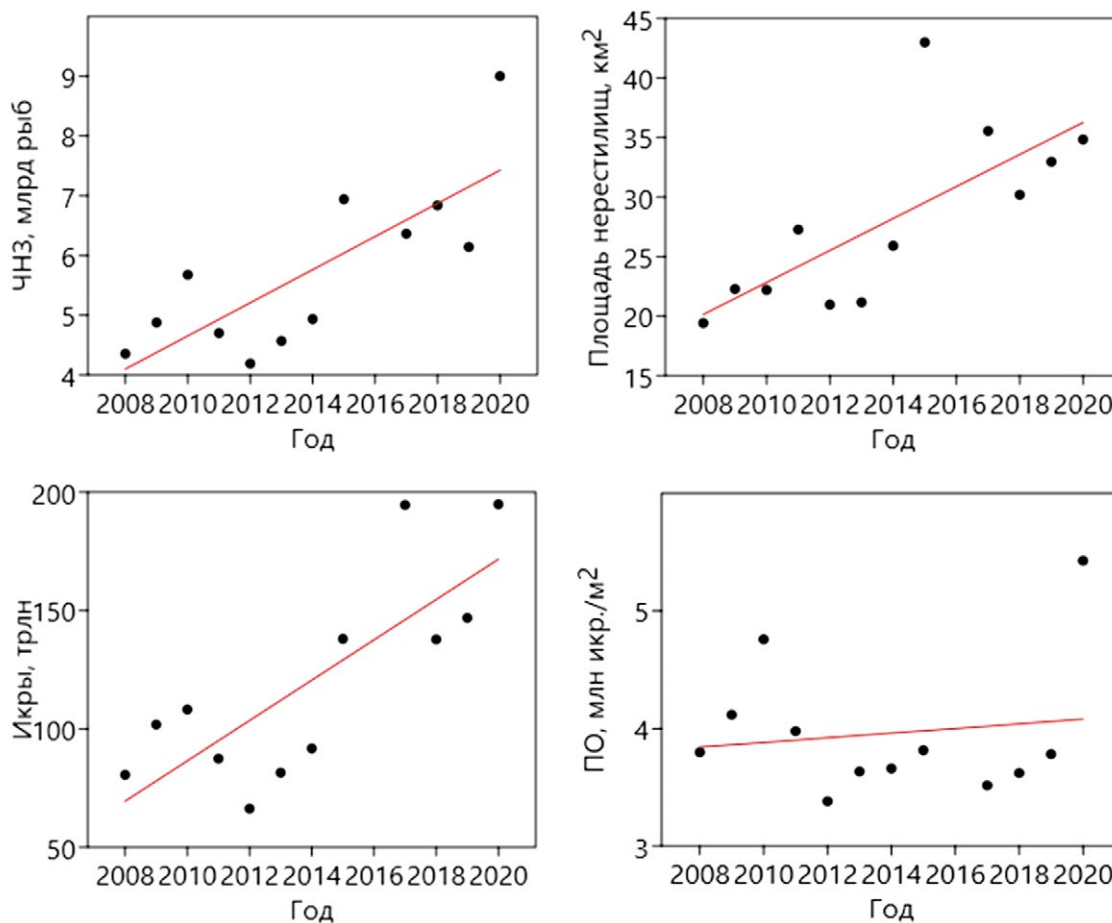


Рис. 2. Межгодовая динамика определяемых во время икорных съёмок показателей

Fig. 2. Interannual dynamics for the indices obtained by roe surveys

³ R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Accessible via: <https://www.R-project.org>. 16.02.2021.

⁴ Команда NextGIS. 2019. Документация NextGIS QGIS. Выпуск 17.0. 25–10–2019. 227 с. Доступно через: https://docs.nextgis.ru/_downloads/340c10edc4ee3eb26e18ef9398e87567/NextGISQGIS.pdf. 24.02.2021.

ной икры ($\alpha = 37,8 \pm 17, R^2 = 0,33, p = 0,05$) и ЧНЗ ($\alpha = 1,4 \pm 0,6, R^2 = 0,36, p = 0,04$) от плотности обыкрения выражены гораздо слабее, показывая, тем не менее, статистически значимые восходящие тренды. Однако внимательное рассмотрение графиков (рис. 3,

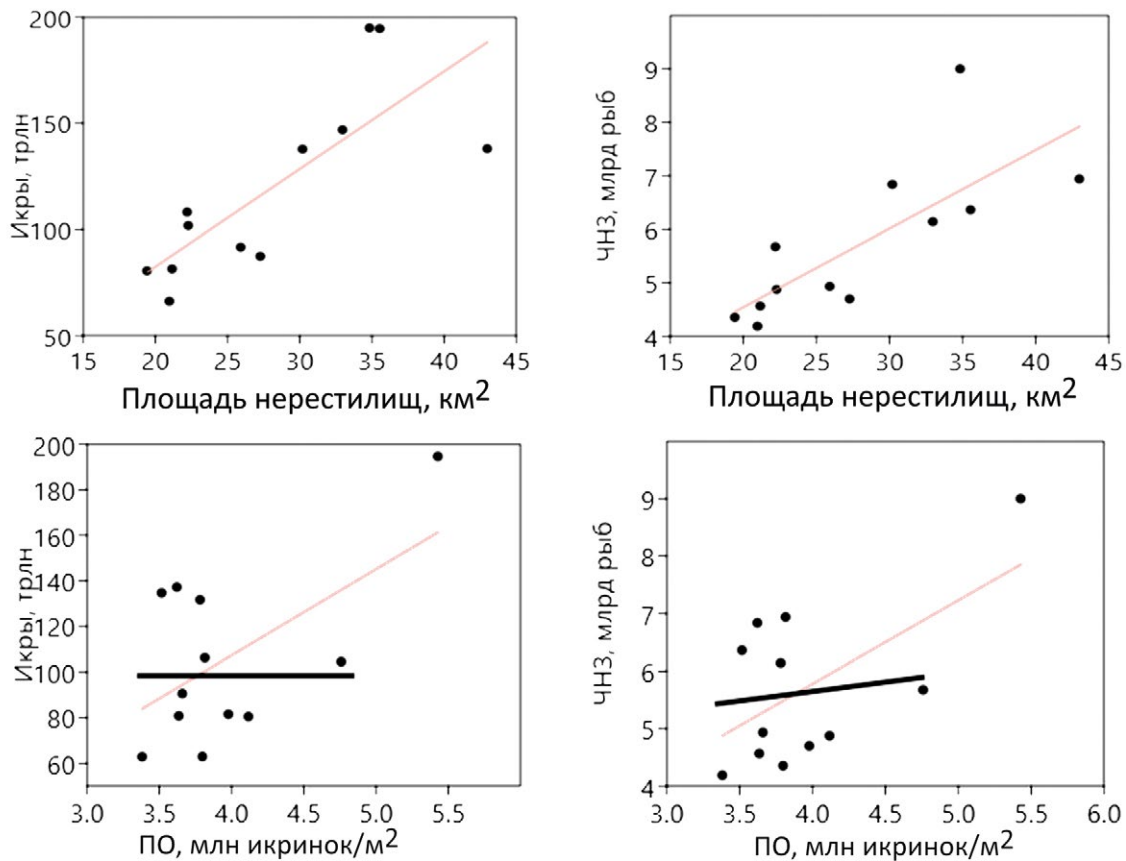


Рис. 3. Зависимости количества откладываемой икры и ЧНЗ от площади нерестилищ и ПО по данным 2008–2020 гг. Жирным проведены тренды с исключёнными данными сверхурожайного поколения 2020 г., пояснения см. в тексте

Fig. 3. Dependences of deposited herring roe quantity and spawning stock on the area of spawning grounds and roe density according to data of 2008–2020. Trends in bold with excluded data of the 2020 over-yielding generation, see text for explanations

внизу) показывает, что наклон линий трендов обусловлен только одной точкой (194 трлн икринок и 9 млрд рыб нерестового запаса, соответственно), т.е. нетипичными значениями сверхурожайного 2020 г. Исключение этой точки на каждом из графиков позволяет выявить реальную картину – как правило, зависимость количества отложенной икры ($\alpha = -0,98 \pm 24,6$, $R^2 = 0,0002$, $p = 0,97$) и ЧНЗ ($\alpha = 0,12 \pm 0,9$, $R^2 = 0,002$, $p = 0,9$) от среднегодовой плотности обикрения растительности отсутствует (рис. 3, тренды выделены жирным).

Далее, необходимо рассмотреть, каковы зависимости количества отложенной икры от площади локальных нерестилищ и средней ПО на них по данным съёмок отдельных лет. По данным последней съёмки 2020 г. (рис. 4), выявленные особенности в целом повторяются: связь количества отложенной икры и площади локальных нерестилищ чрезвычайно тесна ($\alpha = 6,62 \pm 0,4$, $R^2 = 0,94$, $p < 0,0001$), а та же самая связь со средней ПО на нерестилищах очень слаба и статистически незначима ($\alpha = 1,6 \pm 1,21$, $R^2 = 0,09$, $p = 0,19$).

Анализ параметров линейной регрессии зависимости «площадь нерестилищ – количество икры» за годы наблюдений (табл. 2) показывает, что увеличение площади локального нерестилища на каждый квадратный километр даёт прирост в среднем почти на 5 трлн отложенных икринок. Угловые коэффициенты наклона линии регрессии α мало отличаются год от года, коэффициент их вариации мал. Средний коэффициент детерминации R^2 весьма высок. Год от года коэффициенты детерминации, как правило, весьма стабильны – они отличаются минимальным коэффициентом вариации. В то же время, коэффициенты вариации показателей линейной регрессии зависимости «ПО – количество икры», очень высоки. Результаты одновыборочного теста Вилкоксона показывают, что межгодовые изменения угловых коэффициентов регрессии и коэффициентов её детерминации для обоих показателей статистически незначимы.

Анализ зависимостей количества отложенной икры от площади локальных нерестилищ и их ПО за все годы наблюдений показывает разное каче-

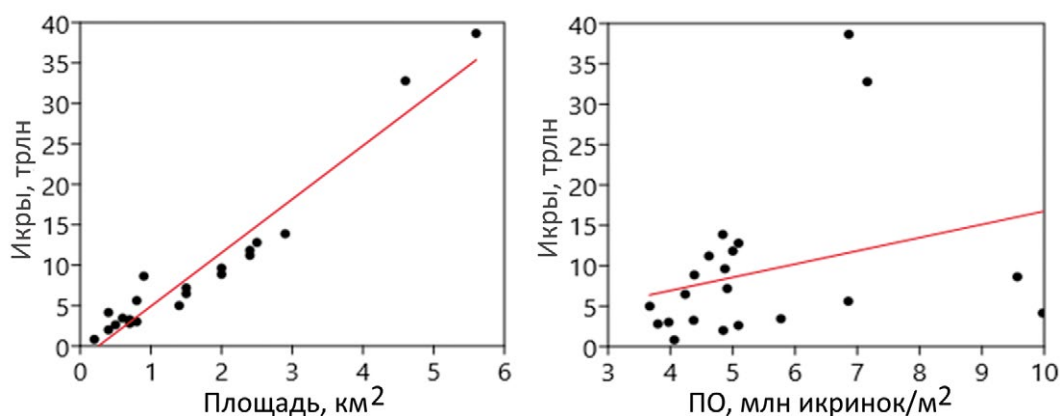


Рис. 4. Зависимости количества откладываемой икры от площади нерестилищ и средней ПО на них в 2020 г.

Fig. 4. Dependences of deposited herring roe quantity on the area of spawning grounds and the average roe density on them in 2020

Таблица 2. Межгодовая динамика параметров линейной регрессии площади нерестилищ и ПО

Table 2. Interannual dynamics of linear regression parameters of herring spawning ground area and roe density

Год	Зависимость площади нерестилищ от количества икры		Зависимость средней ПО от количества икры	
	α	R^2	α	R^2
2008	4,7	0,86	1,6	0,36
2009	5,3	0,96	1,4	0,07
2010	6,3	0,9	0,9	0,17
2011	4,6	0,96	0,44	0,25
2012	4,4	0,91	1,1	0,17
2013	4,6	0,92	1,43	0,37
2014	3,18	0,72	1,4	0,08
2015	4,2	0,98	1,4	0,55
2017	4,5	0,98	3,12	0,3
2018	4,9	0,99	4	0,38
2019	5,18	0,95	5,71	0,48
2020	6,3	0,9	0,9	0,17
Тест Вилкоксона, p	0,56	0,75	0,59	0,69
Коэф. вариации	17,8	8,1	79	55
Среднее \pm ст. ошибка	4,8\pm0,25	0,92\pm0,02	2\pm0,44	0,28\pm0,04

ство этих моделей (рис. 5). В отличие от ранее рассмотренных линейных, зависимость количества икры от площади локальных нерестилищ по многолетним данным (рис. 5, слева) приобретает степенной характер ($y = 0,41x^2 + 3,27x + 0,46$). Зависимость количества икры от площади локальных нерестилищ выражена очень сильно ($R^2 = 0,87$; $F = 1182,8$; $p < 0,0001$). Такая же зависимость от плотности (рис. 5, справа) тоже приобретает степенной характер ($y = -0,12x^2 + 2,47x - 3,87$), однако она, хотя и статистически значима, но выражена плохо и имеет малый коэффициент детерминации ($R^2 = 0,14$; $F = 28,7$; $p < 0,0001$). Инте-

ресна связь средней ПО локальных нерестилищ и их площади (рис. 5, в центре). Её уместно описать в виде линейной зависимости, рассмотрев параметры её регрессии ($\alpha = 0,22 \pm 0,08$, $R^2 = 0,02$, $p = 0,02$). Регрессия статистически значима, однако её угловой коэффициент мал: увеличение площади локального нерестилища на каждый квадратный километр даёт прирост средней ПО на 0,2 млн икринок/м² при среднемноголетней ПО, равной 4,17 млн икринок/м². Нерестилища малой площади отличаются широким размахом ПО (0,3–12 млн икринок/м²), в то время, как на больших нерестилищах этот показатель более стабилен

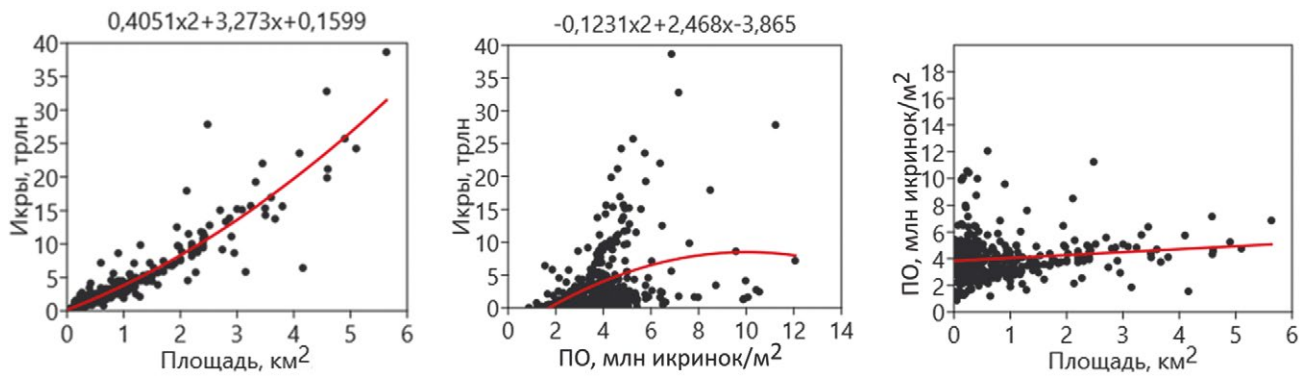


Рис. 5. Зависимости между количеством отложенной икры, площадью локальных нерестилищ и средней ПО на них по данным 2008–2020 гг.

Fig. 5. Dependencies between deposited herring roe quantity, the area of local spawning grounds and the average roe densities on them according to the 2008–2020 data

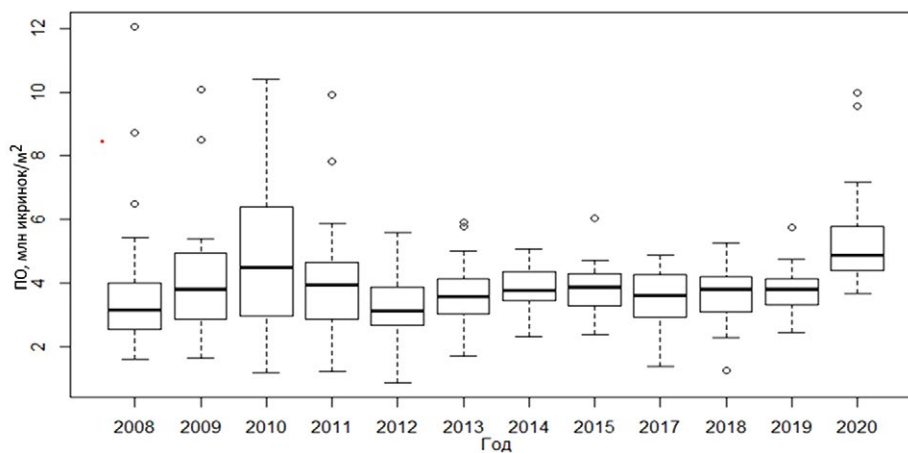


Рис. 6. Распределение ПО на всех локальных нерестилищах, учтенных в отдельные годы

Fig. 6. Distributions of roe density at all the local spawning grounds in different years

(2–7 млн икринок/м²). Коэффициент вариации ПО за годы наблюдений (14,1%) невелик.

Средняя ПО (5,66 млн икринок/м²) в сверхурожайном 2020 г. была на четверть выше среднегогодового значения (4,17 млн икринок/м²). Средние значения ПО в разные годы близки, однако распределения имеют значительное количество выбросов (рис. 6).

Результаты проверки распределения ПО локальных нерестилищ разных лет на наличие значимых различий с помощью множественного критерия Краскела-Уоллиса ($\chi^2 = 40,549$; $df = 11$; $p < 0,0001$) позволяют констатировать наличие статистически значимых различий между распределениями плотности в разные годы. Результаты теста Вилкоксона с поправкой Бонферони показывают, что они обусловлены распределением ПО сверхурожайного поколения ПО 2020 г. (табл. 3). После исключения данных 2020 г. результаты повторного сравнения с помощью множественного критерия Краскела-Уоллиса ($\chi^2 = 17,48$; $df = 10$; $p < 0,06$) подтверждают отсутствие статистически значимых различий в остальном массиве данных.

Аналогично, ПО на отдельных нерестилищах по данным 2008–2020 гг. варьируется в широких пределах довольно хаотично (рис. 7), при этом из всех показанных нерестилищ ПО значительно отличаются от генеральной совокупности только на трёх (у р. Лантарь, у м. Мусикан и в бух. Ларганда). Примечательно, что на крупнейших нерестилищах в зал. Алдома и губе Ейриной средние показатели ПО практически одинаковы.

Поскольку ПО слабо связана с другими параметрами, имеет смысл попытаться использовать другой показатель, который отражал бы количество отложенной на субстрат икры, например МДИ (%) на макрофитах. Целесообразно рассмотреть его динамику (рис. 8). Хорошо видно, что межгодовая динамика МДИ выражена слабо ($\alpha = 0,49 \pm 0,2$; $R^2 = 0,38$; $p = 0,03$). Тренд, хотя и статистически значим, но имеет низкий коэффициент детерминации. Величина углового коэффициента наклона линии регрессии мала и означает, что МДИ увеличивается менее, чем на 0,5% в год. Связь МДИ с количеством отложенной икры близка к статистически значимой, но также слаба ($\alpha = 0,04 \pm 0,02$;

Таблица 3. Результаты множественного сравнения распределений ПО за 12 лет с помощью теста Краскела-Уоллиса (поправка Бонферони: $p^* = 0,05 / 12 = 0,00417$)

Table 3. Results of multiple comparisons of the roe density distributions during 12 years using the Crusal-Wallis test (Bonferoni's correction: $p^* = 0.05 / 12 = 0.00417$)

Год	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2017	2018	2019	2020
Значение p	0,01638	0,87992	0,01538	0,96253	0,01223	0,13591	0,6996	0,79675	0,14144	0,28334	0,70632	0,00001

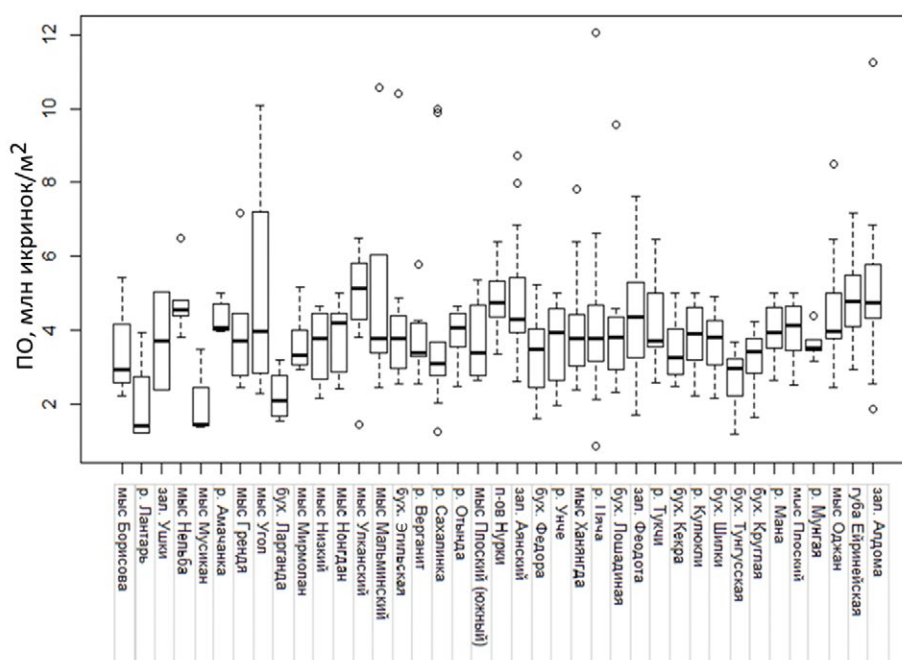


Рис. 7. Распределение ПО на основных нерестилищах по данным 2008-2020 гг.

Fig. 7. Distributions of roe density on local spawning grounds according to the 2008-2020 data

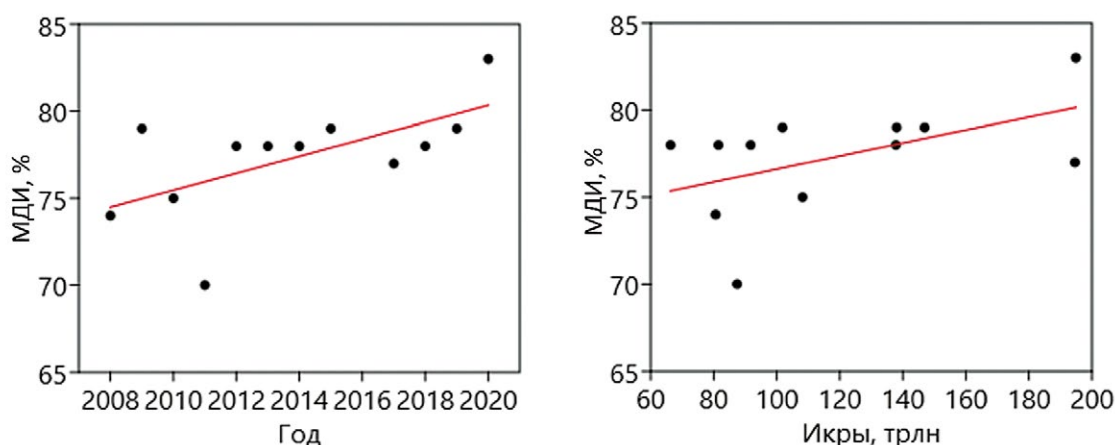


Рис. 8. Динамика среднемноголетних значений МДИ на нерестилищах сельди

Fig. 8. Dynamics of average long-term roe mass fraction values on herring spawning grounds

$R^2 = 0,25$; $p = 0,09$). В 2020 г. средняя МДИ (83%) была на 6% выше среднемноголетней (77%, соответственно). Коэффициент вариации МДИ за годы наблюдений (4,1%) был весьма низок.

Целесообразно рассмотреть распределение относительных показателей обькрения в пространстве.

Линии трендов этих показателей свидетельствуют о почти равномерном распределении их значений по глубине (рис. 9). Изменения ПО с глубиной в 2020 г. статистически незначимы ($\alpha = -0,22 \pm 0,14$; $R^2 = 0,008$; $p = 0,12$), а по многолетним данным ($\alpha = -0,06 \pm 0,03$; $R^2 = 0,001$; $p = 0,02$), хотя и статистически значимы,

но крайне невелики. Распределение МДИ с глубиной повторяет картину, выявленную для ПО: её средние значения почти не меняются с глубиной. В 2020 г. ($\alpha = -0,26 \pm 0,23$; $R^2 = 0,003$; $p = 0,25$) доля обыкрения менялась в среднем лишь на четверть процента с каждым метром глубины. По многолетним данным ($\alpha = -0,1 \pm 0,1$; $R^2 = 0,0003$; $p = 0,28$) изменения еще менее выражены: доля обыкрения снижается в среднем на 0,1% с каждым метром глубины. В обоих случаях изменения статистически незначимы.

Сами обыкренные субстраты находятся преимущественно на мелководьях (рис. 9): 73% проб обыкрения по данным 2020 г. и 79% проб по многолетним данным собраны с глубин не более 6 м. Наибольшее количество проб собраны с глубин 3–4 м.

Аналогичная картина наблюдается и в распределении этих показателей по географической широте. Их линии тренда располагаются почти параллельно оси x (рис. 10). В 2020 г. изменения значений ПО ($\alpha = -0,0005 \pm 0,22$; $R^2 < 0,0001$; $p = 0,99$) и МДИ ($\alpha = -0,5 \pm 0,28$; $R^2 = 0,05$; $p = 0,08$) по широте были статистически незначимы. Угловой коэффициент линии регрессии показывает, что ПО снижалась с каждым градусом широты на 500 икринок/м² при среднем значении 5,66 млн икринок/м², а МДИ – на 0,5%, при среднем значении 83,4%, соответственно. Эти за-

висимости по многолетним данным хотя и показывают статистическую значимость (ПО: $\alpha = -0,06 \pm 0,04$; $R^2 = 0,0006$; $p = 0,14$, МДИ: $\alpha = -0,47 \pm 0,11$; $R^2 = 0,002$; $p < 0,0001$), но имеют столь же пренебрежимо малую величину широтных изменений.

Результаты анализа взаимного вклада каждого показателя обыкрения (табл. 4) в их общую изменчивость следует истолковывать таким образом, что ключевое влияние на прочие факторы оказывает площадь нерестилищ, весьма умеренное – МДИ и пренебрежимо малое – ПО.

Таблица 4. Результаты анализа параметров обыкрения локальных нерестилищ по данным 2008–2020 гг. методом главных компонент

Table 4. Results of the PCA analysis of the herring roe quantity indices on local spawning grounds according to the 2008–2020 data

Главные компоненты	Собственное значение дисперсии	Объясняемый процент дисперсии
Площадь нерестилищ	56,2	86,4
МДИ	8,6	13,2
ПО	0,3	0,4

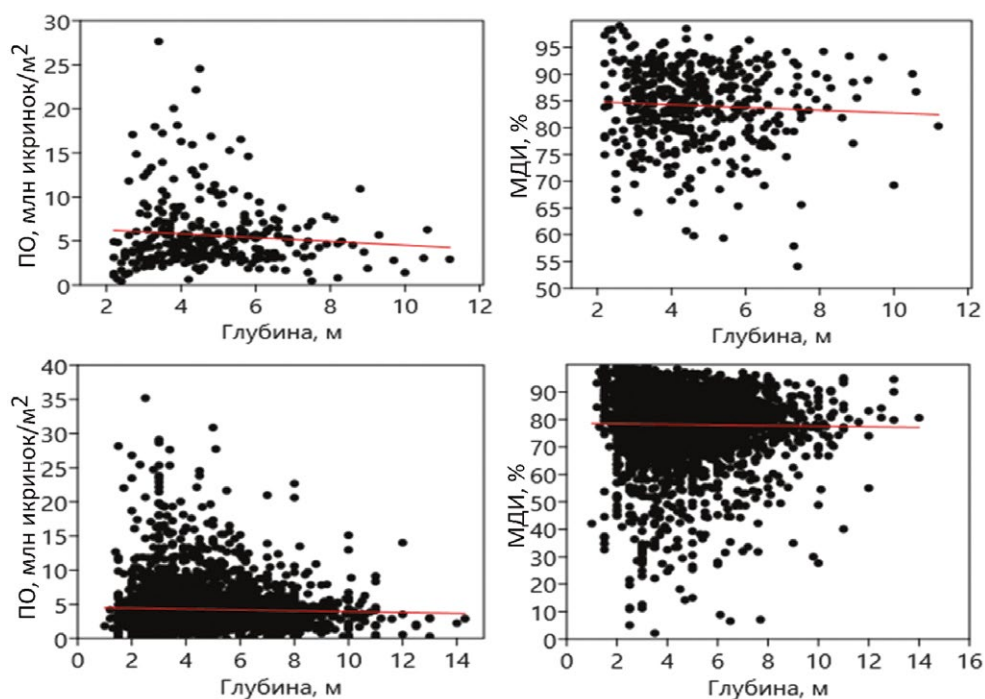


Рис. 9. Распределение показателей обыкрения на нерестилищах сельди по глубине. Вверху – по данным 2020 г., внизу – по данным 2008–2020 гг.

Fig. 9. Distribution of roe quantity indices in herring spawning grounds by depth. Above - according to the data 2020, below - according to the data 2008–2020

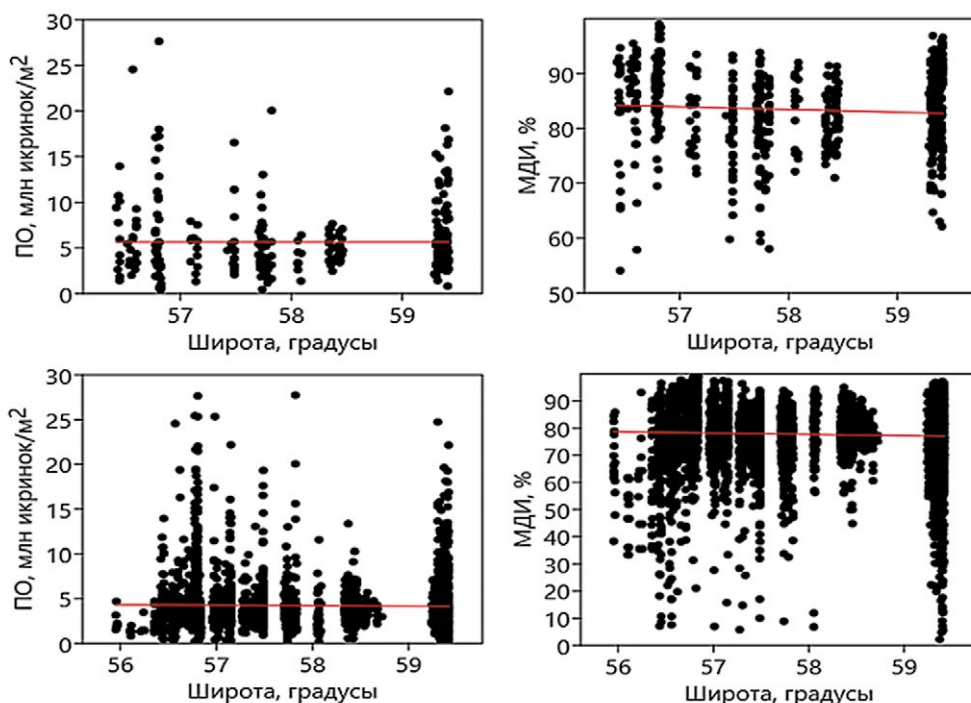


Рис. 10. Распределение показателей обыкрения на нерестилищах сельди по широте. Вверху – по данным 2020 г., внизу – по данным 2010–2020 гг.

Fig. 10. Distribution of roe quantity indices in herring spawning grounds by latitude. Above – according to the data 2020, below – according to the data 2010–2020

Далее, если количество отложенной икры зависит от площади нерестилищ столь сильно, как показано выше (см. выше, рис. 5 слева), есть смысл проверить, как результаты расчёта количества отложенной икры по уравнению зависимости от площади соотносятся с расчётами по классической методике икорных съёмки. В целом графики хорошо соответствуют друг другу (рис. 11). Средняя и максимальная величины разности составляют для расчёта по пло-

щади 11 и 22%, для расчёта по площади с поправкой на МДИ – 12 и 23%, а для расчёта по площади с поправкой на РО – 6 и 19%, соответственно. В абсолютных цифрах наиболее существенную разницу в расчётах показали результаты вычисленные стандартным методом и по площади в 2020 г.: расхождение составило 37 трлн икринок. Однако, в относительных показателях это расхождение равно 19% и не является максимальным.

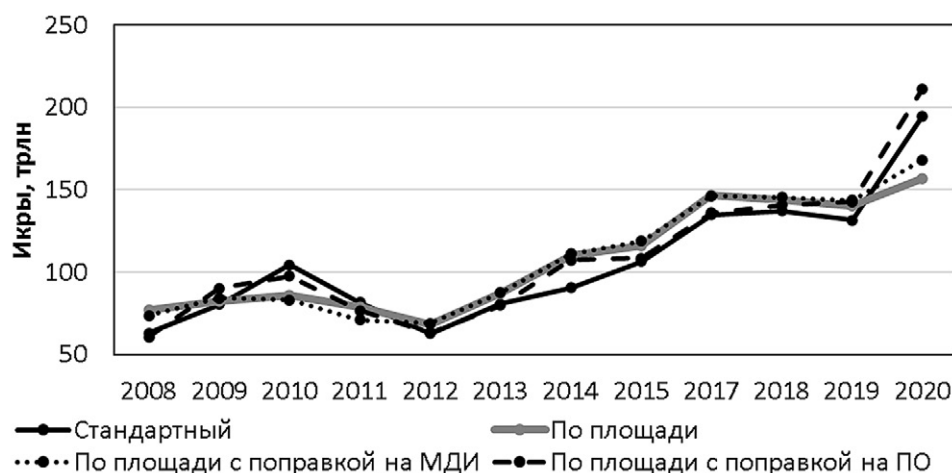


Рис. 11. Результаты расчёта разными способами количества отложенной на нерестилищах икры

Fig. 11. Results of calculation for deposited on spawning grounds herring roe quantity by different methods

Результаты расчётов стандартным методом весьма тесно коррелируют с результатами расчётов по площади ($rs = 0,94$), по площади с поправкой на МДИ ($rs = 0,9$) и площади с поправкой на ПО ($rs = 0,94$). Уровень статистической значимости всех корреляций весьма высок ($p < 0,0001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Предпринимая настоящее исследование, авторы выдвинули гипотезу о том, что если пояс донных макрофитов является основным нерестовым субстратом сельди, то количественные закономерности распределения обыврения в целом должны повторять те, что выявлены для пояса макрофитов, который имеет черты стабильности своих количественных показателей в пространстве и времени [Дуленин, 2015; 2016; 2017]. Иными словами, априори следовало полагать, что и обыврение должно относительно равномерно распределяться в пространстве (в широтном направлении и по глубине) и иметь черты стабильности во времени. Однако, первые проанализированные нами данные не соответствуют этой гипотезе (рис. 2): площадь нерестилищ и количество откладываемой на нерестилищах икры в последние десятилетия растут вместе с ростом ЧНЗ. При всем том стабильность во времени демонстрирует ПО, значительное превышение которого по сравнению со среднемноголетним отмечено только в сверхурожайном 2020 г.

Поскольку для расчёта количества икры и ЧНЗ стандартным методом используются два показателя: площадь нерестилищ и ПО, обсудим связь каждого из них с количеством икры и ЧНЗ по обобщённым данным съёмов разных лет, чтобы выяснить, какой из этих показателей лучше связан с количеством отложенной икры (рис. 3). Ранее Р.К. Фархутдинов⁵ указывал, что по данным 1968–2004 гг.: «Существует очень тесная зависимость плотности кладок икры от общего количества производителей. Связь между площадью нерестилищ и численностью родительского стада менее тесная ...». Позднее С.Д. Пономарев [2012] по данным, полученным уже включительно до 2011 г., показал наличие тесной связи площади нерестилищ и ЧНЗ. Очевидно, различия в оценке связи этих показателей обусловлены тем, что большая часть проанализированных Р.К. Фархутдиновым данных собрана в период депрессивного состояния популяции сельди (с 1970-х по начало 2000-х гг.), когда зависимость «ЧНЗ-площадь» была слабо выражена. Хорошую же связь между ПО и ЧНЗ, показанную Р.К. Фархутдино-

вым, следует объяснять тем, что по его наблюдениям: «при низкой численности наблюдается локализация подходов на отдельных нерестилищах, расположенных в основном в центре ареала».⁶ В холодные годы, когда нерестилища заняты льдом, сельдь вынуждена нереститься на свободные нерестилища в несколько подходов. Указанные особенности и обуславливают рост ПО в таких случаях. Однако С.Д. Пономарев проводил съёмки уже в период статистически значимого роста численности сельди и площади нерестилищ, что позволило ему более явно показать «площадную» зависимость. Кроме того, в XX веке площади определяли без использования спутниковой навигации, с весьма приблизительной точностью, что существенно ухудшало возможности оценки связи обсуждаемых показателей, а С.Д. Пономарев уже использовал как спутниковую навигацию, так и программные средства оконтуривания нерестилищ. В настоящее время площади определяют ещё более точно благодаря использованию подводной привязной видеотехники [Дуленин, Кудревский, 2019; Madsen, Wersal, 2017]. Далее, для картирования нерестилищ традиционно используют аэрофотосъёмку [Фархутдинов, 2007]. Её точность очень значительно повышается при использовании беспилотных летательных аппаратов (БПЛА), позволяющих получить геореферированные фотографии [Бузмаков и др., 2016]. Современные потребительские БПЛА позволяют обследовать участки протяжённостью до 5–10 км и площадью до 1–5 км² за каждый вылет [Дуленин и др., 2021], что соотносится с площадью крупных локальных нерестилищ. Это позволяет рассчитывать, что использование современных технических средств при проведении икорных съёмов позволит точнее оценивать площади нерестилищ и выявлять имеющиеся зависимости более чётко.

В связи с ростом ЧНЗ имеет смысл рассмотреть «площадные» и «плотностные» зависимости по данным, полученным к настоящему времени (рис. 3–5). Поскольку использованные нами данные свидетельствуют, что ЧНЗ и количество икры сильно связаны с общей площадью нерестилищ, это позволяет высказать предположение, что площадь нерестилищ можно саму по себе использовать для расчёта численности родительских поколений и количества отложенной икры. В то же время относительно постоянные среднемноголетние значения ПО (рис. 2), не имеют значимой связи с количеством икры и ЧНЗ (рис. 3–5), что снижает их ценность.

Логично предположить, что отмеченные закономерности будут выражены сильнее на множестве локальных нерестилищ. Это действительно так: при рас-

⁵ Фархутдинов Р.К. 2005. Экология воспроизводства, динамика численности и состояние запасов охотской сельди. Дисс. канд. биол. наук. Хабаровск: ХфТИНРО. С. 101.

⁶ Там же. С. 34.

смотрении локальных нерестилищ в отдельные годы (рис. 4, табл. 2) видно, что коэффициенты детерминации зависимости количества отложенной икры от площади нерестилищ всегда очень высоки, а от ПО — низки. Средняя величина коэффициента детерминации для «площадной» зависимости в 3 раза выше, чем для «плотностной». Кроме того, тот факт, что межгодовые изменения параметров линейной регрессии для «площадной» зависимости имеют малые значения коэффициента вариации, а для «плотностной» — большие, говорят о том, что характеристики первой зависимости относительно постоянны и составляют элементы стабильности экосистемы. Вероятно, они могут служить индикаторами условий нереста или качества съёмки. То есть, если угловой коэффициент наклона линии регрессии или коэффициент детерминации будут отличаться от среднего значения более, чем на коэффициент вариации, это должно давать повод более внимательно проанализировать результаты съёмки. В то же время параметры линейной регрессии зависимости «ПО-количество икры» из-за своей нестабильности для использования в качестве такого индикатора не годятся.

Стабильность во времени параметров линейной регрессии и высокие значения коэффициентов детерминации для зависимости «площадь-количество икры» дают основания объединить данные по локальным нерестилищам за все годы наблюдений, чтобы получить итоговую зависимость по многолетним данным (рис. 5, слева). Эта зависимость наиболее пригодна для расчёта количества отложенной икры на локальных нерестилищах. Её степенной характер довольно легко поддается биологическому истолкованию: наибольшее количество икры откладывается на самых крупных нерестилищах (зал. Алдома, Ейринейская губа). Эти нерестилища закрытого типа, где благодаря защите от штормов достигается большая эффективность нереста [Пономарев, 2012]. Статистическая значимость зависимости роста ПО на крупных нерестилищах (рис. 5, справа) подтверждает этот тезис. Однако величина углового коэффициента показывает, что при росте площади локальных нерестилищ на каждый квадратный километр ПО увеличивается в среднем лишь на 4,8%, что для практики несущественно. Весьма слабая зависимость количества икры от ПО на локальных нерестилищах по многолетним данным (рис. 5, в центре), обуславливающая количество отложенной икры лишь на 14%, показывает, что ею при расчётах вполне можно пренебречь. Тот факт, что показатели ПО разных лет и большинства нерестилищ близки (см. рис. 6, 7) и статистически значимо не отличаются (см.

табл. 3), позволяет принять среднее значение ПО за постоянную величину.

Итак, при современном состоянии популяции охотской сельди, количество откладываемой икры сказывается прежде всего на площади нерестилищ, тогда как средние величины ПО остаются относительно постоянными, оказываясь значимо выше только в сверхурожайные годы. Это должно означать, что вновь подходящая на нерест сельдь скорее осваивает незанятые нерестовые субстраты, чем нерестится на занятых. Такое предположение подтверждается наблюдениями М.Н. Белого [2013], по данным которого, сельди для нереста требуется непосредственный контакт с субстратом. Представляется, что подобное нерестовое поведение вполне объясняет механизм избегания занятых субстратов и выбора свободных. Это вполне биологически оправдано, поскольку излишнее увеличение плотности кладок ведёт к гибели нижних слоёв икры и снижению эффективности нереста [Пономарев, 2012]. При том, даже максимальная задействованная площадь нерестилищ (43 км² в 2015 г.) составляет лишь 55% от их потенциальной площади. Иными словами, в настоящее время сельдь не испытывает дефицита нерестовых субстратов (по крайней мере, если нерестилища не закрыты льдом).

Если рост количества отложенной икры ведёт прежде всего к увеличению площади задействованных нерестилищ, следует предполагать, что распределение относительных показателей обыкрения: ПО и МДИ в пространстве должно быть относительно стабильным. Действительно, Р.К. Фархутдинов отмечал, что: «При высокой численности стада заполнение всех нерестилищ равномерное»,⁷ хотя и не приводил их количественных характеристик. Такое наблюдение вполне подтверждается анализом как последних полученных, так и многолетних материалов (рис. 9, 10). Наиболее наглядный пример этого — практически одинаковые среднемноголетние ПО на крупнейших нерестилищах зал. Алдома и Ейринейской губы, находящихся в противоположных концах основной части нерестового ареала на расстоянии около 600 км друг от друга (рис. 7). Кроме того, полученные результаты подтверждают предположение, что характер пространственного распределения обыкрения в целом соответствует характеру распределения растительных субстратов [Пономарев, 2012], также относительно стабильному в пространстве. Более высокая частота нереста на малых глубинах также легко объяснима: приуроченность нерестилищ к мелководьям уже отмечали Л.А. Галкина [1960] и М.Н. Белый [2013], связывая её с лучшим прогревом вод на мелководьях.

⁷ Там же, с. 35.

дьях. Относительно постоянные средние значения ПО и МДИ на разных широтах означают равную общую интенсивность нереста на разных участках основной части нерестового ареала.

В целом, осмысливая закономерности, показанные Р.К. Фархутдиновым,⁸ С.Д. Пономаревым [2012] и нами, следует сделать вывод о том, что при тяжёлой ледовой обстановке, в условиях дефицита свободных ото льда нерестилищ, с увеличением численности подходов сельди закономерно растёт ПО. Однако в последние десятилетия, в связи с общей тенденцией к снижению ледовитости Охотского моря [Зуенко и др., 2018], ЧНЗ отражается прежде всего на площади нерестилищ, при этом обикрение на нерестилищах распределяется относительно равномерно как по широтному градиенту (в разных частях нерестового ареала), так и по глубине.

Тестовые расчёты количества отложенной икры (рис. 11) разными способами весьма удовлетворительно подтверждают эту закономерность: расчёт по уравнению зависимости количества отложенной икры от площади локальных нерестилищ даёт хорошие результаты, мало отличающиеся от результатов применения классического метода. Несмотря на то, что по сверхурожайному 2020 г. расчёты по площади дают существенное расхождение со стандартными, однако в целом они показывают наиболее высокий коэффициент корреляции. Такой же коэффициент корреляции показывают расчёты с поправкой на ПО. Полученные данные показывают принципиальные возможности расчёта количества икры разными способами, которые могут быть полезны при вычислениях прогнозных показателей или для их тестирования. Ясно, что такие возможности должны быть проверены на практике, по результатам дальнейших икорных съёмок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние десятилетия вместе с численностью родительских поколений сельди статистически значимо растут количество откладываемой на нерестилищах икры и площадь нерестилищ. Изменения количества отложенной сельдью на нерестилищах икры в настоящее время сказывается прежде всего на площади нерестилищ, во вторую очередь – на МДИ, откладываемой на растительность, и в последнюю очередь – на ПО. Коэффициенты детерминации зависимости количества икры на нерестилищах от их площади высоки и позволяют оценивать количество отложенной икры по площади нерестилищ. Величины ПО на современном этапе, в период тенденции к снижению ледовитости моря и высокой численности сельди, год от

года относительно постоянны и слабо связаны с количеством откладываемой икры. Средние значения ПО и МДИ мало изменяются с глубиной и широтой и весьма стабильны. Полученные результаты позволяют заключить, что в перспективе данные о количестве отложенной на естественных нерестилищах охотской популяции сельди икры можно получать по данным о площади этих нерестилищ. В ближайшие годы необходимо тестирование предложенных подходов и отработка методик уточнения оценки площади нерестилищ с использованием современных технических средств параллельно стандартным водолазным икорным съёмкам.

Благодарности

Авторы благодарят коллег по «ХабаровскНИРО» С.Д. Пономарева и А.С. Пономарева за предоставленные для анализа данные икорных съёмок и В.В. Свиридова за обработку картографических данных. Кроме того, авторы выражают свою искреннюю признательность рецензентам, замечания которых послужили более глубокому осмыслению полученных результатов.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания «ХабаровскНИРО» по теме «Оценка состояния, распределения, численности и воспроизводства водных биоресурсов и среды их обитания»

ЛИТЕРАТУРА

- Белый М.Н.* 2008 а. Некоторые особенности использования нерестовых субстратов сельдью в северной части Охотского моря // Вопросы рыболовства. Т. 9. № 2 (34). С. 355–372.
- Белый М.Н.* 2008 б. Некоторые особенности распределения икры сельди на поверхности нерестовых субстратов // Известия ТИНРО. Т. 153. С. 243–253.
- Белый М.Н.* 2009. К методике проведения обследований нерестилищ сельди в северной части Охотского моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 15. С. 50–61.
- Белый М.Н.* 2013. Водоросли-макрофиты северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата сельди. Магадан: Новая типография. 194 с.

⁸ Там же, с. 34–102.

- Бенко Ю.К., Богаткин Ю.Н., Фархутдинов Р.К. 1987. Биологические основы применения искусственных нерестилищ для воспроизводства охотской сельди // Биология моря. Т. 1. С. 56–61.
- Бузмаков А.С., Санников П.Ю., Андреев Д.Н. 2016. Подготовка и применение материалов аэрофотосъёмки для изучения лесов // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 18. № 2 (2). С. 313–316.
- Булгакова Т.И., Смирнов А.А. 2016. Сравнительный анализ методов оценки и прогнозирования состояния запасов сельди Охотского моря // Труды ВНИРО. Т. 163. С. 63–79.
- Вальтер Г. 1982. Общая геоботаника. М.: Мир, 261 с.
- Галкина Л.А. 1960. Размножение и развитие охотской сельди // Известия ТИНРО. Т. 46. С. 3–40.
- Дуленин А.А. 2015. Распределение сублиторальной растительности материкового побережья Охотского моря (в пределах Хабаровского края) // Известия ТИНРО. Т. 180. С. 107–127.
- Дуленин А.А. 2016. Оценка промысловых ресурсов и возможностей эксплуатации водорослевого пояса у материковых побережий Охотского моря в пределах Хабаровского края // Вестник КамчатГТУ. № 37. С. 39–49. DOI: 10.17217/2079–0333–2016–37–39–49
- Дуленин А.А. 2017. Некоторые методические проблемы водозащитных гидробиологических учётных съёмок и пути их разрешения // Известия ТИНРО. Т. 170. С. 231–244. DOI: 10.26428/1606–9919–2017–190–231–244
- Дуленин А.А., Дуленина П.А., Коцюк Д.В., Свиридов В.В. 2021. Опыт и перспективы использования малых беспилотных летательных аппаратов в морских прибрежных биологических исследованиях // Труды ВНИРО. Том 185. С. 134–151. DOI: 10.36038/2307–3497–2021–185–134–151
- Дуленин А.А., Кудревский О.А. 2019. Использование лёгкого телеуправляемого необитаемого подводного аппарата для морских прибрежных гидробиологических исследований // Вестник КамчатГТУ. Вып. 48. С. 6–18. DOI: 10.17217/2079–0333–2019–48–6–17
- Жирков А.И. при участии Азовского А.И., Максимовой О.В. 2010. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса. М.: Товарищество научных изданий КМК. 453 с.
- Зуенко Ю.И., Асеева Н.Л., Глебова С.Ю., Гостренко Л.М., Дубинина А.Ю., Дулепова Е.П., Золотов А.О., Лобода С.В., Лысенко А.В., Матвеев В.И., Муктепавел Л.С., Овсянников Е.Е., Фигуркин А.Л., Шатилина Т.А. 2019. Современные изменения в экосистеме Охотского моря (2008–2018 гг.) // Известия ТИНРО. Т. 197(2). С. 40. DOI 10.26428/1606–9919–2019–197–35–61
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. 2001. Современная наука о растительности. М.: Логос, 264 с.
- Пономарев С.Д. 2012. Развитие и выживаемость охотской сельди в период эмбриогенеза // Известия ТИНРО. Т. 171. С. 85–96.
- Суховеева М.В. 1976. Видовой состав и распределение макрочлеников в районах размножения сельди у северо-западного побережья Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 100. С. 144–149.
- Тюрнин Б.В. 1967. К методике оценки запасов охотской сельди // Труды ВНИРО. Т. 62. С. 129–139.
- Тюрнин Б.В. 1973. Нерестовый ареал охотской сельди // Известия ТИНРО. Т. 86. С. 12–21.
- Фархутдинов Р.К. 2005. Экология воспроизводства, динамика численности и состояние запасов охотской сельди. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Хабаровск: ХФТИНРО. 22 с.
- Фархутдинов Р.К. 2007. Динамика ледовитости и сроки нереста охотской сельди // Известия ТИНРО. Т. 150. С. 180–188.
- Hammer Ø. 2018. PAST: Paleontological statistics. Version 3.20. Reference manual. Oslo: Natural History Museum. Univ. of Oslo. 262 p.
- Madsen J.D., Wersal R.M. 2017. A review of aquatic plant monitoring and assessment methods // J. Aquat. Plant Manage. V. 55. P. 1–12.

REFERENCES

- Belyy M.N. 2008 a. Some features of the of herring spawning substrates use in the northern Sea of Okhotsk // Voprosy rybolovstva. V. 9. № 2 (34). P. 355–372. (In Russ.)
- Belyy M.N. 2008 b. Some features of the herring eggs distribution of on the surface of spawning substrata // Izvestiya TINRO. V. 153. P. 243–253. (In Russ.)
- Belyy M.N. 2009. To the methodology of surveying herring spawning grounds in the northern part of the Sea of Okhotsk // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean. V. 15. S. 50–61. (In Russ.)
- Belyy M.N. 2013. Algae-macrophytes in the northern part of the Sea of Okhotsk and their importance as a herring spawning substrata. Magadan: Novaya tipografiya. 194 p. (In Russ.)
- Benko Yu.K., Bogatkin Yu.N., Farkhutdinov R.K. 1987. Biological bases of the use of artificial spawning grounds for the Okhotsk herring reproduction // Biologiya morya. V. 1. P. 56–61. (In Russ.)
- Bulgakova T.I., Smirnov A.A. 2016. Comparative analysis of methods for assessing and predicting the state of herring stocks in the Sea of Okhotsk // Trudy VNIRO. V. 163. P. 63–79. (In Russ.)
- Buzmakov A.S., Sannikov P. Yu., Andreyev D.N. 2016. Preparation and application of aerial photography materials for the study of forests // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN. V. 18. # 2 (2). P. 313–316. (In Russ.)
- Walter G. 1982. General Geobotany. Moscow: Mir. 261 p. (In Russ.)
- Galkina L.A. 1960. Reproduction and development of the Okhotsk herring // Izvestiya TINRO. V. 46. P. 3–40. (In Russ.)
- Dulenin A.A. 2015. Distribution of sublittoral vegetation at the continental coast of the Okhotsk Sea (within the limits of Khabarovsk Region) // Izvestiya TINRO. V. 180. P. 107–127. (In Russ.)
- Dulenin A.A. 2016. Evaluation of resources and use opportunities for algal belt of the sea of Okhotsk continental coast within Khabarovsk Krai // Vestnik KamchatGTU. V. 37. P. 39–49. DOI: 10.17217/2079–0333–2016–37–39–49. (In Russ.)
- Dulenin A.A. 2017. Some methodical problems of SCUBA hydrobiological accounting surveys and the ways of their resolution // Izvestiya TINRO. V. 170. P. 231–244. DOI: 10.26428/1606–9919–2017–190–231–244. (In Russ.)

- Dulenin A.A., Dulenina P.A., Kotsyuk D.V., Sviridov V.V.* 2021. Experience and perspectives of small unmanned aerial vehicles utilization in marine coastal biological surveys // *Trudy VNIRO*. V.185. P. 134–151. DOI: 10.36038/2307–3497–2021–185–134–151. (In Russ.)
- Dulenin A.A., Kudrevskiy O.A.* 2019. The use of lightweight remote operated vehicle for marine coastal hydrobiological investigations // *Vestnik KamchatGTU*. V. 48. P. 6–18. DOI: 10.17217/2079–0333–2019–48–6–17. (In Russ.)
- Zhirkov A.I.* with the participation of *Azovsky A.I., Maksimova O.V.* 2010. Life at the bottom. Bio-geography and bio-ecology of benthos. M.: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK. 453 p. (In Russ.)
- Zuenko Yu.I., Aseeva N.L., Glebova S. Yu., Gostrenko L.M., Dubinina A. Yu., Dulepova E.P., Zolotov A.O., Loboda S.V., Lysenko A.V., Matveev V.I., Muktepavel L.S., Ovsyannikov E.E., Figurkin A.L., Shatilina T.A.* 2019 Recent changes in the Okhotsk Sea ecosystem (2008–2018) // *Izvestiya TINRO*. V. 197 (2). P. 35–61. DOI 10.26428/1606–9919–2019–197–35–61. (In Russ.)
- Mirkin B.M., Naumova L.G., Solomeshch A.I.* 2001. Modern Vegetation Science. M.: Logos, 264 s. M.: Logos, 264 p. (In Russ.)
- Ponomarev S.D.* 2012. Development and survival rate of pacific herring at the stage of embryogenesis // *Izvestiya TINRO*. V. 171. P. 85–96. (In Russ.)
- Sukhoveyeva M.V.* 1976. Species composition and distribution of macrophytes in herring breeding areas at the Sea of Okhotsk northwestern coast // *Izvestiya TINRO*. V. 100. P. 144–149. (In Russ.)
- Tyurnin B.V.* 1967. To the methodology for assessing stocks of Okhotsk herring // *Trudy VNIRO*. V. 62. P. 129–139. (In Russ.)
- Tyurnin B.V.* 1973. Spawning area of the Okhotsk herring // *Izvestiya TINRO*. V. 86. P. 12–21. (In Russ.)
- Farkhutdinov R.K.* 2005. Ecology of reproduction, population dynamics and state of the okhotsk herring stocks. Abstract of PhD in biology thesis. Khabarovsk: KhfTINRO. 22 p. (In Russ.)
- Farkhutdinov R.K.* 2007. Ice cover dynamics and timing of the okhotsk herring spawning // *Izvestiya TINRO*. V. 150. P. 180–188. (In Russ.)
- Hammer Ø.* PAST: Paleontological statistics. Version 3.20. Reference manual. 2018. Oslo: Natural History Museum. Univ. of Oslo. 262 p.
- Madsen J.D., Wersal R.M.* 2017. A review of aquatic plant monitoring and assessment methods // *J. Aquat. Plant Manage.* Vol. 55. P. 1–12.

Поступила в редакцию 09.03.2021 г.
Принята после рецензии 02.10.2021 г.



Промысловые виды и их биология

О резорбции ооцитов периода превителлогенеза у круглоротых и рыб

О.В. Зеленников

Санкт-Петербургский государственный университет (ФГБОУ ВО «СПбГУ»), Университетская наб., 7/9, г. Санкт-Петербург, 199034
E-mail: oleg_zelennikov@rambler.ru

Целью работы является анализ особенностей резорбции ооцитов периода превителлогенеза у круглоротых и рыб.

Используемый метод – обобщение собственных и литературных данных.

Новизна. Впервые систематизированы данные по резорбции ооцитов периода превителлогенеза.

Результаты. Согласно накопленным сведениям, ооциты этого периода являются устойчивыми к внешнему воздействию и не подвергаются резорбции даже перед непосредственной гибелью подопытных рыб. При этом факты резорбции отдельных ооцитов хорошо известны и связаны с их изначальной нежизнеспособностью. Такие клетки на первом этапе разрушения выделяются интенсивной окраской – пикноморфные клетки, а на заключительном этапе распадаются на отдельные фрагменты. Внешнее воздействие и связанный с ним энергетический дефицит лишь ускоряют разрушение таких клеток. При исследовании молоди лососевых рыб всех видов были выявлены многочисленные факты потери формы ооцитами периода превителлогенеза. Поскольку разрушения таких клеток не происходит, и в дальнейшем не наблюдается уменьшения их количества, можно полагать, что такое сжатие является артефактом гистологической обработки. Вместе с тем массовая резорбция ооцитов периода превителлогенеза описана и является начальным этапом либо формирования величины абсолютной плодовитости при переходе к другой жизненной форме, либо сокращения числа особей у вида с циклической динамикой численности.

Практическая значимость. Результаты проведенного анализа дадут основание авторам с разных позиций рассматривать факты изменения формы ооцитов периода превителлогенеза при проведении как экспериментальных, так и полевых исследований. Можно полагать, что внешнее экстремальное, но относительно кратковременное воздействие на молодь рыб в период превителлогенеза не приведет у них к изменению величины абсолютной плодовитости.

Ключевые слова: рыбы, ооциты периода превителлогенеза, резорбция ооцитов.

About resorption of previtellogenesis oocytes in cyclostomes and fish

Oleg V. Zelennikov

St. Petersburg State University («PSbSU»), 7/9, University emb., St. Petersburg, 199034, Russia

The aim of work is to analyze the features of previtellogenic oocyte resorption in cyclostomes and fish.

The method used is a generalization of our own and literature data.

Novelty. For the first time, the data on the resorption of previtellogenic oocytes have been systematized.

Results. According to the accumulated data, oocytes of this period are resistant to external influences and do not undergo resorption even before the immediate death of the experimental fish. At the same time, the facts of resorption of individual oocytes are well known and are associated with their initial non-viability. At the first stage of destruction, such cells are distinguished by an intense color – pycnomorphic cells, and at the final stage they disintegrate into separate fragments. External influence and the associated energy deficit only accelerates the destruction of such cells. When studying juveniles of salmonids of all species, numerous facts of loss of shape by previtellogenic oocyte were revealed. Since the destruction of such cells does not occur, and no further decrease in their number is observed, it can be assumed that such compression is an artifact of histological processing. At the same time, mass resorption of previtellogenic oocyte has been described and is the initial stage of either the formation of the value of absolute fecundity during the transition to another life form, or a reduction in the number of individuals in a species with cyclical population dynamics.

Practical significance. The results of the analysis will give the authors a basis from different positions to consider the facts of changes in the shape of previtellogenic oocytes during both experimental and field studies. It can be assumed that external extreme, but relatively short-term impact on juvenile fish during previtellogenesis will not lead to a change in the value of absolute fecundity.

Keywords: fish, previtellogenic oocytes, resorption of oocytes.

Об изученности ооцитов периода превителлогенеза и вителлогенеза у круглоротых и рыб

Репродуктивная система рыб в целом и развитие половых клеток в частности давно и всесторонне исследуются специалистами в связи с анализом самых разных биологических проблем и особенно в последние годы в связи с увеличением работ экологической направленности. Как известно, в своём развитии ооциты проходят пять периодов – индифферентный, ранней профазы мейоза, превителлогенеза, вителлогенеза и созревания [Чмилевский, 2003] из которых периоды превителлогенеза и вителлогенеза являются самыми продолжительными. Из этих двух периодов несоизмеримо лучше изучены ооциты периода вителлогенеза, чему в значительной степени способствуют два главных обстоятельства. Во-первых, ооциты этого периода за редким исключением имеют диаметр от 300 мкм и более и поэтому вполне доступны даже для визуального изучения и подсчёта. Во-вторых, при работе с этими ооцитами специалисты анализируют один из главных показателей в репродуктивной биологии – величину абсолютной плодовитости, лежащий в основе оценки динамики численности рыб. И конечно хорошо изучена резорбция ооцитов периода вителлогенеза и причины её вызывающие. Главная закономерность здесь такова. В период превителлогенеза у рыб всех видов наблюдается перепроизводство ооцитов как возможный резерв, призванный обеспечить максимально возможную для особей данного вида абсолютную плодовитость. Чем более комфортными будут условия нагула для рыб в текущем репродуктивном цикле, тем больше ооцитов, перешедших в период вителлогенеза, достигнет дефинитивного состояния. Напротив, чем менее благоприятные условия, например, выраженная пищевая конкуренция, сложатся в текущем цикле, тем большее число ооцитов, перешедших в период вителлогенеза, будет подвергнуто резорбции [Анохина, 1969]. Таким образом, резорбция ооцитов периода вителлогенеза (трофоплазматического роста) является обычной и, фактически, запланированной в онтогенезе каждой особи.

Ооциты периода превителлогенеза являются качественно иными и изучены несоизмеримо менее подробно. Можно полагать, что это объясняется теми же двумя причинами, описанными выше. Во-первых, диаметр ооцитов периода превителлогенеза варьирует от 20 до 300 мкм и их визуальное изучение является малоинформативным. Во-вторых, они находятся «значительно дальше» от непосредственного практического применения, чем ооциты периода вителлогенеза.

О резорбции ооцитов периода превителлогенеза при воздействии внешних факторов

Поскольку в онтогенезе рыб перепроизводство ооцитов наблюдается именно в период превителлогенеза, то представляется весьма вероятным, что при внешнем, например, токсическом воздействии эти клетки могут быть подвергнуты резорбции. И действительно, к настоящему времени в научной литературе есть много работ, в которых авторы указывают на массовую резорбцию ооцитов периода превителлогенеза. Однако обращает на себя внимание следующий факт. Все эти работы выполнены на рыбах, пойманных в естественной среде, как правило, на объектах промысла, и очень часто в регионах, где в связи с производственной деятельностью очень остро стоит проблема загрязнения окружающей среды. Такие исследования с указанием на резорбцию превителлогенных ооцитов были выполнены на рыбах Каспийского бассейна [Романов и др., 2001], водотоков и озёр Заполярья [Решетников и др., 1999; Шарова и др., 2003], сибирских рек [Акимова, Рубан, 1996; Рубан, 2017], регионов для которых известно радиационное загрязнение [Веригин и др., 1996; Петриков и др., 1997; Петухов, Петриков, 1997; Белова и др., 2001; 2007] и других [Емельянова и др., 2014; Дубинина, Золотов, 2015; Сергеева, 2016].

Вместе с тем, в многочисленных экспериментальных работах как лабораторных, так и производственных, где рыбы находились в условиях голодания, повышенной и пониженной температуры или токсическом воздействии авторы не указывают на массовую резорбцию ооцитов периода превителлогенеза [Корниенко и др., 1996; Таликина, 1998; Чмилевский, 1998; Кузнецов и др., 1999; Рубан, Акимова, 2001; Зеленников и др., 2019, и др.]. Этот факт, предположительно, можно рассмотреть с двух точек зрения. С одной стороны, экспериментальные данные, конечно, являются не вполне сопоставимыми с данными при анализе природной ситуации. Ведь в эксперименте автор, как правило, использует один фактор. В природе же на рыб действует комплекс факторов, например, комплекс токсических соединений. Для обозначения этого явления в литературе был даже предложен отдельный термин – «политоксикоз», а для определения длительного или хронического воздействия – «кумулятивный политоксикоз» [Kornienko et al., 1997; Журавлева, Земков, 2000].

Однако, с другой стороны, возникают вопросы к тому, как авторы, при исследовании рыб в природной среде, выявляют резорбцию ооцитов, особенно, если учесть, что специалист, исследуя рыб в заведомо

загрязнённой токсикантами акватории, изначально оказывается «настроенным» на поиск морфологических нарушений [Акимова и др., 2000].

Например, мы, исследуя ооциты периода превителлогенеза у разных видов рыб, обязательно сталкивались со следующим явлением. При достижении ооцитами старшей генерации диаметра около 200 мкм, у некоторых из них наблюдается деформация или сжатие с потерей обычной для клеток эллипсоидной формы. Причём такие клетки могли быть единичными или многочисленными (рис. 1 А, Б). Часто такая форма

клеток была тотальной. В литературе есть много работ, где такая морфология ооцитов у рыб, исследованных в природных условиях, трактуется, как признак начального этапа их массовой резорбции [Акимова, Рубан, 1996; Емельянова и др., 1996; Дуркина, Черкасова, 2007, и др.]. Этому выводу, конечно, способствует то обстоятельство, что деформированные клетки присутствуют рядом с клетками, для которых такое изменение формы не отмечено.

Вероятно, в каждом случае могут быть свои причины подобных деформаций. Мы же, исследуя рыб,

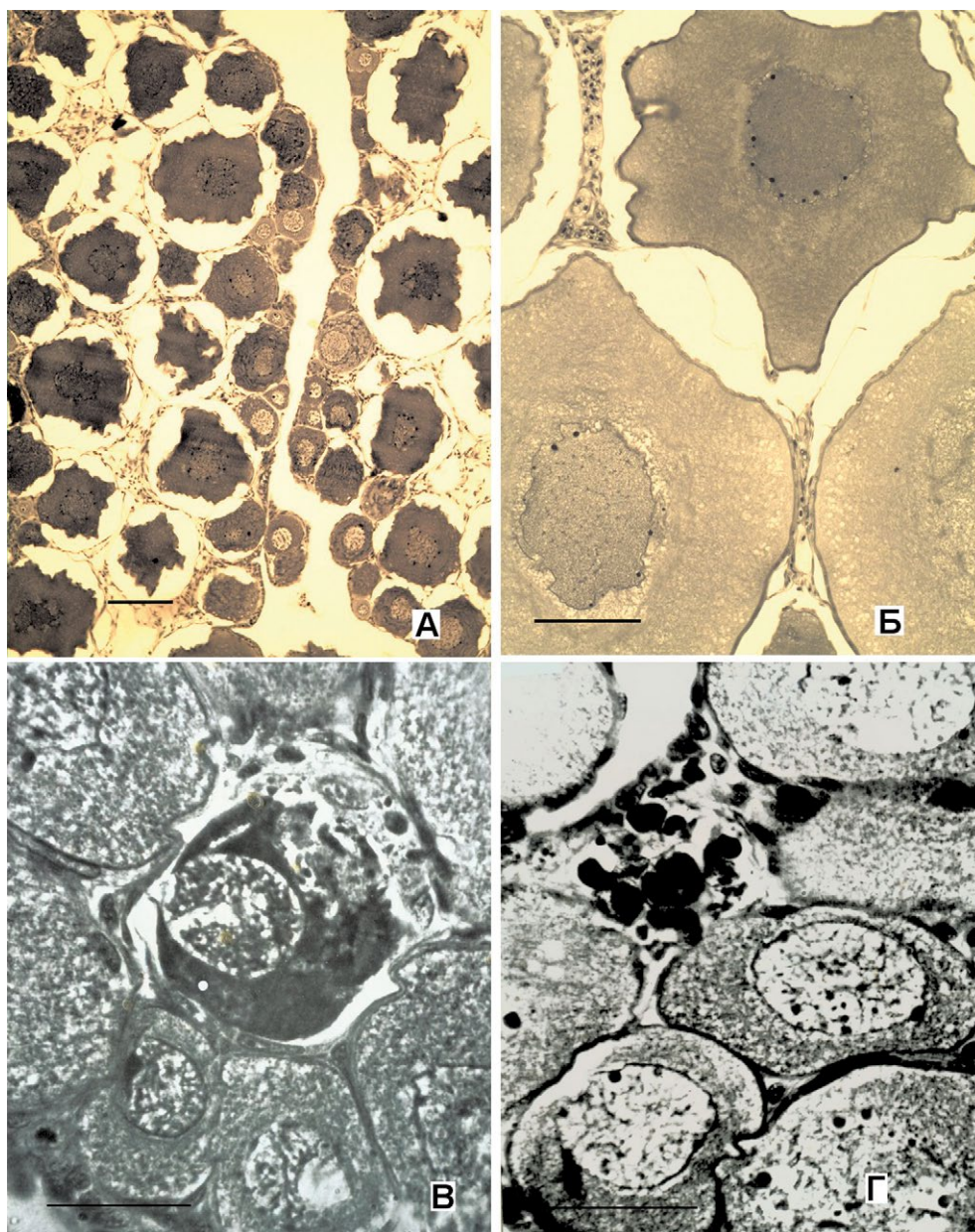


Рис. 1. Изменение формы ооцитов периода превителлогенеза у самок радужной форели (А) и симы (Б). Резорбция ооцитов периода превителлогенеза на начальной (В) и завершающей (Г) стадии. Шкала А, В, Г = 0,05; Б = 0,1 мм

Fig. 1. Changes in the shape of oocytes during previtellogenesis in female rainbow trout (A) and Sima (B). Resorption of oocytes during previtellogenesis at the initial (C) and final (D) stages. Scale bar A, B, D = 0,05; B = 0,1 mm

в том числе в течение полного периода от начала превителлогенного роста ооцитов до полового созревания, не можем рассматривать такую форму ооцитов как указание на начало их резорбции. Во-первых, с подобной картиной мы сталкивались, исследуя ход развития гонад у рыб всех видов, например, у форели в процессе её выращивания при температуре 19–20°C [Зеленников, Голод, 2019] и при более низкой температуре [Зеленников, 1999]. Во-вторых, в ходе периодических фиксаций при исследовании одной и той же партии рыб мы, безусловно, обнаружили бы не только начальные, но и завершающие этапы резорбции ооцитов с распадением клеток на фрагменты, тем более при такой массовой атрезии. В-третьих, деформация была характерна не для всех превителлогенных ооцитов, а только для клеток определённого размера. И, наконец, в-четвертых, исследуя рыб одной партии в течение полного репродуктивного цикла, мы, несомненно, выявили бы снижение числа ооцитов с возрастом.

Исследуя ооциты всех видов тихоокеанских лососей в естественной среде, мы также неизменно отмечали изменённый морфологический облик части из них [Зеленников, 2003 б; 2019; Зеленников и др., 2020]. Вообще, такие ооциты в большем или меньшем числе присутствуют в гонадах всех самок в возрасте 1+ и старше. Их принципиально отличает целостность формы даже с учетом резко деформированного контура (рис. 1 Б). Очевидно, частая встречаемость таких ооцитов, а также других морфологических отклонений в состоянии гонад и половых клеток стимулировала критический взгляд на трактовку их появления с позиции нарушений.

Например, «Критический обзор публикаций о нарушениях репродуктивной системы у осетровых» [Подушка, 2000], где подвергается сомнению резорбция ооцитов и предложено другое объяснение выявленным фактам.

Мы, анализируя деформированные ооциты и частоту их встречаемости, полагаем, что такие клетки являются артефактом фиксации. Можно полагать, что ооциты определённого размера (или состояния) в большей степени, чем другие клетки не изоосмотичны использованным фиксаторам.

Возвращаясь к обзору литературы, отметим изменения, которые наметились в последние 10–15 лет. Обозначилась ярко выраженная тенденция, согласно которой у рыб уменьшилась массовость различных морфологических отклонений. Эту тенденцию также можно рассмотреть с двух разных позиций.

Во-первых, во многих водных бассейнах произошло заметное очищение вод. Особенно заметным это

явление становится в регионах постоянного мониторинга, например, в акватории Азовского моря. Несомненно, этому способствовали принимаемые меры природоохранной направленности. Вслед за улучшением качества воды специалисты отмечают уменьшение массовости различных патологий у рыб, в том числе в плане состояния гонад [Бугаев и др., 2002], а уменьшение рыбопродуктивности трактуют с позиций действия других антропогенных факторов, например, уменьшения площадей заливных лугов вследствие гидростроительства [Подойницын, 2010].

Во-вторых, вероятно, изменился взгляд на трактовку отклонений в состоянии гонад как нарушений в их развитии. По крайней мере, в многочисленных работах, выполненных в акваториях по-прежнему значительно загрязнённых, где у рыб выявляются патологии в состоянии разных органов, именно состояние гонад, по мнению авторов, оказывается более благополучным [Таликина и др., 1996; Шарова, 1999; Акимова и др., 2000; Лукин, Шарова, 2002].

Вместе с тем, мы в гонадах рыб всех видов и возрастов и, фактически, у всех особей выявляли ооциты периода превителлогенеза, которые, на наш взгляд, действительно находились в состоянии резорбции и отчетливо выделялись. На первом этапе разрушения содержимое клеток уплотнялось и они приобретали облик пикноморфных тел, интенсивно окрашивающихся гематоксилином (рис. 1 В). На втором этапе эти клетки разрушались на отдельные фрагменты (рис. 1 Г). При этом резорбирующиеся ооциты периода превителлогенеза легко обнаруживались в гонадах благодаря относительно крупным размерам, поскольку располагались, как минимум, на 7–8 серийных срезах. Однако во всех случаях это были единичные клетки.

Для того чтобы оценить частоту встречаемости превителлогенных ооцитов в состоянии резорбции, провели специальную работу на молоди радужной форели. В ходе работы в возрасте 55 сут подсчитали все ооциты в состоянии резорбции у контрольных рыб и подопытных особей, которых в возрасте с 16 до 55 сут выдерживали при сублетальной кислотности. Установили, что на 3581 серийном срезе гонад всех контрольных рыб было обнаружено 56 ооцитов в состоянии резорбции (в среднем один на 63,9 среза), а на 2618 срезах гонад подопытных рыб – только 20 (один на 130,9 среза) [Зеленников, 2003 а]. При этом в яичниках контрольных самок клетки на начальной и завершающей стадиях резорбции составляли 32,1% и 67,9%, а у подопытных – 20,0% и 80,0%, соответственно. Таким образом, частота встречаемости ооцитов в состоянии резорбции в яичниках подопытных самок была меньше и большинство таких ооци-

тов находились на завершающих этапах разрушения. Очевидно, что кислотное воздействие не привело к нарастанию спонтанно и вяло идущей резорбции некоторой части превителлогенных ооцитов. Их крайне редкая встречаемость позволяет предположить, что отдельные половые клетки нежизнеспособны изначально, и их резорбция не связана с кислотным воздействием. Факторы, определяющие их нежизнеспособность, могли иметь, например, генетическую природу, а внешнее воздействие и связанный с ним энергетический дефицит ускорили процесс их деструкции.

О массовой резорбции ооцитов периода превителлогенеза в онтогенезе круглоротых и рыб

Вместе с тем, в развитии рыб есть варианты, когда именно массовая резорбция ооцитов периода превителлогенеза является обычным явлением и сомнений не вызывает.

Первый вариант хорошо известен для ряда видов непаразитических миног. Это массовая резорбция превителлогенных ооцитов как начальный этап формирования величины абсолютной плодовитости.

Второй вариант – массовая резорбция превителлогенных ооцитов как механизм сокращения числа особей у видов с циклической динамикой численности.

Рассмотрим эти варианты последовательно. Так, плодовитость у широко распространённого и наиболее исследованного вида миног, европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis*, в среднем составляет около 15900–22584, варьируя, впрочем, в широком диапазоне – от 3297 до 42500 икринок [Hardisty, 1964; Кузнецов, 1986 и другие]. Как и все миноговые, она является ювенильным протогиническим гермафродитом, половая дифференцировка у которой осуществляется весной в конце первого года жизни при длине от 30 до 60 мм [Кузнецов 1986; Шильдяев и др., 2008]. В процессе дифференцировки пола около 75% от общего числа половых клеток подвергаются дегенерации [Hardisty, Potter, 1971], абсолютное большинство которых составляют ооциты периода ранней профазы мейоза. Иными словами, осуществляется тот процесс, который хорошо известен, например, у тихоокеанского лосося горбуши [Зеленников, 2021].

В специально проведённом исследовании [Kuznetsov et al., 2016] у личинок миноги длиной от 63 до 130 мм после завершения дифференцировки пола и формирования единственной генерации ооцитов периода превителлогенеза было подсчитано их общее число. В двух партиях личинок число ооцитов в среднем составило 19480 и 20830. При этом вели-

чина абсолютной плодовитости у половозрелых самок этой же популяции в среднем составила 21080 икринок. Можно видеть, что потенциальная плодовитость, подсчитанная у личинок, и абсолютная плодовитость, подсчитанная у взрослых особей, практически совпадали.

В свою очередь, непаразитическая европейская ручьевая минога *Lampetra planeri* Bloch имеет значительно меньшую плодовитость – в среднем 875–2014, при вариации от 330 до 3700 [Pletcher 1963; Кузнецов, 1986 и др.]. Казалось бы, меньшая плодовитость самок ручьевой миноги является естественной, поскольку и длина особей этой формы в 2–3 раза меньше, а связь величины абсолютной плодовитости с длиной тела у миног хорошо известна [Malmquist, 1978; Корр, 2017]. Вместе с тем, величина потенциальной плодовитости, подсчитанная у личинок длиной от 94 до 165 мм в среднем в двух партиях составила 6574 и 7335 шт., а величина абсолютной плодовитости была в 4 раза меньше – в среднем 1740 шт. [Kuznetsov et al., 2016]. Таким образом, если у анадромной речной миноги потенциальная и фактическая плодовитость практически совпадают, то у ручьевой миноги фактическая плодовитость составляет всего 25–26% от её потенциальной плодовитости. Столь резкое расхождение между этими значениями связано с дегенерацией большинства превителлогенных ооцитов.

Следует отметить, что это явление – массовая и обязательная в онтогенезе резорбция ооцитов периода превителлогенеза, давно известна в научной литературе [Weissenberg, 1927; Hardisty, 1965]. Оно прослежено и у других видов пресноводных непаразитических миног, предками которых в эволюции были более крупными паразитическими анадромными формами, например, у австралийской миноги *Mordacia praecox* [Hughes, Potter, 1969]. Для нашей же работы важно то, что взяв личинок ручьевой миноги определённого размера, мы обязательно встречаем многочисленные ооциты периода превителлогенеза в состоянии резорбции и можем проследить этапы этого процесса.

В яичнике личинок до появления видимых внешних изменений, характерных для начала резорбции, можно видеть ооциты разного размера и морфологического облика (рис. 2 А). Одни клетки являются более крупными и характеризуются светлоокрашенной цитоплазмой. Предположительно, именно эти клетки преимущественно вступают в период вителлогенеза и образуют единственную генерацию ооцитов этого периода. Другие клетки более многочисленны. Они характеризуются заметно меньшими размерами

и более тёмноокрашенной цитоплазмой. Можно было предположить, что преимущественно эти клетки будут подвергнуты резорбции.

Действительно, анализируя состояние гонад у личинок более позднего онтогенетического состояния, можно видеть значительные участки яичников, на которых отсутствуют половые клетки, а также ооциты на разных этапах разрушения (рис. 2 Б).

Второй вариант – резорбция ооцитов как механизм сокращения клеток у видов с циклической динамикой численности хорошо известен, например, для дальневосточной сардины (сардины-иваси). Её запас, оцениваемый в 1970-е гг. в 20 млн т., в 1990-е понизился в 200 раз, а промысел практически прекратился [Беяев и др., 1991; Пелагические рыбы, 2019]. Как известно, масштабное уменьшение численности сардины было спрогнозировано с учётом исторических данных 40-х гг. и на основании сокращения количества личинок сардины в планктоне [Беяев и др., 1991]. Однако ещё раньше снижению численности личинок предшествовала массовая резорбция ооцитов разных периодов развития у половозрелых самок, среди которых была заметной и массовая резорбция ооцитов периода превителлогенеза [Сакун, Свирский, 1992]. В настоящее время наблюдается начало нового цикла увеличения численности дальневосточной сардины и, как следствие этого, увеличение ее вылова [Пелагические рыбы, 2019], и мы в ходе специального исследования не выявили резорбцию ооцитов периода превителлогенеза [Зеленников, Шнайдер, 2019].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По совокупности высказанных соображений мы можем сделать следующее заключение. Нет сомнений, что ооциты периода превителлогенеза могут быть подвергнуты резорбции. Если исключить возможные

артефакты фиксации и гистологической обработки, то можно утверждать, что возможна как резорбция отдельных ооцитов, так и их массовая резорбция. Вместе с тем полученные факты и данные литературы позволяют говорить, что массовая резорбция этих ооцитов возможна в связи с реализацией специфического жизненного цикла. Убедительных данных в массовой резорбции этих ооцитов при воздействии на рыб внешних факторов, на наш взгляд не имеется. В пользу такого высказывания свидетельствуют не только наши исследования, в ходе которых не удалось выявить массовую резорбцию ооцитов периода превителлогенеза, даже при массовой гибели подопытных рыб, в условиях токсического воздействия. Исключение составили ооциты самого начала этого периода, на наш взгляд, полноценно не вступивших в период превителлогенеза [Зеленников, 2021]. Нами не обнаружено ни одной публикации, в которой авторы, выполняя экспериментальное воздействие на рыб, указали бы на массовость резорбции превителлогенных ооцитов. Те же специалисты, которые исследовали ооциты как превителлогенеза, так и вителлогенеза, прямо указывают на то, что резорбция первых это редкое явление и реализуется значительно реже, чем резорбция вторых [Чмилевский, 1998; Miranda et al., 1999].

Благодарности

Автор благодарит своих коллег по кафедре «Ихтиологии и гидробиологии» за разностороннюю помощь в проведении исследований, а также своих рецензентов за ценные замечания к статье.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

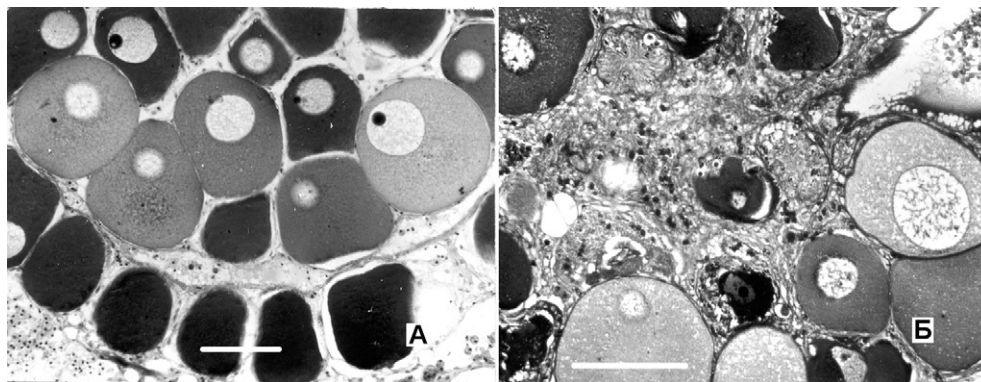


Рис. 2. Общий вид яичников у личинок ручьевой миноги перед (А) и во время (Б) резорбции ооцитов периода превителлогенеза. Шкала = 0,1 мм

Fig. 2. General view of ovaries in brook lamprey larvae before (A) and during (B) resorption of previtellogenic oocytes. Scale bar = 0,1 mm

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа не имела дополнительного спонсорского финансирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Акимова Н.В., Рубан Г.И. 1996. Систематизация нарушений воспроизводства осетровых при антропогенном воздействии // Вопросы ихтиологии. Т. 36. № 1. С. 65–80.
- Акимова Н.В., Попова О.А., Решетников Ю.С., Кашулин Н.А., Лукин А.А., Амундсен П.А. 2000. Морфологическое состояние репродуктивной системы рыб в водоемах Кольского полуострова // Вопросы ихтиологии. Т. 40. № 2. С. 282–285.
- Анохина Л.Е. 1969. Закономерности изменения плодовитости рыб. М.: Наука. 291 с.
- Белова Н.В., Емельянова Н.Г., Макеева А.П., Рябов И.Н. 2001. Состояние воспроизводительной системы рыб из озера Кожановское (Брянская область), загрязнённого радионуклидами в результате аварии на Чернобыльской АЭС // Вопросы ихтиологии. Т. 41. № 3. С. 358–367.
- Белова Н.В., Емельянова Н.Г., Макеева А.П., Рябова И.Н. 2007. Состояние воспроизводительной системы рыб из озера Кожановское (Брянская область), загрязнённого радионуклидами в результате аварии на Чернобыльской АЭС // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 7. С. 29–38.
- Беляев В.А., Новиков Ю.В., Свирский В.Г. 1991. Запасы дальневосточной сардины и изменения в ихтиоценозе СЗТО // Рыбное хозяйство. № 8. С. 24–28.
- Бугаев Л.А., Рудницкая О.А., Засядько А.С., Ниточка О.А. 2002. Состояние гонад осетровых рыб Азовского моря в современный период // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие). Ростов-на-Дону. 11–13.09. 2002 г. Ростов-на-Дону: ООО «ЦВВР». С. 21–24.
- Веригин Б.В., Белова Н.В., Емельянова Н.Г., Макеева А.П., Выборнов А.А., Рябов И.Н. 1996. Радиобиологический анализ белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* в водоёме-охладителе Чернобыльской АЭС в послеаварийный период. 3. Результаты искусственного воспроизводства облученных рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 36. № 2. С. 248–259.
- Дубинина А.Ю., Золотов А.О. 2015. Атрезия ооцитов верхней двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* (Pleuronectiformes, Pleuronectidae) тихоокеанских вод Камчатки // Известия ТИНРО. Т. 180. С. 99–106.
- Дуркина В.Б., Черкасова И.В. 2007. Аномалии оогенеза у полосатой камбалы *Pleuronectes pinnifasciatus* из Амурского залива Японского моря // Известия РАН. Серия биологическая. № 5. С. 591–597.
- Журавлева Г.Ф., Земков Г.В. 2000. Структурные нарушения в ооцитах в зависимости от патоморфогенеза печени осетровых при кумулятивном токсикозе // Осетровые на рубеже 21 века. Астрахань. 11–15.09. 2000 г. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 144–145.
- Зеленников О.В. 1999. Гаметогенез радужной форели *Onchorhynchus mykiss*, выращенной в системе с обратным водоснабжением от вылупления до полового созревания при оптимальной температуре // Вопросы ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 89–97.
- Зеленников О.В. 2003 а. Влияние закисления воды на гаметогенез радужной форели *Parasalmo mykiss* // Вопросы ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 388–401.
- Зеленников О.В. 2003 б. Сравнительный анализ состояния яичников у молоди тихоокеанских лососей в связи с проблемой становления моноциклии // Вопросы ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 490–498.
- Зеленников О.В. 2019. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 3. Сравнительный анализ состояния гонад у молоди тихоокеанских лососей в связи с формированием плодовиности // Труды ЗИН. Т. 323. № 4. С. 429–441.
- Зеленников О.В. 2021. Влияние процессов раннего оогенеза на развитие воспроизводительной системы у рыб. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 43 с.
- Зеленников О.В., Голод В.М. 2019. Гаметогенез радужной форели *Parasalmo mykiss*, выращенной от вылупления до полового созревания при температуре около 20°C // Вопросы ихтиологии. Т. 59. № 1. С. 68–79.
- Зеленников О.В., Кузнецов Ю.К., Фёдоров К.Е. 2019. Особенности становления структуры и объёма фонда превителлогенных ооцитов у радужной форели *Parasalmo mykiss* // Труды ВНИРО. Т. 175. с. 76–85.
- Зеленников О.В., Проскуряков К.А., Рудакова Г.С., Мякишев М.С. 2020. Сравнительная характеристика молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum, при её естественном и заводском воспроизводстве в Сахалинской области // Биология моря. Т. 46. № 1. С. 14–23.
- Зеленников О.В. Шнайдер Т.А. 2019. Характеристика дальневосточной сардины *Sardinops melanostictus* из промыслового улова в районе острова Шикотан // Труды ВНИРО. Т. 178. С. 69–76.
- Емельянова Н.Г., Макеева А.П., Белова Н.В., Зеленков В.М. 1996. Морфологическое состояние некоторых промысловых рыб юго-восточной части Баренцева и Белого морей // Материалы отчётной сессии по итогам НИР ПИНРО в 1995 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 122–134.
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А., Павлов Е.Д., Льюнг Тхи Бик Тхуан, Во Тхи Ха. 2014. Аномалии в состоянии яичников полосатой зубатой барабули *Parupeneus multifasciatus* (Mullidae) из прибрежной зоны южной части центрального Вьетнама // Вопросы ихтиологии. Т. 54. Вып. 1. С. 78–86.
- Корниенко Г.Г., Ложичевская Т.В., Баландина Л.Г., Реков Ю.И., Ковальчук Л.И., Жильцова А.В. 1996. Резорбция половых желёз азовского осетра в экспериментальных и естественных условиях // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азовского бассейна. Сб. научных трудов АзНИИРХ. Ростов-на-Дону. С. 247–256.
- Кузнецов Ю.К. 1986. Исследование функции яичников в связи с явлением карликовости у рыб и круглоротых на примере представителей родов *Osmerus* Lacépède и *Lampetra* Gray. Дисс... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ. 249 с.
- Кузнецов Ю.К., Грусллова А.Б., Зеленников О.В. 1999. Развитие гонад у молоди радужной форели и атлантического лосося после воздействия тестостероном в период, предшествующий цитологической дифференцировке пола // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 1. С. 3–8.

- Лукин А.А., Шарова Ю.Н. 2002. Патологии микроструктуры генеративных органов самок сига *Coregonus lavaretus* оз. Имандра // Вопросы ихтиологии. Т. 42. № 1. С. 114–120.
- Пелагические рыбы (сайра, сардина, скумбрия). (путинный прогноз). 2019. Владивосток: ТИНРО. 59 с.
- Петриков А.М., Петухов В.Б., Кохненко О.С., Воронович А.И. 1997. Дегенеративные изменения в ооцитах окуня при хроническом воздействии ионизирующей радиации // Доклады АН Беларуси. Т. 41. № 2. С. 111–115.
- Петухов В.Б., Петриков А.М. 1997. Нарушения гаметогенеза у рыб при хроническом воздействии ионизирующей радиации // Доклады АН Беларуси. Т. 41. № 4. С. 93–97.
- Подойницын Д.А. 2010. Эколого-биологическая оценка состояния популяции судака обыкновенного (*Sander lucioperca* L.) в условиях антропогенного преобразования Азово-донского бассейна. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону. 23 с.
- Подушка С.Б. 2000. Критический обзор публикаций о нарушениях репродуктивной системы у осетровых // Научно-техн. бюл. лаб. ихтиол. ИНЭНКО. № 3. С. 9–30.
- Решетников Ю.С., Акимова Н.В., Попова О.А. 1999. Аномалии в системе воспроизводства рыб Кольского полуострова при антропогенном воздействии // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финляндии. Петрозаводск. 06–10.09. 1999 г. Петрозаводск: Изд-во Финляндия. С. 155.
- Романов А.А., Романов Ал.А., Беляева Е.С. 2001. Мониторинг гистоморфологических нарушений гонадо-гаметогенеза осетровых рыб Волго-Каспийского региона // Сборник научных трудов КаспНИИРХ. С. 246–268.
- Рубан Г.И., Акимова Н.В. 2001. Состояние репродуктивной системы и причины снижения численности сибирского осетра *Acipenser baeri* реки Оби // Вопросы ихтиологии. Т. 41. № 2. С. 278–282.
- Рубан Г.И. 2017. Нарушения в развитии и функционировании воспроизводительной системы рыб как показатель антропогенного воздействия на среду их обитания и состояние здоровья среды // Онтогенез. Т. 48. № 6. С. 443–449.
- Сакун О.Ф., Свирский В.Г. 1992. Дегенерация ооцитов периодов превителлогенеза и вителлогенеза в половом цикле дальневосточной сардины *Sardinops sagax melanosticta* // Вопросы ихтиологии. Т. 32. № 3. С. 52–58.
- Сергеева С.Г. 2016. Морфологические особенности созревания тарани *Rutilus rutilus* в современных условиях // Морские биологические исследования: достижения и перспективы. Севастополь. 19–24.09. 2016 г. Севастополь: ФИЦ Ин БЮМ. С. 286–289.
- Таликина М.Г., Комов В.Т., Зеленецкий Н.М. 1996. Гистофизиологическая характеристика гонад окуня *Perca fluviatilis* из кислотных озер Дарвинского заповедника // Вопросы ихтиологии. Т. 36. № 3. С. 400–406.
- Таликина М.Г. 1998. Некоторые данные о пластичности ранних этапов развития гонад и реакции сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* на температурные шоки // Вопросы ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 100–105.
- Чмилевский Д.А. 1998. Влияние повышенной температуры на различные периоды и фазы оогенеза тилляпии *Oreochromis mossambicus* // Вопросы ихтиологии. Т. 38. № 5. С. 676–683.
- Чмилевский Д.А. 2003. К вопросу о периодизации оогенеза костистых рыб (обзор) // Вопросы ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 375–387.
- Шарова Ю.Н. 1999. Особенности функционирования репродуктивной системы сига (*Coregonus lavaretus* L.) из субарктических водоёмов // Биологические основы изучения освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финляндии. Петрозаводск. 06–10.09. 1999 г. Петрозаводск: Изд-во «Финляндия». С. 173.
- Шарова Ю.Н., Кауфман З.С., Лукин А.А. 2003. Оогенез рыб Европейского Севера России при технологическом загрязнении. Петрозаводск. КарНЦ РАН. 130 с.
- Шильдяев А.А., Мосягина М.В., Зелеников О.В. 2008. К вопросу об экологическом параллелизме миног и лососевых рыб // Экологические проблемы Севера. Архангельск. 11–13.03. 2008 г. Архангельск: ИЭПС АНЦ УрО РАН. С. 219–221.
- Hardisty M.W. 1964. The fecundity of lampreys // Archiv für Hydrobiologie. V. 60. № 3. P. 340–357.
- Hardisty M.W. 1965. Sex differentiation and gonadogenesis in lampreys. 1. The ammocoete gonads of the brook lamprey, *Lampetra planeri* // Journal of Zoology. V. 146. № 3. P. 305–345.
- Hardisty M.W., Potter I.C. 1971. The behavior ecology and growth of larval lampreys // The Biology of Lampreys. Vol. 1 N.Y. Academic Press. P. 85–125.
- Hughes R.L., Potter I.C. 1969. Studies on gametogenesis and fecundity in the lampreys *Mordacia praecox* and *Mordacia mordax* (Petromyzonidae) // Australian Journal of Zoology. V. 17(3). P. 447–464.
- Kopp C.R. 2017. An historical comparison of Lake Superior sea lamprey fecundity and egg size // Senior Capstone in Natural Resources Northland College April. С. 1–15.
- Kornienko G.G., Dudkin S.I., Lozhichevskaya T.V. 1997. Monitoring of reproductive potential of Azov sea sturgeons under present conditions of habitat // 3rd Int. Symp. Sturgeon, Piacenza, July 8–11, P. 229–230.
- Kuznetsov Yu., Mosyagina M., Zelennikov O. 2016. The formation of fecundity in ontogeny of lampreys // Jawless Fishes of the World: Volume 1. /Eds: Alexei Orlov, Richard Beamish. Cambridge Scholars Publishing. P. 323–345.
- Malmqvist B. 1978. Population structure and biometry of *Lampetra planeri* (Bloch) from three different watersheds in South Sweden // Archiv für Hydrobiologie. V. 84. P. 65–86.
- Miranda A.C.L., Bazzoli N., Rizzo E., Sato Y. 1999. Ovarian follicular atresia in two teleost species: a histological and ultrastructural study // Tissue & Cell. V. 31. № 5. P. 480–488.
- Pletcher F.T. 1963. The life history and distribution of lampreys in the almon and certain other rivers in British Columbia, Canada. Master of Science Thesis. University of British Columbia, Vancouver B.C. 195 p.
- Weissenberg R. 1927. Beitrage zur kenntniss der biologie und morphologie der neuenaugen. 2. Das reifewachstum der gonaden bei *lampetra fluviatilis* und *planeri* // Zeitschrift für mikroskopische-anatomische Forschung. V. 8. P. 193–249.

REFERENCES

- Akimova N.V., Ruban G.I. 1996. Systematization of reproduction disturbances in sturgeon under anthropogenic impact // *Voprosy ikhtiologii*. V. 36. № 1. P. 65–80.
- Akimova N.V., Popova O.A., Reshetnikov YU.S., Kashulin N.A., Lukin A.A., Amundsen P.A. 2000. The morphological state of the reproductive system of fish in the water bodies of the Kola Peninsula // *Voprosy ikhtiologii*. V. 40. № 2. P. 282–285.
- Anokhina L.E. 1969. Regularities of changes in fish fertility. M.: Nauka. 291 s.
- Belova N.V., Emel'yanova N.G., Makeeva A.P., Ryabov I.N. 2001. The state of the reproductive system of fish from Lake Kozhanovskoe (Bryansk region) contaminated with radionuclides as a result of the accident at the Chernobyl nuclear power plant // *Voprosy ikhtiologii*. V. 41. № 3. P. 358–367.
- Belova N.V., Emel'yanova N.G., Makeeva A.P., Ryabova I.N. 2007. The state of the reproductive system of fish from Lake Kozhanovskoe (Bryansk region) contaminated with radionuclides as a result of the accident at the Chernobyl nuclear power plant // *Rybovodstvo i rybnoe khozyajstvo*. № 7. P. 29–38.
- Belyaev V.A., Novikov Yu.V., Svirskij V.G. 1991. Stocks of the Far Eastern sardine and changes in the ichthyocenosis of the SZTO // *Rybnoe khozyajstvo*. № 8. P. 24–28.
- Bugaev L.A., Rudnitskaya O.A., Zasyad'ko A.S., Nitochka O.A. 2002. The state of the gonads of sturgeon fish of the Sea of Azov in the modern period // *Modern problems of physiology and ecology of marine animals (fish, birds, mammals)*. Rostov-na-Donu. 11–13.09. 2002 year. Rostov-na-Donu: OOO «CVVR». P. 21–24.
- Verigin B.V., Belova N.V., Emel'yanova N.G., Makeeva A.P., Vybornov A.A., Ryabov I.N. 1996. Radiobiological analysis of silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* in the cooling pond of the Chernobyl nuclear power plant in the post-accident period. 3. Results of artificial reproduction of irradiated fish // *Voprosy ikhtiologii*. V. 36. № 2. P. 248–259.
- Dubinina A. Yu., Zolotov A.O. 2015. Atresia of oocytes of the northern two-line flounder *Lepidopsetta polyxystra* (Pleuronectiformes, Pleuronectidae) of the Pacific waters of Kamchatka // *Izvestiya TINRO*. V. 180. P. 99–106.
- Durkina V.B., Cherkasova I.V. 2007. Anomalies of oogenesis in the striped flounder *Pleuronectes pinnifasciatus* from the Amur Bay of the Japan Sea // *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*. № 5. P. 591–597.
- Zhuravleva G.F., Zemkov G.V. 2000. Structural abnormalities in oocytes depending on the pathomorphogenesis of sturgeon liver in cumulative toxicosis // *Sturgeon at the turn of the 21st century*. Astrakhan. Astrahan'. 11–15.09. 2000 year. Astrakhan': KaspNIRH Publish. P. 144–145.
- Zelennikov O.V. 1999. Gametogenesis of rainbow trout *Onchorynchus mykiss* reared in a circulating water supply system from hatching to puberty at an optimum temperature // *Voprosy ikhtiologii*. V. 39. № 1. P. 89–97.
- Zelennikov O.V. 2003 a. Effect of water acidification on gametogenesis of rainbow trout *Parasalmo mykiss* // *Voprosy ikhtiologii*. V. 43. № 3. P. 388–401.
- Zelennikov O.V. 2003 b. Comparative analysis of the state of the ovaries in juvenile Pacific salmon in connection with the problem of the monocyclia formation // *Voprosy ikhtiologii*. V. 43. № 4. P. 490–498.
- Zelennikov O.V. 2019. Gametogenesis of Pacific salmon. 3. Comparative analysis of the state of the gonads in juvenile Pacific salmon in connection with the formation of fertility // *Trudy ZIN*. V. 323. № 4. P. 429–441.
- Zelennikov O.V. 2021. Influence of early oogenesis processes on the development of the reproductive system in fish. Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. M.: VNIRO. 43 s.
- Zelennikov O.V., Golod V.M. 2019. Gametogenesis of rainbow trout *Parasalmo mykiss* reared from hatching to puberty at a temperature of about 20 °C // *Voprosy ikhtiologii*. V. 59. № 1. P. 68–79.
- Zelennikov O.V., Kuznetsov Yu.K., Fedorov K.E. 2019. Features of the formation of the structure and volume of the fund of previtellogenic oocytes in the rainbow trout *Parasalmo mykiss* // *Trudy VNIRO*. V. 175. P. 76–85.
- Zelennikov O.V., Proskuryakov K.A., Rudakova G.S., Myakishev M.S. 2020. Comparative characteristics of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum, with its natural and hatchery reproduction in the Sakhalin region // *Biologiya morya*. V. 46. № 1. P. 14–23.
- Zelennikov O.V. Shnajder T.A. 2019. Characteristics of the Far Eastern sardine *Sardinops melanostictus* from the commercial catch in the area of Shikotan Island // *Trudy VNIRO*. V. 178. P. 69–76.
- Emel'yanova N.G., Makeeva A.P., Belova N.V., Zelenkov V.M. 1996. Morphological state of some commercial fish in the southeastern part of the Barents and White seas // *Mat. otchetnoj sessii po itogam NIR PINRO v 1995 year*. Murmansk: Izd-vo PINRO. P. 122–134.
- Emel'yanova N.G., Pavlov D.A., Pavlov E.D., Lyong Tkhi Bik Tkhan, Vo Tkhi Kha. 2014. Anomalies in the ovarian state of the striped toothed goat *Parupeneus multifasciatus* (Mullidae) from the coastal zone of the southern part of central Vietnam // *Voprosy ikhtiologii*. V. 54. № 1. P. 78–86.
- Kornienko G.G., Lozhichevskaya T.V., Balandina L.G., Rekov Yu.I., Koval'chuk L.I., Zhil'tsova A.V. 1996. Resorption of the gonads of the Azov sturgeon in experimental and natural conditions // *The main problems of fisheries and protection of fishery reservoirs of the Azov basin*. Collection of scientific papers AzNIIRKH. Rostov-na-Donu. P. 247–256.
- Kuznetsov Yu.K. 1986. Study of ovarian function in connection with the phenomenon of dwarfism in fish and cyclostomes using the example of representatives of the genera *Osmerus* Lacépède and *Lampetra* Gray. Diss... kand. biol. nauk. L.: LGU. 249 p.
- Kuznetsov Yu.K., Gruslova A.B., Zelennikov O.V. 1999. Development of gonads in juvenile rainbow trout and Atlantic salmon after exposure to testosterone in the period preceding cytological sex differentiation // *Vestnik SPbGU*. Is. 3. № 1. P. 3–8.
- Lukin A.A., Sharova Yu.N. 2002. Pathologies of the microstructure of the generative organs of female whitefish *Coregonus lavaretus* Lake Imandra // *Voprosy ikhtiologii*. V. 42. № 1. P. 114–120.
- Pelagic fish* (saury, sardine, mackerel). (fishing forecast). 2019. Vladivostok: TINRO. 59 p.

- Petrikov A.M., Petukhov V.B., Kokhnenko O.S., Voronovich A.I. 1997. Degenerative changes in perch oocytes under chronic exposure to ionizing radiation // Doklady AN Belarusi. V. 41. № 2. P. 111–115.
- Petukhov V.B., Petrikov A.M. 1997. Disturbances of gametogenesis in fish under chronic exposure to ionizing radiation // Doklady AN Belarusi. V. 41. № 4. P. 93–97.
- Podojnitsyn D.A. 2010. Ecological and biological assessment of the state of the common zander (*Sander lucioperca* L.) population under the conditions of anthropogenic transformation of the Azov-Don basin. Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. Rostov-na-Donu. 23 p.
- Podushka S.B. 2000. Critical review of publications on reproductive system disorders in sturgeon // Nauchnotekhn. byul. lab. ikhtiolog. INEHNKO. № 3. P. 9–30.
- Reshetnikov Yu.S., Akimova N.V., Popova O.A. 1999. Anomalies in the fish reproduction system of the Kola Peninsula under anthropogenic impact // Biological foundations of the study, development and protection of the animal and plant world, the soil cover of Eastern Fennoscandia. Petrozavodsk. 06–10.09. 1999 year. Petrozavodsk: Fennoscandia Publish. P. 155.
- Romanov A.A., Romanov A.A., Belyaeva E.S. 2001. Monitoring of histomorphological disorders of gonad-gametogenesis of sturgeon fishes in the Volga-Caspian region // Collection of scientific papers KaspNIRH. S. 246–268.
- Ruban G.I., Akimova N.V. 2001. The state of the reproductive system and the reasons for the decline in the number of Siberian sturgeon *Acipenser baeri* of the Ob River // Voprosy ikhtiologii. V. 41. № 2. P. 278–282.
- Ruban G.I. 2017. Disturbances in the development and functioning of the reproductive system of fish as an indicator of anthropogenic impact on their habitat and the state of health of the environment // Ontogenez. V. 48. № 6. P. 443–449.
- Sakun O.F., Svirskij V.G. 1992. Oocyte degeneration during previtellogenesis and vitellogenesis in the reproductive cycle of the Far Eastern sardine *Sardinops sagax melanosticta* // Voprosy ikhtiologii. V. 32. № 3. P. 52–58.
- Sergeeva S.G. 2016. Morphological features of maturation of the ram *Rutilus rutilus* in modern conditions // Marine biological research: achievements and prospects. Sevastopol'. 19–24.09. 2016 year. Sevastopol': FIC In BYUM. P. 286–289.
- Talikina M.G., Komov V.T., Zelenetskij N.M. 1996. Histophysiological characteristics of the gonads of the perch *Perca fluviatilis* from the acidic lakes of the Darwin Reserve // Voprosy ikhtiologii. V. 36. № 3. P. 400–406.
- Talikina M.G. 1998. Some data on the plasticity of the early stages of gonad development and the reaction of underyearlings of roach *Rutilus rutilus* to temperature shocks // Voprosy ikhtiologii. V. 38. № 1. P. 100–105.
- Chmilevskij D.A. 1998. Influence of elevated temperature on different periods and phases of oogenesis of tilapia *Oreochromis mossambicus* // Voprosy ikhtiologii. V. 38. № 5. P. 676–683.
- Chmilevskij D.A. 2003. On the question of the periodization of the oogenesis of teleost fishes (review) // Voprosy ikhtiologii. V. 43. № 3. P. 375–387.
- Sharova Yu.N. 1999. Features of the functioning of the reproductive system of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) from subarctic water bodies // Biological foundations of the study, development and protection of the animal and plant world, the soil cover of Eastern Fennoscandia. Petrozavodsk. 06–10.09. 1999 year. Petrozavodsk: Fennoscandia Publish. P. 173.
- Sharova Yu.N., Kaufman Z.S., Lukin A.A. 2003. Oogenesis of fish in the European North of Russia under technological pollution. Petrozavodsk. KarNC RAN. 130 s.
- Shil'dyaev A.A., Mosyagina M.V., Zelennikov O.V. 2008. On the issue of ecological parallelism of lampreys and salmonids // Environmental problems of the North. Arhangel'sk. 11–13.03. 2008 year. Arhangel'sk: IEPS ASC UrO RAS. P. 219–221.
- Hardisty M.W. 1964. The fecundity of lampreys // Archiv für Hydrobiologie. V. 60. № 3. P. 340–357.
- Hardisty M.W. 1965. Sex differentiation and gonadogenesis in lampreys. 1. The ammocoete gonads of the brook lamprey, *Lampetra planeri* // J. of Zoology. V. 146. № 3. P. 305–345.
- Hardisty M.W., Potter I.C. 1971. The behavior ecology and growth of larval lampreys // The Biology of Lampreys. Vol. 1 N.Y. Academic Press. P. 85–125.
- Hughes R.L., Potter I.C. 1969. Studies on gametogenesis and fecundity in the lampreys *Mordacia praecox* and *Mordacia mordax* (Petromyzonidae) // Australian J. of Zoology. V. 17(3). P. 447–464.
- Kopp C.R. 2017. An historical comparison of Lake Superior sea lamprey fecundity and egg size // Senior Capstone in Natural Resources Northland College April. C. 1–15.
- Kornienko G.G., Dudkin S.I., Lozhichevskaya T.V. 1997. Monitoring of reproductive potential of Azov sea sturgeons under present conditions of habitat // 3rd Int. Symp. Sturgeon, Piacenza, July 8–11, P. 229–230.
- Kuznetsov Yu., Mosyagina M., Zelennikov O. 2016. The formation of fecundity in ontogeny of lampreys // Jawless Fishes of the World: Volume 1. /Eds: Alexei Orlov, Richard Beamish. Cambridge Scholars Publishing. P. 323–345.
- Malmqvist B. 1978. Population structure and biometry of *Lampetra planeri* (Bloch) from three different watersheds in South Sweden // Archiv für Hydrobiologie. V. 84. P. 65–86.
- Miranda A.C.L., Bazzoli N., Rizzo E., Sato Y. 1999. Ovarian follicular atresia in two teleost species: a histological and ultrastructural study // Tissue & Cell. V. 31. № 5. P. 480–488.
- Pletcher F.T. 1963. The life history and distribution of lampreys in the almon and certain other rivers in British Columbia, Canada. Master of Science Thesis. University of British Columbia, Vancouver B.C. 195 p.
- Weissenberg R. 1927. Beiträge zur Kenntniss der Biologie und Morphologie der Neunaugen. 2. Das Reifewachstum der Gonaden bei *Lampetra fluviatilis* und *planeri* // Zeitschrift für mikroskopische-anatomische Forschung. V. 8. P. 193–249.

Поступила в редакцию 03.09.2021 г.
Принята после рецензии 27.09.2021 г.



Водные биологические ресурсы

Динамика обилия массовых промысловых рыб дальневосточных морей и прилегающих районов открытой части Тихого океана и влияющие на неё факторы

А.В. Датский¹, В.В. Кулик², С.А. Датская³

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), Окружной проезд, 19, Москва, 105187

² Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»), пер. Шевченко, 4, Владивосток, 690091

³ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (ФГБОУ ВО «МГУ им. М.В. Ломоносова»), Ленинские горы, д.1, Москва, ГСП-1, 119991
E-mail: adatsky@vniro.ru

Цель работы: нахождение закономерностей в формировании обилия массовых промысловых рыб дальневосточных морей и прилегающих районов открытой части Тихого океана, выявление абиотических, биотических и антропогенных факторов, воздействующих на численность рыб.

Используемые методы: для решения поставленной цели с 1937 по 2020 гг. проанализированы данные по биомассе, вылову и урожайности поколений 38 группировок морских рыб. В рамках обнаружения исходных факторов, оказывающих потенциальное влияние на биомассу гидробионтов, привлечены многолетние данные изменчивости природной среды. Для определения силы связи между факторами среды и обилием рыб впервые предложено использовать максимальный информационный коэффициент (МИК), расчёты которого произведены с применением языка программирования R и пакета Minerva.

Новизна: элементами новизны являются выявленные связи обилия рыб с определенными факторами среды через использование МИК, которые могут быть использованы для целей прогнозирования. Результаты исследования показали, что наибольшие значения обилия гидробионтов сформированы преимущественно поколениями высокой численности с периодичностью 6–13 лет (3–7 лет – у тихоокеанских лососей). По причине регионального воздействия абиотических и прочих факторов в динамике отдельных единиц запасов рыб в пределах видов выявлена отличная друг от друга цикличность. Среди 15 факторов среды, тесно связанных с обилием рыб, определяющими были температура воды в различных горизонтах (от поверхности до дна), ледовитость, цветение фитопланктона и биомасса различных фракций и видов зоопланктона. В то же время влияние рыболовства на численность исследуемых рыб на современном этапе незначительно.

Практическая значимость: примененный в настоящей работе метод прогнозирования уловов посредством учёта взаимодействия абиотических и прочих факторов среды и обнаруженных закономерностей в периодичности формирования обилия морских рыб позволит повысить эффективность использования их сырьевой базы.

Ключевые слова: морские рыбы, дальневосточные моря и прилегающие акватории открытой части Тихого океана, факторы среды, биомасса, вылов, урожайные поколения, максимальный информационный коэффициент, периодичность, прогнозирование.

The dynamics of the abundance of commercial fish in the Far Eastern seas and adjacent areas of the open part of the Pacific Ocean and factors influencing it

Andrey V. Datsky¹, Vladimir V. Kulik², Sofia A. Datskaya³

¹ Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIRO»), 19, Okružhnoy proezd, Moscow, 105187, Russia

² Pacific branch of VNIRO («TINRO»), 4, per. Shevchenko, Vladivostok, 690091, Russia

³ Lomonosov Moscow State University («MSU»), 1, Leninskie Gory, Moscow, 119991, Russia

Purpose of the work: finding patterns in the formation of the abundance of large-scale commercial fish in the Far Eastern seas and adjacent areas of the open part of the Pacific Ocean, identifying abiotic, biotic and anthropogenic factors affecting the number of fish.

Methods used: to solve the set goal from 1937 to 2020. analyzed data on biomass, catch and productivity of generations of 38 groups of marine fish. Within the framework of the discovery of the initial factors that have a potential effect on the biomass of aquatic organisms, long-term data on the variability of the natural environment were used. To determine the strength of the relationship between environmental factors and the abundance of fish, it was for the first time proposed to use the maximum information coefficient (MIC), the calculations of which were made using the R programming language and the Minerva package.

Novelty: the elements of novelty are the identified relationships between the abundance of fish and certain environmental factors through the use of MICs, which can be used for forecasting purposes. The results of the study showed that the highest values of the abundance of aquatic organisms were formed mainly by generations of high abundance with a frequency of 6–13 years (3–7 years for Pacific salmon). Due to the regional impact of abiotic and other factors in the dynamics of individual units of fish stocks within species, a different cyclicity was revealed. Among 15 environmental factors closely related to the abundance of fish, the

determining factors were the water temperature in various horizons (from the surface to the bottom), ice cover, phytoplankton bloom, and the biomass of various fractions and species of zooplankton. At the same time, the influence of fishing on the number of studied fish at the present stage is insignificant.

Practical significance: the method for predicting catches used in this work by taking into account the interaction of abiotic and other environmental factors and the discovered patterns in the frequency of formation of the abundance of marine fish will increase the efficiency of using their raw material base.

Keywords: marine fish, the Far Eastern seas and adjacent water areas of the open part of the Pacific Ocean, environmental factors, biomass, catch, productive generations, maximum information coefficient, periodicity, forecasting.

ВВЕДЕНИЕ

Развитие промышленного рыболовства во многом зависит от имеющейся сырьевой базы морских рыб, промысловые запасы отдельных видов и популяций которых находятся в постоянной, зачастую разнонаправленной, динамике. В этой связи, достоверное прогнозирование уловов рыб на ближайшую и долгосрочную перспективу представляется важнейшей задачей, в ходе которой затрагиваются такие первостепенные вопросы как поддержание популяций в равновесном состоянии и их рациональное использование. В то же время успешное решение этой задачи затруднено отсутствием проверенных и долговременных материалов по биологии, численности и добыче отдельных единиц запаса, многофакторным влиянием природной среды и биоты на обилие рыб. Также важнейшими условиями решения вышеуказанной проблемы, помимо наличия исходных данных, являются профессиональные знания и умение определять численность гидробионтов с учётом её лимитирующих факторов.

Исходные данные для научной обработки начали поступать с начала 20-го века с формированием масштабного промысла трески *Gadus morhua* Linnaeus 1758, *G. macrocephalus* Tilesius, 1810 и сельди *Clupea harengus* Linnaeus 1758, *C. pallasii* Valenciennes, 1847 Северного и Дальневосточного регионов, тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus*, анчоусов сем. Engraulidae, сардины *Sardinops melanostictus* (Temminck et Schlegel, 1846), ставриды *Trachurus japonicus* (Temminck & Schlegel, 1844) и скумбрии *Scomber japonicus* (Houttuyn, 1782) в северо-западной части Тихого океана. С 1950-х гг. стали появляться данные с промысла минтая *Theragra chalcogramma* Pallas, 1814, камбаловых рыб сем. Pleuronectidae, мойвы *Mallotus villosus catervarius* (Müller, 1776) и корюшек сем. Osmeridae. С развитием добывающих судов и орудий лова собиралась информация о среде обитания морских рыб, предпринимались попытки объяснить динамику их численности фоновыми условиями и антропогенным воздействием. Особенным вниманием пользовались идеи установления определённой цикличности в рыбопродуктивности объектов

промысла и оправдываемости прогнозов их вылова. Подобные исследования заложили базовые принципы для понимания причин изменения численности морских рыб, отмечающие комплексное влияние на них множества факторов. Такие взаимосвязанные процессы в гидросфере, атмосфере и биосфере явились основой работ Г.К. Ижевского [1961; 1964], Д.Х. Кушинга [1979], а позже В.П. Шунтова [2001; 2016], Л.Б. Кляшторина, А.А. Любушина [2005], В.П. Шунтова, О.С. Темных [2008; 2011].

Необходимо отметить, что многочисленные исследования по динамике численности морских рыб и влияющих на неё факторам в большинстве своём охватывали либо одну локальную популяционную (региональную) группировку (или вид) рыб, либо в таких работах делали обобщения на материале, включающем в себя усреднённые данные по виду (группе видов) в целом. В последнем случае прогнозирование запасов минтая и тихоокеанских лососей по таким материалам [Кляшторин, Любушин, 2005] показало отличные от реальности результаты [Шунтов, 2016]. При этом вполне очевидно, что обилие рыб, обитающих в конкретной акватории, во многом зависит от региональных особенностей абиотических и биотических факторов среды этой акватории или водоёма. Принимая это во внимание, в настоящей работе была сделана попытка оценить воздействие абиотических и прочих факторов (ледовитость, температура воды и воздуха, биомасса зоопланктона, промысел и т.д.) на различные виды и группировки морских рыб с учётом региональных особенностей их распространения. Дополнительно с учётом данных по урожайности поколений рыб представлены материалы по возможной цикличности в обилии рыб.

Целью настоящего исследования является нахождение закономерностей в формировании обилия массовых промысловых рыб дальневосточных морей и прилегающих районов открытой части Тихого океана, а также выявление абиотических, биотических и антропогенных факторов, воздействующих на численность рыб. Для её достижения поставлены следующие задачи:

- выделение доминирующих по биомассе и вылову видов и группировок промысловых морских рыб и выявление долговременной динамики их обилия;
- нахождение закономерностей формирования биомассы доминирующих видов и группировок рыб с учётом данных по урожайности поколений;
- определение абиотических, биотических и антропогенных факторов с целью оценки степени их воздействия на обилие морских рыб;
- установление возможности использования многофакторного влияния природной среды на обилие морских рыб в целях прогнозирования их уловов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В исследовании задействованы материалы по таким значимым для рыболовства в дальневосточных морях и прилегающих районах открытой части Тихого океана видам рыб как минтай, треска, навага *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810), терпуги северный однопёрый *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas, 1810) и южный однопёрый *P. azonus* Jordan & Metz, 1913, камбалы желтопёрая *Limanda aspera* Pallas, 1814 и двухлинейная *Lepidopsetta polyxystra* Orr & Matarese, 2000, сельдь тихоокеанская и тихоокеанские лососи (горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*

(Walbaum, 1792), кета *O. keta* (Walbaum, 1792), нерка *O. nerka* (Walbaum, 1792), кижуч *O. kisutch* (Walbaum, 1792), чавыча *O. tshawytscha* (Walbaum, 1792)). Эти объекты исторически имели важное промысловое значение для рыболовства в районе исследований, что позволило получить долговременные данные по их биомассе и вылову. Морские рыбы представлены в пределах видов 28 группировками (популяциями), единицами запасов на промысле. Тихоокеанские лососи 5 видов по причине отсутствия достоверных материалов по их численности из многочисленных нерестовых водоёмов рассматриваются 10 группировками, локализованными у западной Камчатки и северо-восточного побережья Камчатки и Чукотки. Суммарный вылов указанных выше гидробионтов, к примеру, в 2018 г. в российских водах Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна составил 2716 тыс. т, или 78% от всего вылова морских рыб (ещё 1371 тыс. т было поймано минтая и сельди в восточной части Берингова моря американской стороной), что указывает на высокую научную и практическую значимость прогнозирования их уловов. Распространение анализируемых рыб приурочено к определённым акваториям дальневосточных морей и прилегающей к ним части Тихого океана

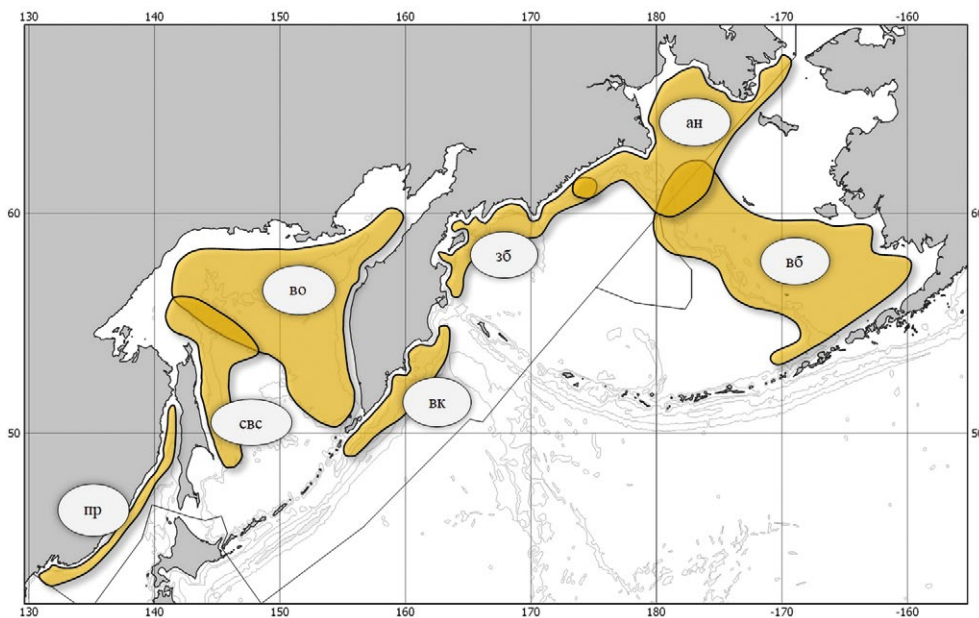


Рис. 1. Карта-схема расположения основных группировок (единиц запасов) минтая в дальневосточных морях, тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов. Обозначения группировок (даны в порядке убывания среднесногодового вылова за последние 20 лет): вб – восточноберингоморская (уловы в зоне США), во – восточноохотоморская, ан – анадырско-наваринская, вк – восточнокамчатская, зб – западноберингоморская, свс – северо-восточный Сахалин, пр – Японское море (Приморье)

Fig. 1. Map of the location of the main groups (stock units) of walleye pollock in the Far Eastern seas, Pacific waters of Kamchatka and the northern Kuril Islands. The designations of the groupings (given in descending order of the average long-term catch over the last 20 years): вб – East Bering Sea (catches in the US zone), во – East Okhotsk, ан – Anadyr-Navarin, вк – East Kamchatka, зб – West Bering Sea, свс – northeastern Sakhalin, пр – Sea of Japan (Primorye)

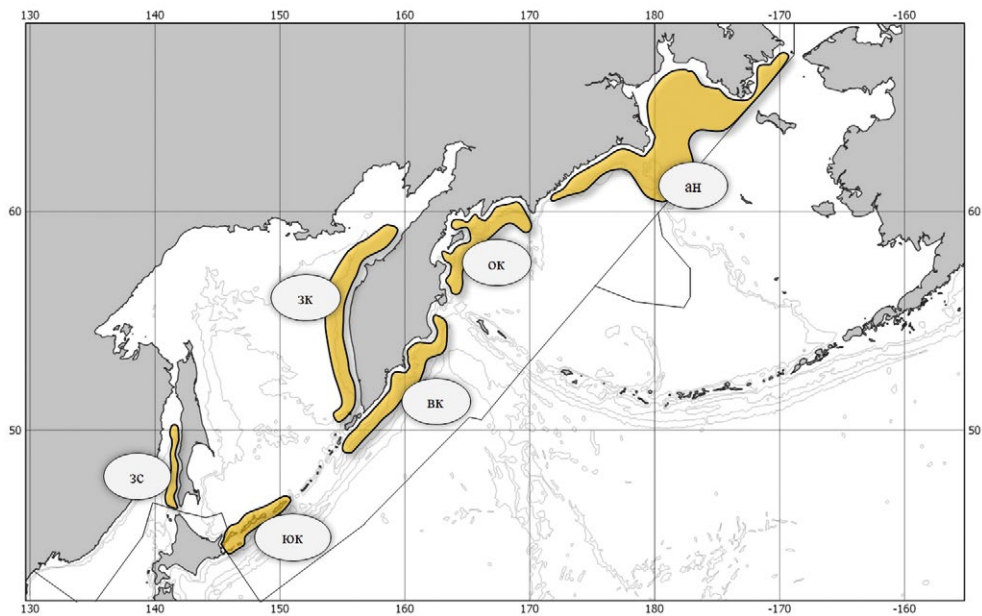


Рис. 2. Карта-схема расположения основных группировок (единиц запасов) трески в дальневосточных морях, тихоокеанских водах Камчатки, северных и южных Курильских островов. Обозначения группировок (даны в порядке убывания среднемноголетнего вылова за последние 20 лет): ан – анадырско-наваринская, вк – восточнокамчатская, ок – олюторско-карагинская (карагинская), зк – западнокамчатская, юк – южнокурильская, зс – западносахалинская

Fig. 2. Map of the location of the main groups (stock units) of Pacific cod in the Far Eastern seas, the Pacific waters of Kamchatka, the northern and southern Kuril Islands. The designations of the groupings (given in descending order of the average long-term catch over the last 20 years): ан – Anadyr-Navarin, вк – East Kamchatka, ок – Olyutor-Karaginsky (Karaginsky), зк – West Kamchatka, юк – South Kuril, зс – West Sakhalin

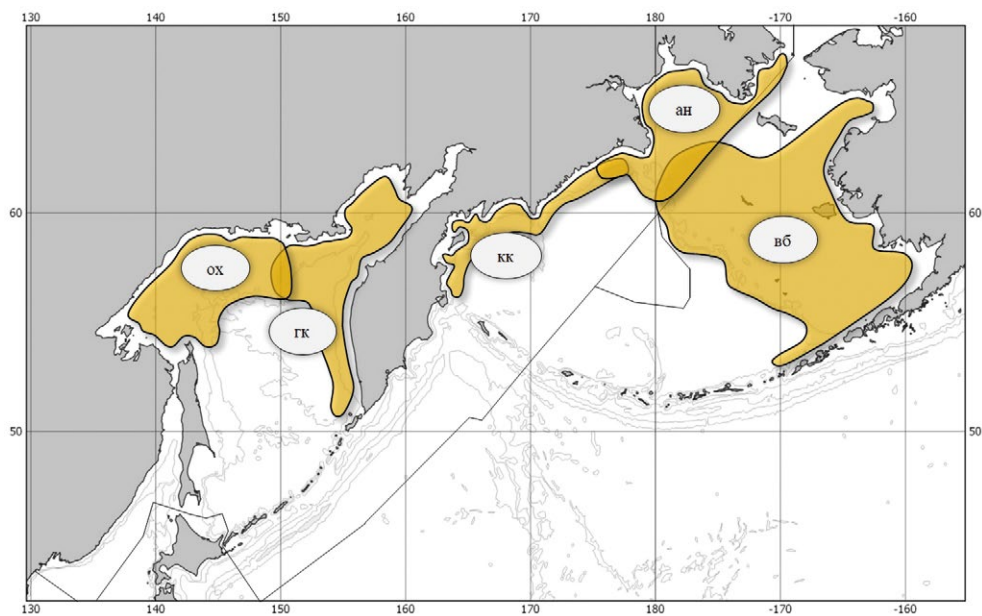


Рис. 3. Карта-схема расположения основных группировок (единиц запасов) тихоокеанской сельди в Охотском и Беринговом морях. Обозначения группировок (даны в порядке убывания среднемноголетнего вылова за последние 20 лет): ох – охотская, ан – анадырская (учтены уловы восточноберинговоморской сельди в зоне РФ), кк – корфо-карагинская, вб – восточноберинговоморская (уловы в зоне США), гк – гижигинско-камчатская

Fig. 3. Map of the location of the main groups (stock units) of the Pacific herring in the Sea of Okhotsk and the Bering Sea. The designations of the groupings (given in descending order of the average long-term catch over the past 20 years): ох – Okhotsk, ан – Anadyr (catches of East Bering Sea herring in the RF zone are taken into account), кк – Korf-Karaginsky, вб – East Bering Sea (catches in the US zone), гк – Gizhiginsky-Kamchatka

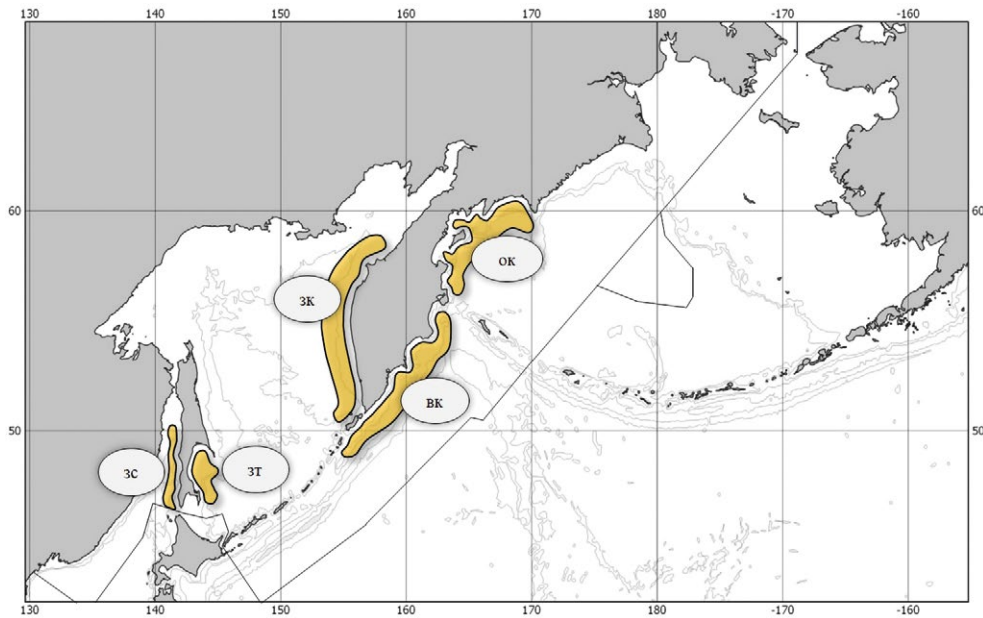


Рис. 4. Карта-схема расположения основных группировок (единиц запасов) камбал в дальневосточных морях, тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов. Обозначения группировок (даны в порядке убывания среднемноголетнего вылова за последние 20 лет): зк – желтопёрая западнокамчатская, вк – северная двухлинейная восточнокамчатская, ок – желтопёрая олюторско-карагинская (карагинская), зт – желтопёрая залива Терпения (юго-восточный Сахалин), зс – желтопёрая западносахалинская

Fig. 4. Map of the location of the main groups (stock units) of flounders in the Far Eastern seas, Pacific waters of Kamchatka and the northern Kuril Islands. The designations of the groupings (given in descending order of the average long-term catch over the last 20 years): зк – yellowfin sole of West Kamchatka, вк – northern rock sole of East Kamchatka, ок – yellowfin sole of Olutorsk-Karaginsky (Karaginsky), зт – yellowfin sole of Terpeniya Bay (southeastern Sakhalin), зс – yellowfin sole of West Sakhalin

и показано на рис. 1–6. В качестве уточнения отметим, что популяционный статус рыб и их границы приведены с учётом существующих на настоящий момент времени знаний и в некотором роде условны (отсутствует генетическая идентификация), зачастую отражая границы промысловых районов.

В работе использованы ряды данных по биомассам морских рыб, полученных из следующих источников: по минтаю [Николаев, Степаненко, 2001; Степаненко, 2001а, б; Борец и др., 2002; Булатов, 2004; 2014; Бабаян и др., 2006; Датский, Андронов, 2007; Буслов, 2008; Антонов, 2011; Овсянников, 2011; Ianelli et al., 2013; 2018; Ильин и др., 2014; Степаненко, Грицай, 2016; Вдовин и др., 2017; Охотоморский..., 2017], треске [Антонов, 2011; 2013; Золотов и др., 2013], наваге [Антонов, 2011; Золотов и др., 2013], терпугам [Антонов, 2011; Золотов и др., 2015; Золотов, Фатыхов, 2016], камбалам [Тарасюк, 1997; Золотов, 2008; 2009; Антонов, 2011; Золотов и др., 2014; Антонов, Кузнецова, 2018] и сельди [Шунтов и др., 1993; Фархутдинов, 2005; Антонов и др., 2016; Лобода, Жигалин, 2017; Ormseth, 2019]. Для корректного сопоставления величин обилия биомасса минтая из юго-восточной части Берингова моря пересчитана с учётом коэффи-

циентов уловистости тралов: для молоди – 0,1; для взрослых рыб – 0,4 [Макрофауна..., 2012].

Многолетние материалы по вылову представлены в следующих публикациях: по минтаю [Фадеев, Веспестад, 2001; Степаненко, Николаев, 2005; Антонов, 2011; Ianelli et al., 2013; 2018; Шевченко, Датский, 2014; Вдовин и др., 2017], треске [Промысел..., 1988¹; Балыкин, 2006; Антонов, 2011; 2013], наваге [Балыкин, 2006; Новикова, 2007; 2014; Антонов, 2011], терпугам [Антонов, 2011; Золотов и др., 2015; Золотов, Фатыхов, 2016], камбалам [Тарасюк, 1997; Золотов, 2008; 2009; Антонов, 2011; Золотов и др., 2014] и сельди [Антонов и др., 2016; Лобода, Жигалин, 2017]. Данные по вылову тихоокеанских лососей взяты с сайта NPAFC [www.npafc.org].

Опубликованные материалы по биомассам и выловам морских рыб были дополнены результатами исследований, полученными дальневосточными научно-исследовательскими институтами на современном этапе (до 2020 г. включительно). Вылов морских рыб также анализировали по данным оперативной отчёт-

¹ *Промысел трески в северо-западной части Тихого океана и перспективы его развития. 1988. Промежуточный научный отчёт / исп. А.М. Орлов. М.: ВНИРО. 73 с.*

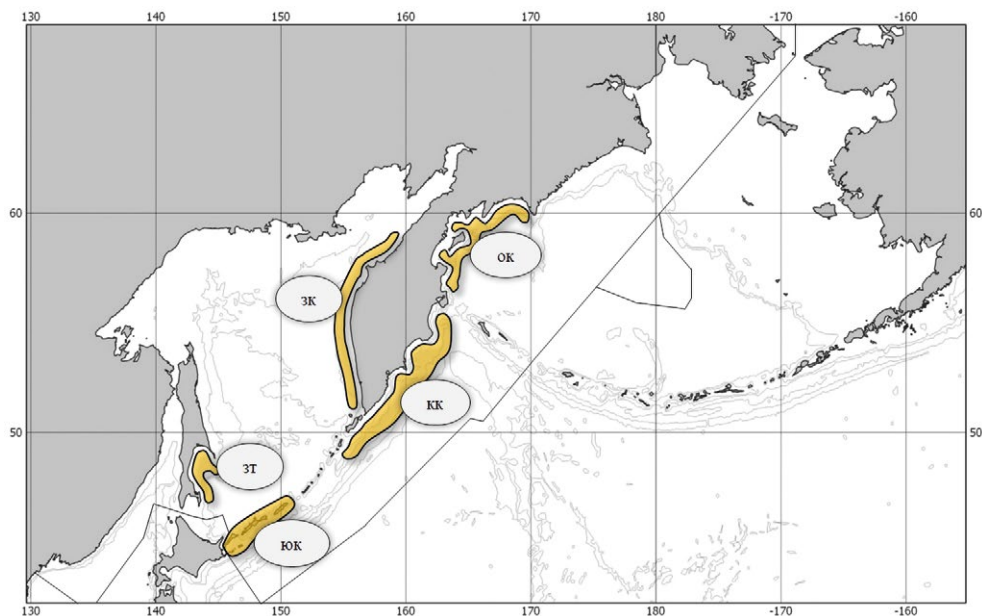


Рис. 5. Карта-схема расположения основных группировок (единиц запасов) наваги и терпугов в дальневосточных морях, тихоокеанских водах Камчатки, северных и южных Курильских островов. Обозначения группировок (даны в порядке убывания среднесного вылова за последние 20 лет): кк – терпуг северный однопёрый юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов (куруло-камчатская), зк – навага западнокамчатская, зт – навага залива Терпения (юго-восточный Сахалин), ок – навага олюторско-карагинская (карагинская), юк – терпуг южный однопёрый южных Курильских островов

Fig. 5. Map of the location of the main groups (stock units) of saffron cod and greenlings in the Far Eastern seas, the Pacific waters of Kamchatka, the northern and southern Kuril Islands. The designations of the groupings (given in descending order of the average long-term catch over the last 20 years): кк – Atka mackerel of southeastern Kamchatka and northern Kuril Islands (Kuril-Kamchatka), зк – saffron cod of West Kamchatka, зт – saffron cod of Terpeniya Bay (southeastern Sakhalin), ок – saffron cod of Olutorsk-Karaginsky (Karaginsky), юк – Okhotsk atka mackerel of the southern Kuril Islands

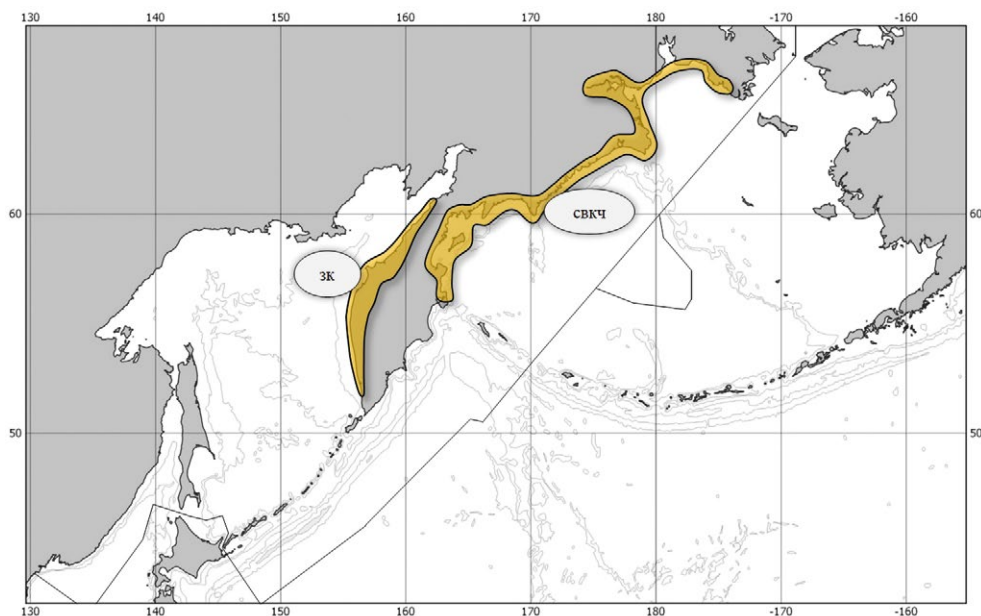


Рис. 6. Карта-схема расположения районов промысла и нереста тихоокеанских лососей у западного побережья Камчатки (зк) и северо-восточного побережья Камчатки и Чукотки (свкч)

Fig. 6. Map of the location of Pacific salmon fishing and spawning areas off the west coast of Kamchatka (зк) and the northeast coast of Kamchatka and Chukotka (свкч)

ности предприятий, отраслевой системы мониторинга. Для доступа и первичной обработки использовали программу «FMS analyst» [Vasilets, 2015]. Используемые материалы по биомассам и уловам морских рыб из указанных выше источников приведены для сравнительного анализа в виде графиков.

Формирование максимумов биомассы морских рыб во многом обусловлено, помимо различного воздействия факторов природной среды, появлением высокочисленных поколений. Для этой цели проанализированы многочисленные научные публикации по урожайности поколений отдельных видов и группировок и показано влияние таких генераций на обилие рыб. Отметим здесь, что воздействие высокоурожайных поколений хорошо заметно на протяжении жизни морских рыб, которая в основном не превышает 25–30 лет у отдельных видов, в среднем составляя 7–15 лет. К примеру, тихоокеанские лососи охвачены промыслом в основном до 7-летнего возраста, навага и терпуги – до 7–8 лет, треска и минтай – до 8–9 лет, тихоокеанская сельдь – до 10–11 лет, желтопёрая камбала – до 14–15 лет, двухлинейная камбала – до 17–18 лет [Науменко, 2001; Датский, Андронов, 2007; Антонов, 2011]. При этом возраст рыб, когда в их биомассе заметно проявляются поколения повышенной численности, изменяется от 1 до 8 лет, а наибольший прирост биомассы, за редким исключением, приходится на 3–6 годы в зависимости от вида.

В рамках обнаружения исходных абиотических и биотических факторов, оказывающих потенциальное влияние на биомассу анализируемых рыб, привлечены многолетние данные изменчивости природной среды [Лучин, 2008; Фигуркин и др., 2008; Хен и др., 2008; 2009; Дьяков Б.С., 2010; Пищальник и др., 2016; 2020; Плотников, Вакульская, 2012; Кузнецов и др., 2013; Волков, 2014; Шунтов, 2016; Берингово-морская..., 2017; Вдовин и др., 2017; Siddon, Zador, 2017; Горбатенко, 2018; Дальневосточное УГМС²]. По причине многочисленности и протяжённости по времени этот материал представлен в программе для управления библиографической информацией Mendeley [Datsky et al., 2021]. Данные по факторам среды синхронизированы с периодом, когда имелась достоверная информация по биомассе и вылову массовых промысловых видов рыб, а также по урожайности их поколений.

Совпадения флуктуаций в динамике обилия рыб, а также их противофазность [Волвенко, 2014], объясняются биотическими и абиотическими факторами, среди которых особый интерес представляют клима-

тические индексы, эффекты от которых могут проявляться с большим запаздыванием, что даёт опору для долгосрочного прогнозирования [Кляшторин, Любушин, 2005]. Ранее нами предпринимались попытки описать вероятные связи изменений численности рыб с абиотическими факторами классическими статистическими методами, например, параметрической корреляцией по Пирсону или непараметрической по Спирмену [Кулик, 2007]. Недостаток такого анализа заключается в его неспособности объективно выделять нелинейные, периодические связи, а также связи, выраженные не через одну, а через множество функций. Особую сложность для выделения представляют последние, т.к. зачастую они, являясь суперпозицией нескольких функций, не могут быть выражены через одну. Они же являются наиболее интересными с биологической точки зрения, т.к. многофакторные связи в природе встречаются чаще, чем однофакторные, и их совместные эффекты могут быть не только аддитивными, но и мультипликативными, например, синергетическими или ингибирующими друг друга. В таком случае множественный регрессионный анализ усложняется даже в случае всего двух ковариатов и требует тщательного отбора кандидатов в предикторы или их представлений в динамическом факторном анализе [Large et al., 2015].

Следовательно, выбор потенциальных предикторов должен быть максимально объективным. Это значит, что мера сходства рядов наблюдений должна равнозначно оценивать различные функциональные (линейные, нелинейные, в т.ч. периодические) и нефункциональные связи с равным шумом. Таким свойством обладает максимальный информационный коэффициент – МИК [Reshef et al., 2011; 2014]. В линейных зависимостях он приближается к квадрату корреляции Пирсона или коэффициенту детерминации, но в отличие от последнего, не занижает меру сходства в нелинейных и более сложных (составных или смешанных) зависимостях и интерпретируется в том же интервале 0–1, где 0 обозначает отсутствие зависимости, а 1 – максимально тесную связь. Так, квадраты корреляций Пирсона и Спирмена (далее – обычные корреляции) в синусоидальных и параболических зависимостях примерно равны 0, а МИК – 1 [Reshef et al., 2011]. Таким образом, ориентируясь на низкие значения коэффициентов обычных корреляций можно пропустить фактически детерминированные зависимости. Однако находимые высокие значения МИК при низких значениях корреляций вычлениают и более сложные смешанные зависимости, которые могут возникать в результате опосредованного влияния скрытых факторов. Это приводит к неочевидной связи

² Дальневосточное УГМС. Доступно через: www.khabmeteo.ru, <http://meteo-dv.ru/geospace/AverageMonthW.09.09.2001>.

на графиках динамики рядов с высоким МИК. Более того, строгое соответствие объективности данного коэффициента и в линейных связях не считается математически доказанным [Kinney, Atwal, 2014]. В то же время подчёркивается [Reshef et al., 2014], что объективность МИК основана не на математических доказательствах, а на статистических выводах, полученных в результате проведения множества симуляций, в которых альтернативные обычным корреляциям меры сходства существенно проигрывали МИК.

Следуя вышесказанному, сила связи между предиктором (например, ледовитость) и предиктантом (биомасса или вылов) измерялась через максимальный информационный коэффициент (далее – МИК). Она оценивалась как без сдвига рядов, так и со сдвигом потенциального предиктора в прошлое до 5 лет. Эти сдвиги предполагают, что вероятный эффект от изменения указанной выше ледовитости мог иметь наибольшую силу в год рождения особей, т.е. в прошлом относительно суммарных биомасс и уловов. Допускается, что за пять лет рыбы должны были набрать достаточную массу, чтобы проявиться в динамике биомассы или уловов. Связи без задержки представляют интерес как потенциальные предикторы перераспределения рыб, влияющие на их доступность для облова на промысле или во время проведения научных съёмов.

Расчёты МИК произведены с применением языка программирования R и пакета Minerva для коротких рядов [Albanese et al., 2012]. Демонстрация варианта задействования сильных найденных зависимостей проведена с использованием обобщённых аддитивных моделей – OAM [Wood et al., 2015] в пакете mgcv с выбором оптимальной по информационному критерию при настройке с максимальным правдоподобием, а финальная настройка осуществлена по более надёжному, но неподходящему для сравнений по информационным критериям, методу ограниченного маргинального правдоподобия [Wood, 2011]. Отличие OAM от обобщённых линейных моделей (ОЛМ), заключается в добавлении к линейному предиктору части, аппроксимирующей нелинейные связи, например, сплайнами [Hastie, Tibshirani, 1990]. В нашем случае использовали тонкоплёночные регрессионные сплайны [Wood, 2003].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Долговременные исходные данные по различным факторам природной среды являются основой для выявления закономерностей формирования обилия морских рыб. Связь воздействия среды и численности рыб не всегда отчётливо выражена и зачастую неод-

нозначна в силу большого количества промежуточных факторов [Колесник, 2002а, б; Кулик, 2009], влияющих на климат и биоту и действующих одновременно. В то же время это влияние существует и во многом достоверно проявляется не только на глобальных совокупностях, но и на мелких, региональных группировках с более тонкими настройками факторов природной среды [Колесник, 2002б]. В этой связи, прежде чем говорить о потенциальном влиянии факторов среды на обилие морских рыб Северной Пацифики необходимо кратко охарактеризовать динамику их запасов.

Наибольшие биомассы среди рыб в районе исследований формируют минтай и сельдь (рис. 7 а), пелагические виды, образующие промысловые скопления и в придонных слоях. Максимальное обилие сельди наблюдалось в 1950–1960-е и 2010-е гг. Некоторый рост её биомассы отмечался и в 1983–1986 и 1997–2002 гг., однако в целом с 1970 по 2009 гг. выявлено сравнительно невысокое обилие этого вида. Повышенная суммарная биомасса минтая, наоборот, была высока в 1980-е гг., и, в меньшей степени, в 1990-е и 2010-е гг. Периоды с середины 1960-х до начала 1980-х гг. и с середины 1990-х гг. до 2010 г. характеризовались существенно меньшим его обилием. Сходную с минтаем динамику биомасс показывали треска и навага (рис. 7 б), с той лишь разницей, что максимумы их обилия смещены на 1990-е и 2010-е гг. Наибольшая биомасса желтопёрой камбалы отмечена в 1950-е и 1980–1990-е гг., северного однопёрого терпуга – в 1998–2009 гг. (рис. 7 б).

Уловы горбуши, кеты и нерки у западного и северо-восточного побережий Камчатки и Чукотки планомерно возрастали с 1980-х гг. и достигли максимума в 2010-х гг. Динамика их обилия в основном развивалась сходным образом, за исключением снижения вылова горбуши в 2013–2015 гг. (рис. 8). Напротив, в этот период отмечен рост уловов кижуча, который после минимума вылова в 1990-е гг., с 2007 г. показывает существенную положительную динамику на промысле. Уловы чавычи всегда были невысоки, достигнув в 2000-х гг. минимальных значений.

Общая динамика обилия анализируемых видов естественным образом не отражает флюктуации численности отдельных группировок морских рыб, вследствие региональных особенностей исследуемых акваторий и различающихся условий обитания рыб в них. Так, в 1970-е гг. наблюдались довольно высокие биомассы западноберингоморской и восточнокамчатской популяций минтая, рыб у северо-восточного Сахалина и Приморья. В 1980-е гг. наибольшие значения обилия показали восточно-, западноберингоморская и восточноохотоморская группировки, а также

ДИНАМИКА ОБИЛИЯ МАССОВЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ И ПРИЛЕГАЮЩИХ РАЙОНОВ ОТКРЫТОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА И ВЛИЯЮЩИЕ НА НЕЁ ФАКТОРЫ

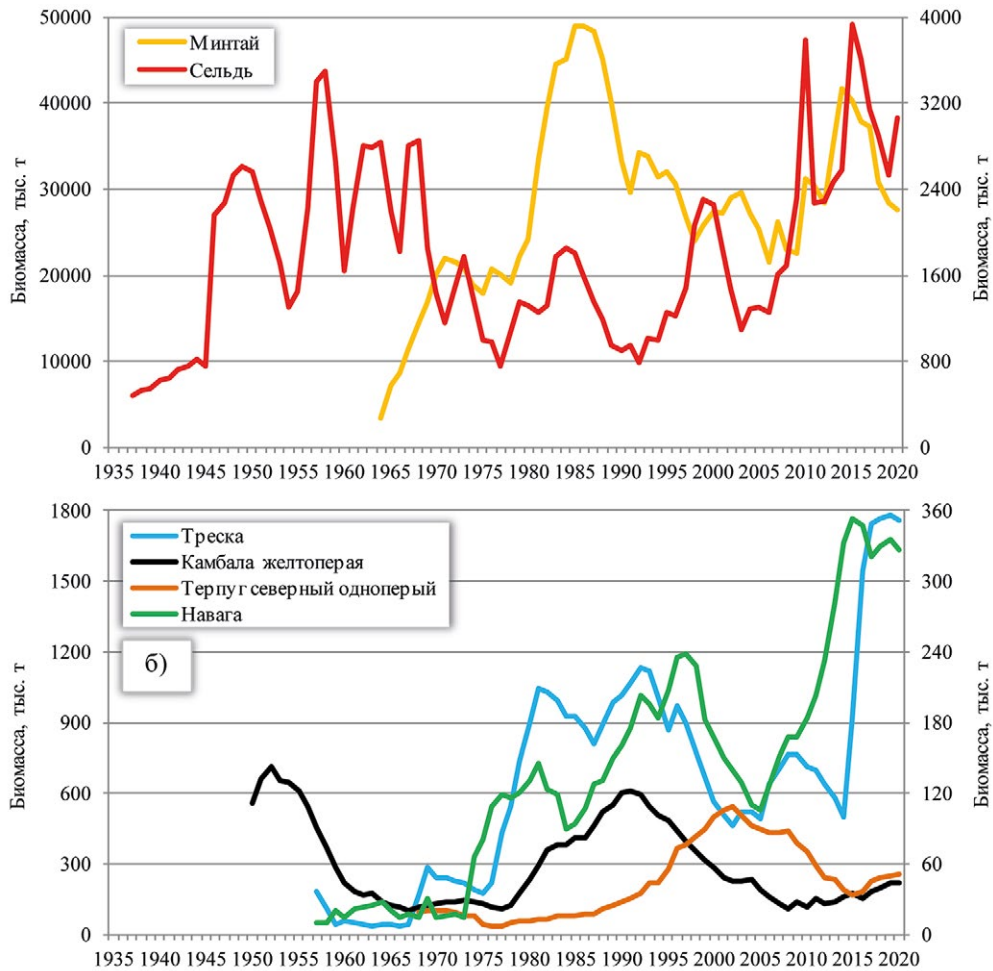


Рис. 7. Суммарная биомасса (тыс. т) массовых промысловых рыб в дальневосточных морях, тихоокеанских водах Камчатки и северных и южных Курильских островов в 1937–2020 гг.: а – минтай (левая шкала), сельдь (правая шкала); б – треска (левая шкала), прочие виды (правая шкала)

Fig. 7. Total biomass (thousand tons) of commercial fish in the Far Eastern seas, the Pacific waters of Kamchatka and the northern and southern Kuril Islands in 1937–2020. а – walleye pollock (left vertical scale), Pacific herring (right); б – Pacific cod (left scale), other species (right scale)

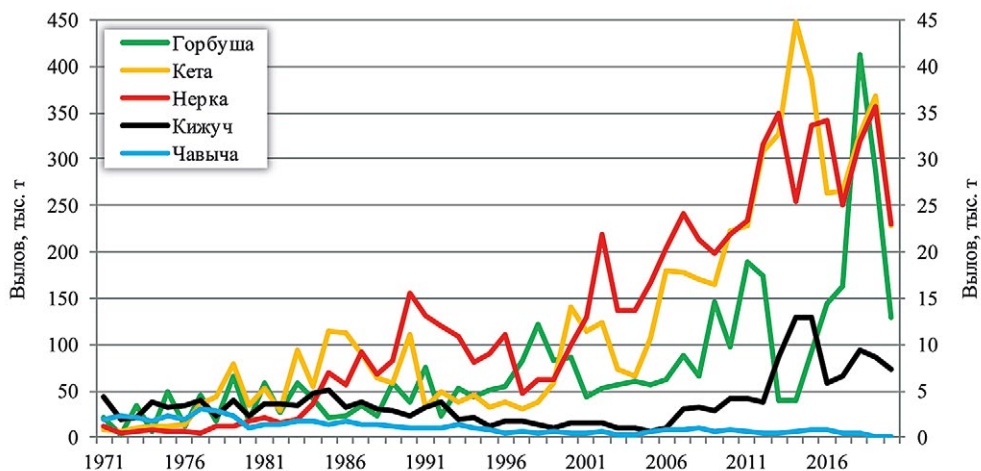


Рис. 8. Суммарный вылов (тыс. т) тихоокеанских лососей у западного и северо-восточного побережья Камчатки и Чукотки в 1971–2020 гг.: горбуша (левая шкала), прочие виды (правая шкала)

Fig. 8. Total catch (thousand tons) of Pacific salmon off the western and northeastern coast of Kamchatka and Chukotka in 1971–2020: pink salmon (left vertical scale), other species (right scale)

THE DYNAMICS OF THE ABUNDANCE OF COMMERCIAL FISH IN THE FAR EASTERN SEAS AND ADJACENT AREAS OF THE OPEN PART OF THE PACIFIC OCEAN AND FACTORS INFLUENCING IT

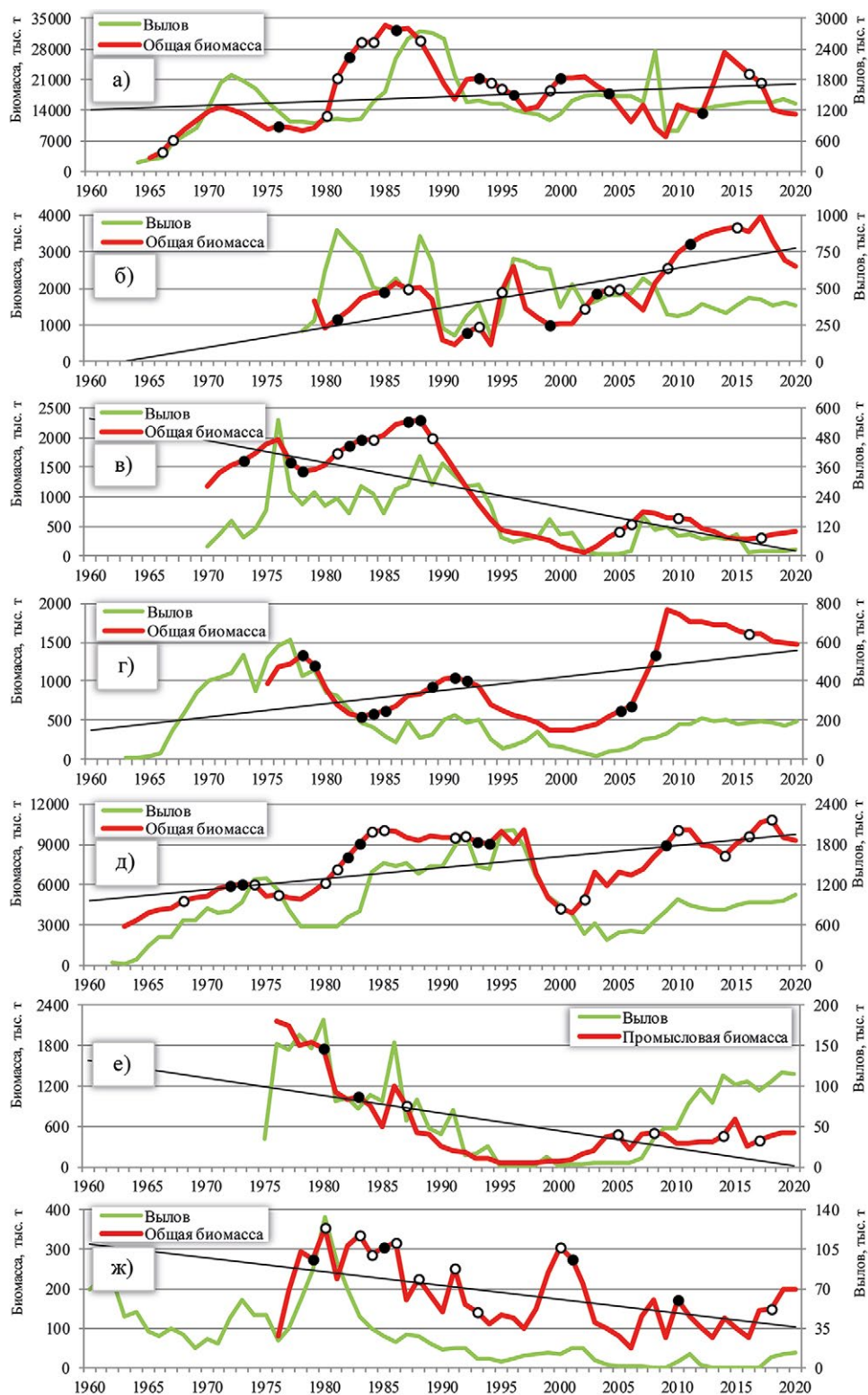


Рис. 9. Биомасса и вылов (тыс. т) группировок минтай в дальневосточных морях, тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов: а – восточноберинговоморская, б – анадырско-наваринская, в – западноберинговоморская, г – восточнокамчатская, д – восточноохотоморская, е – минтай северо-восточного Сахалина, ж – минтай Японского моря (Приморье). Кружками (чёрные – суперурожайные, белые – урожайные) показано влияние на биомассу рыб поколений высокой численности, прямыми линиями – тренд изменения биомассы

Fig. 9. Biomass and catch (thousand tons) of walleye pollock groups in the Far Eastern seas, Pacific waters of Kamchatka and the northern Kuril Islands. а – East Bering Sea, б – Anadyr-Navarin, в – West Bering Sea, г – East Kamchatka, д – East Okhotsk Sea, е – northeastern Sakhalin, ж – Sea of Japan (Primorye). The circles (black – super yielding, white – yielding) show the effect of generations of high abundance on the biomass of fish, straight lines – the trend of biomass change

приморский минтай. Относительно высокая биомасса в 1990-е гг. была замечена только у минтая северо-восточной части Охотского и северо-западной части Берингова морей. С начала 2000-х гг. и по настоящий момент максимальное обилие данного вида выявлено у анадырско-наваринской, восточнокамчатской и восточноохотоморской группировок, прочие популяции, за

исключением рыб из восточной части Берингова моря, находятся на своём минимуме (рис. 9). В целом общий тренд на увеличение обилия за весь период наблюдений отмечается у восточноберингоморской, анадырско-наваринской, восточнокамчатской и восточноохотоморской группировок минтая, у остальных биомасса имеет тенденцию к снижению (табл. 1).

Таблица 1. Общая характеристика обилия основных промысловых рыб в дальневосточных морях, тихоокеанских водах Камчатки и северных и южных Курильских островов в 1937–2020 гг.

Table 1. General characteristics of the abundance of the main commercial fish in the Far Eastern seas, Pacific waters of Kamchatka and the northern and southern Kuril Islands in 1937–2020

Вид, группировка	Период исследований	Тренд изменения биомассы (вылова)	Среднее значение биомассы / вылова (пределы), тыс. т	Периоды биомассы (вылова) выше среднего значения
Минтай восточноберингоморский (США)	1965–2020	Повышение	17 318,5 (3225–33425)	1981–1990, 1992–1996, 1999–2004, 2013–2017
Минтай восточноохотоморский	1963–2020	Повышение	7 386,7 (2950–10900)	1982–1997, 2008–2020
Минтай анадырско-наваринский	1979–2020	Повышение	1 990,1 (445–3970)	1986, 1988–1996, 2005, 2008–2020
Минтай западноберингоморский	1970–2020	Снижение	1 017,1 (63–2306)	1970–1992
Минтай восточнокамчатский	1975–2020	Повышение	1006,5 (373–1917)	1976–1979, 1990–1992, 2009–2020
Минтай северо-восточного Сахалина	1976–2020	Снижение	596,7 (50–2150)	1976–1987, 2015
Минтай Японского моря (Приморье)	1976–2020	Снижение	179,7 (48–355)	1977–1989, 1991, 1999–2002, 2019, 2020
Треска анадырско-наваринская	1968–2020	Повышение	326,0 (12–1470)	2007–2011, 2015–2020
Треска западнокамчатская	1957–2020	Повышение	171,1 (35–440)	1957, 1972, 1978–2000
Треска карагинская	1970–2020	Снижение	132,9 (25–350)	1978–1986, 1988–1996, 1999, 2005
Треска восточнокамчатская	1977–2020	Снижение	98,9 (38–274)	1979–1990
Треска южнокурильская	1981–2020	Снижение	44,3 (27–86)	1981–1989, 2017, 2019–2020
Треска западносахалинская	1983–2020	Снижение	18,1 (6–37)	1983–1992, 2017–2020
Навага карагинская	1974–2020	Повышение	74,8 (26–215)	1980–1983, 2010–2020
Навага западнокамчатская	1957–2020	Повышение	62,9 (4–178)	1990–2001, 2007–2020
Навага залива Терпения (вост. Сахалин)	1974–2020	Снижение	27,0 (16–50)	1976–1981, 1986–1989, 1995–2003, 2010
Терпуг северн. одноперый вост. Камчатки, сев. Курил	1968–2020	Повышение	222,6 (35–545)	1995–2013, 2017–2020
Терпуг южный одноперый южных Курил	1977–2020	На одном уровне	13,0 (2–38)	1977–1980, 1996–2005, 2011–2013
Камбала двухлинейная восточнокамчатская	1955–2020	Повышение	48,4 (20–94)	1955–1960, 1983–2004, 2018
Камбала желтоперая западнокамчатская	1950–2020	Снижение	226,1 (44–570)	1950–1958, 1981–1998
Камбала желтоперая карагинская	1951–2020	Снижение	30,6 (9–71)	1951–1958, 1982–1986, 1990–2002, 2007–2008
Камбала желтоперая залива Терпения (вост. Сахалин)	1950–2020	Повышение	28,3 (8–47)	1950–1967, 1990–1997, 2009–2018
Камбала желтоперая западносахалинская	1950–2020	Снижение	10,7 (4–45)	1950–1966
Сельдь охотская	1946–2020	Повышение	913,5 (70–2271)	1946–1952, 1963–1965, 1967–1969, 1972–1974, 1984–1985, 2005, 2007–2020

Вид, группировка	Период исследований	Тренд изменения биомассы (вылова)	Среднее значение биомассы / вылова (пределы), тыс. т	Периоды биомассы (вылова) выше среднего значения
Сельдь корфо-карагинская	1937–2020	Снижение	504,3 (60–1900)	1938–1963, 1998–2001
Сельдь восточноберингоморская (РФ)	1959–2020	Повышение	383,4 (5–1895)	1962–1969, 1981–1985, 2009–2018
Сельдь гижигинско-камчатская	1946–2020	Снижение	241,1 (50–950)	1954–1959, 1961–1964, 1966–1968, 1988, 1990–1992, 1998–2002, 2012–2018
Сельдь восточноберингоморская (США)	1987–2020	Повышение	207,0 (152–305)*	1988, 1993, 1995, 2004, 2005, 2008, 2012, 2013, 2017–2019
Горбуша северо-восточного побережья	1971–2020	Повышение	42,6 (1,2–228,1)	1989, 1991, 1993, 1995, 1997, 1999, 2003, 2005, 2007, 2009, 2011, 2015–2019
Горбуша западного побережья	1971–2020	Повышение	32,1 (0,1–301,3)	1983, 1994, 1996, 1998, 2000, 2002, 2004, 2006, 2008, 2010, 2012, 2016, 2018–2020
Нерка западного побережья	1971–2020	Повышение	11,8 (0,2–32,1)	1990, 1991, 2002–2020
Кета северо-восточного побережья	1971–2020	Повышение	6,5 (0,5–22,3)	1979, 1983, 1986, 1987, 1990, 2000, 2001, 2005–2019
Кета западного побережья	1971–2020	Повышение	5,7 (0,1–26,2)	1996, 2007–2020
Кижуч северо-восточного побережья	1971–2020	Снижение	2,1 (0,2–3,9)	1971, 1974–1977, 1979, 1981–1989, 1991, 1992, 2013–2015, 2018, 2019
Кижуч западного побережья	1971–2020	Повышение	1,7 (0,1–9,6)	1985, 2010–2020
Нерка северо-восточного побережья	1971–2020	Повышение	1,2 (0,1–4,9)	1999, 2006–2020
Чавыча северо-восточного побережья	1971–2020	Снижение	1,0 (0,02–2,87)	1971–1979, 1981–1989, 1993
Чавыча западного побережья	1971–2020	Снижение	0,1 (0,02–0,35)	1971–1979, 1981–1988, 1991–1998

Примечание: У тихоокеанских лососей анализировали уловы, у прочих рыб – биомассу; * – данные за период с 2000 по 2015 гг.

У трески самый длинный ряд наблюдений выявлен для западнокамчатской группировки, биомасса которой планомерно увеличивалась с начала 1960-х гг., достигнув максимальных значений в 1990-е гг. Сходная динамика обилия отмечена и для карагинской трески. Напротив, популяции трески восточнокамчатской, южнокурильской и западносахалинской формировали пики биомасс в 1980-е гг. В начале 2000-х гг. высоких значений биомассы трески по району исследований не наблюдалось, за исключением увеличения в 2007–2010 гг. запасов анадырско-наваринской и южнокурильской группировок. И только в 2015–2020 и 2016–2020 гг. соответственно в анадырско-наваринском районе Берингова моря и у берегов западного Сахалина обилие этого вида тресковых рыб резко возросло (рис. 10). В целом, за весь период исследований выявлена тенденция роста биомассы трески северо-западной части Берингова моря и западной Камчатки, у прочих группировок отмечено снижение запасов (табл. 1).

Из рассмотренных трёх популяций наваги две (карагинская и западнокамчатская) обнаруживают постепенный рост биомассы, одна (у восточного Сахалина) –

снижение (табл. 1, рис. 11). При этом у берегов северо-восточной Камчатки данный вид формировал пики обилия в конце 1970-х – начале 1980-х и в 2010-е гг., у западной Камчатки – в 1990-е и 2010-е гг. У восточного Сахалина максимумы обилия рыб примерно в схожих масштабах (за исключением 2000-х гг.) наблюдались в середине каждого десятилетия.

Два вида однопёрых терпугов (северный и южный) с середины 1980-х гг. показывали сходную динамику биомасс с максимумом в 2000–2004 гг. При этом первый вид, в основном обитающий у берегов юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов, несмотря на постепенное снижение в 2000-е гг., все же обнаруживает общий рост обилия. Второй вид, живущий у южных Курильских островов, за счёт высокой биомассы в середине 1970-х гг. не показывает тенденций к снижению или росту запасов (табл. 1, рис. 12). Надо отметить, что камчатско-курильская популяция северного однопёрого терпуга имеет обширное распространение, но районы обитания рыб весьма обособлены [Золотов и др., 2015]. Поэтому не исключено, что продолжительный максимум биомассы данной популяции в 1995–2011 гг. вполне мог

ДИНАМИКА ОБИЛИЯ МАССОВЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ И ПРИЛЕГАЮЩИХ РАЙОНОВ ОТКРЫТОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА И ВЛИЯЮЩИЕ НА НЕЁ ФАКТОРЫ

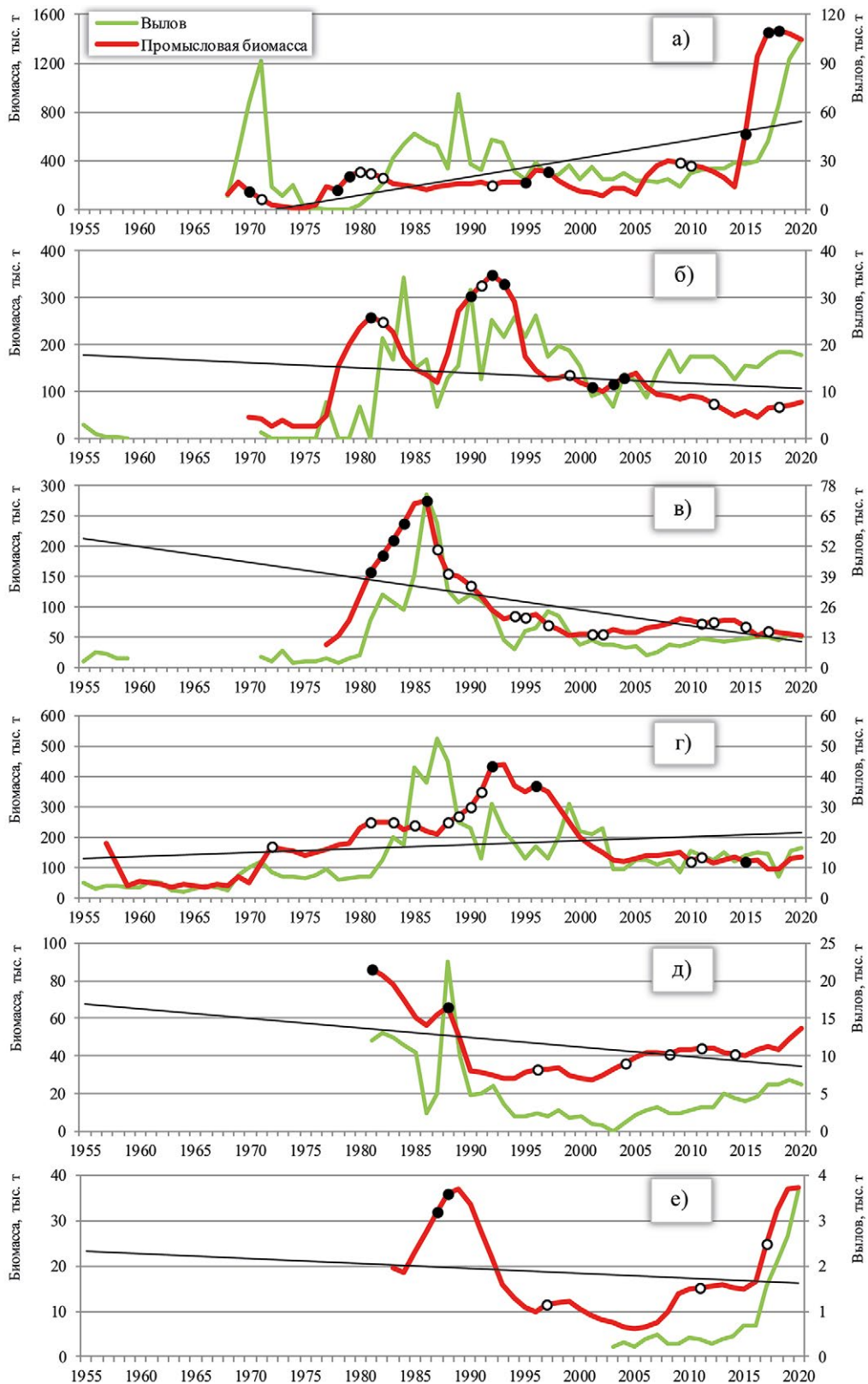


Рис. 10. Промысловая биомасса и вылов (тыс. т) группировок трески в дальневосточных морях, тихоокеанских водах Камчатки, северных и южных Курильских островов: а – анадырско-наваринская, б – карагинская, в – восточнокамчатская, г – западнокамчатская, д – южнокурильская, е – западносахалинская. Обозначения как на рис. 9

Fig. 10. Biomass and catch (thousand tons) of Pacific cod groups in the Far Eastern seas, the Pacific waters of Kamchatka, the northern and southern Kuril Islands. а – Anadyr-Navarin, б – Karaginsky, в – East Kamchatka, г – West Kamchatka, д – South Kuril, е – West Sakhalin. Designations as in figure 9

THE DYNAMICS OF THE ABUNDANCE OF COMMERCIAL FISH IN THE FAR EASTERN SEAS AND ADJACENT AREAS OF THE OPEN PART OF THE PACIFIC OCEAN AND FACTORS INFLUENCING IT

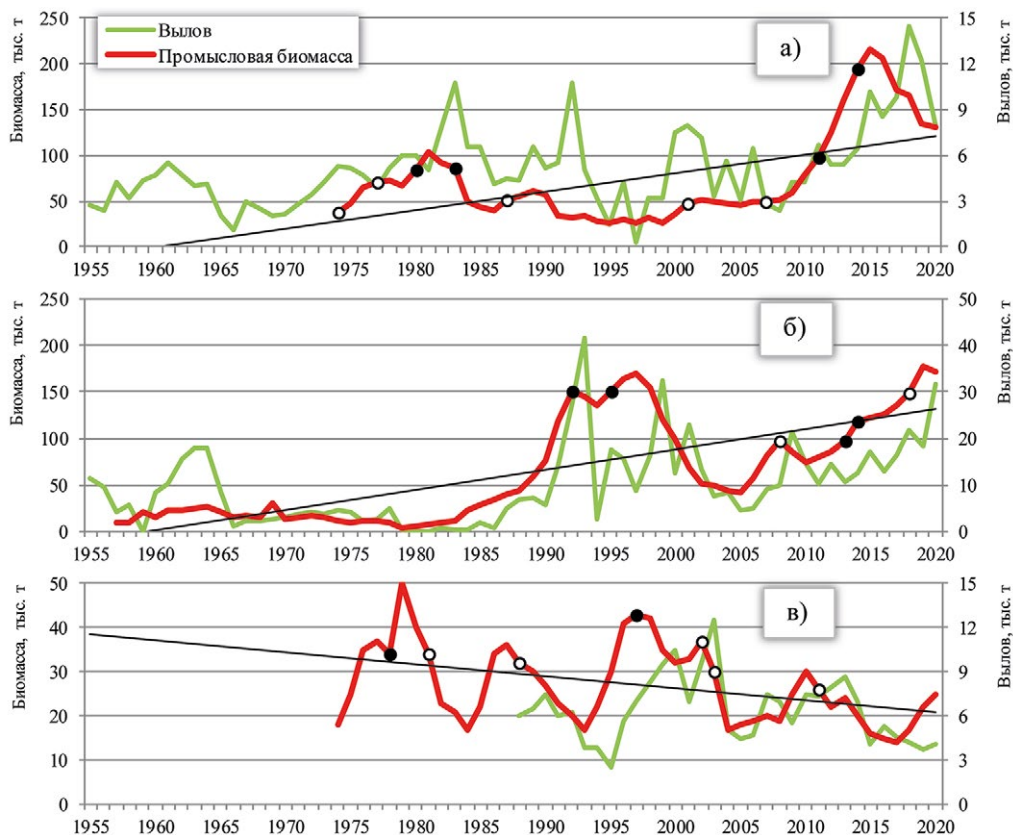


Рис. 11. Промысловая биомасса и вылов (тыс. т) группировок наваги в дальневосточных морях: а – карагинская, б – западнокамчатская, в – навага залива Терпения (юго-восточный Сахалин). Обозначения как на рис. 9

Fig. 11. Biomass and catches (thousand tons) of saffron cod groups in the Far Eastern seas. a – Karaginsky, б – western Kamchatka, в – Terpeniya Bay (southeastern Sakhalin). Designations as in figure 9

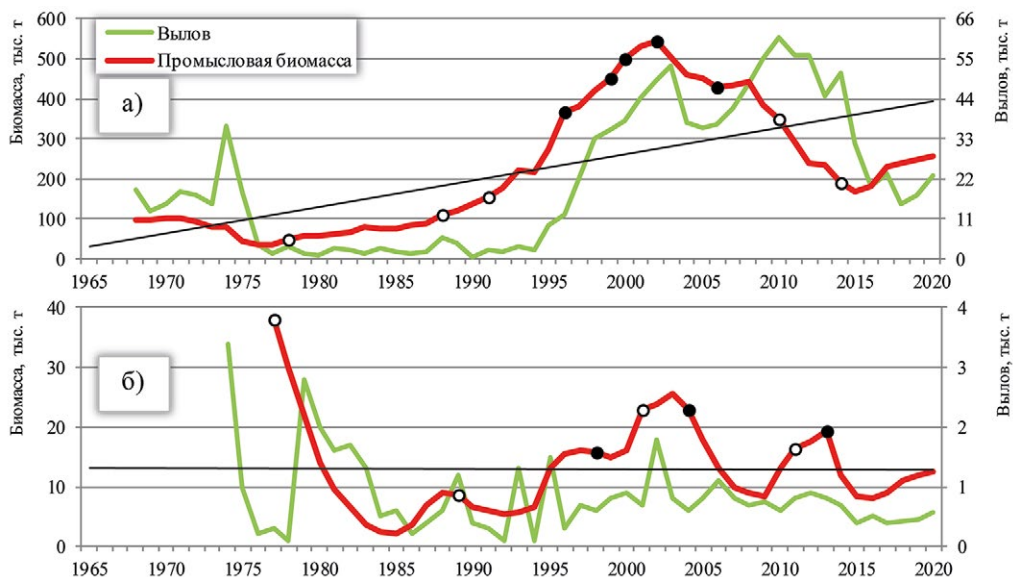


Рис. 12. Промысловая биомасса и вылов (тыс. т) северного однопёрого (а) и южного однопёрого (б) терпугов в дальневосточных морях, тихоокеанских водах Камчатки, северных и южных Курильских островов. Обозначения как на рис. 9

Fig. 12. Biomass and catch (kt) of Atka mackerel (a) and Okhotsk atka mackerel (б) in the Far Eastern seas, Pacific waters of Kamchatka, northern and southern Kuril Islands. Designations as in figure 9

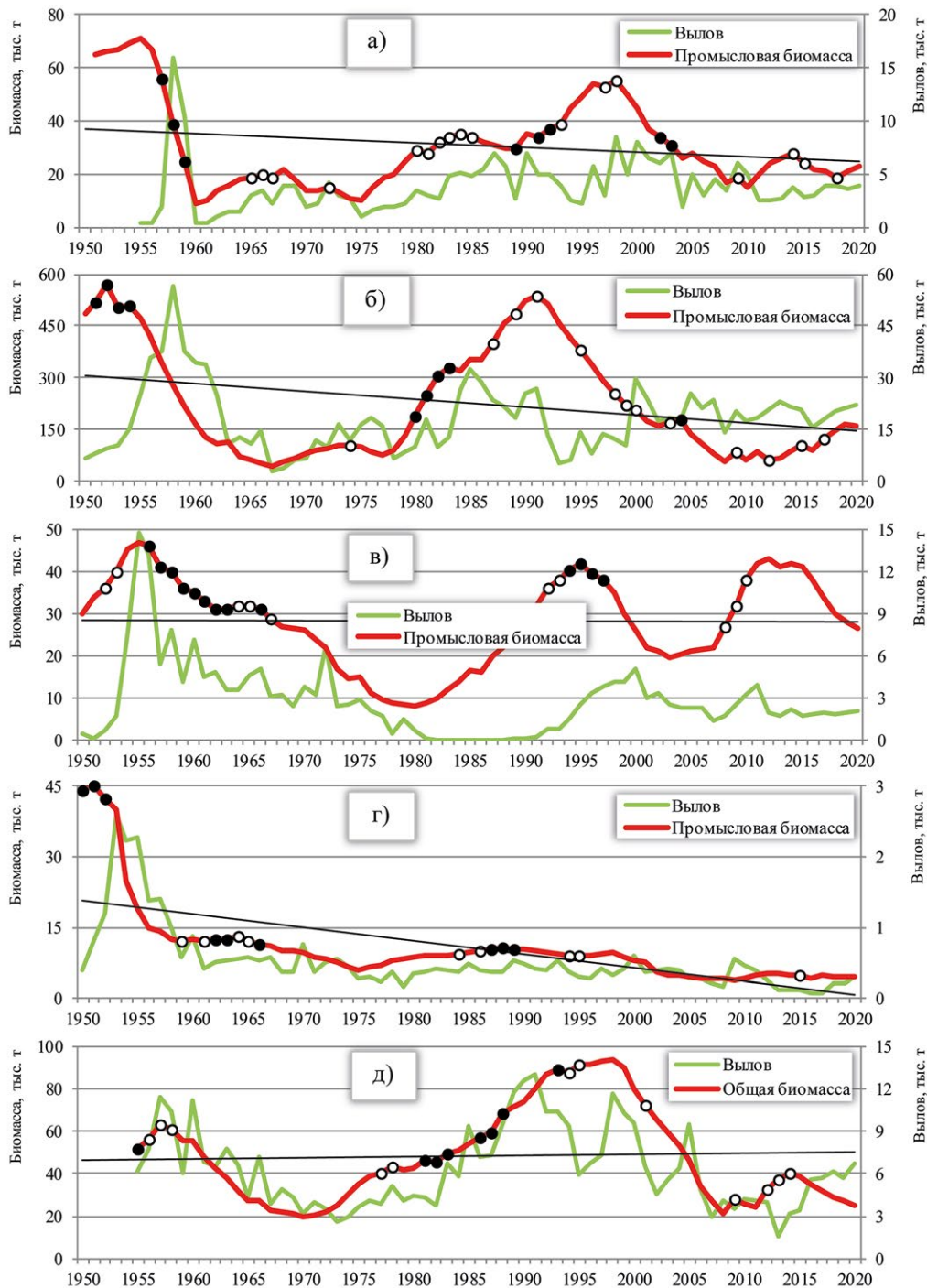


Рис. 13. Биомасса и вылов (тыс. т) группировок желтопёрой (а-г) и двухлинейной (д) камбал в дальневосточных морях, тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов: а – желтопёрая карагинская, б – желтопёрая западнокамчатская, в – желтопёрая залива Терпения (юго-восточный Сахалин), г – желтопёрая западносахалинская, д – северная двухлинейная восточнокамчатская. Обозначения как на рис. 9

Fig. 13. Biomass and catch (thousand tons) of groups of yellowfin sole (a-r) and northern rock sole (д) in the Far Eastern seas, Pacific waters of Kamchatka and the northern Kuril Islands. а – yellowfin sole of Karaginsky, б – yellowfin sole of Western Kamchatka, в – yellowfin sole of Terpeniya Bay (southeastern Sakhalin), г – yellowfin sole of West Sakhalin, д – northern rock sole of East Kamchatka. Designations as in figure 9

быть сформирован из разнонаправленной динамики обилия отдельных групп рыб, образующих скопления у мысов, островов и в проливах юго-восточной

Камчатки и северных Курильских островов. Однако материалы по уловам и обилию данного терпуга, изначально собранные с локальных акваторий, как пра-

вило, усредняются исследователями, исходя из соображения, что популяция является единицей промысла.

Желтопёрая камбала формировала наибольшую биомассу в 1950-е и 1980–1990-е гг. После 1950-х гг. пики биомассы западнокамчатской, восточносахалинской и карагинской группировок наблюдались соответственно в начале, середине и конце 1990-х гг. В 1980-е гг. обилие этого вида было высоким только у западного и северо-восточного побережий Камчатки. С начала 2000-х гг. биомасса всех группировок желтопёрой камбалы, за исключением рыб у восточного Сахалина, снизилась и на настоящий момент находится на сравнительно низком уровне. Ещё у одно-

го вида камбал – северной двухлинейной, наибольшие скопления выявлены у берегов юго-восточной Камчатки в 1950-е и 1980–1990-е гг. Причём, этот вид, наряду с желтопёрой камбалой залива Терпения, обнаруживает небольшой положительный тренд изменения обилия за счёт роста биомассы с 2012 г. (табл. 1, рис. 13).

Если рассматривать биомассу сельди, то можно заметить её высокую биомассу в 1940–1960-х и 2000-х гг. Напротив, с конца 1970-х по конец 1990-х гг., когда наблюдался рост обилия тресковых рыб, сельдь имела сравнительно низкие запасы. В то же время динамика биомасс сельди отдельных группировок суще-

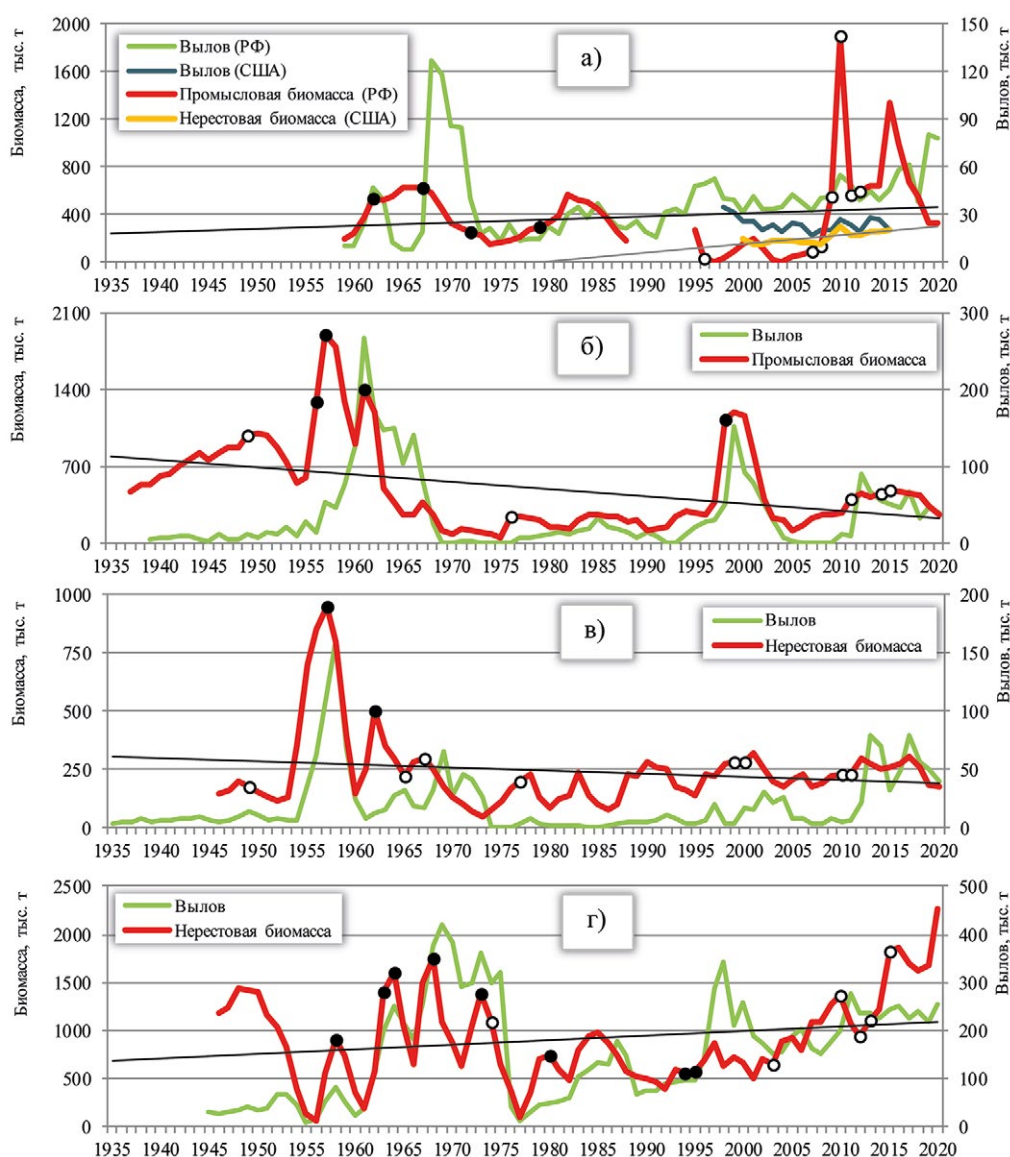


Рис. 14. Биомасса и вылов (тыс. т) популяций тихоокеанской сельди в Беринговом и Охотском морях: а – восточнберингоморская, б – корфо-карагинская, в – гижигинско-камчатская, г – охотская. Обозначения как на рис. 9

Fig. 14. Biomass and catch (thousand tons) of populations of Pacific herring in the Bering and Okhotsk seas. а – East Bering Sea, б – Korf-Karaginsky, в – Gizhiginsky-Kamchatka, г – Okhotsk. Designations as in figure 9

ственно различалась (табл. 1, рис. 14). Так, выявлены синхронные изменения обилия корфо-карагинской и гижигинско-камчатской сельди, наибольшие запасы которых наблюдались в 1950–1960-х и в конце 1990-х – начале 2000-х гг. Восточноберингоморская и охотская сельди обнаруживали схожую динамику обилия между собой с максимумами в 1961–1973 и 2009–2020 гг. При этом их биомасса была сравнительно высока и в 1980-е гг. Подобную сопряжённость численности сельди вышеуказанных популяций друг с другом, а также с минтаем отмечали и ранее [Науменко, 2001; Балыкин, Золотов, 2010].

Полномасштабный промысел горбуши осуществляется с переменным успехом у западного побережья Камчатки и северо-восточного побережья Камчатского и Чукотского полуостровов. Причём, до 1985 г. уловы вида в обоих районах изменялись синхронно, в последующем – после перестройки в структуре стад западной Камчатки в 1981–1984 гг., запасы рыб изменялись в противофазе. В первом районе численность рыб была высокой в 1990-х и 2007–2011, 2015–2019 гг., во втором – в середине 1980-х – конце 1990-х и 2004–2012, 2016–2020 гг. В целом, исключая аномально низкие уловы горбуши в берингоморских водах Камчатки и Чукотки в 2012–2014 гг. и у западного побережья Камчатки в 2013–2015 гг., наблюдается общий рост её запасов (табл. 1, рис. 15 а).

Кета у берегов северо-восточной Камчатки и Чукотки заметно выделялась своим обилием с конца 1970-х до начала 1990-х гг., а также в 1999–2002 гг. С 2005 по 2019 гг. наблюдался экстремальный подъём запасов этой региональной группировки вида. У западной Камчатки повышенные уловы кеты отмечены в середине 1980-х и с начала 2000-х гг. по настоящий момент, причём, с 2010 г. её уловы по величине превысили берингоморские. В целом в изменении обилия этой рыбы с обеих сторон Камчатского полуострова наблюдается определённое сходство с некоторым запаздыванием максимумов вылова на год у группировки, нерестящейся в пределах Охотского моря (табл. 1, рис. 15 б).

У нерки ситуация обратная: по численности и соответственно вылову преобладает группировка западной Камчатки, наибольшие уловы которой отмечены в 1987–1996 гг. и с 2000 г. по настоящее время. Нерка Берингова моря имеет меньшую численность, её повышенное обилие наблюдалось в 1995–2001 и 2006–2020 гг. (табл. 1, рис. 15 в). Определённая синхронность подходов рыб в нерестовые реки в обеих группировках выявлена лишь с 2006 г., до этого они изменялись разнонаправленно. Необходимо отметить, что практически сходная динамика вылова нер-

ки в Охотском и Беринговом морях после 2012 г. характеризуется годовым запаздыванием максимумов уловов рыб в последнем районе.

Исторически сложилось, что кижуча облавливали в больших объёмах у северо-восточного побережья Камчатки. Обилие рыб здесь отмечено на высоком уровне в 1970–1994 и 2013–2019 гг. Группировка кижуча в пределах охотоморских вод формировала редкие подъёмы численности в 1984–1985, 1990–1992 гг. Ситуация изменилась с 2010 г., когда уловы здесь резко возросли и превысили аналогичные показатели берингоморских рыб. В целом за период наблюдений обилие кижуча в рассматриваемых районах менялось сходным образом, достигнув максимальных величин в 2013–2019 гг. (табл. 1, рис. 15 г).

Чавыча – самый крупный и относительно малочисленный вид тихоокеанских лососей, который добывается приловом к остальным лососям. Основные её уловы приурочены к юго-западной части Берингова моря, где она имела высокую численность в 1970–1980-х гг. В последующем ежегодный вылов сокращался, достигнув минимума в 2003 г. (табл. 1, рис. 15 д). Некоторый рост обилия чавычи отмечен в 2005–2016 гг., однако в 2017–2020 гг. её уловы опять снизились. У западного побережья Камчатки вылов изменялся похожим образом, однако он невелик для корректной интерпретации полученной информации.

Таким образом, в динамике обилия анализируемых морских рыб, наряду с некоторым сходством у ряда видов и популяционных группировок, в отдельные годы отмечены и значимые отличия (рис. 9–15). Обусловлено это, в первую очередь, многофакторным внешним воздействием на рыб различных факторов природной среды, зачастую специфичных в пределах обитания гидробионтов. К примеру, тихоокеанские лососи с обоих побережий Камчатки, за исключением горбуши, в морской период жизни нагуливаются в сходных районах в северо-западной части Тихого океана [Атлас..., 2002]. Однако возвращаясь с нагула в места нереста, а позже молодью скатываясь из рек в море, они попадают в различающуюся природную среду, оказывающую определяющее влияние на их выживание и численность. В качестве примера можно привести ряд публикаций по тихоокеанским лососям [Островский, 2011; 2014; Фельдман, Шевляков, 2015], в которых показан сложный характер влияния факторов среды на численность поколений рыб на фоне внутривидовых особенностей видов. При этом основные причины изменчивости их численности в отдельных водоёмах могут быть сходными, но роль конкретных факторов (сила влияния) специфична для конкретного вида и района воспроизводства. То же

THE DYNAMICS OF THE ABUNDANCE OF COMMERCIAL FISH IN THE FAR EASTERN SEAS AND ADJACENT AREAS OF THE OPEN PART OF THE PACIFIC OCEAN AND FACTORS INFLUENCING IT

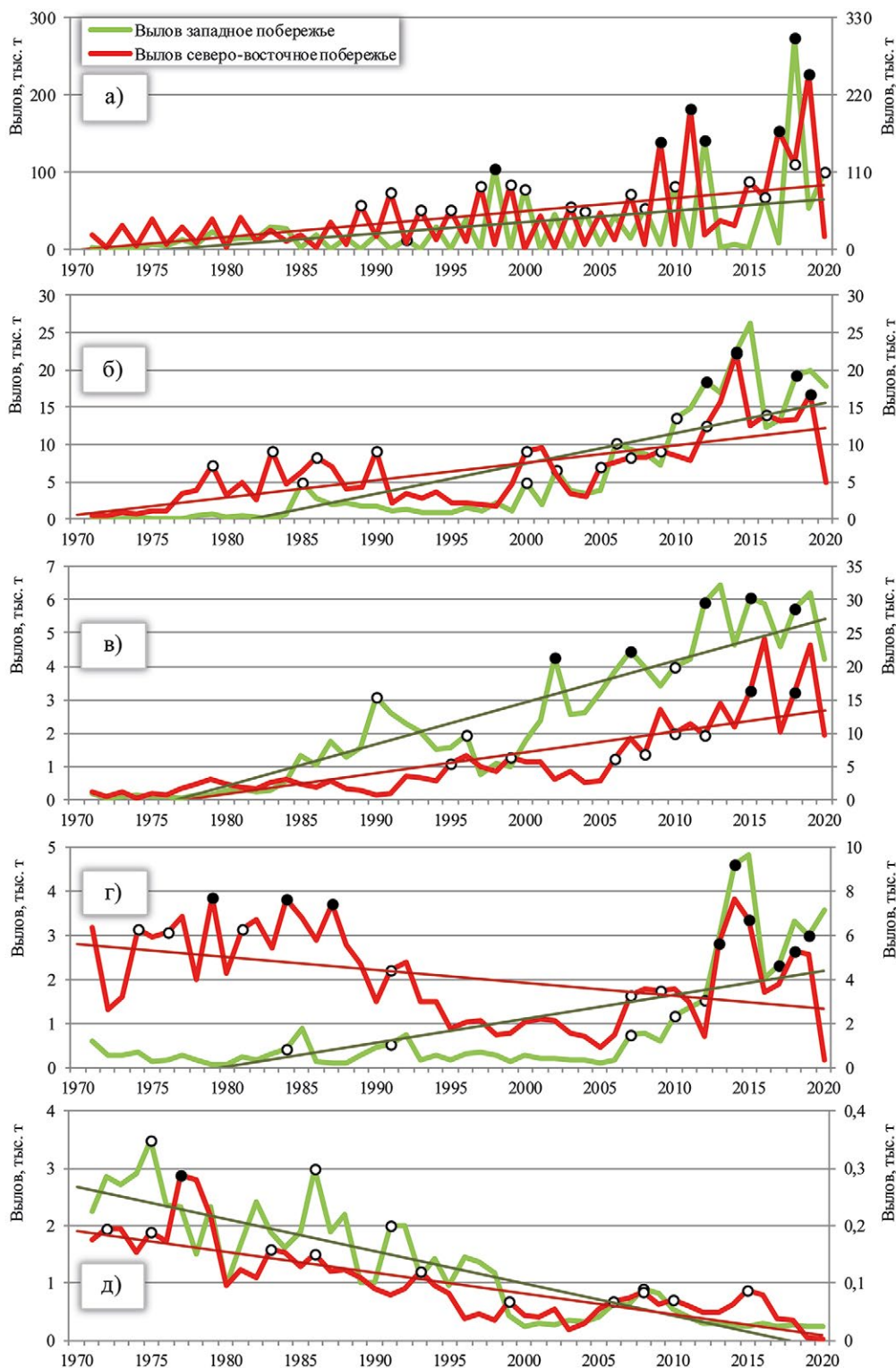


Рис. 15. Вылов (тыс. т) тихоокеанских лососей у западного побережья Камчатки (шкала справа) и северо-восточного побережья Камчатки и Чукотки (шкала слева): а – горбуша, б – кета, в – нерка, г – кижуч, д – чавыча. Кружками (чёрные – суперурожайные, белые – урожайные) показано влияние на обилие рыб поколений высокой численности, прямыми линиями – тренды изменения уловов

Fig. 15. Catches (thousand tons) of Pacific salmon off the western coast of Kamchatka and the northeastern coast of Kamchatka and Chukotka. а – pink salmon, б – chum salmon, в – sockeye salmon, г – coho salmon, д – chinook salmon. The circles (black – super yielding, white – yielding) show the effect of generations of high abundance on the abundance of fish, straight lines – trends in catches

можно сказать и про других морских рыб, которые, не имея столь своеобразного жизненного цикла, также обитают в нестабильных условиях среды, весьма различающихся в ходе нагульных, нерестовых и зимовальных миграций видов.

Очевидно, что наиболее уязвимы (высокая естественная смертность) рыбы на ранних стадиях развития (личинки, сеголетки и годовики). В пределах первого года жизни молодь переходит на другой тип питания, у неё обозначаются смена биотопов и расширение ареалов с соответствующей адаптацией к новым условиям среды, включая повышенное давление хищников. Как правило, именно в годовалом возрасте закладывается будущая численность рыб, важность учёта особей этой возрастной категории отражена рядом исследователей [Дементьева, 1961; Науменко, 2001; Максименков, 2002; Балыкин, 2006]. Высокочисленные поколения рыб, обнаружившие себя на стадии сеголеток и годовиков, в дальнейшем даже при неблагоприятных условиях среды их обитания, как правило, преобладают в уловах и, достигнув половой зрелости, формируют основу для успешного и, в некоторых случаях, долговременного промысла. Другой особенностью появления урожайных поколений является их цикличность, которая у каждого вида или популяции имеет свою периодичность.

В этой связи для морских рыб, по которым имелись долговременные данные по биомассам (общей, промысловой или нерестовой), были найдены встречающиеся в научной литературе упоминания о появлении урожайных поколений. В общей сложности привлечены данные 380 поколений 27 запасов рыб (табл. 2). С учётом информации о возрасте рыб, в котором они начинают проявлять себя заметным увеличением биомассы, такие генерации впоследствии отмечали на графиках долговременных рядов обилия (рис. 9–14). К примеру, пик биомассы у корфо-карагинской сельди в 1998–2000 гг. преимущественно сформирован урожайным поколением 1993 г. [Науменко, 2001; Шунтов, 2016], у западноберингово-морского минтая генерациями 2001, 2002, 2006 гг. обеспечено высокое обилие рыб в 2008–2011 гг., а у минтая восточной Камчатки поколениями 2000, 2001, 2003 гг. – в 2009–2012 гг. [Антонов, 2011].

Для тихоокеанских лососей, в силу скудности исходных данных об урожайных поколениях, численность генераций определялась предположительно, исходя из среднего возраста массового захода рыб в реки на нерест, значимого увеличения их уловов (за счёт влияния высокочисленных поколений) в конкретные годы и среднемноголетнего тренда уловов лососей (табл. 1). Учитывая, что рассматриваемые

группировки рыб сформированы производителями из многочисленных рек западного и северо-восточного побережий Камчатки и Чукотки, а также тот факт, что тихоокеанские лососи (за исключением горбуши), имеют сложную возрастную структуру, были проанализированы опубликованные материалы с целью выявления преобладающих в уловах возрастных классов рыб из различных нерестовых водоёмов в пределах Охотского и Берингова морей. За редким исключением у кеты в ходе нерестовых миграций преобладали рыбы в возрасте 3+ и 4+ [Макоедов и др., 2009], у нерки – 1.3+ и 2.3+ [Бугаев, 2011], кижуча – 1.1+ и 2.1+ [Зорбиди, 2010] и чавычи – 1.3+ и 1.4+ [Бугаев и др., 2007]. При этом у кеты и чавычи среди присутствующих на промысле возрастных классов, как правило, доминировали рыбы соответственно в возрасте 3+ и 1.3+, а особи возрастов 4+ и 1.4+ имели меньшую численность. У нерки и кижуча преобладали производители с двумя речными годами.

Установленные таким образом высокочисленные поколения тихоокеанских лососей (всего 97) также нанесены на кривые вылова (табл. 2, рис. 15). В данном случае обращает на себя внимание значительное увеличение числа урожайных поколений практически у всех видов лососей с начала 2000-х гг., что привело к существенному росту их уловов. Последнее стало возможным не только благодаря высокой численности производителей в этот период, но и благоприятным условиям их морского нагула [Шунтов, Темных, 2008]. Отметим, что отдельные поколения высокой численности могут проявлять себя в течение двух лет. Так, урожайные поколения кеты в возрасте 3+ доминируют в уловах во время нерестовых миграций, на следующий год рыбы того же года рождения обнаруживают себя в меньших количествах уже в возрасте 4+ (то же у чавычи в возрасте 1.3+ и 1.4+). У нерки и кижуча высокочисленные поколения проявляются в первый год нереста в возрасте 1.3+ и 1.1+ соответственно. На следующий год эти же поколения заходят в реки, но в отличие от кеты и чавычи, в большем количестве в возрасте 2.3+ у нерки и 2.1+ у кижуча. Характерный пример этого приведён для нерки западного побережья, когда урожайные поколения 2008, 2011 и 2014 гг. формировали повышенные уловы рыб соответственно в 2012–2013, 2015–2016 и 2018–2019 гг. (рис. 15 в).

Число поколений высокой численности, частота и периодичность их появления по отдельным запасам рыб приведены в табл. 3, данные которой показали наибольшее число урожайных генераций у восточно-охотоморского минтая, восточнокамчатской трески, карагинских наваги и желтопёрой камбалы, охотской

сельди, горбуши и горбуши северо-восточного побережья. Наименее плодовиты минтай северо-восточного Сахалина, западносахалинская треска, западнокамчатская навага, южный однопёрый терпуг, желтопёрая западносахалинская камбала, корфо-карагинская сельдь и чавыча западного побережья Камчатки. Максимальное число высокочисленных поколений рыб, следующих одно за другим ежегодно без перерывов,

наблюдалось у желтопёрой камбалы залива Терпения (до 12 поколений), восточнохотоморского минтая, западносахалинской и карагинской желтопёрых камбал (до 6), анадырско-наваринской и западнокамчатской трески (до 5). Наиболее часто (через год и более) урожайные поколения появлялись у горбуши северо-восточного побережья, анадырско-наваринского минтая, восточнокамчатской трески, карагинских наваги

Таблица 2. Возраст формирования повышенной биомассы (вылова для лососёвых рыб) и годы появления урожайных поколений основных промысловых рыб в дальневосточных морях, тихоокеанских водах Камчатки и северных и южных Курильских островов

Table 2. The age of the formation of increased biomass (catch for salmon fish) and the years of the appearance of productive generations of the main commercial fish in the Far Eastern seas, Pacific waters of Kamchatka and the northern and southern Kuril Islands

Морские рыбы (вид, группировка)	Возраст роста биомассы, годы	Годы появлений урожайных поколений	Источник информации
Минтай восточноберинговоморский (США)	4+	1960, 1962, 1963, 1972 , 1976, 1977, 1978 , 1979, 1980, 1982 , 1984, 1989 , 1990, 1991, 1992 , 1995, 1996 , 2000 , 2008 , 2012, 2013	Серобаба, 1974; Фадеев, 1990; Шунтов и др., 1993; Степаненко, 2001а, б; Зверькова, 2003; Степаненко и др., 2007; Ianelli et al., 2013, 2018; Степаненко, Грицай, 2016; Берингово-морская..., 2017
Минтай анадырско-наваринский	3+	1978 , 1982 , 1984, 1989 , 1990, 1992 , 1996 , 1999, 2000 , 2001, 2002, 2006, 2008 , 2012	Серобаба, 1974; Борец и др., 2002; Фадеев, Грицай, 2003; Датский, 2004; Грицай, 2006; Грицай, Шейбак, 2009; Степаненко, Грицай, 2016; Берингово-морская..., 2017
Минтай западноберинговоморский	4+	1969 , 1973 , 1974 , 1977, 1978 , 1979 , 1980, 1983 , 1984 , 1985, 2001, 2002, 2006, 2013	Балыкин, 1990, 2006; Балыкин, Карпенко, 2006; Буслов, 2008; Антонов, 2011; данные КамчатНИРО
Минтай восточнокамчатский	5+	1973 , 1974 , 1978 , 1979 , 1980 , 1984 , 1986 , 1987 , 2000 , 2001 , 2003 , 2011, 2015	Буслов, 2008; Антонов, 2011; данные КамчатНИРО
Минтай восточнохотоморский	5+	1963, 1967 , 1968 , 1969, 1971, 1975, 1976, 1977 , 1978 , 1979, 1980, 1986, 1987, 1988 , 1989 , 1995, 1997, 2004 , 2005, 2009, 2011, 2013	Качина, 1981; Фадеев, 1990; Шунтов и др., 1993; Овсянников, 2009, 2011; Овсянников и др., 2013; данные ТИНРО, КамчатНИРО
Минтай северо-восточного Сахалина	5+	1975 , 1978 , 1982, 2000, 2003, 2009, 2012	Охотоморский..., 2017
Минтай Японского моря (Приморье)	4+	1975 , 1976, 1979, 1980, 1981 , 1982, 1984, 1987, 1989, 1996, 1997 , 2006 , 2014	Вдовин и др., 2017
Треска анадырско-наваринская	4+	1962, 1966 , 1967, 1974 , 1975 , 1976, 1977, 1978, 1988, 1991 , 1994 , 2005, 2006, 2011 , 2013 , 2014	Вершинин, 1987; Балыкин, 2006; Антонов, 2013; Кровнин и др., 2017; данные ТИНРО
Треска карагинская	4+	1977 , 1978, 1979, 1986 , 1987, 1988 , 1989 , 1995, 1997 , 1999 , 2000 , 2008, 2014	Антонов, 2013; данные КамчатНИРО
Треска восточнокамчатская	4+	1977 , 1978 , 1979 , 1980 , 1982 , 1983, 1984, 1986, 1990, 1991, 1993, 1997, 1998, 2007, 2008, 2011, 2013	Антонов, 2013; данные КамчатНИРО
Треска западнокамчатская	4+	1968, 1977, 1979, 1981, 1984, 1985, 1986, 1987, 1988 , 1992 , 2006, 2007, 2011 , 2016	Антонов, 2011, 2013; данные КамчатНИРО
Треска южнокурильская	4+	1977 , 1984 , 1992, 2000, 2004, 2007, 2010	Ким Сен Ток, 1996, 2013; данные СахНИРО
Треска западносахалинская	4+	1983 , 1984 , 1993, 2007, 2013	Ким Сен Ток, 1996, 2013; данные СахНИРО
Навага карагинская	3+	1969 , 1971, 1974, 1977 , 1980 , 1984, 1998, 2004, 2008 , 2011 , 2013	Толстяк, 1990; Балыкин, 2006; Новикова, 2007; Антонов, 2011; данные КамчатНИРО
Навага западнокамчатская	4+	1988 , 1991 , 2004, 2009 , 2010 , 2014	Толстяк, 1990; Новикова, 2007; Антонов, 2011; данные КамчатНИРО
Навага залива Терпения (вост. Сахалин)	3+	1975 , 1978, 1985, 1994 , 1999, 2000, 2008	Сафронов, 1986; Новикова, 2013
Терпуг северный однопёрый вост. Камчатки, сев. Курил	4+	1974, 1984, 1987, 1992 , 1995 , 1996 , 1998 , 2002 , 2006, 2010, 2014	Золотов и др., 2015; данные КамчатНИРО

Морские рыбы (вид, группировка)	Возраст роста биомассы, годы	Годы появлений урожайных поколений	Источник информации
Терпуг южный однопёрый южн. Курил	3+	1974, 1986, 1995 , 1998, 2001 , 2008, 2010 , 2016	Золотов, Фатыхов, 2016
Камбала двухлинейная восточнокамчатская	5+(6+-8+)	1950 , 1951, 1952, 1953, 1972, 1973, 1976, 1977 , 1978, 1981, 1982, 1983, 1988 , 1989, 1990, 1996, 2004, 2007, 2008, 2009	Антонов, 2011; данные КамчатНИРО
Камбала желтопёрая карагинская	5+(6+-7+)	1952, 1953, 1954 , 1960, 1961, 1962, 1967, 1975, 1976, 1977, 1978, 1979, 1980, 1984, 1986, 1987 , 1988, 1992, 1993, 1997, 1998 , 2004, 2009, 2010, 2013	Антонов, 2011; данные КамчатНИРО
Камбала желтопёрая западнокамчатская	5+(6+-8+)	1946, 1947, 1948, 1949 , 1969, 1975, 1976 , 1977, 1978 , 1982, 1984, 1986, 1990, 1993, 1994, 1995, 1998, 1999 , 2004, 2007, 2010, 2012	Антонов, 2011; Дьяков Ю.П., 2011; данные КамчатНИРО
Камбала желтопёрая залива Терпения (вост. Сахалин)	6+(6+-8+)	1946, 1947, 1950, 1951, 1952, 1953, 1954 , 1955, 1956, 1957 , 1958, 1959, 1960 , 1961, 1986, 1987, 1988, 1989, 1990, 1991 , 2002, 2003, 2004	Тарасюк, 1997; Золотов и др., 2014; данные СахНИРО
Камбала желтопёрая западносахалинская	5+(6+-8+)	1945, 1946, 1947 , 1954, 1956, 1957, 1958 , 1959, 1960, 1961 , 1979, 1981, 1982, 1983 , 1984 , 1989, 1990, 2010	Тарасюк, 1997; Золотов и др., 2014; данные СахНИРО
Сельдь восточноберингово- морская (РФ, США)	5+	1952, 1957, 1962, 1967, 1974 , 1991, 2002, 2003, 2004, 2005, 2006, 2007	Науменко, 2001; Лобода, Жигалин, 2017
Сельдь корфо- карагинская	5+	1923, 1944, 1951, 1952, 1956 , 1971, 1993 , 2006, 2009, 2010	Науменко, 2001, 2010; Антонов, 2011; данные КамчатНИРО
Сельдь гижигинско- камчатская	6+	1924, 1932 , 1943, 1951, 1956 , 1959, 1961, 1971, 1993, 1994, 2004, 2005	Науменко, 2001; Смирнов, 2006, 2014
Сельдь охотская	6+	1925, 1931, 1933, 1952, 1957, 1958, 1962 , 1967, 1968, 1974, 1988, 1989 , 1997, 2004, 2006, 2007, 2009, 2014, 2015	Науменко, 2001; Лобода, Мельников, 2005; Лобода, 2007; Фархутдинов, 2005; данные МагаданНИРО
Горбуша северо- восточного побережья	1+	1988, 1990, 1992, 1994, 1996, 1998, 2002, 2006, 2008, 2010 , 2014, 2015, 2016, 2017, 2018	Шунтов, Темных, 2011; собственные данные
Горбуша западного побережья	1+	1991, 1997 , 1999, 2003, 2007, 2009, 2011 , 2015, 2017, 2019	Радченко, 2009; Шунтов, 2016; собственные данные
Кета северо-восточного побережья	3+ , 4+	1976, 1980, 1983, 1987, 1997, 2002, 2004, 2006, 2009, 2011, 2013, 2016	Макоедов и др., 2009; Шунтов, Темных, 2011; собственные данные
Кета западного побережья	3+ , 4+	1982, 1997, 1999, 2003, 2007, 2009, 2011, 2015	Макоедов и др., 2009; собственные данные
Нерка северо- восточного побережья	1.3+, 2.3+	1991, 1995, 2002, 2004, 2006, 2008, 2011, 2014	Бугаев, 2011; собственные данные
Нерка западного побережья	1.3+, 2.3+	1986, 1992, 1998, 2003 , 2006, 2008, 2011, 2014	Бугаев, 2011; собственные данные
Кижуч северо- восточного побережья	1.1+, 2.1+	1972, 1974, 1976 , 1979, 1981, 1984 , 1989, 2005, 2011, 2012, 2016	Зорбиди, 2010; собственные данные
Кижуч западного побережья	1.1+, 2.1+	1982, 1989, 2005, 2008, 2010, 2012, 2015, 2017	Зорбиди, 2010; собственные данные
Чавыча северо- восточного побережья	1.3+ , 1.4+	1968, 1971, 1973 , 1979, 1982, 1989, 1995, 2002, 2004, 2006, 2011	Бугаев и др., 2007; собственные данные
Чавыча западного побережья	1.3+ , 1.4+	1971, 1978, 1982, 1987, 1992, 2004	Бугаев и др., 2007; собственные данные

Примечание: Жирным шрифтом выделены возрастные группы, составляющие основу уловов лососей, а также суперурожайные поколения морских рыб.

и желтопёрой камбалы, северного однопёрого терпуга, охотской сельди.

В целом за весь период наблюдений именно генерации высокой численности, составившие около 20%

всех проанализированных поколений, в большинстве своём и являлись основой для формирования высокой биомассы морских рыб в дальневосточных морях и прилегающих к ним акваториях. Безусловно, далеко

Таблица 3. Число поколений высокой численности основных морских рыб, их частота и периодичность появления в дальневосточных морях, тихоокеанских водах Камчатки и северных и южных Курильских островов**Table 3.** The number of generations of high numbers of the main marine fish, their frequency and frequency of occurrence in the Far Eastern seas, Pacific waters of Kamchatka and the northern and southern Kuril Islands

Морские рыбы (виды, группировка)	Число лет наблюдений	Число урж./ суперурж. поколений	Частота появления урж./ суперурж. поколений	Периодичность появления урожайных поколений (среднее, пределы)
Минтай восточноохотоморский	55	22/7	2,5/7,9	2 (1–6) поколения через 2,9 (1–6) года
Минтай восточноберинговоморский (США)	57	21/8	2,7/7,1	1,9 (1–5) поколения через 3,3 (1–8) года
Минтай анадырско-наваринский	39	14/7	2,9/5,6	1,4 (1–4) поколения через 2,3 (1–4) года
Минтай Японского моря (Приморье)	43	13/4	3,3/10,8	1,6 (1–4) поколения через 3,9 (1–8) года
Минтай восточнокамчатский	44	13/11	3,4/4,0	1,6 (1–3) поколения через 4,3 (1–12) года
Минтай западноберинговоморский	48	14/7	3,4/6,9	2 (1–4) поколения через 4,8 (2–15) года
Минтай северо-восточного Сахалина	43	7/2	6,1/21,5	1 поколение через 5,2 (2–17) года
Треска восточнокамчатская	41	17/5	2,4/8,2	1,9 (1–4) поколения через 2,5 (1–8) года
Треска анадырско-наваринская	55	16/8	3,4/6,9	1,8 (1–5) поколения через 4,6 (1–10) года
Треска карагинская	48	13/7	3,7/6,9	1,8 (1–4) поколения через 4,2 (1–7) года
Треска западнокамчатская	61	14/3	4,4/20,3	1,6 (1–5) поколения через 4,4 (1–13) года
Треска южнокурильская	41	7/2	5,9/20,5	1 поколение через 4,5 (2–18) года
Треска западносахалинская	35	5/2	7,0/17,5	1,3 (1–2) поколения через 8,7 (5–13) года
Навага карагинская	49	11/6	4,5/8,2	1 поколение через 3,4 (1–13) года
Навага залива Терпения (вост. Сахалин)	44	7/3	6,3/14,7	1,2 (1–2) поколения через 5,4 (2–8) года
Навага западнокамчатская	61	6/4	10,2/15,3	1,2 (1–2) поколения через 5,3 (2–12) года
Терпуг северный однопёрый вост. Камчатки и сев. Курил	50	11/5	4,5/10,0	1,1 (1–2) поколения через 3,3 (1–9) года
Терпуг южный однопёрый южных Курил	44	8/3	5,5/14,7	1 поколение через 5 (1–11) лет
Камбала желтопёрая карагинская	67	25/8	2,7/8,4	2,3 (1–6) поколения через 3,7 (1–7) года
Камбала желтопёрая залива Терпения (вост. Сахалин)	72	23/13	3,1/5,5	5,8 (2–12) поколения через 12 (2–24) лет
Камбала желтопёрая западнокамчатская	71	22/9	3,2/7,9	1,7 (1–4) поколения через 3,8 (1–19) года
Камбала двухлинейная восточнокамчатская	67	20/8	3,4/8,4	2,5 (1–4) поколения через 5,7 (2–18) года
Камбала желтопёрая западносахалинская	73	18/9	4,1/8,1	2,6 (1–6) поколения через 8 (1–19) лет
Сельдь охотская	93	19/8	4,9/11,6	1,3 (1–2) поколения через 5,5 (1–18) года
Сельдь восточноберинговоморская (РФ, США)	66	12/5	5,5/13,2	1,7 (1–6) поколения через 7,3 (4–16) года
Сельдь гижигинско-камчатская	94	12/4	7,8/23,5	1,2 (1–2) поколения через 7,8 (1–21) года
Сельдь корфо-карагинская	95	10/4	9,5/23,8	1,3 (1–2) поколения через 11,1 (2–21) года
Горбуша северо-восточного побережья	50	15/4	3,3/12,5	1,4 (1–5) поколения через 1,6 (1–3) года
Кета северо-восточного побережья	50	12/3	4,2/16,7	1 поколение через 2,6 (1–9) года
Кижуч северо-восточного побережья	50	11/4	4,5/12,5	1,1 (1–2) поколения через 3,8 (1–15) года
Чавыча северо-восточного побережья	50	11/1	4,5/50,0	1 поколение через 3,3 (1–6) года
Горбуша западного побережья	50	10/3	5,0/16,7	1 поколение через 2,1 (1–5) года
Кета западного побережья	50	8/5	6,3/10,0	1 поколение через 3,7 (1–14) года
Нерка западного побережья	50	8/5	6,3/10,0	1 поколение через 3,0 (1–5) года
Кижуч западного побережья	50	8/4	6,3/12,5	1 поколение через 4,0 (1–15) года
Нерка северо-восточного побережья	50	8/2	6,3/25,0	1 поколение через 2,3 (1–6) года
Чавыча западного побережья	50	6/0	8,3/-	1 поколение через 5,6 (3–11) года

Примечание. Рыбы даны (по видам, у тихоокеанских лососей в целом) в порядке увеличения частоты появления поколений повышенной численности (урожайных, включая суперурожайные) за период наблюдений. Жирным шрифтом выделены лучшие показатели воспроизводительной способности (появление большего числа поколений высокой численности через меньшие промежутки времени) отдельных запасов морских рыб.

не всегда рост обилия рыб есть следствие влияния исключительно высокочисленных поколений (присутствует вклад, иногда значительный, рыб смежных поколений), однако воздействие урожайных поколений на увеличение биомассы и уловов рыб очевидно. Отметим при этом, что в отдельные годы неблагоприятные условия среды обитания гидробионтов вместе с деятельностью человека могут приводить к нивелированию урожайных поколений, и ожидаемый рост обилия рыб не наблюдается.

Таким образом, в основном можно согласиться с тем, что наибольшие величины обилия морских рыб образованы особями поколений выше среднего. Принимая во внимание определяющее воздействие таких поколений на обилие рыб и их уловы, были выделены максимумы биомассы (вылова), приуроченные к конкретным годам (табл. 4, рис. 9–15). В большинстве случаев такие пики хорошо заметны, лишь у отдельных запасов рыб (минтай западноберинговоморский, восточнокамчатский и северо-восточного

Таблица 4. Максимумы биомассы (вылова) рыб и периодичность их формирования в дальневосточных морях, тихоокеанских водах Камчатки и северных и южных Курильских островов

Table 4. Maximum biomass (catch) of fish and the frequency of their formation in the Far Eastern seas, Pacific waters of Kamchatka and the northern and southern Kuril Islands

Вид, группировка	Максимумы биомассы (вылова) рыб, годы	Периодичность средняя (пределы), лет
Минтай Японского моря (Приморье)	1980, 1991, 2000, 2010, 2019	9,8 (9–11)
Минтай анадырско-наваринский	1986, 1996, 2005, 2017	10,3 (9–12)
Минтай восточнокамчатский	1978, 1991, 2000, 2009	10,3 (9–13)
Минтай восточноберинговоморский (США)	1971, 1985, 1993, 2001, 2014	10,8 (8–14)
Минтай западноберинговоморский	1979, 1988, 1997, 2007, 2020	11,0 (9–13)
Минтай северо-восточного Сахалина	1976, 1986, 1996, 2008, 2020	11,0 (10–12)
Минтай восточноохотоморский	1973, 1985, 1997, 2010, 2018	11,2 (8–13)
Треска западносахалинская	1989, 1999, 2013, 2020	10,3 (7–14)
Треска южнокурильская	1988, 1998, 2011, 2020	10,6 (9–13)
Треска восточнокамчатская	1986, 1996, 2009	11,5 (10–13)
Треска западнокамчатская	1972, 1983, 1993, 2009, 2021	12,3 (10–16)
Треска анадырско-наваринская	1969, 1980, 1996, 2008, 2018	12,3 (10–16)
Треска карагинская	1981, 1992, 2005, 2019	12,7 (11–14)
Навага залива Терпения (вост. Сахалин)	1979, 1987, 1997, 2010, 2020	10,3 (8–13)
Навага западнокамчатская	1997, 2008, 2019	11,0 (11)
Навага карагинская	1981, 1989, 2002, 2015	11,3 (8–13)
Терпуг южный одноперый южных Курил	1977, 1988, 1997, 2003, 2013, 2020	8,6 (6–11)
Терпуг северный одноперый вост. Камчатки и сев. Курил	1971, 1983, 1993, 2002, 2008, 2020	9,8 (6–12)
Камбала желтопёрая западнокамчатская	1952, 1963, 1974, 1983, 1991, 2004, 2019	11,2 (8–15)
Камбала двухлинейная восточнокамчатская	1957, 1966, 1978, 1988, 1998, 2014	11,4 (9–16)
Камбала желтопёрая залива Терпения (вост. Сахалин)	1955, 1965, 1975, 1985, 1995, 2012	11,4 (10–17)
Камбала желтопёрая карагинская	1955, 1968, 1984, 1998, 2005, 2014	11,8 (7–16)
Камбала желтопёрая западносахалинская	1951, 1964, 1975, 1988, 1998, 2012	12,2 (10–14)
Сельдь восточноберинговоморская (США)	1988, 1993, 2005, 2008, 2012, 2018	6,0 (3–12)
Сельдь охотская	1948, 1958, 1964, 1968, 1973, 1980, 1985, 1997, 2005, 2010, 2016	6,8 (4–12)
Сельдь гижигинско-камчатская	1948, 1957, 1962, 1967, 1978, 1983, 1990, 2001, 2006, 2012, 2017	6,9 (5–11)
Сельдь корфо-карагинская	1950, 1957, 1961, 1967, 1976, 1984, 1994, 1999, 2008, 2015	7,2 (4–10)
Сельдь восточноберинговоморская (РФ)	1965, 1973, 1982, 1992, 2001, 2010, 2015	8,3 (5–10)
Горбуша северо-восточного побережья	1971, 1973, 1975, 1977, 1979, 1981, 1989, 1991, 1993, 1995, 1997, 1999, 2003, 2007, 2009, 2011, 2015, 2017, 2019	2,7 (2–8)
Горбуша западного побережья	1979, 1983, 1996, 1998, 2000, 2002, 2004, 2008, 2010, 2012, 2016, 2018, 2020	3,4 (2–13)

Вид, группировка	Максимумы биомассы (вылова) рыб, годы	Периодичность средняя (пределы), лет
Кижуч северо-восточного побережья	1974, 1977, 1979, 1982, 1984, 1987, 1992, 1997, 2002, 2008, 2015, 2018, 2020	4,1 (2–7)
Нерка северо-восточного побережья	1979, 1984, 1992, 1996, 1999, 2007, 2009, 2013, 2016, 2019	4,4 (2–8)
Нерка западного побережья	1990, 1996, 2002, 2007, 2013, 2015, 2019	4,8 (2–6)
Кижуч западного побережья	1985, 1992, 1997, 2000, 2008, 2010, 2015, 2018, 2020	5,0 (2–11)
Чавыча северо-восточного побережья	1972, 1975, 1977, 1983, 1986, 1993, 1999, 2008, 2015	5,3 (2–9)
Чавыча западного побережья	1972, 1975, 1979, 1982, 1986, 1992, 1996, 2008, 2016	5,4 (3–11)
Кета северо-восточного побережья	1979, 1983, 1986, 1990, 2000, 2009, 2014, 2019	5,7 (3–10)
Кета западного побережья	1985, 2000, 2002, 2006, 2012, 2015, 2019	6,8 (3–15)

Примечание. Рыбы даны (по видам, у тихоокеанских лососей в целом) в порядке увеличения периодичности формирования обилия. В колонке «Максимумы биомассы (вылова) рыб, годы» подчёркнуты годы, в которые максимумы биомассы не наблюдались, однако такие пики были бы наиболее вероятны (объяснения в тексте). У горбуши приведены годы, когда её уловы были выше линии тренда.

Сахалина, желтопёрая камбала западных Камчатки и Сахалина, залива Терпения, сельдь восточноберинговоморская российских вод) в некоторые временные периоды максимумы биомасс не наблюдались. Однако с учётом определённой периодичности высоких биомасс для каждого из этих видов (популяций) подобные максимумы были бы с той или иной долей вероятности зафиксированы именно в конкретные годы (подчёркнуты в табл. 4). Основной причиной отсутствия высоких значений биомассы отмеченных выше группировок минтая в указанные годы следует признать воздействие чрезмерного и нерегулируемого промысла в 1980–1990-е гг. [Антонов, 2011]. То же можно сказать и в отношении желтопёрой камбалы, когда непомерный промысел среднетоннажных российских и японских судов у берегов западной Камчатки и Сахалина соответственно в 1950-х – первой половине 1970-х гг. и начале 1980-х гг. привёл к подрыву запасов вида [Фадеев, 1971; Борец, 1997; Тарасюк, 1997; Дьяков Ю.П., 2011]. Низкий уровень запасов региональных группировок вида в отмеченные периоды, по-видимому, и явился следствием того, что ожидаемые пики биомасс западнокамчатских, западно- и восточносахалинских камбал соответственно в 1963, 1975 и 1975 (1985) гг. не были сформированы (табл. 4). Снижение промыслового воздействия привело к постепенному восстановлению численности этих камбал (рис. 13 б-г) и появлению максимумов биомасс в последующие после провалов годы.

Для уточнения степени влияния промысла на обилие морских рыб (и возможного его исключения из перечня факторов, определяющих естественную динамику численности рыб) были рассчитаны доли их уловов от биомасс за весь период исследований. Аналогичная процедура расчётов проведена и для 2020 г., когда определили процентное соотношение

общих допустимых уловов (ОДУ) или рекомендованного вылова (РВ) рыб от прогнозных оценок их биомасс, рассчитанных с использованием математических моделей в рамках предосторожного подхода [Бабаян, 2000].

Из данных табл. 5 можно сделать следующие выводы:

Во-первых, наибольший вылов от биомассы у анализируемых видов и группировок наблюдался в 1970–1990-е гг. (20 запасов из 28), в 2000-е гг. на большинство рыб промысловый пресс снизился.

Во-вторых, только два запаса (восточнокамчатский минтай и южнокурильская треска) максимально эксплуатировали на пике их биомасс, у прочих рыб высокая промысловая нагрузка отмечалась до или после максимумов обилия.

В третьих, если сравнивать долю прогнозируемого вылова от обилия в 2020 г. с аналогичными показателями 2010–2019 гг., когда расчётные показатели биомасс рыб были методически приближены к оптимальным с точки зрения минимизации ущерба от проведения промысла, можно заметить, что она практически по всем запасам имеет тенденцию к увеличению. Только у шести группировок (западноберинговоморский минтай, минтай северо-восточного Сахалина, анадырско-наваринская треска, навага залива Терпения, восточнокамчатская двухлинейная и западнокамчатская желтопёрая камбалы) доля прогнозируемого вылова от биомассы рекомендована к снижению. При этом для трески северо-западной части Берингова моря такая рекомендация обусловлена резким ростом биомассы рыб вследствие появления нескольких урожайных поколений [Кровнин и др., 2017] и повышением миграционной активности рыб из восточной части моря в западную. Ежегодный ОДУ данной группировки был увеличен с 29,5 тыс. т

Таблица 5. Доля вылова морских рыб от их биомассы (%) в дальневосточных морях и прилегающих акваториях в 1940–2020 гг.

Table 5. The share of marine fish catch from their biomass (%) in the Far Eastern seas and adjacent waters in 1940–2020.

Вид, группировка	1940–1949	1950–1959	1960–1969	1970–1979	1980–1989	1990–1999	2000–2009	2010–2019	Доля вылова от биомассы (средняя, (пределы)), %	ОДУ/РВ в 2020 г. от биомассы, %
Минтай северо-восточного Сахалина	–	–	–	7,7	10,2	10,0	3,1	22,5	11,1 (1,0–35,0)	22,4
Минтай анадырско-наваринский	–	–	–	17,3	42,9	40,7	28,6	11,2	30,5 (9,3–77,4)	13,7
Минтай восточнокамчатский	–	–	–	44,5	27,5	18,6	9,5	11,4	19,8 (4,4–53,2)	13,4
Минтай восточноохотоморский	–	–	8,4	16,6	12,5	18,6	10,4	9,5	12,9 (0,9–25,2)	10,8
Минтай восточноберингоморский (США)	–	–	7,0	11,7	6,4	7,9	10,0	7,2	8,5 (3,5–23,4)	9,4
Минтай Японского моря (Приморье)	–	–	–	25,0	18,4	7,9	3,2	2,9	9,6 (0,1–41,3)	9,3
Минтай западноберингоморский	–	–	–	11,7	12,9	26,6	22,9	13,7	17,6 (2,1–77,1)	3,8
Треска карагинская	–	–	–	2,1	7,9	11,0	11,7	25,5	11,8 (0–34,0)	34,9
Треска западнокамчатская	–	4,8	8,5	6,7	11,4	5,9	9,5	11,3	8,7 (2,2–25,0)	31,9
Треска западносахалинская	–	–	–	–	–	–	4,1	4,1	4,4 (1,7–9,8)	23,2
Треска восточнокамчатская	–	–	–	6,5	17,1	23,6	14,7	18,5	17,6 (3,7–35,7)	21,3
Треска южнокурильская	–	–	–	–	16,3	10,4	4,7	10,5	10,3 (0,1–34,1)	20,4
Треска анадырско-наваринская	–	–	11,5	37,1	16,4	12,2	10,4	6,7	16,4 (0,1–118,8)	3,7
Навага карагинская	–	–	–	9,1	9,9	12,8	10,7	5,6	9,6 (1,1–33,2)	26,5
Навага западнокамчатская	–	32,5	39,6	28,9	6,6	13,2	17,3	13,2	20,4 (0,1–71,4)	25,2
Навага залива Терпения (вост. Сахалин)	–	–	–	–	20,2	21,1	29,7	29,6	26,4 (8,3–41,7)	22,2
Терпуг северный однопёрый вост. Камчатки и сев. Курил	–	–	16,3	18,3	3,2	3,4	9,6	15,9	10,3 (0,3–47,0)	17,3
Терпуг южный однопёрый южных Курил	–	–	–	4,6	17,6	6,5	5,9	4,7	8,4 (0,3–35,1)	15,8
Камбала желтопёрая карагинская	–	17,6	12,1	15,7	14,2	11,1	18,5	16,3	14,9 (0,7–42,0)	20,3
Камбала желтопёрая западнокамчатская	–	7,3	16,6	13,1	6,0	3,6	17,5	22,3	12,3 (1,2–34,6)	17,8
Камбала желтопёрая залива Терпения (вост. Сахалин)	–	12,8	13,5	17,0	1,1	5,9	11,6	5,9	9,7 (0–31,3)	11,5
Камбала желтопёрая западносахалинская	–	6,5	4,5	5,1	4,2	4,2	7,2	4,3	5,2 (0,9–14,1)	17,3
Камбала двухлинейная восточнокамчатская	–	14,4	19,3	12,5	12,5	11,3	12,7	14,3	13,8 (4,3–26,4)	10,7
Сельдь охотская	2,6	8,8	20,2	25,9	14,5	24,2	23,0	17,4	18,3 (2,4–54,1)	23,4
Сельдь гижигинско-камчатская	5,2	8,9	11,4	18,9	1,9	3,3	6,4	17,4	9,5 (0,2–59,6)	20,5
Сельдь корфо-карагинская	1,0	2,5	24,3	2,0	8,3	6,8	5,2	11,1	7,6 (0–54,3)	17,8
Сельдь восточноберингоморская (РФ)	–	5,1	8,3	13,1	7,3	188,0	122,6	8,1	48,6 (1,3–789,4)	12,1
Сельдь восточноберингоморская (США)	–	–	–	–	–	–	12,7	9,5	11,5 (7,4–16,0)	–

Примечание. Жирным шрифтом выделены наибольшая доля (%) вылова рыб относительно их биомассы, а также популяции рыб, доля вылова которых ниже в прогнозе на 2020 г. относительно периода 2010–2019 гг. Серым цветом выделены периоды наибольшей биомассы видов и популяций рыб (см. рис. 9–14).

в 2016 г. до 120,0 тыс. т в 2020 г., а дальнейший рост уловов трески, несмотря на имеющиеся возможности, оказался нецелесообразен по причине неготовности флота к освоению большего объема ресурса.

В целом на современном этапе основные виды рыб в северо-западной части Тихого океана осваиваются в щадящем режиме, их вылов с 2009 г. поступательно растёт [Антонов, Датский, 2019], не оказывая значительного воздействия на биомассу (рис. 9–15). Лишь в редких случаях в условиях значительного перелова можно предположить, что рыбопромысловая деятельность приводит к изменению обилия рыб и её периодичности. Именно такая ситуация наблюдалась в 1990-е гг. в отношении западноберингоморской и восточнокамчатской группировок минтая, восточноберингоморской сельди в водах России, когда прогнозируемые пики их биомасс соответственно в 1997, 2000 и 1992 гг. не были сформированы по причине сравнительно высокой доли их изъятия относительно биомассы рыб. Здесь же можно привести и указанные выше примеры с западнокамчатской и восточносахалинской желтопёрыми камбалами, когда после пика их биомасс уровень промыслового изъятия, вместо ожидаемого снижения, существенно возростал (табл. 4, 5).

Сообразно выделенным максимумам биомассы и вылова для конкретных запасов рыб, рассчитана

периодичность формирования обилия, которая для каждого вида или группировки изменялась от минимальных значений у лососей до наибольших величин у трески и камбал (табл. 4). У минтая периоды появления наибольшей биомассы находились в пределах 9,9–11,2 лет; трески – 10,3–12,7; наваги – 10,3–11,3; терпугов – 8,6–9,8; желтопёрой камбалы – 11,2–12,2; сельди – 6,0–8,3 лет. У лососёвых, за исключением горбуши, цикличность появления повышенных уловов была наименьшей у нерки (4,4–4,8 лет) и кижуча (4,1–5,0), далее следовала чавыча (5,3–5,4), а наибольший период между высокими уловами наблюдался у кеты – 5,7–6,8.

Периодичность в формировании повышенной биомассы или вылова у региональных группировок рыб различалась (табл. 4, 6). У минтая наибольшие интервалы между максимумами обилия наблюдались у рыб Охотского моря и южной части Берингова моря, наименьшие – у особей северо-западной части Берингова моря, тихоокеанских вод Камчатки и акватории Японского моря (Приморье). У трески длительные по времени пики биомасс, помимо рыб с западной Камчатки, выявлены у группировок, обитающих в западной части Берингова моря и тихоокеанских водах Камчатки. Наименьшая цикличность присуща рыбам южных Курил и западного Сахалина. У наваги, желтопёрой камбалы и сельди ситуация обратная:

Таблица 6. Группировки морских рыб с наибольшей и наименьшей периодичностью формирования повышенной биомассы (вылова)

Table 6. Groupings of marine fish with the highest and lowest frequency of formation of increased biomass (catch)

Вид	Группировки с наибольшей периодичностью	Группировки с наименьшей периодичностью
Минтай	Охотское море (восточноохотоморская, северо-восточного Сахалина), юго-восточная и юго-западная части Берингова моря (восточноберингоморская, западноберингоморская)	Северо-западная часть Берингова моря (анадырско-наваринская), тихоокеанские воды Камчатки (восточнокамчатская), Японское море (Приморье)
Треска	Охотское море (западнокамчатская), западная часть Берингова моря (анадырско-наваринская, карагинская), тихоокеанские воды Камчатки (восточнокамчатская)	Тихоокеанские воды южных Курил (южно-курильская), Японское море (западносахалинская)
Навага	Охотское море (западнокамчатская), юго-западная часть Берингова моря (карагинская)	Охотское море (восточный Сахалин)
Желтоперая камбала	Юго-западная часть Берингова моря (карагинская), Японское море (западносахалинская)	Охотское море (западнокамчатская, восточный Сахалин)
Сельдь	Западная часть Берингова моря (восточноберингоморская, корфо-карагинская)	Юго-восточная часть Берингова моря (восточноберингоморская), Охотское море (охотская, гижигинско-камчатская)
Тихоокеанские лососи	Кета и чавыча обоих побережий	Горбуша обоих побережий, кижуч и нерка северо-восточного побережья

за исключением западнокамчатской наваги большие промежутки в формировании биомасс рыб выявлены в российских водах Берингова моря, а меньшие – в акватории Охотского моря.

Вышесказанное вероятно может быть объяснено особенностями формирования абиотического фона дальневосточных морей и прилегающих тихоокеанских вод, имеющего специфические региональные особенности и значимые различия. Воздействие природных факторов в северных и южных акваториях северо-западной части Тихого океана зачастую находится в противофазе [Шунтов, Темных, 2008; 2011; Шунтов, 2001; 2016]. При этом существенные различия в условиях среды наблюдаются и в пределах одного водоёма и не только в направлении от севера к югу: западные части Охотского и Берингова морей суровее восточных [Шунтов, Иванов, 2019].

Если рассматривать периодичность формирования обилия по видам в целом, то наибольшая цикличность наблюдалась у типично донно-придон-

ных желтопёрой камбалы и трески: соответственно 11,7 и 11,6 лет. Меньшую цикличность имели навага (10,9 лет), преимущественно донный вид, и минтай (10,6 лет), в полной мере осваивающий как пелагиаль, так и акваторию у дна.

Далее в порядке убывания находились обитающие во взрослом состоянии у дна северный и южный однопёрые терпуги (9,8 и 8,6 лет соответственно), пелагические сельдь (7,1) и тихоокеанские лососи (4,8). Сходные результаты в периодических колебаниях численности отдельных рыб в бассейнах Каспийского и Аральского морей, пелагиали Охотского моря и отдельных реках Дальнего Востока были отмечены и ранее [Кулик, 2007; 2009; Никольский, 2012].

Говоря о колебаниях численности, следует понимать, что у всех проанализированных рыб биология и экология различны (табл. 7, 8). В первую очередь, надо отметить, что сроки нереста у рассматриваемых видов разные: у минтая, трески, наваги, сельди нерест зимне-весенний и протекает в неблагоприятный пе-

Таблица 7. Сроки нереста и особенности распределения нерестующих особей, икры и личинок основных морских рыб в дальневосточных морях, тихоокеанских водах Камчатки и северных и южных Курильских островов

Table 7. Spawning periods and distribution patterns of spawning individuals, eggs and larvae of the main marine fish in the Far Eastern seas, Pacific waters of Kamchatka and the northern and southern Kuril Islands

Вид, группировка	Сроки нереста (пик), месяцы	Распределение нерестующих рыб	Распределение икры (личинок)	Источник
Минтай восточноберингово-морской (США)	2–6 (4–5)	над 1500–3000 м (в слое 300–500 м), 50–180 м (у дна)	Поверхностный слой 0–60 м (0–400 м)	Сербобаба, 1968; 1974; Okada, 1986; Булатов, 1987; 2004; 2017; Hinckley, 1987; Stepanenko, 1989; Шунтов и др., 1993
Минтай анадырско-наваринский	4–9 (5–6)	240–380 м (у дна), 40–90 м (у дна)	Поверхностный слой 0–60 м (0–500 м)	Качина, Балыкин, 1981; Фадеев, 1981; 1988; Булатов, 1986; 1987; 2004; Шунтов и др., 1993; Балыкин, Варкентин, 2002; Датский, 2004
Минтай западноберингово-морской	3–6 (5)	150–500 м (у дна)	Поверхностный слой 0–60 м (0–200 м)	Качина, Балыкин, 1981; Булатов, 1986; Балыкин, 1993; Шунтов и др., 1993
Минтай восточнокамчатский	3–6 (4–5)	над 800–1500 м (в слое 200–600 м), 50–150 м (у дна)	Поверхностный слой 0–60 м (0–600 м)	Антонов, Золотов, 1987; Антонов, 1991; Буслов, 2001; Буслов, Тепнин, 2002; Буслов и др., 2004; Булатов, 2017
Минтай восточноохотоморской	1–6 (4)	50–200 м (у дна)	Поверхностный слой 0–60 м	Горбунова, 1954; Зверькова, 1969; 1987; Пушников, 1980; 1982; Фадеев, 1981; 1987; Вышегородцев, 1987; Золотов, 1991; Шунтов и др., 1993; Овсянников, 2011; Варкентин, 2015
Минтай северо-восточного Сахалина	3–6 (4–5)	50–150 м (у дна)	Поверхностный слой 0–60 м	Пушников, 1978; 1982; Зверькова, Пушников, 1980; Зверькова, 1981; Фадеев, Смирнов, 1987; Шунтов и др., 1993
Минтай Японского моря (Приморье)	1–5 (4)	50–200 м (у дна)	Поверхностный слой 0–60 м	Горбунова, 1954; Зверькова, 1971; 1977; Нуждин, 1987; 2008; Шунтов и др., 1993; Фадеев, 2009
Треска анадырско-наваринская	3–5 (4)	130–370 м (у дна)	75–250 м, у дна	Моисеев, 1953; Мухачева, Звягина, 1960; Антонов, 2013
Треска карагинская	2–4 (3)	120–270 м (у дна)	120–250 м, у дна	Моисеев, 1953; Vinnikov, 1996; Антонов, 2013; Савин, 2013

Вид, группировка	Сроки нереста (пик), месяцы	Распределение нерестующих рыб	Распределение икры (личинки)	Источник
Треска восточнокамчатская	1–4 (3)	120–290 м (у дна)	100–250 м, у дна	Моисеев, 1953; Вершинин, 1984; Токранов, Винников, 1991; Винников, 2008; Полтев и др., 2012; Антонов, 2013; Савин, 2013
Треска западнокамчатская	2–4 (3)	130–370 м (у дна)	100–300 м, у дна	Моисеев, 1953; Токранов, Винников, 1991; Винников, 2008; Антонов, 2013; Савин, 2013
Треска южнокурильская	1–3 (2)	140–270 м (у дна)	100–250 м, у дна	Ким Сен Ток, 2013
Треска западносахалинская	1–3 (2)	80–500 м (у дна)	80–400 м, у дна	Моисеев, 1953; Ким Сен Ток, 2013
Навага карагинская	12–3 (1)	2–10 м (у дна)	2–10 м, у дна (2–20 м, у дна)	Балькин, 2006; Новикова, 2007; Трофимов, 2010
Навага западнокамчатская	1–3 (2)	100–150 м (у дна)	100–150 м, у дна (80–200 м, у дна)	Новикова, 2007; Антонов, 2011
Навага залива Терпения (вост. Сахалин)	12–2 (1)	2–15 м (у дна)	2–15 м, у дна (2–20 м, у дна)	Сафронов, 1986
Терпуг северный одноперый вост. Камчатки, сев. Курил	6–10 (8)	15–25 м (у дна, у берега), 70–100 м (у дна)	На дне (в эпипелагиали)	Горбунова, 1962; Золотов, 1975; 1981; Золотов, Орлов, 2009
Терпуг южный одноперый южных Курил	7–10 (8)	5–35 м (у дна, у берега)	На дне (в эпипелагиали)	Горбунова, 1959; Мельников, 1996; Дудник, Золотов, 2000; Ким Сен Ток, Бирюков, 2009
Камбала двухлинейная восточнокамчатская	3–5 (4)	100–250 м (у дна)	100–200, у дна (50–200, у дна)	Моисеев, 1953; Перцева-Остроумова, 1962; Фадеев, 1986; Антонов, 2011
Камбала желтопёрая карагинская	5–9 (7)	20–80 м (у дна)	Поверхностный слой 0–25 м (0–25, у дна)	Моисеев, 1953; Перцева-Остроумова, 1961; 1962; Фадеев, 1986; 2005; Полутов, 1991; Золотов, 2011
Камбала желтопёрая западнокамчатская	5–9 (7)	10–60 м (у дна)	Поверхностный слой 0–25 м (0–25, у дна)	Моисеев, 1953; Перцева-Остроумова, 1962; Четвергов, 2002
Камбала желтопёрая залива Терпения (вост. Сахалин)	6–9 (7)	10–60 м (у дна)	Поверхностный слой 0–25 м (0–25, у дна)	Перцева-Остроумова, 1962
Камбала желтопёрая западносахалинская	6–9 (7)	10–60 м (у дна)	Поверхностный слой 0–25 м (0–25, у дна)	Перцева-Остроумова, 1962
Сельдь восточноберингово-морская (РФ)	4–6 (5)	0–10 (у дна)	0–10, у дна (поверхностный слой 0–30 м на глубине 20–200 м)	Науменко, 2001
Сельдь корфо-карагинская	5–6 (6)	0–2 (у дна)	0–2, у дна (поверхностный слой 0–30 м на глубине 20–200 м)	Качина, 1981; Науменко, 2001
Сельдь гижигинско-камчатская	5–6 (6)	0–11 (у дна)	0–11, у дна (поверхностный слой 0–30 м на глубине 20–200 м)	Науменко, 2001; Смирнов, 2014
Сельдь охотская	4–6 (5–6)	0–15 (у дна)	0–15, у дна (поверхностный слой 0–30 м на глубине 20–200 м)	Науменко, 2001

риод времени (тяжёлая ледовая обстановка, относительно низкие температурные показатели, сложные гидрометеословия), у терпугов и желтопёрой камбалы – преимущественно летне-осенний, когда условия среды более благоприятные. Во-вторых, нерестилища у терпугов, карагинской и восточносахалинской наваги, сельди находятся в прибрежных водах, зачастую в приливно-отливной зоне, где фоновые усло-

вия довольно лабильны, у прочих видов, за исключением лососей, места нереста располагаются на значительных глубинах, как правило, у дна с более стабильной абиотикой. Тихоокеанские лососи в данном случае имеют наиболее экстремальные условия для нереста, когда, помимо перехода из солёной водной среды в пресную, они вынуждены преодолевать значительные расстояния и препятствия в пределах не-

рестовых рек. В третьих, общее выживание рыб и их естественная смертность во многом обусловлены особенностями распределения икры и личинок и средой, в которой они развиваются. И здесь лососи также находятся в невыгодных условиях: личинки вылупляются зимой-весной, и в период ската численность молоди в значительной степени регулируется температурой воды и ледовитостью, влияющих на развитие кормовой базы, в результате в холодные годы могут появиться высокоурожайные поколения и наоборот [Шунтов, Темных, 2011]. У прочих видов условия развития икры и личинок более стабильны, не считая сельди, навагу (без западнокамчатской группировки) и желтопёрую камбалу, у которых численность будущих поколений закладывается в прибрежье, где гидрологический и температурный режимы менее устойчивы, нежели на больших глубинах.

Таким образом, особенности биологии и экологии рыб формируют специфические для каждого вида или популяции реакции на воздействие внешних факторов среды, оказывающих к тому же влияние в пределах ограниченных морских акваторий. Здесь необходимо учитывать и различные природные стратегии размножения живых организмов, при определённых обстоятельствах обеспечивающие оптимальную численность для конкретных видов. Среди разнообразных экологических стратегий,

свойственных тем или иным видам и направленным в конечном итоге на повышение вероятности выживания, выделяются *r*-стратегия, определяемая отбором, направленным на повышение скорости роста воспроизводства, и *K*-стратегия, связанная с отбором на повышение выживаемости [Mac-Arthur, Wilson, 1967]. В нашем случае к представителям последней можно отнести камбал, имеющих более стабильное развитие в силу большей продолжительности жизни и относительно высокой адаптации к воздействию климата, к первым – всех остальных. Для камбал характерно появление двух и более (до 12, табл. 3) смежных поколений высокой численности, которые разделены значительными временными периодами. У прочих запасов рыб, как правило, одно (реже два) урожайное поколение появляется через меньшее число лет (минимально у минтая, терпугов, наваги и лососей). Отметим, что у сельди, как и у камбал, выявлены сходные значительные временные периоды между появлением высокочисленных поколений, с той лишь разницей, что у сельди единовременно появлялось в основном одно поколение. Можно предположить, что влияние факторов среды на обилие камбал менее чувствительно по причине компенсации численности рыбами смежных поколений: сглаженные максимумы биомассы формируются с большей амплитудой.

Таблица 8. Сроки нереста производителей, выклева личинок и ската молоди тихоокеанских лососей западного и северо-восточного побережья Камчатки и Чукотки

Table 8. Terms of spawning of producers, hatching of larvae and stingrays of juvenile Pacific salmon on the western and northeastern coast of Kamchatka and Chukotka

Вид, расположение	Сроки нереста (пик), месяцы	Сроки выклева личинок, месяцы	Скат молоди (преобладающий возраст, годы), месяцы	Источник информации
Горбуша северо-восточного побережья	7–11 (8)	9–2	5–8 (0+)	Шунтов, Темных, 2008
Горбуша западного побережья	7–11 (8)	9–2	4–7 (0+)	Шунтов, Темных, 2008
Кета северо-восточного побережья	7–11 (8)	1–3	5–8 (0+)	Шунтов, Темных, 2008; Макоедов и др., 2009
Кета западного побережья	7–11 (8)	1–3	4–7 (0+)	Шунтов, Темных, 2008; Макоедов и др., 2009
Нерка северо-восточного побережья	6–12 (7–8)	1–5	3–9 (1+, 2+)	Шунтов, Темных, 2008; Бугаев, 2011
Нерка западного побережья	6–12 (7–8)	1–5	5–7 (1+, 2+)	Шунтов, Темных, 2008; Бугаев, 2011
Кижуч северо-восточного побережья	6–10 (8–9)	1–8	5–8 (1+, 2+)	Шунтов, Темных, 2008; Зорбиди, 2010
Кижуч западного побережья	7–2 (8–9)	1–8	5–8 (1+, 2+)	Шунтов, Темных, 2008; Зорбиди, 2010
Чавыча северо-восточного побережья	8–9	10–5	5–8 (1+)	Шунтов, Темных, 2008
Чавыча западного побережья	6–9 (7–8)	10–5	4–8 (1+)	Шунтов, Темных, 2008

Для выявления воздействия абиотических и прочих факторов на обилие морских рыб на основе многолетних данных межгодовой изменчивости факторов среды, упомянутых в разделе «Материал и методика» [Datsky et al., 2021: табл. 1], была рассчитана сила связи между ними и биомассой рыб, которая измерялась через МИК. Первичный анализ МИК показал, что без сдвига находятся 8750 статистических связей, где МИК $\geq 0,9$, а со сдвигом – 42773 [Datsky et al., 2021:

табл. 2, 3]. Объяснение полученных результатов может быть представлено в дальнейших исследованиях. Здесь отметим, что среди используемых в работе факторов среды (табл. 9), тесно связанных с обилием региональных группировок морских рыб, наиболее часто встречающимися являются температура воды в различных горизонтах (от поверхности до дна), ледовитость, цветение фитопланктона и биомасса различных фракций и видов зоопланктона.

Таблица 9. Значимые связи (значения МИК $\geq 0,9$) между факторами среды и биомассой рыб в морских акваториях Дальнего Востока

Table 9. Significant relationships (MIC values ≥ 0.9) between environmental factors and fish biomass in marine areas of the Far East

Вид, группировка	Факторы среды															Количество значимых факторов среды
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Минтай анадырско-наваринский			+	+	+	+	+		+	+	+	+			+	10
Минтай северо-восточного Сахалина			+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	10
Минтай западноберинговоморский			+	+	+	+	+			+	+	+			+	9
Минтай восточноберинговоморский (США)			+	+			+			+	+	+			+	7
Минтай восточноохотоморский			+				+			+	+	+			+	6
Минтай Японского моря (Приморье)	+	+								+					+	4
Минтай восточнокамчатский			+				+								+	3
Треска анадырско-наваринская			+	+	+		+			+	+	+			+	8
Треска карагинская			+	+		+	+		+			+			+	7
Треска западнокамчатская							+			+	+	+	+	+	+	7
Треска южнокурильская			+	+	+		+								+	5
Треска западносахалинская			+								+	+				3
Треска восточнокамчатская							+								+	2
Навага карагинская			+	+					+		+	+			+	6
Навага залива Терпения (вост. Сахалин)			+				+					+	+	+	+	6
Навага западнокамчатская										+	+	+	+		+	5
Терпуг северный одноперый вост. Камчатки и сев. Курил			+	+		+	+			+	+	+			+	8
Терпуг южный одноперый южных Курил							+					+			+	3
Камбала двухлинейная восточнокамчатская			+		+	+	+		+						+	6
Камбала желтопёрая западнокамчатская			+							+	+	+		+	+	6
Камбала желтопёрая карагинская				+		+	+			+	+					5
Камбала желтопёрая залива Терпения (вост. Сахалин)										+	+	+		+		4
Камбала желтопёрая западносахалинская											+					1
Сельдь восточноберинговоморская (США)			+	+	+	+	+		+	+	+	+			+	10
Сельдь гижигинско-камчатская			+				+			+		+	+	+		6

Вид, группировка	Факторы среды															Количество значимых факторов среды	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
Сельдь восточноберингоморская (РФ)						+			+		+	+				+	5
Сельдь корфо-карагинская						+			+		+	+					4
Сельдь охотская			+							+	+	+					4

Примечание. Факторы среды [Datsky et al., 2021: табл. 1]: 1 – атмосферное давление, мбар; 2 – относительная влажность воздуха, %; 3 – температура воды (поверхность), t °C; 4 – температура воды (у дна), t °C; 5 – аномалии температуры воды (слой 50 м), t °C; 6 – аномалии температуры воды (у дна), t °C; 7 – ледовитость, %; 8 – ледовитость (площадь льдов), км²; 9 – цветение фитопланктона (кокколитофоры), тыс. км²; 10 – биомасса мелкой фракции зоопланктона, мг/куб. м; 11 – биомасса средней фракции зоопланктона, мг/куб. м; 12 – биомасса крупной фракции зоопланктона, мг/куб. м; 13 – биомасса сагитт, млн т; 14 – биомасса эвфаузиид, млн т; 15 – солнечная активность, число Вольфа, W. Пустые ячейки – данные отсутствуют, данные есть, но МИК < 0,9. Группировки видов даны в порядке снижения количества значимых факторов среды, сопряженных с обилием рыб.

Наибольшее количество факторов среды, сопряженных с биомассой рыб, выявлено у минтая и наваги Берингова моря и вод восточного Сахалина, трески и желтопёрой камбалы Берингова моря и акватории западной Камчатки, сельди восточноберингоморской и гижигинско-камчатской (табл. 9). Для формирования обилия почти всех группировок минтая самыми значимыми оказались температура поверхности воды и ледовитость (что объяснимо, см. табл. 7), биомасса мелкой и прочих фракций зоопланктона. У трески важным фактором, помимо указанных выше, являлась температура воды у дна. Отметим также значимость для всех анализируемых рыб присутствия средней и крупной фракций зоопланктона. Отдельно следует упомянуть силу связи между числами Вольфа, определяющими солнечную активность, и биомассой рыб с различной временной задержкой [Datsky et al., 2021: табл. 4]. Несмотря на отсутствие в настоящее время чёткого физического обоснования механизмов влияния солнечной активности на земные процессы [Колесник, 2002 б], найденные закономерности могут представлять научный интерес в будущем. Такие связи с обилием рыб сильны (МИК $\geq 0,9$) у 21 единицы запасов из 28 (табл. 9), среди которых все группировки минтая и наваги, треска Берингова и Охотского морей и прилегающей акватории Тихого океана, восточноберингоморская сельдь, камбалы желтопёрая западнокамчатская и двухлинейная, два вида терпугов. Напротив, сравнительно низкие связи солнечных циклов и биомасс обнаружены для сельдей Охотского и юго-западной части Берингова морей, желтопёрой камбалы карагинской, западного и восточного Сахалина, западносахалинской трески.

Так, если отключить оптимизацию псевдоузлов тонкоплёночного сплайна в пакете mgsv через обобщённую кросс-валидацию и назначить их размер-

ность (k) равной 20, то только по одному из предикторов (ледовитость Охотского моря в декабре-мае 3 года назад) доля описанной дисперсии вырастет до 53,1%, что гораздо выше, чем у финальной ОЛМ (29,2%). При этом есть важные последствия такой настройки. Во-первых, форму сплайна будет невозможно интерпретировать (рис. 16), во-вторых, её BIC будет существенно выше (706), чем у ОЛМ (662). Другими словами, ОАМ здесь формально хуже ОЛМ: она имеет меньше обобщающей способности, несмотря на лучшее сходжение с наблюдениями. Если также неправильно настроить ОАМ, зафиксировав размерность сплайнов на 20, а не оптимизировать её ещё и со вторым членом ОЛМ (число Вольфа 4 года назад), то доля описанной дисперсии достигнет 91,6%, но сплайны потеряют статистическую значимость ($p > 0,1$). В целом, при сознательной настройке ОАМ без оптимизации измерений сплайнов, например, через кросс-валидацию, модельную кривую по динамике промысловой биомассы минтая можно провести абсолютно точно, но смысловой нагрузки она нести не будет. Авторам такой идеально проходящей по наблюдениям ОАМ будет трудно объяснить сплайны в виде «кардиограмм» вместо простых и понятных эффектов (линейных, квадратичных или других более интерпретируемых), а прогнозы такой ОАМ в перспективе приведут к значительным ошибкам.

Таким образом, если по отдельности связи, согласно МИК, определялись как нелинейные, что и наблюдается при настройке ОАМ (рис. 16), то в совместном их сочетании в логарифмическом масштабе с оптимизацией числа измерений сплайнов, последние оказались равны 1 (стали линейными, но в логарифмическом масштабе). Так, ОАМ стала ОЛМ, которая описывается формулами 1–6 и рассчитанными на их основе параметрами модели (табл. 11):

Таблица 10. Особенности формирования обилия рыб в дальневосточных морях и прилегающих акваториях
Table 10. Features of the formation of the abundance of fish in the Far Eastern seas and adjacent waters

Район	Виды со сходной динамикой биомассы	Виды с противоположной динамикой биомассы	Пояснение
Северо-западная часть Берингова моря (анадырско-наваринский район)	минтай – треска	минтай – сельдь треска – сельдь	Рост обилия сельди приводит к росту запасов минтая через 2–4 года, после этого запасы сельди снижаются
Юго-западная часть Берингова моря (корфо-карагинский район)	минтай – треска треска – навага (до 2010 г.) треска – желтопёрная камбала навага – сельдь (после 2010 г.) желтопёрная камбала – сельдь	минтай – сельдь минтай – желтопёрная камбала треска – сельдь навага – сельдь (до 2010 г.)	Динамика биомассы трески имеет высокое сходство с минтаем с запаздыванием на 4–5 лет
Северо-западная часть Тихого океана (у юго-восточного побережья Камчатки, северных Курильских островов)	минтай – треска	минтай – северный однопёрый терпуг минтай – двухлинейная камбала треска – северный однопёрый терпуг треска – двухлинейная камбала	Динамика биомассы трески имеет высокое сходство с минтаем с запаздыванием на 5–7 лет
Северо-западная часть Тихого океана (у южных Курильских островов)	треска – южный однопёрый терпуг (до 2000 г.)	треска – южный однопёрый терпуг (после 2000 г.)	–
Северо-восточная часть Охотского моря (преимущественно у западной Камчатки)	минтай – треска (до 2012 г.) минтай – желтопёрная камбала (до 2006 г.) треска – навага треска – желтопёрная камбала	минтай – сельдь минтай – треска (после 2012 г.) минтай – желтопёрная камбала (после 2006 г.) треска – сельдь желтопёрная камбала – сельдь навага – сельдь	–
Охотское море (у северо-восточного Сахалина, залив Терпения)	минтай – сельдь (после 2001 г.), минтай – треска (до 1993 г.)	минтай – сельдь (до 2001 г.) минтай – треска (после 1993 г.) минтай – желтопёрная камбала треска – сельдь треска – желтопёрная камбала	–
Японское море (у западного Сахалина и Приморья)	минтай – треска треска – желтопёрная камбала	–	–

$$B_i \sim \text{Gamma}(\mu, \nu); \quad (1)$$

$$E(B_i) = \mu_i = e^{\eta_i}; \quad (2)$$

$$g(\mu_i) = \ln(\mu_i); \quad (3)$$

$$\text{Var}(B_i) = \varphi \mu_i^2; \quad (4)$$

$$\varphi = \sigma^2 = \nu^{-1}; \quad (5)$$

$$\eta_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + \beta_2 y_i, \quad (6)$$

где B – промысловая биомасса, тыс. т; Gamma – распределение гамма с параметрами μ, ν ; E – математическое ожидание; η – линейный предиктор, g – функция связи с наблюдениями; Var – дисперсия с параметром φ , β_0, β_1 и β_2 – параметры ОЛМ, x – ледови-

тость Охотского моря 3 года назад в декабре-мае, %; y – число Вольфа 4 года назад.

Отметим здесь, что по отдельности корреляция Пирсона между натуральным логарифмом промысловой биомассы минтая и предикторами x и y слаба: $r(\ln(B_i), \ln(x_i)) = 0,34$ и статистически незначима $r(\ln(B_i), \ln(y_i)) = -0,21$ ($p > 0,16$), а в ОЛМ все найденные коэффициенты имеют высокую статистическую значимость ($p < 0,0001$). При этом в целом доля описанной дисперсии равна 29,2%, а корреляция в естественном масштабе между рядами $r(B, E(B)) = 0,57$. Таким образом, МИК действительно позволил найти предикторы, которые в классическом поиске через корреляции были бы пропущены (их эффекты линейны, но в совокупности в логарифмическом масштабе, а не по отдельности). Предсказанные значения $E(B)$ по формуле показаны на рис. 17.

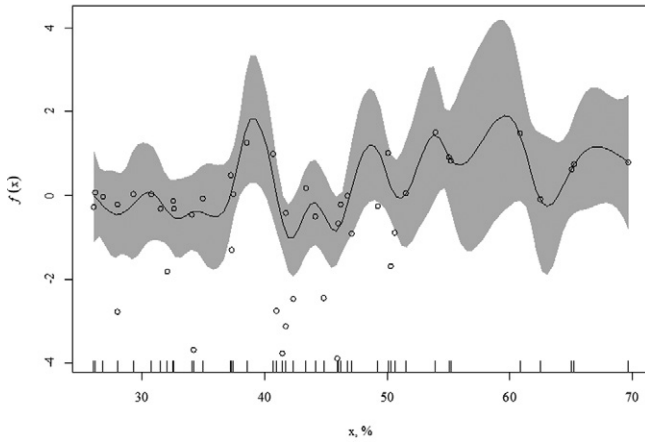


Рис. 16. Ответ фиксированного сплайна в обобщенных аддитивных моделях (ОАМ) для прогноза промысловой биомассы минтая у северо-восточного Сахалина (по оси ординат) в зависимости от ледовитости Охотского моря 3 года назад в декабре-мае (по оси абсцисс,%) [по: Пищальник и др., 2016; 2020]

Fig. 16. The answer of a fixed spline in generalized additive models (GAM) for forecasting the commercial biomass of walleye pollock off northeastern Sakhalin (on the ordinate) depending on the ice extent of the Sea of Okhotsk 3 years ago in December-May (on the abscissa,%) [by: Pischalnik et al., 2016, 2020]

Следуя вышесказанному, из множества вероятных сильных парных нелинейных связей биомассы минтая у северо-восточного Сахалина с различными лагами потенциальных предикторов оптимальной оказалась ОЛМ, содержащая всего два предиктора, но с логлинейными отношениями. Сходных результатов, вероятно, можно ожидать и в других случаях. Следовательно, приведённые в приложении оценки МИК [Datsky

Таблица 11. Найденные параметры обобщённой линейной модели (ОЛМ) и их неопределённость

Table 11. The found parameters of the generalized linear model (GLM) and their uncertainty

Параметр	Оценка параметра	Стандартное отклонение, оценки
β_0	5,175160	0,419540
β_1	0,037998	0,009786
β_2	-0,006684	0,001789

et al., 2021: табл. 2, 3] не должны восприниматься как руководство к включению всех потенциальных предикторов в ОАМ для каждого запаса, а служат преимущественно для уточнения их стартовых наборов в целях последующего поиска оптимальных ОАМ, ОЛМ или более сложных методов, например, машинного обучения. Таким образом, найденные сильные МИК особенно там, где корреляция близка к нулю, призваны воодушевить исследователей к проведению более детальных анализов, чем обычные линейные модели.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Динамика численности гидробионтов зависит от множества факторов, которые можно сгруппировать в естественные абиотические (климато-океанологические, геофизические) и биотические (кормовая база, хищники, паразиты), популяционно-генетические, эндогенные и антропогенные (промысел, загрязнение среды обитания и т.п.). Совместный учет всех этих факторов в идеале должен привести исследователя

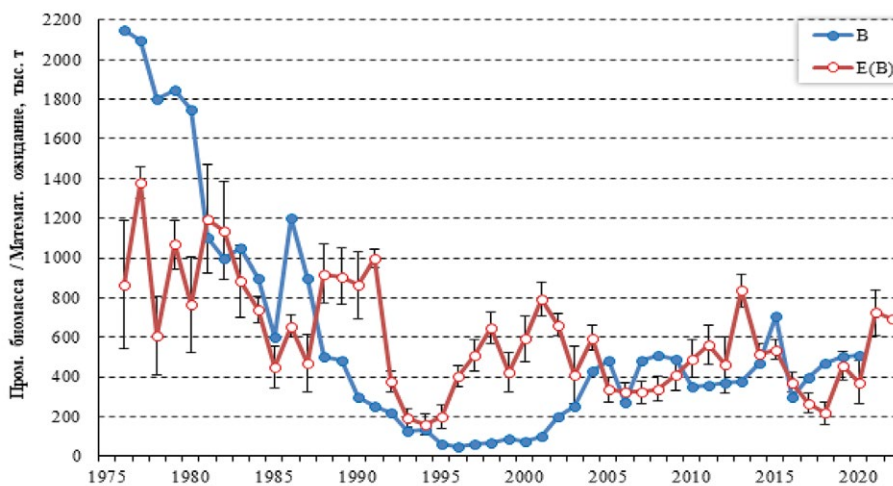


Рис. 17. Биомасса промыслового запаса минтая (B, тыс. т) у северо-восточного Сахалина и её математическое ожидание E(B). Усами показана стандартная ошибка

Fig. 17. Biomass of the commercial stock of walleye pollock (B, thousand tons) in northeastern Sakhalin and its mathematical expectation E (B). Mustache shows standard error

к пониманию причин флюктуации численности рыб и достоверному прогнозу их вылова на ближайшую и долгосрочную перспективы. При этом следует признать слабую изученность отдельных сторон жизни гидробионтов и их окружения. Особенно это касается генетических и физиологических особенностей отдельных организмов и групп особей, а также начального периода их жизни. Очевидно, что именно осмысление эндогенных процессов в популяциях вкупе с изучением кормовой базы (простейшие, бактерии, миктофиты и т.п.) молоди (личинок, мальков) и обеспеченность ею ранних стадий рыб, позволит сделать качественный скачок в постижении природы периодических колебаний численности гидробионтов.

В то же время современные реалии в рыбной отрасли таковы, что результат нужен здесь и сейчас, а времени для многолетних и финансово затратных исследований нет. В этом случае представляется единственно верным обобщение всей имеющейся информации по обилию рыб и их окружению, позволяющее достоверно охарактеризовать состояние гидробионтов во времени. Важно отметить, что настоящим исследованием по единой методике были охвачены региональные группировки массовых рыб, которые, помимо своей рыбопромысловой значимости (на их долю приходится до 80% вылова в дальневосточных морях и прилегающих к ним акваториях), относятся к видам с различной жизненной стратегией (пелагические, донно-придонные, анадромные). Последнее подразумевает, что такие объекты могут по-разному реагировать на одни и те же факторы среды. Полагая, что основное воздействие природной среды приходится на молодь рыб, дальнейший рост которых в случае появления урожайных поколений и приводит к пикам биомасс, на основе современных информационных технологий были выделены скоррелированные с обилием морских рыб базовые факторы, которые в дальнейшем могут использоваться в целях прогнозирования. Здесь необходимо отметить, что любые индексы сами по себе не «вскрывают» механизмы влияния условий среды. Именно поэтому в данной работе был использован максимальный информационный коэффициент, который статистически тонко и зачастую более надежно указывает на многочисленные и сложные связи факторов среды и биоты, нежели стандартные коэффициенты и индексы. По сути используемые в настоящее время модели прогнозирования, которые часто формальны и не всегда учитывают особенности биологии рыб и условия их обитания, могут быть скорректированы влиянием факторов среды, а, значит, приблизятся в своих результатах к реальности.

В целом природные связи с определённой периодичностью вызывают особый интерес в свете возможного прогнозирования уловов морских рыб. Весь накопленный запас знаний о внешних оболочках Земли (в первую очередь атмосфера и гидросфера) показывает сложную многопараметрическую систему, в которой наблюдаются колебательные процессы. Часть колебаний задана годовыми изменениями условий инсоляции разных участков земной поверхности и соответствующими изменениями многих параметров. Другая часть связана с вращением Земли, перемещениями атмосферных масс, циркуляцией в земной атмосфере, циклонической деятельностью. Сочетание многих земных факторов и наложенного внешнего воздействия вызывает колебательные (циклические) процессы, периодичность которых зависит от инерционности компонентов системы [Язев и др., 2009]. Иными словами, природе свойственна пульсация разнообразных геофизических параметров, имеющих различные периоды и интенсивность. К примеру, в повторяемости сейсмической активности, атмосферных и льдообразовательных процессов, температурных режимов воздушных и водных масс выявлена преобладающая цикличность 8–11 лет (в меньшей степени 18–20 лет). Вполне закономерным представляется и соответствующий отклик живой природы посредством синхронизации существующих гелиогеофизических колебательных процессов соответствующих периодов.

Согласно ведущей концепции гелиобиофизики ритмические колебания гелиогеомагнитных показателей завели «биологические часы» и в процессе эволюции интегрировались в эндогенную ритмику биологических систем. При этом многие биоритмы синхронизируются геофизическими колебательными процессами соответствующих периодов [Бреус, 2003; Малоземов, 2016]. На уровне систем организмов хорошо известны колебания численности некоторых популяций. Эти «волны жизни» наиболее чётко наблюдаются с периодами около 3–4 и 10 лет. В некотором роде, подтверждением этому явились результаты настоящего исследования, когда в формировании максимумов обилия морских рыб, исключая тихоокеанских лососей, выявлена осредненная периодичность в пределах 6–13 лет (у пелагической сельди – 6–8 лет, у прочих видов – 9–13 лет). В то же время у лососей (как и в появлении урожайных поколений большинства исследованных рыб) отмечена 3–7-летняя цикличность пиков обилия, что, по-видимому, может указывать на большую их чувствительность к воздействию природной среды.

Важным итогом исследования можно считать также тот факт, что по причине региональности воз-

действия абиотических и прочих факторов в дальневосточных морях и прилегающих к ним акваториям Тихого океана, в динамике запасов рыб различных группировок в пределах одного вида выявлена отличная друг от друга цикличность в формировании их обилия. К примеру, у трески, обитающей у берегов западного Сахалина, максимумы продуктивности формировались в среднем на 2,4 года чаще, нежели у карагинской трески, а у охотской сельди относительно восточноберингоморской – на 1,5 года. По этой причине обобщения на материале, включающем в себя осреднённые данные по многолетней динамике биомассы любого вида, обитающего на обширной акватории, вероятнее всего покажут отличные от реальности результаты и могут привести к неверным выводам в ходе прогнозирования уловов рыб.

Среди используемых в работе факторов среды, тесно связанных с обилием региональных группировок морских рыб, наиболее часто встречающимися были температура воды в различных горизонтах (от поверхности до дна), ледовитость, цветение фитопланктона, биомасса различных фракций и видов зоопланктона и солнечная активность. Максимальное количество таких факторов выявлено у группировок минтая и наваги Берингова моря и вод восточного Сахалина, трески и желтопёрой камбалы Берингова моря и акватории западной Камчатки, сельди восточноберингоморской и гижигинско-камчатской. Для формирования обилия большинства группировок минтая наиболее значимыми оказались поверхностная температура воды, ледовитость, биомасса мелкой и прочих фракций зоопланктона, у трески дополнительно и температура воды у дна. Отметим также важность для всех анализируемых рыб доступного наличия средней и крупной фракций зоопланктона, основных кормовых ресурсов для молоди и впервые созревающих особей. Среди прочих причин флюктуации численности объектов исследования необходимо учитывать и взаимовлияние отдельных видов посредством хищничества и соперничества за сходную кормовую базу, а также антропогенное воздействие. В последнем случае, принимая во внимание незначительное загрязнение дальневосточных морей [Динамика..., 2000; Патин, 2008; Лукьянова и др., 2018], за исключением некоторых прибрежных районов Японского моря [Ростов и др., 2016], вмешательство человека в основном заключается в осуществлении промышленного и иных видов рыболовства. При этом настоящие исследования показали незначительное его влияние на обилие рыб на современном этапе: у большинства из них при росте биомассы уловы увеличиваются незначительно или даже снижаются.

В целом вопрос использования факторов окружающей морских рыб природной среды в прогнозировании их уловов является чрезвычайно актуальным ещё и по той причине, что гелиогеофизические и климато-океанологические явления на Земле изучаются довольно давно. В ходе многочисленных исследований выявлены закономерности в периодичности таких явлений, что позволило сформировать перспективные прогнозы, точность которых в отдельных случаях достигает 88% [Плотников и др., 2019]. В отношении биологических систем всё сложнее: помимо коротких временных рядов данных, прогнозирование численности рыб затруднено дополнительными сложными многофакторными связями [Радченко, 2015; Горбатенко, 2018], сложившимися в морских экосистемах в целом и рыбных сообществах в частности. Не следует забывать и о влиянии на биоту хищников, паразитов и болезней, а также о действии популяционных и эндогенных факторов. В последнем случае, физиологическое и генетическое состояние животных при различной численности существенно отличается, а при достижении максимумов обилия в действие вступают нейроэндокринные механизмы авторегуляции, начинаются демографические перестройки в популяциях, приводящие к изменению их биотического потенциала [Шварц, 1969; Чернявский, 1984; 2007]. В целом циклы как комплексное биологическое явление есть результат достаточно длительной сопряжённой эволюции морских рыб, других компонентов экосистемы, абиотических факторов среды, и прогнозирование уловов возможно при учёте наибольшего числа переменных.

Применённый в настоящей работе метод прогнозирования через использование МИК как раз и позволяет найти предикторы, которые в классическом поиске через корреляции были бы пропущены, и его применение видится перспективным при условии использования точных первичных данных для последующих расчётов. Такие данные должны быть максимально приближены к срокам и районам обитания рыб с обязательным учётом действия факторов среды на наиболее уязвимые онтогенетические группы (от икры до годовалых особей). В качестве примера важности сбора подобной информации можно привести классификацию суровости зим на основе многолетних материалов по ледовым условиям дальневосточных морей, где в зависимости от района сбора данных зима в пределах одного года варьировала как мягкая, умеренная и суровая [Думанская, 2017]. Вполне предсказуемо, что во всех трёх случаях результаты прогнозирования уловов рыб будут значительно отличаться.

Решение проблемы точной фиксации факторов среды в пределах обитания морских рыб и их тонкой настройки на предмет влияния на обилие гидробионтов крайне важно и по причине возможных грядущих климатических перестроек на Земле. Поскольку вариации климата определяются долговременным дисбалансом поступающей в верхние слои земной атмосферы энергии солнечного излучения и уходящей суммарной энергии от Земли обратно в космос, после максимума 24-го солнечного цикла прогнозируется переходный от глобального потепления к глубокому похолоданию период нестабильных климатических изменений. В данном случае ориентировочно в 2042±11 г. намечается наступление глубокого квазидвухвекового минимума солнечной постоянной, а в 2055±11 г. (по причине инерции Мирового океана в отдаче накопленной солнечной энергии в течение 14±6 лет) – наступления Малого ледникового периода [Абдусаматов, 2012]. Вероятность такого прогноза прослеживается в отдельных работах [Гудкович и др., 2013; Жеребцов и др., 2013]. Подобные изменения климата приведут и к перестройкам в морских экосистемах, включая рыбные сообщества, что в полной мере отразится на распределении ресурсов рыб и их обилии. И в этом случае выявление достоверных механизмов многофакторного влияния природной среды на морскую биоту позволит спрогнозировать грядущие изменения и сивелировать их возможные последствия в рамках деятельности рыбной отрасли и перспектив развития рыболовства. Наилучшие результаты здесь можно получить посредством междисциплинарных исследований с использованием современных судов и аппаратуры, коммуникационных и компьютерных технологий, стремительно развивающихся в последние годы.

В текущий момент достоверное долгосрочное прогнозирование обилия морских рыб на фоне имеющихся знаний и сложности учёта многочисленных природных и прочих факторов среды, оказывающих влияние на рыбные ресурсы, представляется затруднительным. В то же время выявленные в настоящей работе закономерности в периодичности формирования биомассы отдельных видов и их региональных группировок позволят скорректировать методологию краткосрочного прогнозирования (до 2–3 лет) сырьевой базы рыб дальневосточных морей и прилегающих районов открытой части Тихого океана.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа не имела дополнительного спонсорского финансирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдусаматов Х.И. 2012. Двухвековое уменьшение солнечной постоянной приводит к несбалансированному тепловому бюджету Земли и глубокому похолоданию климата // Космохимия и физика небесных тел. Т. 28, № 2. С. 22–33.
- Антонов Н.П. 1991. Биология и динамика численности восточнокамчатского минтая: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО. 23 с.
- Антонов Н.П. 2011. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. М.: ВНИРО. 244 с.
- Антонов Н.П. 2013. Треска *Gadus macrocephalus* прикамчатских вод // Тихоокеанская треска дальневосточных вод России / Под ред. А.М. Орлова. М.: Изд-во ВНИРО. С. 133–151.
- Антонов Н.П., Датский А.В. 2019. Использование сырьевой базы морских рыб в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне в 2018 г. // Рыбное хозяйство. № 3. С. 66–76.
- Антонов Н.П., Датский А.В., Мазникова О.А., Митенкова Л.В. 2016. Современное состояние промысла тихоокеанской сельди в дальневосточных морях // Рыбное хозяйство. № 1. С. 54–58.
- Антонов Н.П., Золотов О.Г. 1987. Особенности размножения восточнокамчатского минтая // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: ТИНРО. С. 123–132.
- Антонов Н.П., Кузнецова Е.Н. 2018. Современное состояние использования сырьевой базы дальневосточных камбал // Рыбное хозяйство. № 5. С. 56–61.
- Атлас распространения в море различных стад тихоокеанских лососей в период весенне-летнего нагула и преднерестовых миграций. 2002. М.: ВНИРО. 190 с.
- Бабаян В.К. 2000. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ). Анализ и рекомендации по применению. М.: Изд-во ВНИРО. 190 с.
- Бабаян В.К., Васильев Д.А., Варкентин А.И., Сергеева Н.П. 2006. Методические особенности обоснования ОДУ минтая в условиях неопределенности // Труды ВНИРО. Т. 146. С. 13–37.
- Балыкин П.А. 1993. Изменчивость сроков нереста и смертность развивающейся икры у западноберинговоморского минтая (*Theragra chalcogramma* (Pallas)) // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Вып. 2. Петропавловск-Камчатский: КоТИНРО. С. 166–176.
- Балыкин П.А. 2006. Ихтиоцены западной части Берингова моря: состав, промысловая значимость и состояние запасов: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 50 с.
- Балыкин П.А., Варкентин А.И. 2002. Распределение икры, личинок и сеголеток минтая *Theragra chalcogramma*

- (Gadidae) в северо-западной части Берингова моря // Вопросы ихтиологии. Т. 42, № 6. С. 798–805.
- Балыкин П.А., Золотов А.О. 2010. Межвидовые отношения гидробионтов как фактор динамики численности // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 17. С. 24–29.
- Берингоморская минтаевая путина — 2017 (путинный прогноз). 2017. Владивосток: ТИНРО-Центр. 71 с.
- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: ТИНРО-Центр. 217 с.
- Борец Л.А., Степаненко М.А., Николаев А.В., Грицай Е.В. 2002. Состояние запасов минтая в наваринском районе Берингова моря и причины, определяющие эффективность его промысла // Известия ТИНРО. Т. 130, ч. III. С. 1001–1014.
- Бреус Т.К. 2003. Влияние солнечной активности на биологические объекты: Автореф. дисс. ... докт. физ.-мат. наук. М.: ИКИ РАН. 32 с.
- Бугаев В.Ф. 2011. Азиатская нерка-2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX — начале XXI вв.). Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчатпресс. 380 с.
- Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О., Зорбиди Ж.Х., Остроумов А.Г., Тиллер И.В. 2007. Рыбы реки Камчатка. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. 459 с.
- Булатов О.А. 1986. Распределение икры и личинок тресковых (подсемейство Gadinae) в тихоокеанских водах Камчатки и западной части Берингова моря // Тресковые дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. С. 89–102.
- Булатов О.А. 1987. Икра и личинки минтая в восточной части Берингова моря // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: ТИНРО. С. 100–114.
- Булатов О.А. 2004. Минтай (*Theragra chalcogramma*) Берингова моря: размножение, запасы и стратегия управления промыслом: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 49 с.
- Булатов О.А. 2014. Промысел и запасы минтая: возможна ли турбуленция? // Вопросы рыболовства. Т. 15, № 4. С. 350–390.
- Булатов О.А. 2017. Вертикальное распределение икры и личинок минтая // Вопросы рыболовства. Т. 18, № 3. С. 269–285.
- Буслов А.В. 2001. Новые данные о распределении и миграциях минтая в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Известия ТИНРО. Т. 128. С. 229–241.
- Буслов А.В. 2008. Минтай восточного побережья Камчатки: современное состояние запасов и рекомендации по рациональной эксплуатации // Известия ТИНРО. Т. 152. С. 3–17.
- Буслов А.В., Тепнин О.Б. 2002. Условия нереста и эмбриогенеза минтая *Theragra chalcogramma* (Gadidae) в глубоководных каньонах тихоокеанского побережья Камчатки // Вопросы ихтиологии. Т. 42, № 5. С. 617–625.
- Буслов А.В., Тепнин О.Б., Дубинина А.Ю. 2004. Некоторые особенности экологии нереста и эмбриогенеза восточнокамчатского минтая // Известия ТИНРО. Т. 138. С. 282–298.
- Варкентин А.И. 2015. Новые данные о сроках массового нереста минтая (*Theragra chalcogramma*) у Западной Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 39. С. 70–74.
- Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н., Нуждин В.В. 2017. Динамика численности приморского минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814) (Gadiformes: Gadidae) в Японском море // Биология моря. Т. 43, № 5. С. 321–328.
- Вершинин В.Г. 1984. Биология и промысел трески северо-западной части Тихого океана: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 21 с.
- Вершинин В.Г. 1987. О биологии и современном состоянии запасов трески северной части Берингова моря // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М.: Наука. С. 207–224.
- Винников А.В. 2008. Тихоокеанская треска Западной Камчатки: биология, динамика численности, промысел: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН. 24 с.
- Волвенко И.В. 2014. Сравнение дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана по интегральным характеристикам траловой макрофауны пелагиали и дна // Известия ТИНРО. Т. 178. С. 58–67.
- Волков А.Ф. 2014. Состояние кормовой базы тихоокеанских лососей в Беринговом море в 2003–2012 гг. (по результатам работ международных экспедиций BASIS-1 и 2) // Известия ТИНРО. Т. 179. С. 250–271.
- Вышегородцев В.А. 1987. К вопросу репродуктивной изоляции североохотоморской популяции минтая // Популяционный состав, динамика численности и экология минтая. Владивосток: ТИНРО. С. 39–47.
- Глубоков А.И., Алексеев Д.О., Бизиков В.А. 2000. О каннибализме минтая в северо-западной части Берингова моря в конце 90-х годов // Вопросы рыболовства. Т. 1, № 4. С. 91–97.
- Горбатенко К.М. 2018. Трофодинамика гидробионтов в Охотском море: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО. 47 с.
- Горбунова Н.Н. 1954. Размножение и развитие минтая // Труды ИО АН СССР. Т. 11. С. 132–195.
- Горбунова Н.Н. 1959. О размножении южного одноперого терпуга // Известия ТИНРО. Т. 47. С. 145–153.
- Грицай Е.В. 2006. Изменчивость размерно-возрастного состава минтая на восточно- и северо-берингоморской шельфе // Известия ТИНРО. Т. 146. С. 84–102.
- Грицай Е.В., Шейбак А.Ю. 2009. Анализ промысла и динамика размерно-возрастного состава минтая в Анадырско-Наваринском районе в 2003–2008 гг. // Известия ТИНРО. Т. 158. С. 158–186.
- Гудкович З.М., Карклин В.П., Миронов Е.У., Иванов В.В., Лосев С.М., Дымент Л.Н., Смоляницкий В.М., Фролов С.В., Юлин А.В., Усольцева Е.А. 2013. Развитие ледовых и метеорологических условий в Арктике в период 2007–2013 гг. // Проблемы Арктики и Антарктики. № 2 (96). С. 90–102.
- Датский А.В. 2004. Размножение минтая *Theragra chalcogramma* (Gadidae) в Анадырском заливе // Вопросы рыболовства. Т. 5, № 4(20). С. 597–617.

- Датский А.В., Андронов П.Ю. 2007. Ихтиоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 261 с.
- Дементьева Т.Ф. 1961. Значение решающего фактора в свете годовых и многолетних колебаний численности популяций. Труды совещания по динамике численности рыб. М.: Изд-во РАН. Вып. 13. С. 34–43.
- Динамика экосистем Берингова и Чукотского морей. 2000. М.: Наука. 357 с.
- Дудник Ю.И., Золотов О.Г. 2000. Распространение, особенности биологии и промысел одноперых терпугов рода *Pleurogrammus* (Hexagrammidae) в прикурильских водах // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилегающих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 78–90.
- Думанская И.О. 2017. Ледовые условия морей азиатской части России. М.; Обнинск: ИГ-СОЦИН. 640 с.
- Дьяков Б.С. 2010. Закономерности развития гидрометеорологических условий Японского моря в 1950–2009 гг. и прогноз температуры воды // Вопросы промысловой океанологии. Вып. 7. № 2. С. 102–108.
- Дьяков Ю.П. 2011. Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России (пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций). Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. 433 с.
- Жеребцов Г.А., Коваленко В.А., Молодых С.И., Кириченко К.Е. 2013. Влияние солнечной активности на температуру тропосферы и поверхности океана // Известия Иркутского гос. ун-та. Серия «Науки о Земле». Т. 6, № 1. С. 61–79.
- Зверькова Л.М. 1969. О нересте минтая в водах западного побережья Камчатки // Вопросы ихтиологии. Т. 9, вып. 2. С. 270–275.
- Зверькова Л.М. 1971. Размножение минтая у юго-западного побережья Сахалина // Известия ТИНРО. Т. 76. С. 62–75.
- Зверькова Л.М. 1977. Созревание, плодовитость и районы размножения минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) в северо-восточной части Японского моря // Вопросы ихтиологии. Т. 17, вып. 3. С. 462–468.
- Зверькова Л.М. 1981. Внутривидовая структура минтая в Охотском море // Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток: ТИНРО. С. 41–56.
- Зверькова Л.М. 1987. Пространственно-временная структура района воспроизводства минтая *Theragra chalcogramma* (Gadidae) в северной части Охотского моря // Вопросы ихтиологии. Т. 27, вып. 3. С. 414–420.
- Зверькова Л.М., Пушников В.В. 1980. Распределение пелагической икры минтая в Охотском море // Рыбохозяйственные исследования умеренных вод Тихого океана. Владивосток. С. 117–123.
- Золотов А.О. 2008. Использование траловых съёмок для оценки численности камбал Карагинского и Олюторского заливов: методика и результаты // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 13. С. 51–58.
- Золотов А.О. 2009. Моделирование оптимального режима промысла желтоперой камбалы западной части Берингова моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 11. С. 100–104.
- Золотов А.О. 2011. Распределение и сезонные миграции камбал Карагинского и Олюторского заливов // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 21. С. 73–100.
- Золотов А.О., Золотов О.Г., Спиринов И.Ю. 2015. Многолетняя динамика биомассы и современный промысел северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* в тихоокеанских водах Камчатки и Курильских островов // Известия ТИНРО. Т. 181. С. 3–22.
- Золотов А.О., Смирнов А.В., Баранчук-Червонный Л.Н., Дубинина А.Ю. 2014. Многолетняя динамика и современное состояние запасов желтоперой камбалы *Limanda aspera* в водах о. Сахалин // Известия ТИНРО. Т. 178. С. 25–57.
- Золотов А.О., Терентьев Д.А., Спиринов И.Ю. 2013. Состав и современное состояние сообщества демерсальных рыб Карагинского и Олюторского заливов // Известия ТИНРО. Т. 174. С. 85–103.
- Золотов А.О., Фатыхов Р.Н. 2016. Состояние запасов и особенности промысла южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* Jordan et Metz (1913) в водах южных Курильских островов // Известия ТИНРО. Т. 186. С. 61–80.
- Золотов О.Г. 1975. Распределение одноперого терпуга в прибрежных водах северных Курильских островов // Известия ТИНРО. Т. 97. С. 37–43.
- Золотов О.Г. 1981. О половом диморфизме у северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* // Вопросы ихтиологии. Т. 21, вып. 2. С. 253–257.
- Золотов О.Г. 1991. Распределение и дрейф икры и личинок минтая у западного побережья Камчатки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Вып. 1, ч. 1. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 167–182.
- Золотов О.Г., Орлов А.М. 2009. Роль подводных поднятий в структуре ареала северного одноперого терпуга // Рыбное хозяйство. Вып. 6. С. 53–56.
- Зорбиди Ж.Х. 2010. Кижуч азиатских стад. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 306 с.
- Ижевский Г.К. 1961. Океанологические основы формирования промысловой продуктивности морей: Монография. М.: Пищ. пром-ть. 216 с.
- Ижевский Г.К. 1964. Системная основа прогнозирования океанологических условий воспроизводства рыб. М.: ВНИРО. 165 с.
- Ильин О.И., Сергеева Н.П., Варкентин А.И. 2014. Оценка запасов и прогнозирование ОДУ восточнокамчатского минтая (*Theragra chalcogramma*) на основе предосторожного подхода // Труды ВНИРО. Т. 151. С. 62–74.
- Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО. 165 с.
- Качина Т.Ф. 1981. Сельдь западной части Берингова моря. М.: Лег. и пищ. пром-сть. 121 с.
- Качина Т.Ф., Балыкин П.А. 1981. Нерест минтая в западной части Берингова моря // Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток: ТИНРО. С. 63–72.
- Ким Сен Ток, Бирюков И.А. 2009. Некоторые черты биологии и промысловые ресурсы донных и придонных видов рыб

- в шельфовых водах южных Курильских островов в 1987–2006 гг. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 124 с.
- Ким Сен Ток. 2007. Современная структура и тенденции изменения ресурсов демерсальных рыб в западносахалинских водах // Известия ТИНРО. Т. 148. С. 35–56.
- Ким Сен Ток. 2013. Отличительные черты биологии и ресурсы трески северо-восточной части Японского моря (западное побережье о. Сахалин) // Тихоокеанская треска дальневосточных вод России / под. ред. А.М. Орлова. М.: ВНИРО. С. 81–106.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. 2005. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: Изд-во ВНИРО. 235 с.
- Колесник Ю.А. 2002 а. Неравномерность вращения Земли и её влияние на природные процессы и динамику биосистем // Известия ТИНРО. Т. 130. С. 1283–1297.
- Колесник Ю.А. 2002 б. Исследование реакций биоты на многолетние изменения гелиогеофизических процессов: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Владивосток: ДВГУ. 43 с.
- Кровнин А.С., Антонов Н.П., Котенев Б.Н., Мурый Г.П. 2017. Влияние климата на квазидекадные изменения численности поколений трески северо-западной части Берингова моря // Труды ВНИРО. Т. 169. С. 37–50.
- Кузнецов М.Ю., Басюк Е.О., Чульчиков Д.Н., Сыроваткин Е.В. 2013. Распределение и гидрологические условия обитания минтая в северо-западной части Берингова моря в летне-осенний период // Известия ТИНРО. Т. 174. С. 104–124.
- Кузнецова Н.А. 2007. Материалы по питанию молоди рыб в восточной части Берингова моря в 2003–2006 гг. // Известия ТИНРО. Т. 150. С. 226–247.
- Кулик В.В. 2007. Многолетняя динамика относительного обилия нектона и макропланктона в верхних слоях пелагиали Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 150. С. 56–85.
- Кулик В.В. 2009. Динамика обилия рыб и беспозвоночных в пелагиали Охотского моря в связи с гелиофизическими и климато-океанологическими факторами: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО. 24 с.
- Кушинг Д.Х. 1979. Морская экология и рыболовство. М.: Пищевая пром-сть. 288 с.
- Лобода С.В., Жигалин А.Ю. 2017. Результаты исследований тихоокеанской сельди в северо-западной части Берингова моря в 2010–2015 гг. // Известия ТИНРО. Т. 188. С. 125–139.
- Лукьянова О.Н., Борисенко Г.С., Журавель Е.В., Черкашин С.А., Черняев А.П., Цыганков В.Ю. 2018. Экологическое состояние дальневосточных морей // Загрязнение морской среды: экологический мониторинг, биоиндикация, нормирование. Сб. статей Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 125-летию профессора В.А. Водяницкого, Севастополь, 28 мая – 1 июня 2018 г. Севастополь: «Колорит». С. 135–142.
- Лучин В.А. 2008. Термический режим вод дальневосточных морей (Японского, Охотского, Берингова): Автореф. дисс. ... докт. геогр. наук. Владивосток: ТОИ РАН. 48 с.
- Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Антонов Н.П. 2009. Азиатская кета. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 356 с.
- Макрофауна пелагиали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы, 1982–2009 гг. 2012. Владивосток: ТИНРО-Центр. 479 с.
- Максименков В.В. 2002. Питание и пищевые отношения молоди рыб, обитающих в эстуариях рек и побережье Камчатки: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО. 42 с.
- Малоземов О.Ю. 2016. Биоритмология. Екатеринбург: УГЛТУ. 144 с.
- Мельников И.В. 1996. Молодь южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в эпипелагиали глубоководных районов дальневосточных морей. 1. Японское море // Вопросы ихтиологии. Т. 36, № 4. С. 463–469.
- Моисеев П.А. 1953. Треска и камбалы дальневосточных морей // Известия ТИНРО. Т. 40. 287 с.
- Мухачева В.А., Звягина О.А. 1960. Развитие тихоокеанской трески *Gadus morhua macrocephalus* Tilesius // Тр. ИОАН СССР. Т. 31. С. 145–165.
- Напазаков В.В. 2003. Питание и пищевые отношения рыб донных ихтиоценов западной части Берингова моря: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВГУ. 23 с.
- Науменко Н.И. 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока: Монография. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. 330 с.
- Николаев А.В., Степаненко М.А. 2001. Состояние ресурсов, особенности распределения восточнберинговоморской популяции минтая (*Theragra chalcogramma*) по результатам акустической съёмки летом 1999 г. // Известия ТИНРО. Т. 128. С. 188–206.
- Никольский Г.В. 2012. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. Избранные труды, новое издание. Т. 1. М.: Изд-во ВНИРО. 465 с.
- Новикова О.В. 2007. Дальневосточная навага (*Eleginus gracilis* (Til.)) прикамчатских вод: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 23 с.
- Новикова О.В. 2014. Обзор промысла тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* (Til.) в дальневосточных морях // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 33. С. 38–48.
- Нуждин В.А. 1987. Распределение икры и личинок минтая в северо-западной части Японского моря // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: ТИНРО. С. 74–80.
- Нуждин В.А. 2008. Биология и состояние запасов минтая *Theragra chalcogramma* в водах Приморья: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр. 20 с.
- Овсянников Е.Е. 2011. Динамика пространственного распределения икры и молоди минтая в северной части Охотского моря: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр. 20 с.
- Островский В.И. 2011. Факторы, определяющие численность покатной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) р. Иска // Известия ТИНРО. Т. 166. С. 88–102.
- Островский В.И. 2014. Факторы, определяющие численность покатной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) р. Мы // Известия ТИНРО. Т. 177. С. 156–166.
- Охотоморский минтай – 2018 (путинный прогноз). 2017. Владивосток: ТИНРО-Центр, 76 с.
- Патин С.А. 2008. Нефтяные разливы и их воздействие на морскую среду и биоресурсы. М.: Изд-во ВНИРО. 508 с.

- Перцева-Остроумова Т.А. 1961. Размножение и развитие дальневосточных камбал. М.: АН СССР. 484 с.
- Перцева-Остроумова Т.А. 1962. Особенности размножения и развития камбал, имеющих донные и пелагические икринки // Вопросы ихтиологии. Т. 5. С. 161–163.
- Пищальник В.М., Минервин И.Г., Трусков П.А. 2020. Оценка объёма льда Охотского моря по его возрастным характеристикам за период 2001–2019 гг. // Известия ТИНРО. Т. 200, вып. 2. С. 427–444.
- Пищальник В.М., Романюк В.А., Минервин И.Г., Батухтина А.С. 2016. Анализ динамики аномалий ледовитости Охотского моря в период с 1882 по 2015 гг. // Известия ТИНРО. Т. 185. С. 158–171.
- Плотников В.В., Вакульская Н.М. 2012. Изменчивость ледовых условий Берингова моря во второй половине XX – начале XXI века // Известия ТИНРО. Т. 170. С. 220–228.
- Плотников В.В., Вакульская Н.М., Дубина В.А. 2019. Изменчивость ледовых условий Берингова моря // Океанология. Т. 59, № 6. С. 920–927.
- Полтев Ю.Н., Мухаметов И.Н., Фатыхов Р.Н. 2012. О нересте тихоокеанской трески *Gadus macrocephallus* в водах к юго-востоку от острова Онекотан // Вопросы ихтиологии. Т. 52, № 6. С. 734–738.
- Полутов В.И. 1991. Темп полового созревания и плодовитость палтусовидной камбалы у восточного побережья Камчатки // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Вып. 1, ч. 2. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 16–22.
- Пушников В.В. 1978. Пространственная структура минтая Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 102. С. 90–96.
- Пушников В.В. 1982. Популяционная структура минтая Охотского моря и состояние его запасов: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток. 23 с.
- Радченко В.И. 2015. Характеристика экосистемы Охотского моря по результатам моделирования // Труды ВНИРО. Т. 155. С. 79–111.
- Ростов И.Д., Рудых Н.И., Ростов В.И., Воронцов А.А. 2016. Тенденции климатических и антропогенных изменений морской среды прибрежных районов России в Японском море за последние десятилетия // Известия ТИНРО. Т. 186. С. 163–181.
- Савин А.Б. 2013. Распределение и миграции тихоокеанской трески в западной части Берингова моря, у побережья восточной Камчатки и в Охотском море // Тихоокеанская треска дальневосточных вод России / под ред. Орлова А.М. М.: Изд-во ВНИРО. С. 37–80.
- Сафронов С.Н. 1986. Тихоокеанская навага // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 201–212.
- Свирский В.Г., Иванов П.П. 1984. Выедание личинок сайры дальневосточной сардиной // Биология моря. № 4. С. 67–90.
- Серобаба И.И. 1968. Нерест минтая в северо-восточной части Берингова моря // Вопросы ихтиологии. Т. 8, вып. 6. С. 992–1003.
- Серобаба И.И. 1974. Экология нереста берингоморского минтая // Вопросы ихтиологии. Т. 14, вып. 4. С. 635–648.
- Смирнов А.А. 2014. Биология, распределение и состояние запасов гижигинско-камчатской сельди: Монография. Магадан: СВГУ. 170 с.
- Степаненко М.А. 2001 а. Состояние запасов, межгодовая изменчивость численности пополнения и промысловое использование минтая восточнберингоморской популяции в 80–90-е годы // Известия ТИНРО. Т. 128. С. 145–152.
- Степаненко М.А. 2001 б. Закономерности межгодовой изменчивости численности восточнберингоморской популяции минтая *Theragra chalcogramma* и её тенденции в конце 90-х годов // Известия ТИНРО. Т. 128. С. 136–144.
- Степаненко М.А., Грицай Е.В. 2016. Состояние ресурсов, пространственная дифференциация и воспроизводство минтая в северной и восточной частях Берингова моря // Известия ТИНРО. Т. 185. С. 16–30.
- Степаненко М.А., Николаев А.В. 2005. Состояние ресурсов восточнберингоморского минтая (*Theragra chalcogramma*) в начале 2000-х годов и управление его рыболовством // Вопросы рыболовства. Т. 6, № 2. С. 326–345.
- Тарасюк С.Н. 1997. Биология и динамика численности основных промысловых камбал Сахалина: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток. 24 с.
- Токранов А.М., Винников А.В. 1991. Особенности питания тихоокеанской трески и её место в трофической системе прибрежных вод Камчатки // Вопросы ихтиологии. Т. 31. С. 253–265.
- Трофимов И.К. 2010. О распределении наваги *Eleginus gracilis* на шельфе Карагинского и Олюторского заливов Берингова моря (по материалам донных траловых съёмок 1971–2006 гг.) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 18. С. 58–70.
- Фадеев Н.С. 1971. Биология и промысел тихоокеанских камбал. Владивосток: Дальиздат. 100 с.
- Фадеев Н.С. 1981. Сроки размножения и нерестовых подходов минтая // Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток: ТИНРО. С. 3–18.
- Фадеев Н.С. 1986. Берингово море // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 389–405.
- Фадеев Н.С. 1987. Нерестилища и сроки размножения минтая северной части Охотского моря // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: ТИНРО. С. 5–22.
- Фадеев Н.С. 1988. Распределение и миграции минтая в Беринговом море // Рыбное хозяйство. № 7. С. 46–47
- Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр. 366 с.
- Фадеев Н.С. 2009. Минтай Японского моря. Сроки и районы нереста, популяционный состав // Известия ТИНРО. Т. 159. С. 70–100.
- Фадеев Н.С., Веспестад В. 2001. Обзор промысла минтая // Известия ТИНРО. Т. 128. С. 75–91.
- Фадеев Н.С., Смирнов А.В. 1987. Оценка численности икры и производителей минтая в северной части Охотского моря // Биология моря. № 4. С. 19–25.
- Фархутдинов Р.К. 2005. Экология воспроизводства, динамика численности и состояние запасов охотской сельди: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Хабаровск: ВНИИПРХ. 22 с.
- Фельдман М.Г., Шевляков Е.А. 2015. Выживаемость камчатской горбуши как результат совокупного воздействия плот-

- ностной регуляции и внешних факторов среды // Известия ТИНРО. Т. 182. С. 88–114.
- Фигуркин А.Л., Жигалов И.А., Ванин Н.С. 2008. Океанологические условия в Охотском море в начале 2000-х гг. // Известия ТИНРО. Т. 152. С. 240–252.
- Хен Г.В., Басюк Е.О., Зуенко Ю.И., Устинова Е.И., Фигуркин А.Л., Глебова С.Ю., Шатилина Т.А. 2009. Особенности гидрологических условий в дальневосточных морях в 2008–2009 гг. // Вопросы промысловой океанологии. Вып. 6, № 2. С. 22–47.
- Хен Г.В., Басюк Е.О., Сорокин Ю.Д., Устинова Е.И., Фигуркин А.Л. 2008. Термические условия на поверхности Берингова и Охотского морей в начале 21-го века на фоне полувекковой изменчивости // Известия ТИНРО. Т. 153. С. 254–263.
- Чернявский Ф.Б. 1984. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука. 388 с.
- Чернявский Ф.Б. 2007. Исследования популяционных циклов леммингов и лесных полёвок в восточном секторе Субарктики // Вестник СВНЦ ДВО РАН. Вып 3. С. 28–35.
- Четвергов А.В. 2002. Половое созревание западнокамчатских камбал // Известия ТИНРО. Т. 130, ч. 3. С. 940–953.
- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: ТИНРО-Центр. 484 с.
- Шварц С.С. 1969. Эволюционная экология животных: экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск. 197 с.
- Шевченко В.В., Датский А.В. 2014. Биоэкономика использования промысловых ресурсов минтая Северной Пацифики. Опыт российских и американских рыбопромышленников. М.: ВНИРО. 212 с.
- Шунтов В.П. 2001. Биология дальневосточных морей России. Владивосток: ТИНРО-центр. Т. 1. 580 с.
- Шунтов В.П. 2016. Биология дальневосточных морей России. Владивосток: ТИНРО. Т. 2. 604 с.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. 426 с.
- Шунтов В.П., Иванов О.А. 2019. Климатические изменения и современное состояние биоты российских вод дальневосточных морей // Известия ТИНРО. Т. 197. С. 83–107.
- Шунтов В.П., Иванов О.А. 2021. «Неверная рыба» или неверные гипотезы: что происходит с nekтоном прикурильских океанических вод? // Известия ТИНРО. Т. 201. Вып. 1. С. 3–23.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Владивосток: ТИНРО-Центр. Т. 1. 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2011. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Владивосток: ТИНРО-Центр. Т. 2. 473 с.
- Язев С.А., Леви К.Г., Задонина Н.В. 2009. Глобальное потепление и вопросы научной методологии // Известия Иркутского ун-та. Серия «Науки о Земле». Т. 1, № 1. С. 198–213.
- Albanese D., Filosi M., Visintainer R., Riccadonna S., Jurman G., Furlanello C. 2012. Minerva and minepy: a C engine for the MINE suite and its R, Python and MATLAB wrappers // Bioinformatics. V. 29, Is. 3. Pp. 406–407.
- Datsky A.V., Kulik V.V., Datskaya S.A. 2021. Maximal information coefficients between some abiotic factors and fish stocks in the north-west Pacific, Mendeley Data, v4, doi: 10.17632/d5hy9smz5p.4. Accessible via: <https://data.mendeley.com/datasets/d5hy9smz5p/4>.
- Hastie T., Tibshirani R. 1990. Generalized Additive Models. London: Chapman & Hall. 467 p.
- Hinckley S. 1987. The reproductive biology of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the Bering Sea, with reference to spawning stock structure // Fish. Bull. V. 85, № 3, pp. 481–498.
- Ianelli J.N., Honkalehto T., Barbeaux S., Kotwicki S., Aydin K. Williamson N. 2013. Assessment of the walleye pollock stock in the Eastern Bering Sea. Accessible via: <http://www.afsc.noaa.gov/REFM/docs/2013/EBSpollock.pdf>.
- Ianelli J.N., Kotwicki S., Honkalehto T., McCarthy A., Stienessen S., Holsman K. 2018. Chapter 1: Assessment of the walleye pollock stock in the Easter Bering Sea. Accessible via: <https://www.afsc.noaa.gov/REFM/docs/2018/BSA1/2018EBSpollock.pdf>.
- Kinney J.B., Atwal G.S. 2014. Equitability, mutual information, and the maximal information coefficient // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 111(9): 3354–3359.
- Large S.I., Fay G., Friedland K.D., Link J.S. 2015. Critical points in ecosystem responses to fishing and environmental pressures // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 521. Pp. 1–17.
- McArthur R.H., Wilson E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press. 203 p.
- NPAFC. Доступно через: http://www.npafc.org/new/science_statistics.html. 09.09.2021.
- Okada K. 1986. Biological characteristics and abundance of pelagic pollock in the Aleutian Basin // Bull. INPFC. № 45. Pp. 150–176.
- Ormseth O.A. 2019. Status of forage species in the Bering Sea and Aleutian Islands region // Alaska Fisheries Science Center. Pp. 1–46. Accessible via: <https://apps-afsc.fisheries.noaa.gov/refm/docs/2019/BSA1forage.pdf>.
- Reshef D.N., Reshef Y.A., Mitzenmacher M., Sabeti P.C. 2014. Cleaning up the record on the maximal information coefficient and equitability // Proc. Natl. Acad. Sci. V. 111, № 33. Pp. 3362–3363.
- Reshef D.N., Reshef Y.A., Finucane H.K., Grossman S.R., McVean G., Turnbaugh P.J., Lander E.S., Mitzenmacher M., Sabeti P.C. 2011. Detecting novel associations in large data sets // Science. V. 334, № 6062, pp. 1518–1524.
- Sakamoto Y., Ishiguro M., Kitagawa G. 1986. Akaike Information Criterion Statistics. D. Reidel Publishing Company. Tokyo, Dordrecht etc. 290 p.
- Siddon E., Zador S. 2017. Status of the Eastern Bering Sea Marine Ecosystem. Ecosystem Considerations 2017 // North Pacific Fishery Management Council. Anchorage, AK. pp. 1–229. Accessible via: <https://www.afsc.noaa.gov/REFM/Docs/2017/ecosysEBS.pdf>.
- Stepanenko M.A. 1989. The state of stocks and distribution of pollock in the Bering Sea // Proc. Intern. Symp. Biol. Managem. Walleye Pollock, Nov. 1988. Fairbanks, Alaska. Pp. 537–547.
- Vasilets P.M. 2015. FMS analyst – computer program for processing data from Russian Fishery Monitoring System. doi:10.13140/RG.2.1.5186.0962.

- Vinnikov A.V. 1996. Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) of the Western Bering Sea // Ecology of Bering Sea: a review of Russian literature (Mathisen O.A., Coyle K.O., eds.). Alaska Sea Grant Report № 96–01. Fairbanks: University of Alaska. Pp. 183–202.
- Wood S.N. 2003. Thin plate regression splines // J.R. Stat. Soc. Ser. B (Statistical Methodol). V. 65, № 1, pp. 95–114.
- Wood S.N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models // J.R. Stat. Soc. Ser. B (Statistical Methodol). V. 73, № 1, pp. 3–36.
- Wood S.N., Shaw S., Goude Y. 2015. Generalized additive models for large data sets // J.R. Stat. Soc. Ser. C (Applied Stat.). V. 64, № 1, pp. 139–155.
- REFERENCES**
- Abdusamatov Kh.I. 2012. A two-century decrease in the solar constant leads to an unbalanced thermal budget of the Earth and a deep cooling of the climate // Kinematics and Physics of Celestial Bodies. V. 28, № 2. P. 22–33. (In Russ.).
- Antonov N.P. 1991. Biology and population dynamics of the East Kamchatka pollock: Author's abstract. diss. ... cand. biol. sciences. Vladivostok: TINRO. 23 p. (In Russ.).
- Antonov N.P. 2011. Commercial fish of the Kamchatka territory: biology, stocks, fishing. M.: VNIRO. 244 p. (In Russ.).
- Antonov N.P. 2013. Cod *Gadus macrocephalus* of the Kamchatka waters // Pacific cod of the Far Eastern waters of Russia / Ed. A.M. Orlov. M.: VNIRO Publishing house. P. 133–151. (In Russ.).
- Antonov N.P., Datsky A.V. 2019. Use of the raw material base of marine fish in the Far Eastern fishery basin in 2018 // Fisheries. № 3. P. 66–76. (In Russ.).
- Antonov N.P., Datsky A.V., Maznikova O.A., Mitenkova L.V. 2016. The current state of the Pacific herring fishery in the Far Eastern seas // Fish industry. № 1. P. 54–58. (In Russ.).
- Antonov N.P., Zolotov O.G. 1987. Peculiarities of reproduction of the East Kamchatka pollock // Population structure, population dynamics and ecology of Alaska pollock. Vladivostok: TINRO. P. 123–132. (In Russ.).
- Antonov N.P., Kuznetsova E.N. 2018. The current state of the use of the raw material base of the Far Eastern flounder // Fish industry. № 5. P. 56–61. (In Russ.).
- Atlas of distribution in the sea of various stocks of Pacific salmon during spring-summer feeding and pre-spawning migrations. 2002. M.: VNIRO. 190 p. (In Russ.).
- Babayan V.K. 2000. A precautionary approach to estimating total allowable catch (TAC). Analysis and recommendations for use. M.: Publishing house VNIRO. 190 p. (In Russ.).
- Babayan V.K., Vasiliev D.A., Varkentin A.I., Sergeeva N.P. 2006. Methodological features of substantiating the TAC for pollock in conditions of uncertainty // Trudy VNIRO. V. 146. P. 13–37. (In Russ.).
- Balykin P.A. 1993. Variation in the timing of spawning and mortality of developing eggs in the West Bering Sea pollock (*Theragra chalcogramma* (Pallas)) // Study of the biology and dynamics of the number of commercial fish on the Kamchatka shelf. Is. 2. Petropavlovsk-Kamchatsky: KOTINRO. P. 166–176. (In Russ.).
- Balykin P.A. 2006. Ichthyocenes of the western part of the Bering Sea: composition, commercial significance and state of stocks: Author's abstract. diss. ... doct. biol. sciences. M.: VNIRO. 50 p. (In Russ.).
- Balykin P.A., Varkentin A.I. 2002. Distribution of eggs, larvae and underyearlings of pollock *Theragra chalcogramma* (Gadidae) in the northwestern part of the Bering Sea // Voprosy ichthyology. V. 42, № 6. P. 798–805. (In Russ.).
- Balykin P.A., Zolotov A.O. 2010. Interspecific relations of aquatic organisms as a factor of population dynamics // Studies of aquatic biological resources of Kamchatka and the northwestern part of the Pacific Ocean. Is. 17. P. 24–29. (In Russ.).
- Bering Sea Alaska pollock fishery time. 2017 (Fishery time's forecast). 2017. Vladivostok: TINRO-Center. 71 p. (In Russ.).
- Borets L.A. 1997. Bottom ichthyocenes of the Russian shelf of the Far Eastern seas: composition, structure, functioning elements and commercial significance. Vladivostok: TINRO-Center. 217 p. (In Russ.).
- Borets L.A., Stepanenko M.A., Nikolaev A.V., Gritsay E.V. 2002. The state of pollock stocks in the Navarinsky district of the Bering Sea and the reasons determining the effectiveness of its fishing // Izvestiya TINRO. V. 130, part III. P. 1001–1014. (In Russ.).
- Breus T.K. 2003. Influence of solar activity on biological objects: Author's abstract. diss. ... doct. phys.-mat. sciences. M.: IKI RAN. 32 p. (In Russ.).
- Bugaev V.F. 2011. Asiatic sockeye salmon-2 (biological structure and dynamics of the number of local herds in the late XX – early XXI centuries). Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress Publishing House. 380 p. (In Russ.).
- Bugaev V.F., Vronsky B.B., Zavarina L.O., Zorbidi Zh. Kh., Ostroumov A.G., Tiller I.V. 2007. Fish of the Kamchatka river. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO Publishing House. 459 p. (In Russ.).
- Bulatov O.A. 1986. Distribution of eggs and larvae of cod (subfamily Gadinae) in the Pacific waters of Kamchatka and the western part of the Bering Sea // Far Eastern Codfish. Vladivostok: TINRO. P. 89–102. (In Russ.).
- Bulatov O.A. 1987. Pollock roe and larvae in the eastern part of the Bering Sea // Population structure, population dynamics and ecology of pollock. Vladivostok: TINRO. P. 100–114. (In Russ.).
- Bulatov O.A. 2004. Pollock (*Theragra chalcogramma*) of the Bering Sea: reproduction, stocks and fishery management strategy: Author's abstract. diss. ... doct. biol. sciences. M.: VNIRO. 49 p. (In Russ.).
- Bulatov O.A. 2014. Pollock fishery and stocks: is turbulence possible? // Voprosy rybolovstva. V. 15, № 4. P. 350–390. (In Russ.).
- Bulatov O.A. 2017. Vertical distribution of pollock roe and larvae // Voprosy rybolovstva. V. 18, № 3. P. 269–285. (In Russ.).
- Buslov A.V. 2001. New data on the distribution and migrations of pollock in the Pacific waters of the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // Izvestia TINRO. V. 128. P. 229–241. (In Russ.).
- Buslov A.V. 2008. Pollock on the eastern coast of Kamchatka: current state of reserves and recommendations for rational exploitation // Izvestiya TINRO. V. 152. P. 3–17. (In Russ.).

- Buslov A.V., Tepnin O.B. 2002. Conditions for spawning and embryogenesis of pollock *Theragra chalcogramma* (Gadidae) in the deep-water canyons of the Pacific coast of Kamchatka // *Voprosy ichtiologii*. V. 42, № 5. P. 617–625. (In Russ.).
- Buslov A.V., Tepnin O.B., Dubinina A. Yu. 2004. Some features of the spawning ecology and embryogenesis of the Eastern Kamchatka pollock // *Izvestia TINRO*. V. 138. P. 282–298. (In Russ.).
- Varkentin A.I. 2015. New data on the timing of mass spawning of pollock (*Theragra chalcogramma*) in Western Kamchatka // *Studies of aquatic biological resources of Kamchatka and the northwestern Pacific Ocean*. Is. 39. P. 70–74. (In Russ.).
- Vdovin A.N., Chetlebotky A.N., Nuzhdin V.V. 2017. Dynamics of the number of the seaside pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814) (Gadiformes: Gadidae) in the Sea of Japan // *Marine Biology*. V. 43, № 5. P. 321–328. (In Russ.).
- Vershinin V.G. 1984. Biology and fishing of cod in the Northwestern Pacific Ocean: Author's abstract. diss. ... cand. biol. sciences. Vladivostok: DVNTS AS USSR. 21 p. (In Russ.).
- Vershinin V.G. 1987. About biology and the current state of cod stocks in the northern part of the Bering Sea // *Biological resources of the Arctic and Antarctic*. M.: Nauka. P. 207–224. (In Russ.).
- Vinnikov A.V. 2008. Pacific cod of Western Kamchatka: biology, population dynamics, fishing: Author's abstract. diss. ... cand. biol. sciences. Vladivostok: IBM FEB RAS. 24 p. (In Russ.).
- Volvenko I.V. 2014. Comparison of the Far Eastern seas and the Northwestern Pacific Ocean by integral characteristics of the trawl macrofauna of pelagial and bottom // *Izvestia TINRO*. V. 178. P. 58–67. (In Russ.).
- Volkov A.F. 2014. The state of the feeding base of Pacific salmon in the Bering Sea in 2003–2012 (based on the results of the international expeditions BASIS-1 and 2) // *Izvestiya TINRO*. V. 179. P. 250–271. (In Russ.).
- Vyshegorodtsev V.A. 1987. On the Is. of reproductive isolation of the North Okhotsk pollock population // *Population composition, population dynamics and ecology of pollock*. Vladivostok: TINRO. P. 39–47. (In Russ.).
- Glubokov A.I., Alekseev D.O., Bizikov V.A. 2000. On the cannibalism of pollock in the north-western part of the Bering Sea at the end of the 90s // *Voprosy rybolovstva*. V. 1, № 4. P. 91–97. (In Russ.).
- Gorbatenko K.M. 2018. Trophodynamics of hydrobionts in the Sea of Okhotsk: Author's abstract. diss. ... doct. biol. sciences. Vladivostok: TINRO. 47 p. (In Russ.).
- Gorbunova N.N. 1954. Reproduction and development of pollock // *Trudy IO AS USSR*. V. 11. P. 132–195. (In Russ.).
- Gorbunova N.N. 1959. On the reproduction of the southern one-legged terpug // *Izvestiya TINRO*. V. 47. P. 145–153. (In Russ.).
- Gritsay E.V. 2006. Variability of the size-age composition of Alaska pollock on the East and North Bering Sea shelf // *Izvestiya TINRO*. T. 146. S. 84–102. (In Russ.).
- Gritsay E.V., Sheibak A.Yu. 2009. Analysis of the fishery and dynamics of the size-age composition of pollock in the Anadyr-Navarin'sky region in 2003–2008 // *Izvestiya TINRO*. T. 158. S. 158–186. (In Russ.).
- Gudkovich Z.M., Karklin V.P., Mironov E. Yu., Ivanov V.V., Losev S.M., Dymant L.N., Smolyanitsky V.M., Frolov S.V., Yulin A.V., Usoltseva E.A. 2013. The development of ice and meteorological conditions in the Arctic in the period 2007–2013 // *Problems of the Arctic and Antarctica*. № 2 (96). P. 90–102. (In Russ.).
- Datsky A.V. 2004. Reproduction of pollock *Theragra chalcogramma* (Gadidae) in the Anadyr Bay // *Voprosy rybolovstva*. V. 5, № 4(20). P. 597–617. (In Russ.).
- Datsky A.V., Andronov P. Yu. 2007. Ichthyocene of the upper shelf of the northwestern part of the Bering Sea. Magadan: SVNTS FEB RAS. 261 p. (In Russ.).
- Dementieva T.F. 1961. The importance of the decisive factor in the light of annual and long-term fluctuations in the number of populations. Proceedings of the meeting on the dynamics of the number of fish. M.: RAS Publishing House. Is. 13. P. 34–43. (In Russ.).
- Dynamics of ecosystems of the Bering and Chukchi Seas*. 2000. M.: Nauka. 357 p. (In Russ.).
- Dudnik Yu.I., Zolotov O.G. 2000. Distribution, features of biology and fishing of one-finned greenplants of the genus *Pleurogrammus* (Hexagrammidae) in the waters near the Kuril Islands // *Commercial and biological studies of fish in the Pacific waters of the Kuril Islands and adjacent areas of the Okhotsk and Bering Seas in 1992–1998*. M.: VNIRO Publishing House. P. 78–90. (In Russ.).
- Dumanskaya I.O. 2017. Ice conditions of the seas of the Asian part of Russia. M.; Obninsk: IG-SOCIN. 640 p. (In Russ.).
- Dyakov B.S. 2010. Regularities of the development of hydrometeorological conditions of the Sea of Japan in 1950–2009 and the forecast of water temperature // *Voprosy promyslovoj okeanologii*. Is. 7. № 2. P. 102–108. (In Russ.).
- Dyakov Yu.P. 2011. Flatfish (Pleuronectiformes) of the Far Eastern seas of Russia (spatial organization of fauna, seasons and duration of spawning, population structure of the species, population dynamics). Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO Publish. 433 p. (In Russ.).
- Zherebtsov G.A., Kovalenko V.A., Molodykh S.I., Kirichenko K.E. 2013. The influence of solar activity on the temperature of the troposphere and the ocean surface // *News of the Irkutsk State University. Series "Earth Sciences"*. V. 6, № 1. P. 61–79. (In Russ.).
- Zverkova L.M. 1969. About pollock spawning in the waters of the western coast of Kamchatka // *Voprosy ikhtiologii*. V. 9, Is. 2. P. 270–275. (In Russ.).
- Zverkova L.M. 1971. Pollock breeding off the southwestern coast of Sakhalin // *Izvestia TINRO*. V. 76. P. 62–75. (In Russ.).
- Zverkova L.M. 1977. Maturation, fertility and breeding areas of pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas) in the northeastern part of the Sea of Japan // *Voprosy ikhtiologii*. V. 17, Is. 3. P. 462–468. (In Russ.).
- Zverkova L.M. 1981. Intraspecific structure of pollock in the Sea of Okhotsk // *Ecology, stocks and fishing of pollock*. Vladivostok: TINRO. P. 41–56. (In Russ.).
- Zverkova L.M. 1987. Spatial and temporal structure of the pollock reproduction area *Theragra chalcogramma* (Gadidae) in the northern part of the Sea of Okhotsk // *Voprosy ikhtiologii*. V. 27, Is. 3. P. 414–420. (In Russ.).
- Zverkova L.M., Pushnikov V.V. 1980. Distribution of pelagic pollock caviar in the Sea of Okhotsk // *Fishery studies of*

- temperate waters of the Pacific Ocean. Vladivostok. P. 117–123. (In Russ.).
- Zolotov A.O. 2008. The use of trawl surveys to estimate the number of flounders in the Karaginsky and Olyutorsky bays: methodology and results // Studies of aquatic biological resources of Kamchatka and the northwestern Pacific Ocean. V. 13. P. 51–58. (In Russ.).
- Zolotov A.O. 2009. Modeling of the optimal fishing regime for yellowfin sole of the western part of the Bering Sea // Studies of aquatic biological resources of Kamchatka and the northwestern Pacific Ocean. Is. 11. P. 100–104. (In Russ.).
- Zolotov A.O. 2011. Distribution and seasonal migrations of flounders of the Karaginsky and Olyutorsky gulfs // Studies of aquatic biological resources of Kamchatka and the north-western part of the Pacific Ocean. Is. 21. P. 73–100. (In Russ.).
- Zolotov A.O., Zolotov O.G., Spirin I. Yu. 2015. The long-term dynamics of biomass and the modern fishery for Atka mackerel in the Pacific waters of Kamchatka and the Kuril Islands // Izvestiya TINRO. V. 181. P. 3–22. (In Russ.).
- Zolotov A.O., Smirnov A.V., Baranchuk-Chervonny L.N., Dubinina A. Yu. 2014. Long-term dynamics and current state of the stock of yellowfin sole in the waters of Sakhalin Island // Izvestiya TINRO. V. 178. P. 25–57. (In Russ.).
- Zolotov A.O., Terentyev D.A., Spirin I. Yu. 2013. The composition and current state of the demersal fish community of the Karaginsky and Olyutorsky bays // Izvestiya TINRO. V. 174. P. 85–103. (In Russ.).
- Zolotov A.O., Fatykhov R.N. 2016. Status of stocks and fishing features Okhotsk atka mackerel Jordan et Metz (1913) in the waters of the southern Kuril Islands // Izvestiya TINRO. V. 186. P. 61–80. (In Russ.).
- Zolotov O.G. 1975. Distribution of the Atka mackerel in the coastal waters of the northern Kuril Islands // Izvestiya TINRO. V. 97. P. 37–43. (In Russ.).
- Zolotov O.G. 1981. Sexual dimorphism in the Atka mackerel *Pleurogrammus monopterigiis* // Voprosy ikhtiologii. V. 21, Is. 2. P. 253–257. (In Russ.).
- Zolotov O.G. 1991. Distribution and drift of pollock eggs and larvae off the western coast of Kamchatka // Investigation of biology and population dynamics of commercial fish of the Kamchatka shelf. Is. 1, part 1. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO. P. 167–182. (In Russ.).
- Zolotov O.G., Orlov A.M. 2009. The role of submarine uplifts in the structure of the range of the Atka mackerel // Fisheries. V. 6. P. 53–56. (In Russ.).
- Zorbidi J.H. 2010. Coho salmon Asian stud. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 306 p.
- Izhevsky G.K. 1961. Oceanological foundations of the formation of commercial productivity of the seas: Monograph. M.: Food. prom. 216 p. (In Russ.).
- Izhevsky G.K. 1964. The system basis for forecasting oceanological conditions of fish reproduction. M.: VNIRO. 165 p. (In Russ.).
- Ilyin O.I., Sergeeva N.P., Varkentin A.I. 2014. Stock assessment and forecasting of the TAC of the East Kamchatka pollock (*Theragra chalcogramma*) based on a precautionary approach // Trudy VNIRO. V. 151. P. 62–74. (In Russ.).
- Karpenko V.I. 1998. The early marine life of Pacific salmon. M.: VNIRO. 165 p. (In Russ.).
- Kachina T.F. 1981. Herring of the western part of the Bering Sea. M.: Leg. and food. prom-st. 121 p. (In Russ.).
- Kachina T.F., Balykin P.A. 1981. Pollock spawning in the western part of the Bering Sea // Ecology, stocks and fishing of pollock. Vladivostok: TINRO. pp. 63–72. (In Russ.).
- Kim Sen Tok, Biryukov I.A. 2009. Some features of biology and commercial resources of bottom and bottom fish species in the shelf waters of the Southern Kuril Islands in 1987–2006. Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO. 124 p. (In Russ.).
- Kim Sen Tok. 2007. The modern structure and trends in the resources of demersal fish in the Western Sakhalin waters // Izvestiya TINRO. V. 148. P. 35–56. (In Russ.).
- Kim Sen Tok. 2013. Distinctive features of the biology and resources of cod in the northeastern part of the Sea of Japan (the west coast of Sakhalin) // Pacific cod of the Far Eastern waters of Russia / edited by A.M. Orlov. M.: VNIRO. P. 81–106. (In Russ.).
- Klyashtorin L.B., Lyubushin A.A. 2005. Cyclical changes in climate and fish productivity. M.: VNIRO Publishing House. 235 p. (In Russ.).
- Kolesnik Yu.A. 2002 a. The unevenness of the Earth's rotation and its influence on natural processes and dynamics of biosystems // Izvestiya TINRO. T. 130. P. 1283–1297. (In Russ.).
- Kolesnik Yu.A. 2002 b. Investigation of biota reactions to long-term changes in heliogeophysical processes: Author's abstract. diss. ... doct. biol. sciences. Vladivostok: DVSU. 43 p. (In Russ.).
- Krovnin A.S., Antonov N.P., Kotenev B.N., Muriy G.P. 2017. The influence of climate on quasi-decadal changes in the number of generations of cod in the north-western part of the Bering Sea // Trudy VNIRO. V. 169. P. 37–50. (In Russ.).
- Kuznetsov M. Yu., Basyuk E.O., Chulchekov D.N., Syrovatkin E.V. 2013. Distribution and hydrological conditions of pollock habitat in the north-western part of the Bering Sea in the summer-autumn period // Izvestiya TINRO. V. 174. P. 104–124. (In Russ.).
- Kuznetsova N.A. 2007. Materials on the nutrition of juvenile fish in the eastern part of the Bering Sea in 2003–2006 // Izvestiya TINRO. V. 150. P. 226–247. (In Russ.).
- Kulik V.V. 2007. Long-term dynamics of the relative abundance of necton and macroplankton in the upper layers of the pelagial of the Sea of Okhotsk // Izvestiya TINRO. V. 150. P. 56–85. (In Russ.).
- Kulik V.V. 2009. Dynamics of abundance of fish and invertebrates in the pelagial of the Sea of Okhotsk in connection with heliophysical and climatic-oceanological factors: Author's abstract. diss. ... cand. biol. sciences. Vladivostok: TINRO. 24 p. (In Russ.).
- Cushing D.H. 1979. Marine ecology and fisheries. M.: Food industry. 288 p. (In Russ.).
- Loboda S.V., Zhigalin A. Yu. 2017. Results of studies of Pacific herring in the northwestern part of the Bering Sea in 2010–2015 // Izvestiya TINRO. V. 188. P. 125–139. (In Russ.).
- Lukyanova O.N., Borisenko G.S., Zhuravel E.V., Cherkashin S.A., Chernyaev A.P., Tsygankov V. Yu. 2018. Ecological state of the Far Eastern seas // Marine pollution: ecological

- monitoring, bioindication, rationing. Collection of articles of the All-Russian Scientific Conference with the international participation, dedication. 125th anniversary of Professor V.A. Vodyanitsky, Sevastopol, May 28 – June 1, 2018 Sevastopol: "Color". P. 135–142. (In Russ.).
- Luchin V.A. 2008. Thermal regime of the waters of the Far Eastern seas (Japanese, Okhotsk, Bering): Author's abstract. diss. ...doc. geogr. sciences. Vladivostok: TOI RAS. 48 p. (In Russ.).
- Makoedov A.N., Korotaev Yu.A., Antonov N.P. 2009. Asian chum salmon. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO. 356 p. (In Russ.).
- Macrofauna of the pelagial of the western part of the Bering Sea: tables of occurrence, abundance and biomass, 1982–2009, 2012. Vladivostok: TINRO Center. 479 p. (In Russ.).
- Maksimov V.V. 2002. Nutrition and nutritional relations of juvenile fish living in estuaries of rivers and the coast of Kamchatka: Author's abstract. diss. ... doct. biol. sciences. Vladivostok: TINRO. 42 p. (In Russ.).
- Malozemov O. Yu. 2016. Biorhythmology. Yekaterinburg: UGLTU. 144 p. (In Russ.).
- Melnikov I.V. 1996. Juveniles of the Okhotsk Atka mackerel *Pleurogrammus azonus* in the epipelagic zone of the deep-water regions of the Far Eastern seas. 1. Sea of Japan // *Voprosy ikhtiologii*. V. 36, № 4. P. 463–469. (In Russ.).
- Moiseev P.A. 1953. Cod and flounders of the Far Eastern seas // *Izvestia TINRO*. V. 40. 287 p. (In Russ.).
- Mukhacheva V.A., Zvyagina O.A. 1960. The development of the Pacific cod *Gadus morhua macrocephalus* Tilesius // *Tr. IO AS USSR*. V. 31. P. 145–165. (In Russ.).
- Napazakov V.V. 2003. Nutrition and food relations of fish of the bottom ichthyocenoses of the western part of the Bering Sea: Author's abstract. diss. ... cand. biol. sciences. Vladivostok: DVSU. 23 p. (In Russ.).
- Naumenko N.I. 2001. Biology and fishing of marine herring of the Far East: Monograph. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatka Printing Yard. 330 p. (In Russ.).
- Nikolaev A.V., Stepanenko M.A. 2001. The state of resources, distribution characteristics of the East Bering Sea walleye pollock population according to the results of acoustic surveys in the summer of 1999 // *Izvestiya TINRO*. V. 128. P. 188–206. (In Russ.).
- Nikolsky G.V. 2012. Theory of fish herd dynamics as a biological basis for rational exploitation and reproduction of fish resources. Selected works, new edition. V. 1. M.: VNIRO Publishing House. 465 p. (In Russ.).
- Novikova O.V. 2007. Saffron cod in the Kamchatka waters: Author's abstract. diss. ... cand. biol. sciences. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO. 23 p. (In Russ.).
- Novikova O.V. 2014. Overview of the Saffron cod fishery in the Far Eastern seas // *Studies of aquatic biological resources of Kamchatka and the northwestern Pacific Ocean*. Is. 33. P. 38–48. (In Russ.).
- Nuzhdin V.A. 1987. Distribution of pollock eggs and larvae in the north-western part of the Sea of Japan // *Population structure, population dynamics and ecology of pollock*. Vladivostok: TINRO. P. 74–80. (In Russ.).
- Nuzhdin V.A. 2008. Biology and state of pollock stocks *Theragra chalcogramma* in the waters of Primorye: Author's abstract. diss. ... cand. biol. sciences. Vladivostok: TINRO Center. 20 p. (In Russ.).
- Ovsyannikov E.E. 2011. Dynamics of spatial distribution of pollock eggs and juveniles in the northern part of the Sea of Okhotsk: Author's abstract. diss. ... cand. biol. sciences. Vladivostok: TINRO Center. 20 p. (In Russ.).
- Ostrovsky V.I. 2011. Factors determining the abundance of downstream juvenile pink salmon of the Iska river // *Izvestia TINRO*. V. 166. P. 88–102. (In Russ.).
- Ostrovsky V.I. 2014. Factors determining the number of downstream juveniles of the pink salmon of the river We // *Izvestia TINRO*. V. 177. P. 156–166. (In Russ.).
- Okhotsk Sea pollock – 2018 (Fishery time's forecast). 2017. Vladivostok: TINRO-Center, 76 p. (In Russ.).
- Patin S.A. 2008. Oil spills and their impact on the marine environment and bioresources. M.: VNIRO Publish. 508 p. (In Russ.).
- Pertseva-Ostroumova T.A. 1961. Reproduction and development of Far Eastern flounders. M.: AS USSR. 484 p. (In Russ.).
- Pertseva-Ostroumova T.A. 1962. Features of reproduction and development of flounders with bottom and pelagic eggs // *Voprosy ikhtiologii*. V. 5. P. 161–163. (In Russ.).
- Pischalnik V.M., Minervin I.G., Truskov P.A. 2020. Estimation of the ice volume of the Sea of Okhotsk by its age characteristics for the period 2001–2019 // *Izvestiya TINRO*. V. 200, Is. 2. P. 427–444. (In Russ.).
- Pishchalnik V.M., Romanyuk V.A., Minervin I.G., Batukhtina A.S. 2016. Analysis of the dynamics of anomalies of the ice cover of the Sea of Okhotsk in the period from 1882 to 2015 // *Izvestiya TINRO*. V. 185. P. 158–171. (In Russ.).
- Plotnikov V.V., Vakul'skaya N.M. 2012. Variability of ice conditions of the Bering Sea in the second half of the XX – beginning of the XXI century // *Izvestia TINRO*. T. 170. P. 220–228. (In Russ.).
- Plotnikov V.V., Vakul'skaya N.M., Dubina V.A. 2019. Variability of ice conditions of the Bering Sea // *Oceanology*. V. 59, № 6. P. 920–927. (In Russ.).
- Poltev Yu.N., Mukhametov I.N., Fatykhov R.N. 2012. About spawning of Pacific cod *Gadus macrocephalus* in the waters southeast of Onekotan Island // *Voprosy ikhtiologii*. V. 52, № 6. P. 734–738. (In Russ.).
- Polutov V.I. 1991. The rate of puberty and fertility of halibut flounder off the eastern coast of Kamchatka // *Study of biology and population dynamics of commercial fish of the Kamchatka shelf*. Is. 1, part 2. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO. P. 16–22. (In Russ.).
- Pushnikov V.V. 1978. Spatial structure of pollock of the Sea of Okhotsk // *Izvestiya TINRO*. T. 102. P. 90–96. (In Russ.).
- Pushnikov V.V. 1982. The population structure of pollock of the Sea of Okhotsk and the state of its reserves: Author's abstract. diss. ... cand. biol. sciences. Vladivostok. 23 p. (In Russ.).
- Radchenko V.I. 2015. Characteristics of the ecosystem of the Sea of Okhotsk based on the results of modeling // *Trudy VNIRO*. V. 155. P. 79–111. (In Russ.).
- Rostov I.D., Rudykh N.I., Rostov V.I., Vorontsov A.A. 2016. Trends of climatic and anthropogenic changes in the marine environment of the coastal regions of Russia in the Sea

- of Japan over the past decades // *Izvestia TINRO*. V. 186. P. 163–181. (In Russ.).
- Savin A.B. 2013. Distribution and migration of Pacific cod in the western part of the Bering Sea, off the coast of eastern Kamchatka and in the Sea of Okhotsk // *Pacific cod of the Far Eastern waters of Russia* / ed. Orlov A.M. M.: VNIRO Publish. P. 37–80. (In Russ.).
- Safronov S.N. 1986. Pacific navaga // *Biological resources of the Pacific Ocean*. M.: Nauka. P. 201–212. (In Russ.).
- Svirsky V.G., Ivanov P.P. 1984. Eating larvae of saury of the Japanese pilchard // *Biology of the sea*. № 4. P. 67–90. (In Russ.).
- Serobaba I.I. 1968. Pollock spawning in the northeastern part of the Bering Sea // *Voprosy ikhtiologii*. V. 8, Is. 6. P. 992–1003. (In Russ.).
- Serobaba I.I. 1974. Ecology of Bering Sea pollock spawning // *Voprosy ikhtiologii*. V. 14, Is. 4. P. 635–648. (In Russ.).
- Smirnov A.A. 2014. Biology, distribution and state of stocks of the Gizhiginsko-Kamchatka herring: Monograph. Magadan: SVSU. 170 p. (In Russ.).
- Stepanenko M.A. 2001 a. State of stocks, interannual variability of replenishment numbers and commercial use of walleye pollock from the East Bering Sea population in the 80–90s // *Izvestiya TINRO*. V. 128. P. 145–152. (In Russ.).
- Stepanenko M.A. 2001 b. Patterns of interannual variability in the numbers of the East Bering Sea walleye pollock population and its trends in the late 90s // *Izvestiya TINRO*. V. 128. P. 136–144. (In Russ.).
- Stepanenko M.A., Gritsay E.V. 2016. The state of resources, spatial differentiation and reproduction of walleye pollock in the northern and eastern parts of the Bering Sea // *Izvestiya TINRO*. V. 185. P. 16–30. (In Russ.).
- Stepanenko M.A., Nikolaev A.V. 2005. The state of resources of the East Bering Sea walleye pollock in the early 2000s and its fisheries management // *Voprosy rybolovstva*. V. 6, № 2. P. 326–345. (In Russ.).
- Tarasjuk S.N. 1997. Biology and abundance dynamics of the main fishing flounders of Sakhalin: Author's abstract. diss. ... cand. biol. sciences. Vladivostok. 24 p. (In Russ.).
- Tokranov A.M., Vinnikov A.V. 1991. Feeding features of Pacific cod and its place in the trophic system of Kamchatka coastal waters // *Voprosy ikhtiologii*. V. 31. P. 253–265. (In Russ.).
- Trofimov I.K. 2010. On the distribution of Saffron cod on the shelf of the Karaginsky and Olyutorsky bays of the Bering Sea (based on the materials of bottom trawl surveys in 1971–2006) // *Studies of aquatic biological resources of Kamchatka and the northwestern Pacific Ocean*. Is. 18. P. 58–70. (In Russ.).
- Fadeev N.S. 1971. Biology and fishery of Pacific flounders. Vladivostok: Dalizdat. 100 p. (In Russ.).
- Fadeev N.S. 1981. Terms of reproduction and spawning approaches of pollock // *Ecology, stocks and fishing of pollock*. Vladivostok: TINRO. P. 3–18. (In Russ.).
- Fadeev N.S. 1986. Bering Sea // *Biological resources of the Pacific Ocean*. Moscow: Nauka. P. 389–405. (In Russ.).
- Fadeev N.S. 1987. Spawning grounds and breeding dates for pollock in the northern part of the Sea of Okhotsk // *Population structure, population dynamics and ecology of pollock*. Vladivostok: TINRO. P. 5–22. (In Russ.).
- Fadeev N.S. 1988. Distribution and migration of pollock in the Bering Sea // *Fisheries*. № 7. P. 46–47. (In Russ.).
- Fadeev N.S. 2005. Guide to the Biology and Fisheries of the North Pacific. Vladivostok: TINRO-Center. 366 p. (In Russ.).
- Fadeev N.S. 2009. Pollock of the Sea of Japan. Terms and areas of spawning, population composition // *Izvestiya TINRO*. T. 159. P. 70–100. (In Russ.).
- Fadeev N.S., Vespestad V. 2001. Walleye pollock fishing survey // *Izvestia TINRO*. V. 128. P. 75–91. (In Russ.).
- Fadeev N.S., Smirnov A.V. 1987. Estimation of the number of caviar and pollock producers in the northern part of the Sea of Okhotsk // *Biology of the sea*. № 4. P. 19–25. (In Russ.).
- Farkhutdinov R.K. 2005. Ecology of reproduction, dynamics of abundance and state of stocks of Okhotsk herring: Author's abstract. diss. ... cand. biol. sciences. Khabarovsk: VNIIF. 22 p. (In Russ.).
- Feldman M.G., Shevlyakov E.A. 2015. Survival of Kamchatka pink salmon as a result of the combined effect of density regulation and external environmental factors // *Izvestiya TINRO*. V. 182. P. 88–114. (In Russ.).
- Figurkin A.L., Zhigalov I.A., Vanin N.S. 2008. Oceanological conditions in the Sea of Okhotsk in the early 2000s. // *Izvestiya TINRO*. V. 152. P. 240–252. (In Russ.).
- Khen G.V., Basyuk E.O., Zuenko Yu.I., Ustinova E.I., Figurkin A.L., Glebova S. Yu., Shatilina T.A. 2009. Features of hydrological conditions in the Far Eastern seas in 2008–2009 // *Voprosy promyslovoj okeanologii*. Is. 6, № 2. P. 22–47. (In Russ.).
- Hen G.V., Basyuk E.O., Sorokin Yu.D., Ustinova E.I., Figurkin A.L. 2008. Thermal conditions on the surface of the Bering and Okhotsk Seas at the beginning of the 21st century against the background of half a century of variability // *Izvestiya TINRO*. T. 153. P. 254–263. (In Russ.).
- Chernyavsky F.B. 1984. Mammals of the extreme north-east of Siberia. M.: Nauka. 388 p. (In Russ.).
- Chernyavsky F.B. 2007. Studies of population cycles of lemmings and forest voles in the eastern sector of the Subarctic // *Bulletin of the SVNTS FEB RAS*. Is. 3. P. 28–33. (In Russ.).
- Chetvergova A.V. 2002. Sexual maturation of Western Kamchatka flounders // *Izvestiya TINRO*. V. 130, part 3. P. 940–953. (In Russ.).
- Chuchukalo V.I. 2006. Nutrition and nutritional relationships of nekton and nectobenthos in the Far Eastern seas. Vladivostok: TINRO-Center. 484 p. (In Russ.).
- Schwartz S.S. 1969. Evolutionary ecology of animals: ecological mechanisms of the evolutionary process. Sverdlovsk. 197 p. (In Russ.).
- Shevchenko V.V., Datsky A.V. 2014. Bioeconomics of the use of commercial pollock resources of the Northern Pacific. The experience of Russian and American fishermen. M.: VNIRO. 212 p. (In Russ.).
- Shuntov V.P. 2001. Biology of the Far Eastern seas of Russia. Vladivostok: TINRO-center. V. 1. 580 p. (In Russ.).
- Shuntov V.P. 2016. Biology of the Far Eastern seas of Russia. Vladivostok: TINRO. V. 2. 604 p. (In Russ.).
- Shuntov V.P., Volkov A.F., Temnykh O.S., Dulepova E.P. 1993. Walleye pollock in ecosystems of the Far Eastern seas. Vladivostok: TINRO. 426 p. (In Russ.).

- Shuntov V.P., Ivanov O.A. 2019. Climatic changes and the current state of the biota of the Russian waters of the Far Eastern seas // *Izvestia TINRO*. V. 197. P. 83–107. (In Russ.).
- Shuntov V.P., Ivanov O.A. 2021. «Wrong fish» or incorrect hypotheses: what happens to the nekton of the Kuril ocean waters? // *Izvestia TINRO*. V. 201, Is. 1. P. 3–23. (In Russ.).
- Shuntov V.P., Temnykh O.S. 2008. Pacific salmon in marine and oceanic ecosystems. Vladivostok: TINRO-Center. V. 1. 481 p. (In Russ.).
- Shuntov V.P., Temnykh O.S. 2011. Pacific salmon in marine and oceanic ecosystems. Vladivostok: TINRO-Center. V. 2. 473 p. (In Russ.).
- Yazev S.A., Levi K.G., Zadonina N.V. 2009. Global warming and questions of scientific methodology // *Izvestiya Irkutsk unta. Series "Earth Sciences"*. V. 1, № 1. P. 198–213. (In Russ.).
- Albanese D., Filosi M., Visintainer R., Riccadonna S., Jurman G., Furlanello C. 2012. Minerva and minepy: a C engine for the MINE suite and its R, Python and MATLAB wrappers // *Bioinformatics*. V. 29, Is. 3. P. 406–407.
- Datsky A.V., Kulik V.V., Datskaya S.A. 2021. Maximal information coefficients between some abiotic factors and fish stocks in the north-west Pacific, Mendeley Data, v4, doi: 10.17632/d5hy9smz5p.4. Accessible via: <https://data.mendeley.com/datasets/d5hy9smz5p/4>.
- Hastie T., Tibshirani R. 1990. *Generalized Additive Models*. London: Chapman & Hall. 467 p.
- Hinckley S. 1987. The reproductive biology of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the Bering Sea, with reference to spawning stock structure // *Fish. Bull.* V. 85, № 3. P. 481–498.
- Ianelli J.N., Honkalehto T., Barbeaux S., Kotwicki S., Aydin K., Williamson N. 2013. Assessment of the walleye pollock stock in the Eastern Bering Sea. Accessible via: <http://www.afsc.noaa.gov/REFM/docs/2013/EBSpollock.pdf>.
- Ianelli J.N., Kotwicki S., Honkalehto T., McCarthy A., Stienessen S., Holsman K. 2018. Chapter 1: Assessment of the walleye pollock stock in the Easter Bering Sea. Accessible via: <https://www.afsc.noaa.gov/REFM/docs/2018/BSAI/2018EBSpollock.pdf>.
- Kinney J.B., Atwal G.S. 2014. Equitability, mutual information, and the maximal information coefficient // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 111(9). P. 3354–3359.
- Large S.I., Fay G., Friedland K.D., Link J.S. 2015. Critical points in ecosystem responses to fishing and environmental pressures // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 521. P. 1–17.
- McArthur R.H., Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography* // Princeton (N.J.): Princeton Univ. Press. 203 p.
- NPAFC. Rezhim dostupa: http://www.npafc.org/new/science_statistics.html. 09.09.2021.
- Okada K. 1986. Biological characteristics and abundance of pelagic pollock in the Aleutian Basin // *Bull. INPFC*. № 45. P. 150–176.
- Ormseth O.A. 2019. Status of forage species in the Bering Sea and Aleutian Islands region. Alaska Fisheries Science Center. P. 1–46. Accessible via: <https://apps-afsc.fisheries.noaa.gov/refm/docs/2019/BSAIforage.pdf>.
- Reshef D.N., Reshef Y.A., Mitzenmacher M., Sabeti P.C. 2014. Cleaning up the record on the maximal information coefficient and equitability // *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 111, № 33. P. 3362–3363.
- Reshef D.N., Reshef Y.A., Finucane H.K., Grossman S.R., McVean G., Turnbaugh P.J., Lander E.S., Mitzenmacher M., Sabeti P.C. 2011. Detecting novel associations in large data sets // *Science*. V. 334, № 6062. P. 1518–1524.
- Sakamoto Y., Ishiguro M., Kitagawa G. 1986. *Akaike Information Criterion Statistics*. D. Reidel Publishing Company. Tokyo, Dordrecht etc. 290 p.
- Siddon E., Zador S. 2017. Status of the Eastern Bering Sea Marine Ecosystem. Ecosystem Considerations 2017. North Pacific Fishery Management Council. Anchorage, AK. P. 1–229. Accessible via: <https://www.afsc.noaa.gov/REFM/Docs/2017/ecosysEBS.pdf>.
- Stepanenko M.A. 1989. The state of stocks and distribution of pollock in the Bering Sea // *Proc. Intern. Symp. Biol. Managem. Walleye Pollock, Nov. 1988*. Fairbanks, Alaska. P. 537–547.
- Vasilets P.M. 2015. FMS analyst – computer program for processing data from Russian Fishery Monitoring System. doi:10.13140/RG.2.1.5186.0962.
- Vinnikov A.V. 1996. Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) of the Western Bering Sea // *Ecology of Bering Sea: a review of Russian literature* (Mathisen O.A., Coyle K.O., eds.). Alaska Sea Grant Report № 96–01. Fairbanks: University of Alaska. P. 183–202.
- Wood S.N. 2003. Thin plate regression splines // *J.R. Stat. Soc. Ser. B (Statistical Methodol)*. V. 65, № 1. P. 95–114.
- Wood S.N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models // *J.R. Stat. Soc. Ser. B (Statistical Methodol)*. V. 73, № 1. P. 3–36.
- Wood S.N., Shaw S., Goude Y. 2015. Generalized additive models for large data sets // *J.R. Stat. Soc. Ser. C (Applied Stat.)*. V. 64, № 1. P. 139–155.

Поступила в редакцию 17.01.2020 г.
Принята после рецензии 03.09.2021 г.