

ISSN 2072-8212

*Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии*

*Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography*

**ИССЛЕДОВАНИЯ ВОДНЫХ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
РЕСУРСОВ КАМЧАТКИ
И СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ
ТИХОГО ОКЕАНА**

Научный рецензируемый журнал

**Выпуск 59
2020**

**THE RESEARCHES OF THE AQUATIC
BIOLOGICAL RESOURCES
OF KAMCHATKA
AND THE NORTH-WEST PART
OF THE PACIFIC OCEAN**

Scientific peer-reviewed journal

**Vol. 59
2020**



Главный редактор: д.б.н. Ю.П. Дьяков, главный научный сотрудник Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия)
Зам. редактора: д.б.н. В.В. Максименков, ведущий научный сотрудник Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия)
Ответственный секретарь: М.В. Варкентин, зав. издательством Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия)

Редакционная коллегия:

- д.б.н. Н.В. Кловач, зав. лабораторией ВНИРО (Москва, Россия),
д.б.н. В.Ф. Бугаев, вед. научный сотрудник Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. А.М. Токранов, директор КФ ТИГ ДВО РАН (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. В.И. Карпенко, профессор кафедры КамчатГТУ (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. Н.Г. Клочкова, профессор кафедры КамчатГТУ (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. А.М. Бурдин, старший научный сотрудник КФ ТИГ ДВО РАН (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. П.А. Балыкин, главный научный сотрудник ЮНЦ РАН (Ростов-на-Дону, Россия),
д.б.н. А.М. Каев, главный научный сотрудник Сахалинского филиала ВНИРО («СахНИРО») (Южно-Сахалинск, Россия),
д.б.н. А.В. Бугаев, зам. руководителя Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. Т.А. Клочкова, доцент кафедры КамчатГТУ (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.т.н. О.М. Лапшин, ООО «АКВАРОС» (Москва, Россия),
к.б.н. Е.А. Шевляков, зав. отделом Тихоокеанского филиала ВНИРО («ТИПРО») (Владивосток, Россия),
к.б.н. С.Л. Рудакова, вед. научный сотрудник Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.т.н. М.Н. Коваленко, советник Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. Н.Ю. Шпигальская, руководитель Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. М.В. Коваль, вед. научный сотрудник Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. Е.В. Лепская, зав. лабораторией Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. А.И. Варкентин, зам. руководителя Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. С.И. Корнев, зав. лабораторией Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.физ.-мат.н. И.М. Белкин, Университет Род-Айленда (США).

УДК 639.2.053.7(268.4)

Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Научный рецензируемый журнал. Вып. 59. 2020. 107 с.

Объектами исследований являются морские анадромные и пресноводные рыбы, промысловые беспозвоночные, морские млекопитающие, а также условия обитания видов. Рассматриваются проблемы структуры сообществ, дифференциации популяций, ихтиологии, экологии, трофологии, физиологии, гидробиологии, паразитологии, гидрологии и гидрохимии, рыбного хозяйства и экономики. Включенные в журнал работы будут интересны ихтиологам, гидробиологам, экологам, паразитологам, студентам биологических факультетов вузов, работникам рыбохозяйственных организаций, а также всем, кто связан с освоением, охраной и воспроизводством биологических ресурсов северо-западной части Тихого океана.

The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean. Scientific peer-reviewed journal. Vol. 59. 2020. 107 p.

The objects of the researches made include marine, anadromous and freshwater fish species, commercial invertebrates, marine mammals and the habitats. The issues analyzed concern the structure of the communities, the differentiation of the populations, fish biology, ecology, trophology, physiology, hydrobiology, parasitology, hydrology and hydrochemistry fisheries and economics have analyzed. The articles selected in this collection are expected to be interesting for a wide circle of fish biologists, hydrobiologists, ecologists, students of high school and many other people working in the fishery institutions, i.e. to everyone whose activity might be connected to the exploration, protection and sustainable management of the aquatic biological resources in the north-west part of the Pacific Ocean.

СОДЕРЖАНИЕ

Вып. 59, 2020

Оригинальные научные статьи

- Сергеева Н.П.** Динамика массы и индексов печени тресковых рыб Восточной Камчатки в связи с созреванием гонад 5
- Новикова О.В., Климов А.В., Коломейцев В.В.** Некоторые данные о распределении мальков наваги *Eleginus gracilis* и минтая *Theragra chalcogramma* и качественный состав уловов разноглубинным тралом с мелкоячейной вставкой у западного побережья Камчатки 27
- Воронова Е.С., Травина Т.Н., Бирюков А.М.** Характеристика покатной миграции и питания молоди кеты в р. Кичиге (северо-восток Камчатки) в 2017–2019 гг. 39
- Дьяков Ю.П.** Исследование межвидовой конкуренции у восточноохотоморских камбал (Pleuronectidae) с помощью нейтральных и математических моделей 51
- Фельдман М.Г.** Использование метода Random Forest в целях прогнозирования подходов горбуши северо-востока Камчатки 76

CONTENTS

Vol. 59, 2020

Full Articles

- Nadezhda P. Sergeeva.** The dynamics of the liver weight and liver indices in the course of gonad maturation of gadid species on Eastern Kamchatka 5
- Olga V. Novikova, Anton V. Klimov, Vladimir V. Kolomeytsev.** Some data about distribution of fry saffron cod *Eleginus gracilis* and walleye pollock *Theragra chalcogramma* on the west coast of Kamchatka and species composition in the catches of midwater trawl with a small-meshed insertion 27
- Ekaterina S. Voronova, Tatiana N. Travina, Anton M. Biryukov.** Characterization of feeding and downstream migration of juvenile chum salmon in the Kichiga River (North-Eastern Kamchatka) 39
- Yuri P. Dyakov.** Research of the interspecific competition in the Eastern Okhotsk Sea flounders (Pleuronectidae) with the use of neutral and math models 51
- Mark H. Feldman.** Using the decisions of the Random Forest algorithm for the purposes of forecasting pink salmon runs on North-Eastern Kamchatka 76

УДК 597.555.5(265.52)

DOI: 10.15853/2072-8212.2020.59.5-26

ДИНАМИКА МАССЫ И ИНДЕКСОВ ПЕЧЕНИ ТРЕСКОВЫХ РЫБ ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ В СВЯЗИ С СОЗРЕВАНИЕМ ГОНАД

Н.П. Сергеева



Главный специалист; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО») 683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел.: 8 (4152) 42-57-96. E-mail: sergeeva.n.p@kamniro.ru

МИНТАЙ, ТРЕСКА, НАВАГА, ПЕЧЕНЬ, МАССА, ИНДЕКСЫ ПЕЧЕНИ И ГОНАД, СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ

Проанализированы многолетние данные о массе печени, гепатосоматическом (ГПСИ) и гонадосоматическом (ГСИ) индексах минтая, трески и наваги, обитающих у восточного побережья Камчатского полуострова, рассмотренные в сезонном аспекте и по мере созревания половых желез. Индивидуальные значения этих показателей сильно варьируют и зависят от размеров рыб, сезона и состояния зрелости гонад. Динамика ГПСИ согласуется с изменениями ГСИ как в течение года, так и в зависимости от степени зрелости гонад. Максимальные показатели ГПСИ характерны для особей минтая и трески с гонадами III стадии зрелости. Наибольшие значения индекса у наваги отмечаются у половозрелых особей с незрелыми гонадами. Минимальные показатели имеют рыбы, гонады которых находятся на стадии завершения икрометания и посленерестового восстановления. Самцы и самки минтая и трески в ходе их годового полового цикла реализуют различные сценарии расходования и накопления жира, депонированного в печени. Если максимум ГПСИ наблюдается у рыб, имеющих половые железы III стадии зрелости, то у самцов минимальные показатели специфичны для особей с текучими половыми продуктами, а у самок — после икрометания. Это может быть связано с возможностью потребления особью пищи. У завершивших недавно нерест самцов наблюдается возрастание массы печени и ее индекса, у самок это отмечается только на стадии посленерестового восстановления.

THE DYNAMICS OF THE LIVER WEIGHT AND LIVER INDICES IN THE COURSE OF GONAD MATURATION OF GADID SPECIES ON EASTERN KAMCHATKA

Nadezhda P. Sergeeva

Leading Specialist; Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography ("KamchatNIRO") 683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18
Tel.: +7 (4152) 42-57-96. E-mail: sergeeva.n.p@kamniro.ru

WALLEYPOLLOCK, PACIFIC COD, SAFFRON COD, LIVER, WEIGHT, LIVER AND GONAD INDICES, MATURITY STAGES

Longterm data on the liver weight, hepatosomatic (HSI) and gonadosomatic (GSI) indices of walleye pollock, Pacific cod and saffron cod are analyzed on Eastern Kamchatka in seasonal aspect and in the course of gonad maturation. Individual values of the indices extensively vary and depend on the fish body length, season and stage of gonad maturity. The dynamics of the HSI is agree to the dynamics of the GSI during the year and depending on gonad maturity. The maximum values of the HSI are typical for walleye pollock and Pacific cod individuals with the gonads of the III stage of maturity. The maximum values of the index in saffron cod are found in mature individuals with immature gonads. The minimum values are demonstrated by the fish with the gonads at the stage of final spawning or of post-spawning recovery. During the annual reproduction cycle males and females of walleye pollock and cod realize different scenarios of spending and accumulating liver fat. Whereas the maximum HSI is observed in the fish with the gonads at the III maturity stage, the minimum values in males are typical for individuals with smelting gonads, and in females – on finishing the spawn. That can be connected to possible feeding for the individual. Liver weight and liver index can increase in males just shortly after finishing spawning, in females that is found only at the stage of post-spawning recovery.

Основным источником энергии для поддержания жизнедеятельности рыб служат жиры. Жир имеет первостепенное значение в связи с обеспечением обмена в период зимовки, что отражается на выживаемости, а также процессов, связанных с синтезом генеративной ткани. Кроме того, жировые резервы постепенно переходят в гонады и включаются в качестве питательного материала в желток ооцитов, выполняя после вымета и оплодот-

ворения икры роль источника эндогенной пищи при развитии эмбриона (Шульман, 1972).

Известно, что тресковые рыбы относятся к категории «тощих» рыб, у которых основное количество жировых запасов (около 70%) сконцентрировано в печени. По образному выражению Н.С. Строганова (1962), печень является «химической лабораторией тела», в которой происходят разнообразные процессы синтеза белков и углеводов. Очень важна depo-

нирующая роль печени при исследовании ее как морфофизиологического индикатора: в ней происходит накопление запасных питательных веществ и, соответственно, изменение ее веса, химического состава. Использование физиологических индикаторов позволяет оценить «степень благополучия» популяции и отдельных особей (Шульман, 1972).

Минтай (*Theragra chalcogramma*), треска (*Gadus macrocephalus*) и навага (*Eleginus gracilis*) — массовые и широко распространенные виды в дальневосточных морях. Они отличаются по продолжительности жизни, протяженности миграций, пищевому поведению и особенностям питания, обладают специфичной экологией и стратегией нереста, темпом роста и полового созревания.

Вопросы, связанные с изучением динамики содержания жира в теле рыб, широко применяются в эколого-физиологических исследованиях. Некоторые авторы, изучая связь между жиронакоплением и питанием тресковых рыб, использовали отношение веса печени к весу рыбы или весу тушки («жирность», коэффициент жирности печени, индекс печени) (Новикова, 1963; Ипатов, 1972; Турук, 1972; Кривобок, Токарева, 1972; и др.). Особое распространение эти термины получили при исследованиях тресковых рыб Балтийского и Баренцева морей. На Дальнем Востоке этот показатель не нашел заметного применения, за исключением приведенных значений индекса у охотоморского минтая разных стадий зрелости, пола и длины (Волков и др., 2003; Варкентин, 2015). В 1990-е годы и позднее стали появляться сообщения об «упитанности» минтая, в которых этот показатель отражал относительное количество депозитного жира в печени.

Если изучению жиронакопления минтая в онтогенезе и в связи с сезонным созреванием гонад,

в основном североохотоморской популяционной группировки, посвящен ряд публикаций (Швыдкий, Вдовин, 1991, 1994; Швыдкий и др., 1994; Абрамова, Балыкин, 1997; Варкентин, 2015; Горбатенко, Лаженцев, 2016), то минтай восточнокамчатской популяции в этом аспекте не рассматривался. Также не освещалась динамика абсолютных и относительных показателей печени других видов дальневосточных тресковых рыб: трески и наваги в разных районах их обитания.

Цель работы — выяснить закономерности изменчивости массы и ГПСИ минтая, трески и наваги, обитающих в водах Восточной Камчатки, связанных с ростом рыб и созреванием гонад.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Свежих особей (30–100 экз.) минтая из уловов снюрреводами в Авачинском, Кроноцком заливах и у юго-восточных берегов Камчатки (МРТК-316 и суда, сдававшие сырец на рыбозаводы г. Петропавловска-Камчатского) доставляли в лабораторию, где выполняли полный биологический анализ. Для оценки состояния рыб учитывали индивидуальную длину, массу, пол, состояние зрелости гонад, возраст. Длина рыб измерялась с точностью до 0,1 см, масса — до 1 г. Печень, гонады и масса сеголетков взвешивались на электронных весах с точностью до 0,001 г. Привлечены также материалы, собранные из траловых уловов в морских экспедициях в 1978–2005 гг. Всего проанализировано свыше 10 тыс. рыб (табл. 1).

Массив данных о массе печени трески, массе гонад и их относительных величинах получен по результатам полных биологических анализов, выполненных на береговых предприятиях, на научно-исследовательских судах и в лаборатории в 1967–2018 гг. Орудиями лова были тралы, снюрреводы,

Таблица 1. Объем использованного материала (экз.) / Table 1. The sample size used (ind.)

Месяц Month	Минтай / Walleye pollock (1978–2013)		Треска / Pacific cod (1967–2018)		Навага / Saffron cod (2008–2019)	
	Самцы / Males	Самки / Females	Самцы / Males	Самки / Females	Самцы / Males	Самки / Females
1	818	676	362	330	—	—
2	248	223	469	463	46	21
3	649	883	644	574	64	97
4	1011	705	406	298	—	—
5	1025	741	222	193	—	—
6	345	268	230	217	5	6
7	150	101	144	157	—	—
8	21	19	119	139	—	—
9	85	57	72	80	—	—
10	414	394	392	312	—	—
11	694	674	205	178	48	63
12	244	221	125	147	—	—
Всего / Total	5704	4962	3390	3088	163	187

переметы и яруса. До 1990-х годов рыбу, печень и гонады взвешивали на рычажных или чашечных весах с точностью 5–10 г. Впоследствии применялись электронные весы, с точностью 1 или 5 г. Печень и гонады взвешивались с точностью 1 г. Весовые характеристики молоди в возрасте 1 и 2 года и их печени определялись в лаборатории с точностью 0,1–1,0 г. Анализу подвергнуто 4,6 тыс. рыб.

Материалы по наваге собирали в Авачинском заливе из снюрреводных уловов, в оз. Калыгирь — из уловов ставных сетей, в Авачинской губе — из уловов рыбаков-любителей закидными неводами и удами. Полные биологические анализы выполняли в лаборатории, аналогично минтаю и треске. Для характеристики сезонных изменений дополнительно использованы результаты анализов наваги из Карагинской подзоны, добытой снюрреводами и венерьями в 2005–2017 гг.

Полевые определения стадий зрелости гонад минтая и трески были адаптированы в соответствии со шкалами зрелости гонад этих видов (Сергеева и др., 2011; Сергеева, Варкентин, 2016). Стадии зрелости гонад наваги оценивали по 6-бальной шкале (Сакун, Буцкая, 1963).

В ихтиологических исследованиях уровень энергетического резерва оценивается традиционными показателями гепатосоматического индекса (ГПСИ) и коэффициентов упитанности Фультона и Кларк ($K_{уп.}$). Считается, что эти показатели не характеризуют массу депозитного жира рыб, у которых жир аккумулируется в печени (Шатуновский, 1980а). Г.В. Швыдкий и А.Н. Вдовин (1994), исходя из зависимости инструментально определенной жирности печени от ее влажности, предложили определять массу депозитного жира минтая по формуле: $Q_{ж\text{ира}} = 8,42 \times Q_{ив}^{0,5}$, где $Q_{ив}$ — масса печени. Так как в пробах могут присутствовать разно размерные особи, они предложили пользоваться относительными величинами этого показателя: $Q_{отн.} = Q_{ж\text{ира}} / L^3 \times 10^4$, называя его «упитанностью», относительной массой депозитного жира, в то же время утверждая, что при одинаковой массе печени варибельность содержания жира довольно высока. В формуле для расчета используется длина рыб по Смиуту (L).

В данной работе в качестве показателей накопления и расходования жира минтая, трески и наваги использовали традиционные показатели: массу печени, гепатосоматический индекс (ГПСИ), (индекс печени) как отношение массы печени к массе рыбы без внутренностей, выраженное в %. Гонадосомати-

ческий индекс рассчитывали как процентное отношение массы гонад к массе тушки. Для минтая также определяли относительную массу депозитного жира по приведенным выше формулам. Для трески и наваги подобной зависимости не известно. Возраст рыб определялся на поперечном сломе отолита.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Минтай

Этот вид тресковых рыб — наиболее многочисленный и распространенный на Дальнем Востоке. Особи минтая восточнокамчатской популяции населяют тихоокеанские воды Северных Курильских островов и Восточной Камчатки (Золотов, Антонов, 1986). В нагульный период рыбы интенсивно откармливаются на внешнем шельфе и в верхней части материкового склона, не совершая значительных миграций в открытую часть океана, смещаясь вдоль свала глубин в южном и северном направлении. В зимний период (ноябрь–декабрь) минтай концентрируется на свале глубин (Буслов, 2005; Буслов, Великанов, 2013). В январе–феврале концентрации смещаются в сторону шельфа и свала каньонов. Массовый нерест происходит в апреле–мае на шельфе Юго-Восточной Камчатки и у островов Шумшу и Парамушир, а также в Авачинском и Кроноцком заливах, в основном в районах каньонов.

Минтай — очень пластичный планктофаг, в онтогенезе пищевой спектр его значительно меняется. Если сеголетки потребляют в основном эвфаузиид и копепод, а более старшие неполовозрелые рыбы ориентируются на макропланктон, то с возрастом в пище уменьшается доля копепод и эвфаузиид и возрастает — объектов нектона (Шунтов и др., 1993; Напазаков и др., 2001). В пищевом комке крупных особей представители нектона, нектобентоса становятся обычными.

Общее количество жира в организме минтая на 65–70% сосредоточено в печени, в мясе — 15–20%, во внутренностях (без печени) содержится 15–18% жира (Кизеветтер, 1949). Нормальная печень имеет окраску от бледно-кремовой до желто-буро-оранжевой; часто встречаются экземпляры с печенью темной окраски, особенно в посленерестовый период. Печень минтая по содержанию жира и витамина А является очень ценным сырьем для приготовления медицинских жиров и препаратов. Среднее содержание жира в печени 49%. По данным И.В. Кизеветтера (1971), выход печени минтая составляет 1,6–10%. Из печени минтая путем вытопки получается 22–30% жира.

Исследователи, изучающие динамику жиронакопления тресковых рыб, имеют единое мнение, что максимальное содержание жира в печени и максимальная относительная масса печени отмечаются осенью, в конце периода нагула, когда гонады находятся на III стадии зрелости, а минимальное — у отнерестившихся рыб. Это показано на треске, сайде, пикше (Миндер, Миндер, 1967; Турук, 1972; Шевченко, 1972; Сторожук, Шатуновский, 1975). Подобная динамика изменений этих показателей свойственна и минтаю из Японского и Охотского морей (Швыдкий и др., 1994; Абрамова, Балыкин, 1997; Варкентин, 2015; Горбатенко, Лаженцев, 2016).

У восточнокамчатского минтая одного пола, возраста индивидуальные значения массы печени, ГПСИ сильно варьируют и зависят от сезона и со-

стояния зрелости гонад. За период наблюдений максимальная масса печени отмечена в октябре у самца длиной 53 см и в ноябре у самки длиной 68 см: 172 и 278 г соответственно. У рыб одинакового размера и стадии зрелости гонад амплитуда колебаний массы печени и ГПСИ также значительна.

Характер изменений показателей массы печени, ГПСИ и количества депозитного жира одинаков для особей обоих полов, как в разные месяцы, так и у рыб разных стадий зрелости: с увеличением длины минтая масса печени возрастает, а относительная масса депозитного жира уменьшается по виду степенной функции. Для иллюстрации характера изменений показателей массы печени, ГПСИ и количества депозитного жира у минтая разной длины использованы данные, собранные в ноябре (рис. 1).

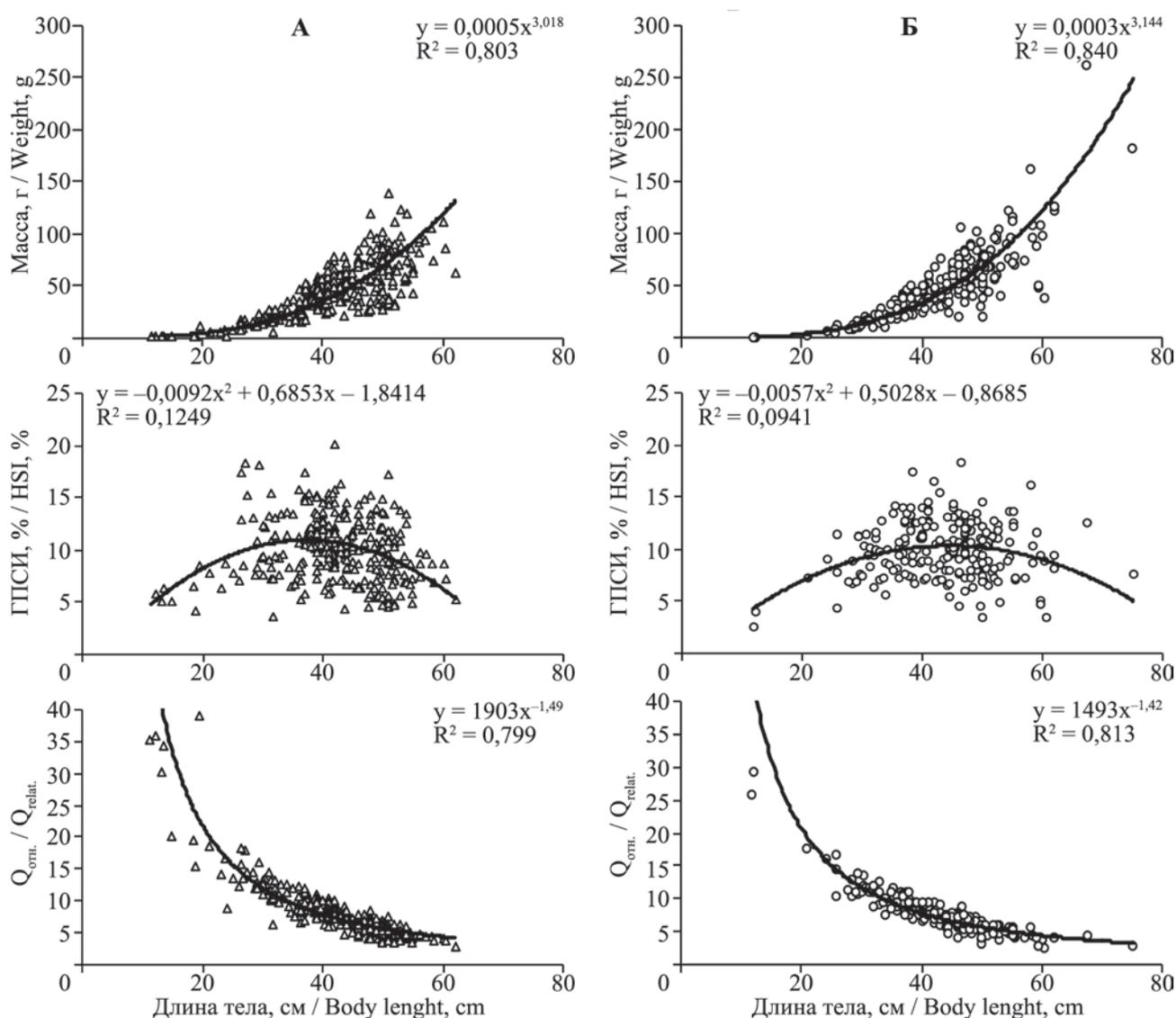


Рис. 1. Масса печени, гепатосоматический индекс и относительное количество депозитного жира минтая в ноябре 2008–2013 гг. А — самцы, Б — самки
Fig. 1. The liver weight, hepatosomatic index and relative amount of deposited fat of walleye pollock in November for 2008–2013. А – males, Б – females

ГПСИ имеет большие значения у рыб средних размеров (около 35–50 см), его изменение более всего соответствует полиному 2-й степени. Похожий характер изменения индекса печени был отмечен у трески Балтийского моря на разных стадиях зрелости гонад: наибольшие значения отмечались у особей модалных возрастных когорт (Богоявленская, Вельтищева, 1972). М.И. Шатуновский (1980а) также показал, что масса печени, масса печени по отношению к массе тела и содержание жира в печени трески и пикши достигают максимума у рыб средних возрастных когорт. Уменьшение ГПСИ крупных рыб вполне объяснимо. В соответствующий период эти рыбы имеют более зрелые гонады, чем рыбы средних размеров, а значит, и меньшие показатели ГПСИ, а также то, что у старых особей начинают проявляться признаки обменного дисбаланса. Физиологическое старение проявляется в снижении эффективности белкового роста, интенсивности синтеза жира, в снижении образования генеративных тканей, а в ряде случаев и потери репродуктивной функции (Шатуновский, 1980б).

Амплитуда колебаний массы печени у восточнокамчатского минтая разного возраста достигает в среднем 5–15 минимальных значений. Вариации значений ГПСИ также значительны и могут изменяться в 10 и более раз. Относительная масса жира различна у рыб одного пола и возраста в 2–4 раза (табл. 2). Наименьшие показатели массы печени и

ее индекса отмечаются в апреле, наибольшие — в сентябре–ноябре. Так, у трехгодовиков в апреле средняя масса печени составляет 7 г, а в ноябре достигает 30 г и более. После зимовки масса печени у этих рыб снижается в 3 раза. У особей старшего возраста снижение абсолютной массы печени более значительно, однако она также снижается в 2–3 раза. Из приведенных данных следует, что за период зимовки индекс печени минтая любого возраста уменьшается в среднем в 2–3 раза, а относительная масса депозитного жира — в 2 раза.

В большинстве приведенных в таблице 2 значений показатели массы печени и ГПСИ больше у самок по сравнению с самцами, о чем также свидетельствует показатель степени зависимости массы печени от длины рыб (рис. 1).

Зависимости массы печени и относительной массы депозитного жира у взрослых особей минтая разных стадий зрелости гонад также подчинены указанным связям, однако теснота связи заметно меньше, что объясняется значительной вариабельностью физиологического состояния особей даже на сходных стадиях зрелости гонад (табл. 3). Изменения ГПСИ с увеличением длины тела у минтая обоих полов также соответствуют виду полиномов 2-й степени, но коэффициенты аппроксимации были низки и находились в пределах 0,01–0,07. Таким образом, если масса печени возрастает, а относительная масса депозитного

Таблица 2. Масса печени, ГПСИ и $Q_{отн.}$ минтая разного возраста в апреле и ноябре (мин.–макс. (среднее)). Верхняя строка — самцы, нижняя — самки
 Table 2. The liver weight, HSI and $Q_{relat.}$ of Walleye pollock by different ages in April and November (min–max (average)). The upper line – males, the lower line – females

Возраст Age	Масса печени, г / Liver weight, g		ГПСИ, % / HSI, %		$Q_{отн.} / Q_{relat.}$		Кол-во рыб, экз. N
	Апрель April	Ноябрь November	Апрель April	Ноябрь November	Апрель April	Ноябрь November	
0+	–	менее 1 (0,2) менее 1 (0,2)	–	1,3–5,6 (2,7) 1,7–3,7 (2,4)	–	19,9–44,3 (28,9) 21,4–46,0 (28,0)	66 20
1, 1+	–	менее 2 (0,3) менее 2 (0,3)	–	1,3–6,3 (2,9) 1,6–3,9 (2,5)	–	12,1–41,7 (26,5) 15,6–30,4 (23,3)	87 34
2, 2+	1–2 (1,4) 1–7 (2,7)	9–34 (19,9) 10–26 (16,5)	2,1–3,0 (2,5) 0,8–1,7 (1,4)	6,0–18,3 (11,5) 6,4–18,7 (12,4)	5,4–7,5 (6,5) 4,0–7,4 (5,7)	9,2–18,3 (11,8) 8,7–19,7 (13,6)	26 17
3, 3+	4–15 (7,2) 2–20 (7,5)	6–58 (35,0) 11–60 (32,8)	2,9–8,8 (5,4) 1,9–10,9 (4,8)	3,5–15,8 (11,1) 5,6–19,1 (11,4)	5,8–10,4 (7,9) 4,4–10,5 (7,5)	6,1–13,2 (9,4) 6,9–16,2 (10,1)	60 92
4, 4+	3–35 (11,7) 2–35 (10,2)	16–78 (44,8) 22–76 (47,6)	1,6–9,5 (4,3) 1,2–7,5 (4,0)	5,9–20,1 (11,2) 6,9–16,7 (11,5)	4,0–9,0 (5,9) 2,5–8,8 (5,7)	6,0–12,0 (8,8) 5,7–13,2 (8,6)	116 110
5, 5+	4–59 (20,2) 6–65 (18,2)	10–102 (52,4) 24–125 (59,9)	2,0–10,3 (4,8) 1,7–12,6 (4,8)	2,4–15,0 (10,4) 5,5–18,3 (11,8)	3,1–7,8 (4,9) 3,0–9,9 (5,1)	3,1–11,1 (7,2) 1,8–9,5 (7,4)	170 105
6, 6+	4–60 (23,4) 7–95 (31,6)	7–100 (56,9) 24–120 (69,1)	1,2–10,3 (4,6) 1,8–11,6 (5,8)	1,9–15,2 (9,7) 4,4–16,6 (11,0)	2,4–6,9 (4,4) 2,5–6,3 (4,6)	2,4–9,0 (6,4) 3,8–9,5 (6,6)	280 127
7, 7+	6–86 (24,8) 10–90 (33,6)	12–118,0 (65,7) 4–167 (68,9)	1,4–13,0 (4,8) 2,2–10,9 (5,5)	2,8–15,2 (10,0) 0,7–18,8 (9,9)	2,2–6,6 (4,2) 2,2–6,4 (4,2)	2,6–8,3 (5,9) 1,3–9,2 (5,7)	361 206
8, 8+	8–90 (30,3) 5–140 (48,8)	10–130 (56,0) 6–278 (80,6)	1,1–9,5 (4,8) 0,7–19,2 (6,8)	1,6–14,9 (8,1) 1,1–15,8 (9,7)	1,7–5,4 (3,9) 1,3–8,2 (4,1)	2,0–7,5 (4,9) 1,5–7,2 (5,1)	117 129
9, 9+	12–65 (33,8) 23–140 (66,6)	32–122 (73,0) 6–175 (63,3)	1,9–7,6 (4,8) 3,4–18,2 (8,3)	5,0–13,8 (8,9) 1,6–12,4 (7,9)	2,1–5,2 (3,7) 3,0–6,7 (4,4)	3,6–6,3 (5,1) 1,4–6,6 (4,3)	59 52
10, 10+	17–90 (45,1) 16–183 (76,4)	28–96 (65,9) 48–150 (85,6)	2,1–8,1 (5,3) 2,5–17,5 (7,6)	3,8–12,4 (8,1) 6,9–14,7 (9,3)	2,4–4,7 (3,7) 2,4–5,7 (3,7)	2,4–6,4 (4,2) 3,8–6,0 (4,8)	27 41

жира уменьшается с увеличением длины, то индекс печени максимален у рыб, составляющих основную часть промысловых уловов минтая.

С началом трофоплазматического роста ооцитов у самок и с образованием сперматоцитов у самцов (Сергеева и др., 2011) завершается период неполовозрелых рыб, который у восточнокамчатского минтая может длиться до 7–8 лет. Известно, что процессы первичного роста половых клеток не связаны со значительными затратами пластических и энергетических веществ. Обменные процессы направлены на обеспечение оптимальных условий для линейного и весового роста. Генеративный обмен на этом этапе онтогенеза существует в форме пластического обмена, практически не влияет на процессы соматического роста и осу-

ществление других функций организма (Шатуновский, 1980а).

Гонадосоматический индекс у неполовозрелых рыб в течение всего года изменяется незначительно и находится на уровне 0,1–0,6% у самцов и 0,1–0,9% — у самок. Наименьшие показатели массы печени, ГПСИ и относительной массы жира наблюдаются в марте–мае и составляют у рыб на пятом году жизни в среднем 12,6 г, 4,8% и 6,3 соответственно у самцов, 15,7 г, 5,3% и 7,1 — у самок. В сентябре ГПСИ возрастает до 10,6 у самцов и 14,5% у самок, а относительное количество жира — до 9,9 и 11,1. Впоследствии показатели жиронакопления снижаются (рис. 2). Такая динамика характерна для молоди минтая разного возраста. Сезонные изменения индекса печени и от-

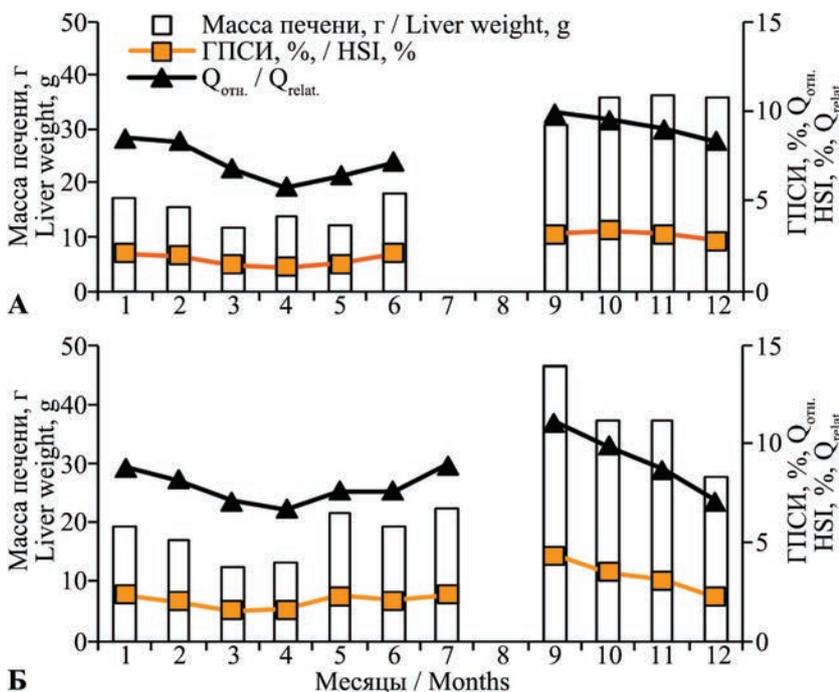


Рис. 2. Сезонные изменения массы печени, гепатосоматического индекса и относительного количества депозитного жира у неполовозрелого минтая (возраст 4, 4+). А — самцы, Б — самки
Fig. 2. The seasonal changes of the liver weight, hepatosomatic index and relative amount of deposited fat in immature walleye pollock (the age 4, 4+). А — males, Б — females

Таблица 3. Значения коэффициентов степенной зависимости массы печени и относительного содержания депозитного жира от длины самцов и самок минтая разных стадий зрелости гонад
Table 3. The coefficients of the power correlation between the body length of males or females and liver weight and relative weight of deposited fat by gonad maturity stages

Стадия зрелости Maturity stage	Длина рыб – масса печени Fish length – liver weight			Длина рыб – относительная масса депозитного жира Fish length – relative weight of deposited fat			Кол-во рыб Fish number
	A	b	R ²	A	b	R ²	
Самцы / Males							
II*	10×10 ⁻⁴	4,067	0,969	291,4	-0,96	0,877	246
III	16×10 ⁻⁴	2,704	0,292	3325,3	1,648	0,381	685
IV	2×10 ⁻⁴	3,196	0,352	1088,7	1,402	0,295	1021
V	1×10 ⁻⁴	3,248	0,398	823,7	1,376	0,322	659
VI	2×10 ⁻⁴	3,133	0,224	1058,7	1,433	0,195	242
VI-II	9×10 ⁻⁴	2,672	0,263	2591,4	1,664	0,356	549
Самки / Females							
II*	1×10 ⁻⁵	4,103	0,957	276,1	0,940	0,828	211
III	60×10 ⁻⁵	2,994	0,429	1997,5	1,503	0,431	504
IV	4×10 ⁻⁵	3,611	0,502	562,7	1,221	0,303	1125
V	1×10 ⁻⁵	3,884	0,517	271,0	1,061	0,243	822
VI	2×10 ⁻⁵	3,755	0,388	326,8	1,123	0,184	46
VI-II	6×10 ⁻⁵	3,436	0,343	651,6	1,282	0,225	388

*Ноябрь / November

носительной массы депозитного жира в печени, несомненно, связаны с интенсивностью питания. Так, в октябре–апреле средний балл наполнения желудков составлял 0,7, а в мае–сентябре — 2,2. Снижение интенсивности питания молоди минтая в осенне-зимний период связывают с ухудшением кормовой базы (Шунтов и др., 1993).

В период достижения половой зрелости наблюдаются резкие перестройки в характере обмена веществ. В систему общего обмена включается генеративный, и обеспечиваются оптимальные метаболические условия для роста и развития гамет. Половые клетки — специфические, как по биологическому назначению, так и в отношении протекающих в них процессов. В яйцеклетках начинается отложение питательных веществ, а в семенниках происходит развитие и рост сперматид (Сергеева и др., 2011). Гонады рыб быстро увеличиваются в размерах и массе. Генеративный обмен требует расхода значительной части накопленных ресурсов, тормозит процессы соматического роста.

Сезонные и возрастные изменения жировых резервов организма носят циклический характер и связаны с интенсивностью питания, а также с особенностями расходования жировых резервов,

необходимых для развития половых желез. Наиболее высокой интенсивность питания минтая бывает в период посленерестового нагула, который длится с мая по октябрь. У восточнокамчатского минтая средний балл наполнения желудков в этот период составлял, как и у молоди, 2,2. Осенью, когда начинается очередной этап развития половых желез, интенсивность питания снижается до 0,6 балла, что вызвано сезонным ухудшением кормовой базы. В марте–апреле средний балл наполнения желудков восточнокамчатского минтая еще более падает. Как считает В.П. Шунтов с соавторами (1993), осенью сохраняется «поддерживающий» режим, а полное прекращение питания у минтая наблюдается в очень короткий период во время брачных игр и нереста.

С интенсивностью питания хорошо согласуются изменения морфофизиологических показателей половозрелого минтая. В качестве примера использованы индексы печени и гонад и относительная масса депозитного жира у рыб восьмого года жизни (рис. 3). Наименьшие значения гепатосоматического индекса (5,2% у самцов и 6,9–7,2% — у самок) и относительной массы жира в печени (4,3 и 4,4–4,5 соответственно) наблюдаются в период нереста, в

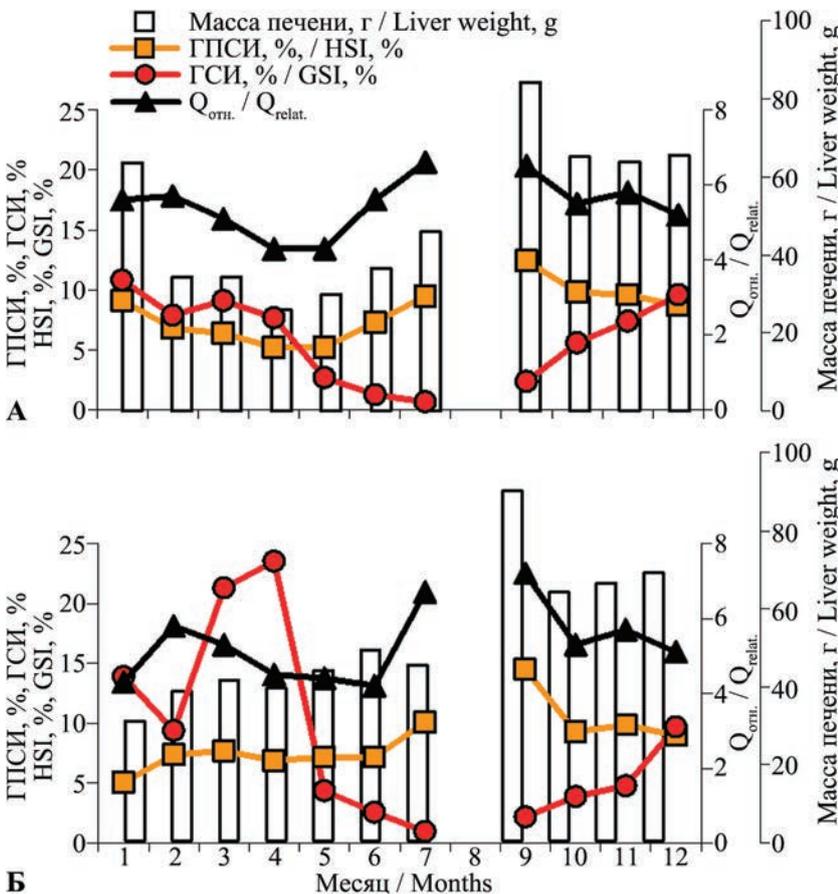


Рис. 3. Сезонные изменения массы печени, гепатосоматического и гонадосоматического индексов и относительного количества депозитного жира у половозрелого минтая (возраст 7, 7+). А — самцы, Б — самки
 Fig. 3. The seasonal changes of the liver weight, hepatosomatic and gonadosomatic indices and relative amount of deposited fat in mature walleye pollock (the age 7, 7+). A – males, Б – females

апреле и мае. В период нагула, когда происходит посленерестовая регенерация ткани половых желез и индексы гонад имеют минимальные значения, масса печени увеличивается в 1,5–2 раза, относительная масса печени и масса жира также возрастают до максимальных значений. В осенне-зимний период, когда в гонадах активизируются процессы генеративного роста и развития половых клеток, индексы печени снижаются. В такой же последовательности изменяется коэффициент упитанности по Кларку. В апреле–мае он составляет 0,66 и 0,61 соответственно у самцов и самок, к июлю возрастает до 0,70 и 0,69 соответственно. Но до конца года остается на этом уровне, что можно связать с активным ростом рыб.

В целом, при наступлении половой зрелости и в течение годичного полового цикла у восточнокамчатского минтая происходят следующие изменения морфофизиологических характеристик. Максимальные значения ГПСИ отмечаются у особей с гонадами

III стадии зрелости. По мере развития гамет средние его показатели, а также относительной массы депозитного жира, закономерно меняются в зависимости с изменениями гонадосоматического индекса. Наименьшие значения ГПСИ и $Q_{\text{отн.}}$ (5,2% и 4,2) свойственны нерестовым самцам и завершившим икрометание самкам (6,3% и 4,1 соответственно) (рис. 4). После икрометания у самок наблюдается значительное повышение показателей ГПСИ до 8,4% и относительного количества депозитного жира до 5,0. У самцов, в отличие от самок, увеличение ГПСИ отмечается уже на стадии VI. По всей вероятности, некоторое запаздывание накопления относительной массы печени у самок по отношению к самцам обусловлено особенностями возможности потребления пищи. У самок, находящихся в нерестовом состоянии, гонадосоматический индекс достигает максимальных значений, иногда доходит до 50% и более, гонады занимают практически всю полость тела. Высокие показатели ГСИ характерны для разных

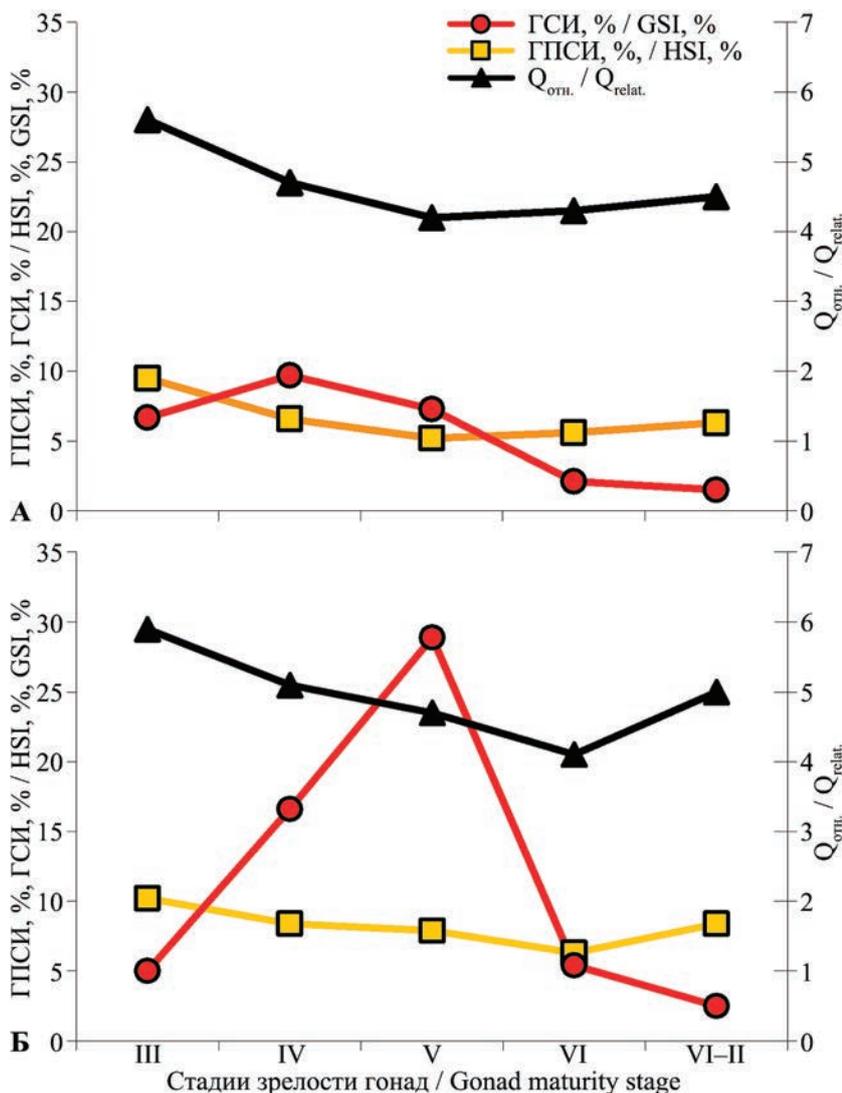


Рис. 4. Изменение гепатосоматического и гонадосоматического индексов и относительного количества депозитного жира самцов (А) и самок (Б) минтая длиной 44–54 см разных стадий зрелости
Fig. 4. The changes of the hepatosomatic and gonadosomatic indices and relative amount of deposited fat in males (A) and females (B) of walleye pollock with the body length 44–54 cm at different stages of maturity

фаз периода икрометания, который длится около месяца (Hinckley, 1990). Поэтому около 70% нерестующих самок восточнокамчатского минтая не питались. Интенсивность питания самок возрастает, в среднем, до 1,3 балла только после завершения икрометания. Находящиеся в состоянии нереста самцы, имея менее значимую массу семенников и гонадосоматический индекс, раньше начинают интенсивно потреблять пищу. Средний балл наполнения их желудков в это время 1,0.

Как показали исследования биохимического состава, минимальные значения липидов в яичниках североохотоморского минтая отмечаются у незрелых и отнерестившихся, максимальные показатели — в железах III–IV и IV стадий зрелости. У самцов значительное увеличение липидов в половых железах отмечается уже на III стадии и снижается до показателя неполовозрелых сразу после завершения нереста. Максимальное содержание депозитного жира — у рыб с гонадами этих стадий зрелости, а минимальные характерны для отнерестившихся особей (Горбатенко, Лаженцев, 2016). Очевидно, что часть депозитного жира трансформируется в гонады, от этого зависит успешность нереста и оплодотворения икры. Авторы предполагают, что процесс жиронакопления в печени продолжается 1–2 месяца, в зависимости от интенсивности питания.

Также на основании наблюдений за изменением физиологических показателей в процессе созревания гонад, нереста и посленерестовой регенерации можно заключить, что энергетические траты самок и самцов различны. Средний ГПСИ самцов за весь годичный цикл созревания у рыб указанной размерной группы равен 6,5%, у самок — 8,2%. Показатели относительного количества жира составили 4,6 и 4,9 соответственно. Средний ГПСИ рыб от III стадии до минимальных показателей уменьшился на 45% у самцов и на 38% у самок. Относительное содержание депозитного жира снижается на 25% у самцов и 31% у самок. Это объясняется неодинаковой тратой энергии рыб разного пола. Если потери индекса печени самцов превышают таковые самок, то расходование «мышечных» резервов, наоборот, больше у самок. Об этом свидетельствует изменение коэффициента упитанности по Кларк: у самцов его значения уменьшаются с 0,70 до 0,67, у самок — с 0,70 до 0,59 (4 и 31% соответственно). На большее снижение массы мышечной ткани у самок североохото-

морского минтая по сравнению с самцами, а также содержания в ней белковых компонентов при созревании гонад и в период нереста указывали Л.С. Абрамова и П.А. Балькин (1997).

Таким образом, у минтая происходят циклические изменения физиологического состояния, связанные с интенсивностью питания и уровнем метаболических процессов, связанных с определенными фазами репродуктивного цикла.

У минтая период половозрелого статуса занимает значительную часть жизненного цикла. Каждый последующий нерест протекает при ином физиологическом состоянии, происходят необратимые возрастные изменения. Абсолютная масса печени возрастает, однако ее относительная масса колеблется не столь значительно и достигает наибольшего уровня в средневозрастных когортах. С возрастом существенно уменьшается относительная масса депозитного жира (рис. 5, табл. 2). Амплитуда сезонных колебаний ГПСИ значительна как у молодых, так и у рыб среднего и более старшего возраста, а колебания относительной массы депозитного жира постепенно затухают.

Треска

Популяционная структура трески в настоящее время окончательно не выяснена. Последние представления свидетельствуют, что к выделенной «центральной группировке» трески относят популяции, обитающие в Охотском, Беринговом морях, в зал. Аляска и в тихоокеанских водах Камчатки и Курил (Строганов, Орлов, 2014). Их принято рассматривать как отдельные единицы запаса, ареал которых соответствует современному рыбопромысловому районированию.

В Петропавловско-Командорской подзоне треска распределяется неравномерно. Основные концентрации обнаруживаются у Юго-Восточной Камчатки, в Авачинском и Кроноцком заливах. Для трески характерны сезонные батиметрические миграции. Концентрации преднерестовой трески отмечаются на глубинах 130–370 м. Здесь же в конце февраля – марте происходит нерест (Токранов, Винников, 1991). После нереста одни особи трески, не совершая протяженных миграций, перемещаются на мелководье, а другие — смещаются в северном направлении, в Камчатский и Карагинский заливы. В сентябре начинается обратная миграция в места зимнего обитания на внешний край шельфа и верхний отдел склона (Савин, 2014).

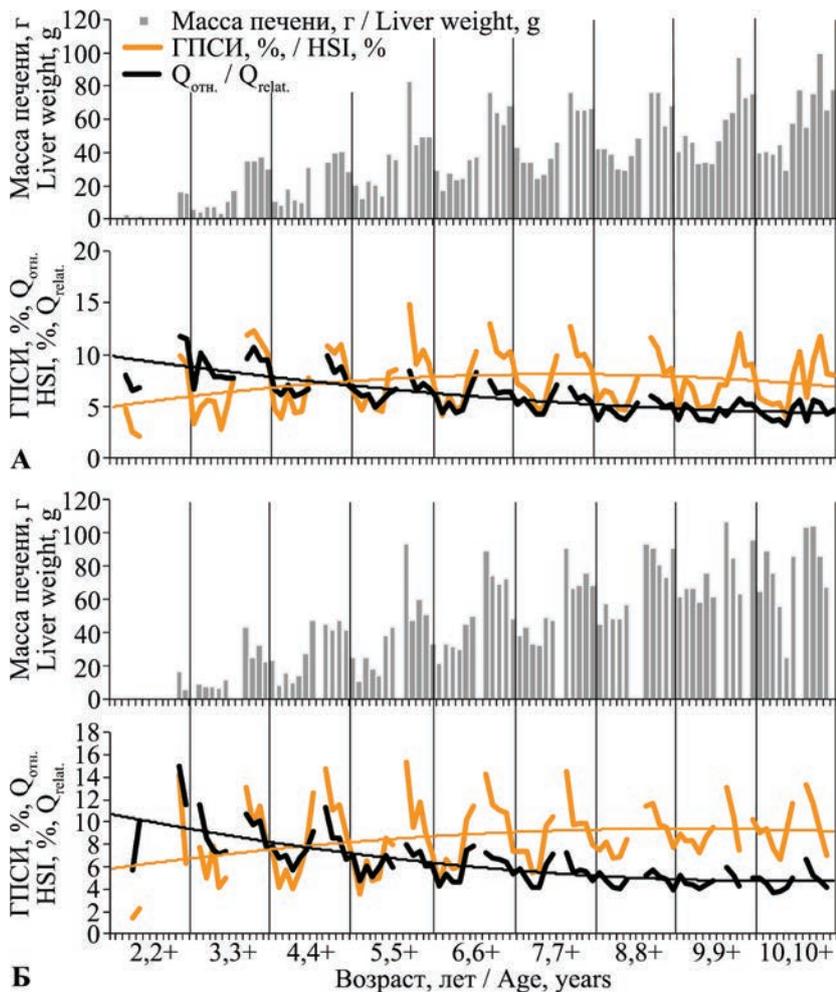


Рис. 5. Циклические изменения массы печени, гепатосоматического индекса и относительной массы депозитного жира самцов (А) и самок (Б) минтая в возрасте 2–10 лет
 Fig. 5. The cyclic changes of the liver weight, hepatosomatic index and relative amount of deposited fat in 2–10-year old males (A) and females (Б) of walleye pollock

Треска — факультативный хищник с элементами каннибализма и высокой степенью пищевой пластичности. У трески наблюдаются два пика сезонной активности питания: в апреле — после нереста, затем интенсивность снижается и становится минимальной в июле. Второй пик отмечается в ноябре (Токранов, 1986).

У трески выражены возрастные изменения состава пищи (Токранов, 1986; Чучукало, Напазков, 2014). Молодь восточнокамчатской трески питается преимущественно мизидами, бокоплавами, креветками. У особей длиной 40–50 см в пище уменьшается доля креветок и мизид и возрастает потребление крабов и рыб. Главными объектами питания половозрелой трески служат различные рыбы, в основном минтай (составляющий более половины массы пищи), песчанка, представители коттид, стихеевых (Токранов, 1986).

Окраска печени трески связывается с содержанием в ней жира: печень с высоким содержанием имеет желтый или светло-кремовый цвет. С уменьшением содержания жира появляются красно-коричневые тона (Кизеветтер, 1971).

Содержание жира в печени трески изменяется от 10,7 до 67,0%. Среднее содержание жира у трески Авачинского залива возрастает в течение периода нагула от 18% в мае до 36% в сентябре (Кривец, 1954). В печени трески из Охотского и Берингова морей максимальное содержание жира отмечено в сентябре, а наиболее высокое содержание в печени витамина А — в июле (Долбиш, 1954). Известно, что печень трески, как и минтая, служит сырьем для получения витамина А.

Масса печени у трески может достигать больших величин. Так, наибольшая масса печени — 1350 г — отмечена в феврале у 10-летней самки длиной 95 см. В октябре масса печени у 12-летнего самца длиной 102 см достигала 1036 г. Изменения массы печени у трески с увеличением длины значительны. У рыб длиной 40 см средняя масса печени в октябре составляет 19 и 21 г соответственно у самцов и самок, у особей длиной 60 см увеличивается до 110 и 117 г, а при длине 90 см масса печени возрастает до 614 и 663 г. Возрастные массы печени рыб разной длины соответствует степенной зависимости, показатели степени

которых незначительно отличаются у рыб разного пола (рис. 6).

Относительная масса печени также возрастает с увеличением длины рыб и снижается только у рыб длиной более 90 см. Однако из-за значительного разброса индивидуальных показателей связь слабая.

Индивидуальная масса печени у трески разного возраста может изменяться во много раз. Так, у 5–7-летних рыб крайние ее значения могут составлять 10 и более крат. Показатель ГПСИ более инертный, по сравнению с массой печени, в марте и октябре обычно его 4–8-кратные колебания (табл. 4). Как и у минтая разных возрастных групп,

у трески показатели массы печени и ГПСИ самок превышают таковые самцов.

Учитывая эти особенности, сезонные изменения массы печени и индексов печени и гонад анализировались у неполовозрелых рыб длиной 40–50 см и на 4-м году жизни и у половозрелых — длиной 60–75 см, в возрасте 6–7 полных лет.

Анализируя динамику показателей печени неполовозрелой трески в течение года, замечено, что масса печени и ГПСИ уменьшаются от февраля к апрелю–маю, затем до августа эти показатели возрастают (рис. 7). Снижение массы печени и ГПСИ в сентябре и меньшие их значения в последующие 2–3 месяца по сравнению с июлем–августом пока

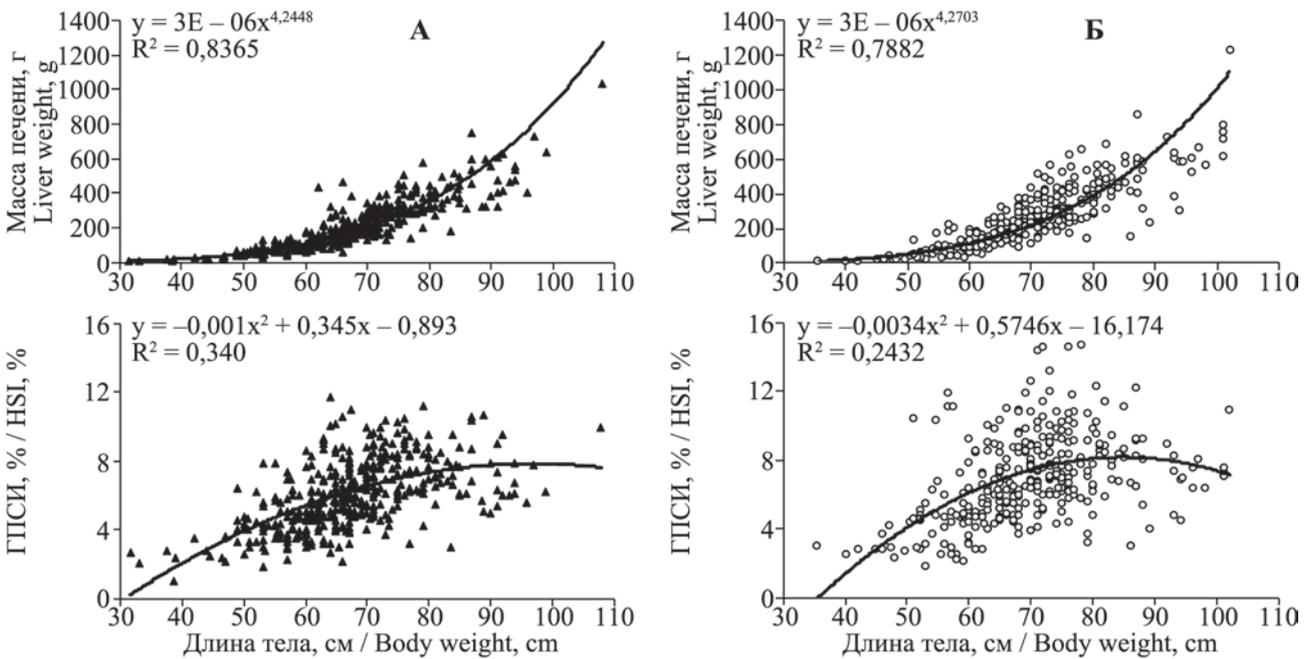


Рис. 6. Масса печени и гепатосоматический индекс самцов (А) и самок (Б) трески в октябре 2008–2018 гг.
Fig. 6. The liver weight and hepatosomatic index in males (А) and females (Б) of Pacific cod in October for 2008–2018

Таблица 4. Масса печени и ГПСИ трески разного возраста в марте и октябре (мин.–макс. (среднее)). Верхняя строка — самцы, нижняя — самки
Table 4. The liver weight and HSI of Pacific cod by different ages in March and October (min–max (average)). The upper line – males, the lower line – females

Возраст Age	Масса печени, г / Liver weight, g		ГПСИ, % / HSI, %		Кол-во рыб Fish number
	Март / March	Октябрь / October	Март / March	Октябрь / October	
2, 2+	5–40 (17,7)	–	2,0–8,0 (4,1)	–	22
	4–35 (13,8)	–	2,0–5,5 (3,6)	–	24
3, 3+	10–100 (36,6)	–	2,0–16,7 (4,8)	–	53
	10–100 (36,0)	–	1,9–14,8 (5,1)	–	40
4, 4+	10–169 (50,6)	–	1,1–15,4 (4,6)	–	72
	14–150 (47,1)	–	1,2–14,3 (4,7)	–	60
5, 5+	10–240 (80,0)	25–132 (64,7)	1,3–8,8 (4,4)	1,8–7,8 (4,3)	120
	20–253 (92,1)	–	1,6–9,9 (5,2)	–	54
6, 6+	20–300 (110,2)	47–430 (118,8)	1,4–10,9 (5,3)	2,8–18,0 (5,4)	214
	20–560 (181,6)	38–330 (121,8)	1,7–13,5 (6,6)	2,2–10,3 (5,4)	107
7, 7+	40–475 (150,6)	59–504 (205,1)	1,7–12,9 (4,9)	2,1–16,0 (6,5)	193
	80–705 (277,1)	98–572 (262,3)	2,7–11,7 (7,5)	3,7–14,4 (7,6)	133
8, 8+	80–370 (218,4)	108–517 (306,5)	2,3–10,0 (5,6)	3,2–10,2 (7,5)	66
	140–600 (302,5)	141–632 (343,2)	2,8–12,2 (7,2)	3,2–14,6 (7,7)	78
9, 9+	160–500 (292,8)	196–574 (361,8)	3,6–9,9 (6,2)	4,2–11,2 (7,4)	28
	220–840 (487,3)	160–662 (397,4)	4,3–12,1 (8,4)	3,1–14,6 (7,7)	32
10, 10+	162–430 (316,4)	274–747 (467,9)	4,6–8,0 (6,0)	5,1–10,7 (7,6)	22
	160–620 (434,3)	241–1230 (544,7)	3,3–12,1 (7,9)	4,0–11,4 (7,7)	19

не объяснимы. Такое же явление прослеживается при анализе массы печени и ГПСИ у неполовозрелых рыб других возрастных групп (табл. 5).

Едва ли снижение активности питания трески в июле (Токранов, 1986) является единственной тому причиной. В сентябре треска начинает мигрировать на внешний край шельфа (Савин, 2014), что связано со значительными энергетическими тратами особей. Снижение массы печени и ее индекса в это время отчасти можно объяснить и активным сезонным ростом массы тела.

У половозрелых особей характер изменения массы печени и ГПСИ имеет сходные с неполовозрелыми рыбами черты: уменьшение показателей

в зимне-весенний период и их возрастание — в нагульный (рис. 8). После нереста треска откармливается, и индекс печени увеличивается до максимальных значений к августу–сентябрю. Затем отмечается уменьшение ГПСИ, которое связывают с активным созреванием половых желез.

М.И. Шатуновский (1980а) считает, что у тресковых рыб, обитающих в Балтийском море (сайды, пикши и трески), характерно быстрое восстановление исходного уровня жировых резервов. Уже через 1–2 месяца после нереста запасы жира в организме восстанавливаются до уровня максимума прошлого года, причем пиковое значение содержания жира в печени достигается раньше,

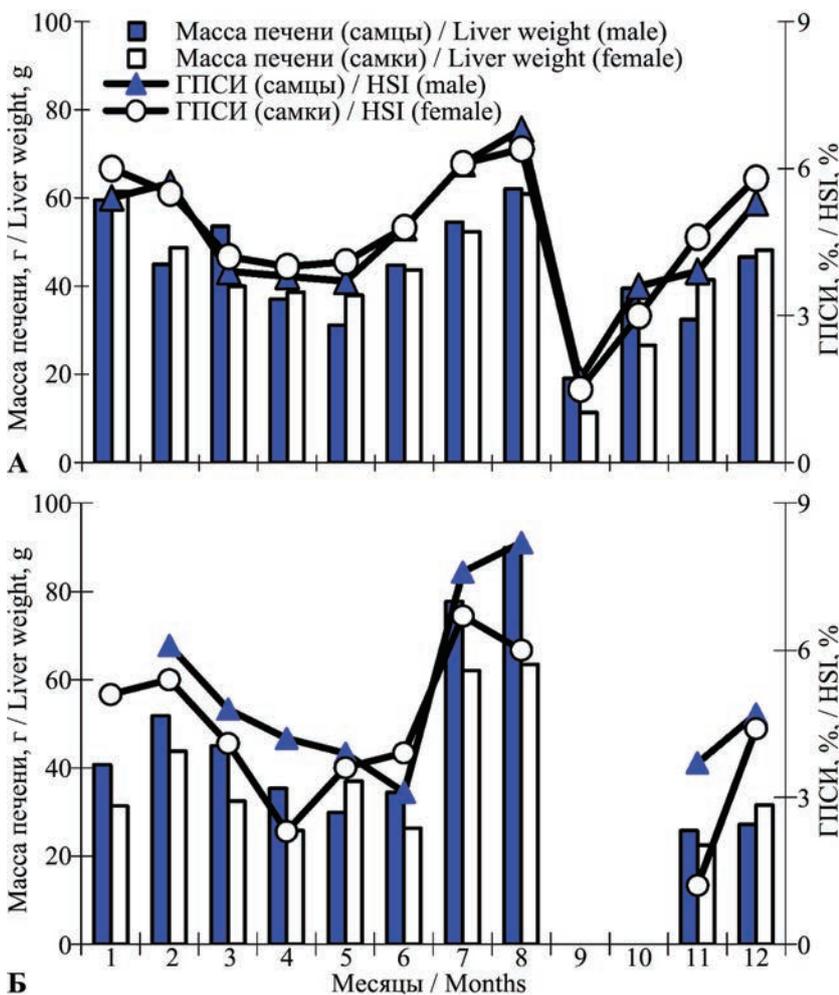


Рис. 7. Сезонные изменения массы печени и гепатосоматического индекса у неполовозрелой трески длиной 40–50 см (А) и на четвертом году жизни (Б)
Fig. 7. The seasonal changes of the liver weight and hepatosomatic index in immature Pacific cod with the body length 40–50 cm (A) and at the 4th year of life (B)

Таблица 5. Масса печени (г) и ГПСИ (%) (выделено жирным) неполовозрелой трески разного возраста
Table 5. The liver weight (g) and HSI (%) (marked in bold) of immature Pacific cod by different ages

Возраст Age	Месяцы / Months											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
2, 2+	11,6	31,2	14,3	8,2	10,8	27,0	28,4	46,1	–	–	11,6	10,8
	–	5,6	3,8	2,9	3,3	3,4	4,8	5,7	–	–	3,0	2,6
3, 3+	36,1	47,8	38,8	30,6	33,5	30,4	70,0	76,8	–	–	24,1	29,4
	5,1	5,8	4,5	3,3	3,8	3,5	7,2	7,1	–	–	2,5	4,6
4, 4+	38,6	40,9	39,8	34,9	24,7	–	–	–	–	–	53,7	42,5
	4,5	5,2	4,0	3,7	4,1	–	–	–	–	–	4,7	6,1
5, 5+	77,4	80,0	70,9	68,9	93,1	113,0	57,2	49,9	–	56,7	69,9	91,5
	6,3	5,6	4,6	4,4	5,3	6,0	6,0	4,0	–	4,2	5,4	7,1

чем максимальное содержание белка в мышцах. У тихоокеанской трески восстановление высокого уровня индекса печени и, следовательно, содержания в ней жира достигается за более продолжительное время, около 4 месяцев.

Физиологическое состояние половозрелых рыб определяют особенности генеративного обмена. М.И. Шатуновский (1980а) полагает, что между процессами соматического роста, накопления энергетических резервов и генеративным обменом существуют обратные связи.

Выше было показано, что масса печени трески зависит от размеров рыб. Значительны ее изменения и у одноразмерных рыб разных стадий зрелости. В таблице 6 приводятся значения коэффициентов степенных зависимостей, рассчитанных для разных моментов их полового цикла. Так, у трески длиной 60 см при созревании гонад от III до VI

стадии зрелости масса печени снижается со 126 до 57 г у самцов и со 149 до 69 г у самок. У особей с гонадами на стадии посленерестового восстановления масса печени возрастает до 88 г у первых и 134 г у вторых.

У тихоокеанской трески разного пола несколько различается динамика индекса печени, связанная с изменением гонадосоматического индекса (рис. 9). Максимальные показатели ГПСИ характерны для самцов и самок III стадии зрелости. У самцов ГПСИ начинает снижаться при максимальных значениях относительной массы гонад. У самок — другая особенность: индекс печени снижается при возрастании относительной массы яичников до момента икротетания. Потери индекса массы печени составляют у самцов 33%, у самок — 38%. О расходовании энергетического резерва мышц свидетельствует заметное снижение коэффициента упитан-

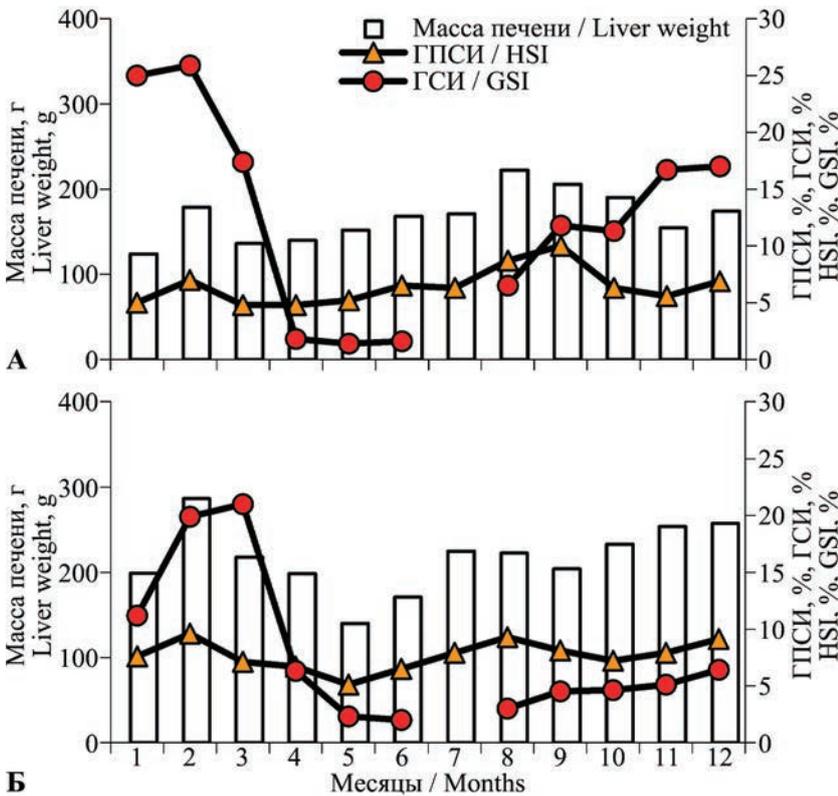


Рис. 8. Изменение массы печени, гепатосоматического и гонадосоматического индексов у половозрелой трески длиной 60–75 см в течение года. А — самцы, Б — самки
 Fig. 8. The changes of the liver weight, hepatosomatic and gonadosomatic indices in mature Pacific cod with the body length 60–75 cm during the year. А — males, Б — females

Таблица 6. Значения коэффициентов степенной зависимости массы печени от длины самцов и самок трески разных стадий зрелости гонад
 Table 6. The coefficients of the power correlation between the liver weight and the body length of males and females of Pacific cod by maturity stages

Стадия зрелости / Maturity stage	Самцы / Males				Самки / Females			
	A	b	R ²	Кол-во рыб / Fish number	A	b	R ²	Кол-во рыб / Fish number
II ¹	7*10 ⁻⁷	4,581	0,869	78	4*10 ⁻⁷	4,735	0,723	101
III	8*10 ⁻⁵	3,486	0,862	520	3*10 ⁻⁵	3,766	0,876	507
IV	3*10 ⁻⁴	3,104	0,513	309	6*10 ⁻⁵	3,600	0,752	248
V	3*10 ⁻⁵	3,663	0,597	219	57*10 ⁻⁴	2,497	0,123	65
VI	2*10 ⁻⁵	3,632	0,507	119	1*10 ⁻⁷	4,971	0,574	21
VI-II	1*10 ⁻⁴	3,344	0,419	218	2*10 ⁻⁵	3,839	0,835	45

¹ Октябрь / October

ности у трески с гонадами IV стадии зрелости. М.И. Шатуновский (1980а) считает, что уменьшение ГПСИ у самок балтийской трески, когда завершается накопление желтка в ооцитах, вызвано возрастанием метаболической активности веществ печени, требующихся для дальнейшего развития гонад. По мере созревания гонад значительно меняется фракционный состав печени и половых желез. Содержание многих составляющих ингредиентов в печени снижается, одновременно возрастая в гонадах. С началом нагульного периода, когда в гонадах происходят процессы регенерации, увеличиваются относительная масса печени и содержание в ней жира, одновременно снижается содержание влаги и белка. Таким образом, жир печени самок и самцов используется, вероятно, не только как источник энергии, но и трансформируется в жиры яичников и семенников.

Подобную динамику этих показателей у балтийской трески приводят Л.П. Миндер и Р.А. Миндер (1967). Индекс печени и содержание в ней жира изменяются по мере созревания гонад. Максимальные значения отмечены у рыб, имеющих гонады III стадии зрелости. Затем содержание жира уменьшается и становится минимальным у отнерестившихся особей. Эти показатели возрастают у рыб с гонадами в процессе посленерестового восстановления. Сезонные изменения содержания витамина А в печени носят обратный характер: наибольшие показатели отмечаются у посленерестовых рыб, наименьшие — у особей с созревающими гонадами (Пожогина, 1948).

Навага

Навага в Петропавловско-Командорской подзоне распространена на всем протяжении шельфа. Наиболее часто встречается в уловах при ведении специализированного промысла минтая в южной части Авачинского залива и у берегов Юго-Восточной Камчатки (неопубликованные данные О.В. Новиковой). В 2014–2018 гг. в среднем добывалось около 40 т наваги. Судя по величине промышленных уловов, навага в упомянутой подзоне не обладает значимым запасом, однако этот вид присутствует и в уловах рыбаков-любителей в Авачинском заливе и озерах Нерпичье и Калыгирь. Популяционный статус наваги в подзоне не определен, но считается, что этот вид образует множество локальных популяций (Антонов, 2011).

Зимой навага подходит к берегам на малые глубины, где проходит нерест. Нерест может проходить в лагунах и бухтах как по открытой воде, так и когда она покрыта шугой. Период нереста непродолжительный: около 20 дней. Икрометание проходит при отрицательной температуре воды ($-1,7...-1,8$ °C). После нереста навага откармливается также вблизи берегов, в лиманах, бухтах, мелководных заливах. Для нагула навага предпочитает прогретые районы с глубинами не более 50 м (Сафронов, 1986; Трофимов, 2008). Осенью скопления перемещаются из прибрежной зоны на глубину (Балыкин, 2006; Антонов, 2011).

Молодь наваги питается в основном планктонными формами копепод и гиперидов (Семененко, 1970). А.М. Орлов с соавт. (2011) по типу питания

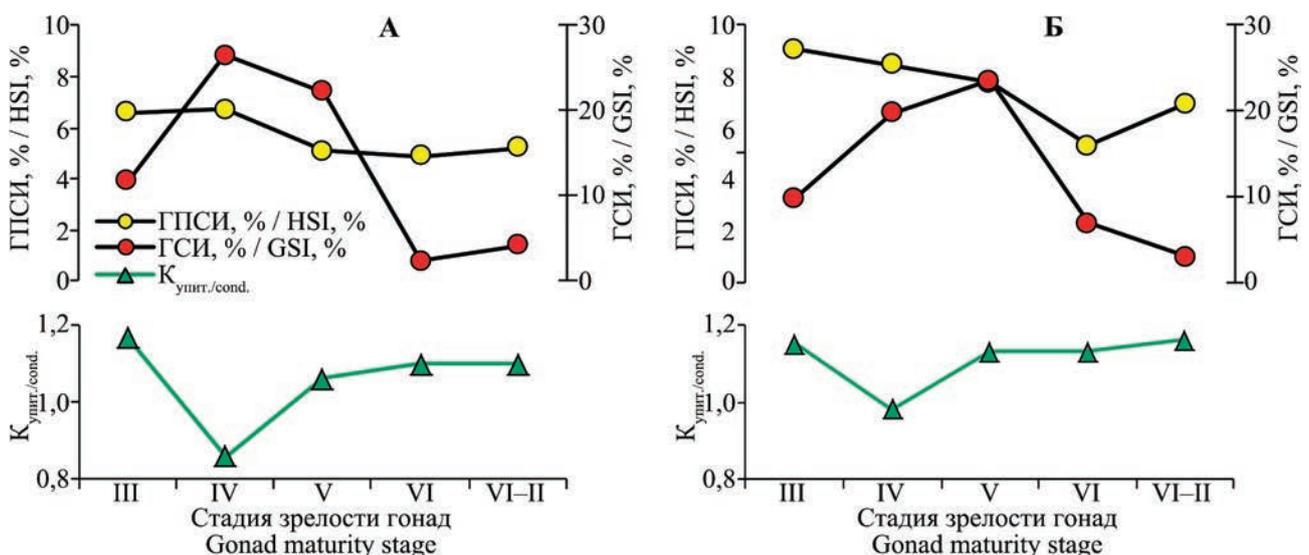


Рис. 9. Изменение гепатосоматического, гонадосоматического индексов и коэффициента упитанности у половозрелой трески длиной 60–75 см разных стадий зрелости. А — самцы, Б — самки
Fig. 9. The changes of the hepatosomatic and gonadosomatic indices and condition factor in mature Pacific cod with the body length 60–75 cm at different stages of maturity. А – males, Б – females

относят взрослую навагу, обитающую с океанской стороны Северных Курил и Юго-Восточной Камчатки, к типичным бентофагам-ракоедом. В декабре основу пищи наваги длиной более 30 см составляли эвфаузииды (30,4%), бокоплавы (20,8%), десятиногие раки (13,5%) и черви (12,6%). Летом интенсивность питания наваги заметно возрастает, а в октябре–ноябре — снижается (Токранов, Толстяк, 1990; Трофимов, 2008).

Тихоокеанская навага отличается от минтая и трески более высоким содержанием жира, белка и зольных веществ в мясе. Печень наваги содержит большее количество влаги и меньшее — жира, по сравнению с печенью минтая и трески. Содержание жира в печени в июле изменяется от 7,2 до 47,8% (Кизеветтер, 1971).

Максимальная масса печени (49,5 г) отмечена у самки длиной 43 см и массой 714 г, выловленной в сентябре в Карагинском заливе. В марте в Авачинском заливе встречен самец длиной 41,4 см с массой тела 615 г, у которого масса печени равнялась 32,8 г.

Изменение массы печени наваги Авачинского залива по мере роста подвержено тем же закономерностям, свойственным минтаю и треске (рис. 10). Из литературы известно, что жирность печени наваги Белого моря достигает максимума в 4-летнем возрасте, а затем снижается, что свидетельствует о затухании процессов синтеза липидов с возрастом (Шатуновский, 1980а). Обнаружить сходный с минтаем и треской характер из-

менения ГПСИ с увеличением длины не удалось, т. к. в наших пробах присутствовали рыбы длиной до 41 см, тогда как в уловах встречаются особи размерами до 56 см (Орлов и др., 2011). ГПСИ у проанализированных особей наваги длиной до 41 см возрастал с увеличением их длины.

К сожалению, необходимые для данного исследования круглогодичные наблюдения за навагой у юго-востока Камчатки отсутствуют. Поэтому были использованы сведения о массе печени и индексах печени и гонад наваги из Карагинской подзоны (табл. 7). Наименьшие показатели массы печени и ее индекса отмечены в феврале, максимальные — в сентябре. Данные за январь в этом районе отсутствуют, но, возможно, минимум должен приходиться на январь. Январь — время массового нереста (Трофимов, 2008), и вполне вероятно, что ГПСИ наваги минимален именно в этот период, аналогично изменению этого индекса у минтая и трески. Правильность этого предположения подтверждают исследования репродуктивных характеристик наваги из океанских вод о. Хоккайдо, у которой ГПСИ в январе, в период нереста, имеет самые низкие значения (около 2,0% у самцов и 2,4% у самок (Chen et al., 2005). Значительное повышение (более чем в 2 раза) показателей наблюдалось в марте, после окончания нерестового периода, когда интенсивность питания заметно возросла (Токранов, Толстяк, 1990; Трофимов, 2008). В это же время значительно повышался коэффициент упитанности рыб. В ноябре масса и индекс печени снижаются,

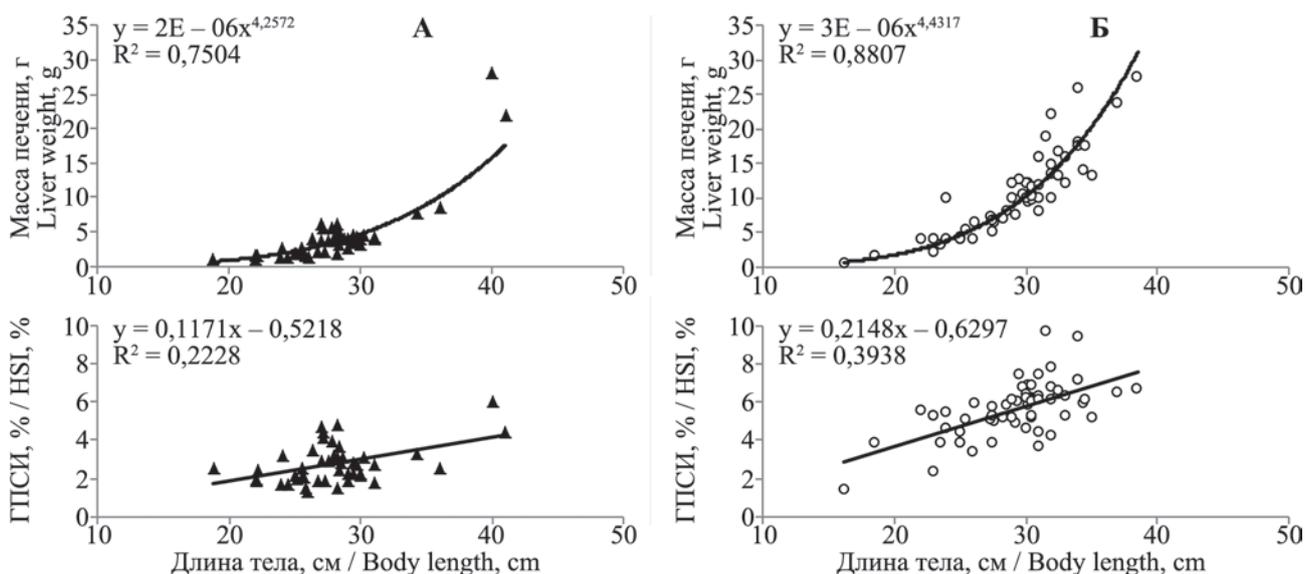


Рис. 10. Масса печени и гепатосоматический индекс наваги из Авачинского залива в ноябре 2008–2018 гг. А — самцы, Б — самки
Fig. 10. The liver weight and hepatosomatic index of Saffron cod from Avachinsky Gulf in November for 2008–2018. A – males, B – females

что связано со значительным увеличением массы гонад и гонадосоматического индекса, особенно у самцов, а также в связи со спадом активности питания (Трофимов, 2008).

Динамику гепатосоматического индекса наблюдали у наваги разных стадий зрелости гонад из Авачинского залива (рис. 11). В целом, характер изменений такой же, как у минтая и трески. Различается лишь величина показателей. Наибольшие значения ГПСИ у рыб с незрелыми гонадами. Но следует иметь в виду, что это, в подавляющем большинстве, особи, уже принимавшие участие в нересте. У самцов ГПСИ уменьшается в процессе созревания семенников до IV стадии зрелости. После нереста и в период восстановления репро-

дуктивных органов ГСИ продолжает уменьшаться, а индекс печени немного возрастает. В целом, ГПСИ при созревании снижается примерно в 2 раза. У самок также отмечается тенденция снижения ГПСИ при созревании.

В таблице 8 приводятся некоторые показатели, характеризующие уровень жиронакопления минтая, трески и наваги массовых размерных групп в уловах. В ноябре наибольшие значения среднего ГПСИ были характерны для минтая. Треска по этому показателю занимала промежуточное положение. У наваги отмечались самые низкие показатели ГПСИ. Относительная масса гонад, наоборот, была максимальной у наваги, затем следовала треска; у минтая этот показатель был самым

Таблица 7. Некоторые морфологические показатели карагинской наваги и из Авачинского залива длиной 25–35 см в разные месяцы. Верхняя строка — самцы, нижняя — самки
Table 7. Some morphophysiological indices of Saffron cod from Karaginsky and Avachinsky Gulfs with the body length 25–35 cm by months. The upper line – males, the lower line – females

Месяц Month	Масса печени, г Liver weight, g	ГПСИ, % HSI, %	Масса гонад, г Gonad weight, g	ГСИ, % GSI, %	Коэф. упитанности (Кларк) Condition factor (K)	Кол-во Number
Февраль February	1,6–8,1 (3,5) 2,1–11,5 (4,1)	1,1–5,3 (2,4) 1,8–4,9 (2,8)	1,0–30,0 (5,3) 0,5–10,0 (4,6)	0,4–15,8 (3,4) 0,7–4,8 (2,8)	0,63 0,65	159 153
Март* March*	3,1–18,4 (9,3) 3,1–14,9 (8,2)	2,2–8,8 (6,0) 2,5–8,6 (6,0)	0,2–30,6 (3,1) 0,6–8,6 (2,1)	0,1–0,8 (0,3) 0,5–6,9 (1,5)	0,87 0,86	38 51
Апрель April	2,0–14,0 (8,4) 4,0–18,0 (9,7)	1,7–7,3 (4,7) 2,4–7,8 (4,9)	– 1,0–4,0 (2,1)	– 0,8–2,0 (1,1)	0,84 0,82	18 53
Июль July	4,0–11,5 (7,0) 4,4–7,7 (5,9)	2,5–7,6 (4,1) 2,9–3,5 (3,1)	0,3–2,1 (1,1) 0,7–4,9 (1,7)	0,2–1,4 (0,7) 0,5–2,3 (1,1)	0,71 0,70	34 58
Август August	4,0–19,0 (10,2) 3,6–23,0 (9,6)	2,6–8,5 (4,5) 1,8–8,2 (4,1)	1,4–11,1 (5,2) 2,3–22,2 (6,3)	0,8–4,3 (2,2) 0,9–6,8 (2,6)	0,85 0,93	51 74
Сентябрь September	3,3–31,1 (10,6) 3,1–36,5 (12,3)	5,1–15,9 (5,1) 1,3–25,4 (6,2)	3,5–18,5 (9,1) 3,2–58,5 (10,5)	1,2–10,9 (4,5) 1,3–30,6 (5,3)	0,79 0,80	26 120
Ноябрь* November*	1,3–7,8 (3,6) 4,0–26,0 (11,2)	1,3–4,8 (2,7) 3,4–9,7 (5,9)	8,0–44,0 (25,2) 0,5–40,1 (18,8)	6,3–27,1 (19,0) 0,4–18,2 (10,0)	0,73 0,82	37 49

* Авачинский залив / Avachinsky Gulf

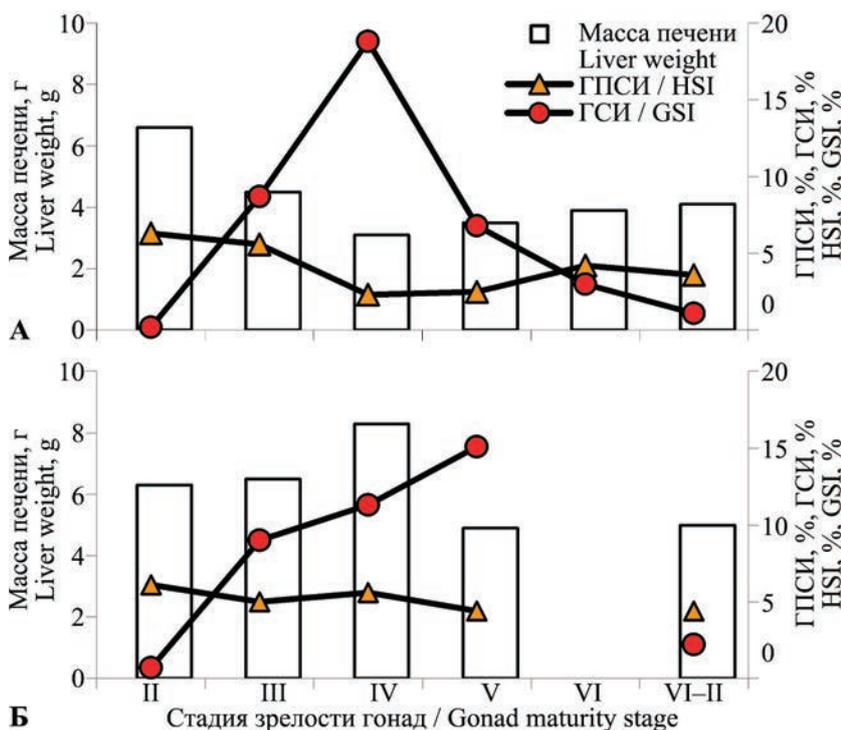


Рис. 11. Изменение массы печени, гепатосоматического и гонадосоматического индексов наваги длиной 25–35 см разных стадий зрелости. А — самцы, Б — самки
Fig. 11. The changes of the liver weight, hepatosomatic and gonadosomatic indices of Saffron cod with the body length 25–35 cm at different stages of maturity. А – males, Б – females

низким. Если сопоставить индексы печени и гонад с периодом размножения, то это еще раз говорит о том, что с приближением периода нереста на фоне значительного развития половых желез и увеличения их абсолютной и относительной массы ГПСИ закономерно уменьшается.

Сравнение показателей массы печени и ГПСИ у представителей тресковых одного размерного класса свидетельствует, что особи минтая обладают большими энергетическими ресурсами, в виде депонированного жира, чем представители других тресковых. В конце периода нагула особи минтая имеют жировой ресурс примерно в три раза превосходящий таковой у трески и наваги таких же размеров (табл. 9).

Также примечательно, что в возрасте массового созревания индекс печени минтая и, соответственно, количество накопленного жира вдвое превышают показатели трески и наваги.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Индивидуальные значения массы печени, ГПСИ минтая, трески и наваги сильно варьируют и зависят от размеров рыб, сезона и состояния зрелости гонад.

Возрастание массы печени минтая, трески и наваги происходит согласно степенной функции. Характер зависимостей неизменен для сезона, рыб разного пола и стадий зрелости гонад. Минтай и треска средних размеров имеют большие, чем более мелкие и крупные особи, показатели гепатосоматического индекса.

У минтая происходят циклические изменения физиологического состояния, связанные с интенсивностью питания и уровнем метаболических процессов в определенные фазы репродуктивного цикла. Каждый последующий нерест протекает при ином физиологическом состоянии, происходят необратимые возрастные изменения. Абсолютная

Таблица 8. Масса печени и индексы печени и гонад тресковых рыб
Table 8. The liver weight, HSI and GSI of cods

Показатель/вид, пол Index/species, sex		Минтай Walleye pollock (44–54 см)		Треска Pacific cod (60–75 см)		Навага Saffron cod (25–35 см)	
		Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females
Ноябрь November	Средняя длина, см / Mean length, cm	48,3	48,7	65,5	69,7	28,0	29,0
	Масса печени, г / Liver weight, g	60,5	66,8	216,1	353,1	3,6	8,6
	ГПСИ, % / HSI, %	9,3	10,0	6,3	8,4	2,7	5,7
	ГСИ, % / GSI, %	7,4	5,0	16,7	5,1	19,4	11,1
III стадия зрелости III stage of maturity	Средняя длина, см / Mean length, cm	48,7	49,1	66,2	68,2	29,3	30,6
	Масса печени, г / Liver weight, g	64,7	73,1	196,9	292,0	4,5	6,5
	ГПСИ, % / HSI, %	9,5	10,4	6,6	9,0	5,6	5,0
	ГСИ, % / GSI, %	6,8	5,0	11,8	9,6	8,7	9,0
Показатель/вид, пол Index/species, sex		Минтай Walleye pollock (44–54 см)		Треска Pacific cod (60–75 см)		Навага Saffron cod (25–35 см)	
		Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females
Ноябрь November	Средняя длина, см / Mean length, cm	48,3	48,7	65,5	69,7	28,0	29,0
	Масса печени, г / Liver weight, g	60,5	66,8	216,1	353,1	3,6	8,6
	ГПСИ, % / HSI, %	9,3	10,0	6,3	8,4	2,7	5,7
	ГСИ, % / GSI, %	7,4	5,0	16,7	5,1	19,4	11,1
III стадия зрелости III stage of maturity	Средняя длина, см / Mean length, cm	48,7	49,1	66,2	68,2	29,3	30,6
	Масса печени, г / Liver weight, g	64,7	73,1	196,9	292,0	4,5	6,5
	ГПСИ, % / HSI, %	9,5	10,4	6,6	9,0	5,6	5,0
	ГСИ, % / GSI, %	6,8	5,0	11,8	9,6	8,7	9,0

Таблица 9. Масса печени и ГПСИ тресковых рыб длиной 28,1–30,0 см и в возрасте массового созревания в ноябре
Table 9. The liver weight and HSI of cods with the length 28.1–30.0 cm and in the mass maturation age in November

Вид Species	Пол Sex	Длина / Length 28,1–30,0 см (cm)		Возраст массового созревания Mass maturation age		
		Масса печени, г Liver weight, g	ГПСИ, % HSI, %		Масса печени, г Liver weight, g	ГПСИ, % HSI, %
Минтай Walleye pollock	Самцы / Males	17,2	9,5	4+	44,5	11,2
	Самки / Females	19,3	10,8	5+	59,9	11,8
Треска Pacific cod	Самцы / Males	7,0	2,9	5+	85,4	6,2
	Самки / Females	6,3	2,5	5+	97,6	5,5
Навага Saffron cod	Самцы / Males	3,8	2,7	1+	3,9	2,8
	Самки / Females	10,1	5,9	1+	8,5	5,7

масса печени возрастает, однако ее относительная масса колеблется не столь значительно и достигает наибольшего уровня в средневозрастных когортах. С возрастом существенно уменьшается относительная масса депозитного жира. Амплитуда сезонных колебаний ГПСИ значительна как у молодых, так и у рыб среднего и более старшего возраста, а колебания относительной массы депозитного жира постепенно затухают.

Сезонная динамика жиронакопления у молодежи и половозрелых особей минтая и трески имеет сходный характер. Достигает максимальных значений к окончанию периода нагула, в осенний период снижается и еще более падает в период зимовки. Максимальные показатели ГПСИ у минтая и наваги отмечаются в сентябре, у трески — в августе–сентябре. Минимальные значения характерны для периода массового нереста: у минтая — в апреле, у трески — в марте, у наваги — в январе.

Динамика ГПСИ у этих видов тресковых рыб хорошо согласуется с изменениями ГСИ как в течение года, так и в зависимости от степени зрелости гонад. Максимальные показатели ГПСИ характерны для особей минтая и трески с гонадами III стадии зрелости. Наибольшие значения ГПСИ у наваги имели половозрелые особи с незрелыми гонадами. Минимальные показатели имели рыбы, гонады которых находились на стадии завершения икрометания и посленерестового восстановления.

Самцы и самки минтая и трески в ходе их годового полового цикла реализуют различные сценарии расходования и накопления жира, депонированного в печени, что выражается в изменении ГПСИ. Если максимум ГПСИ наблюдается у рыб, имеющих половые железы III стадии зрелости, то у самцов минимальные показатели специфичны для особей с текучими половыми продуктами, а у самок — после икрометания. Это может быть связано с возможностью потребления особью пищи. У завершивших недавно нерест самцов наблюдается более быстрое возрастание массы печени и ГПСИ, у самок это отмечается только на стадии посленерестового восстановления.

У самцов трески ГПСИ начинает снижаться при максимальных значениях относительной массы гонад. У самок индекс печени уменьшается при возрастании относительной массы яичников до момента икрометания.

Особь минтая обладают большими энергетическими ресурсами, в виде депонированного жира, чем одноразмерные представители трески и минтая. В возрасте массового созревания индекс печени минтая и, соответственно, количество накопленного жира вдвое превышают показатели трески и наваги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова Л.С., Балыкин П.А. 1997. Изменчивость некоторых биохимических показателей мышечной ткани минтая *Theragra chalcogramma* в связи с его биологическим состоянием // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 3. С. 407–412.
- Антонов Н.П. 2011. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. М.: ВНИРО. 244 с.
- Балыкин П.А. 2006. Состояние и ресурсы рыболовства в западной части Берингова моря. М.: ВНИРО. 143 с.
- Богоявленская М.П., Вельтищева И.Ф. 1972. Некоторые данные о возрастных изменениях в жировом и углеводном обмене трески Балтийского моря // Тр. ВНИРО. Т. 85. С. 56–62.
- Буслов А.В. 2005. Рост минтая и размерно-возрастная структура его популяций. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 224 с.
- Буслов А.В., Великанов А.Я. 2013. Промысел биоресурсов в водах Курильской гряды: современная структура, динамика и основные элементы. Минтай. Южно-Сахалинск: СахНИРО. С. 94–137.
- Варкентин А.И. 2015. Сезонная динамика зрелости гонад и показателей упитанности минтая (*Theragra chalcogramma*) в северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 180. С. 77–92.
- Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Мерзляков А.Ю. 2003. Планктон, состояние кормовой базы и питание массовых рыб эпи- и мезопелагиали Охотского моря в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 133. С. 169–235.
- Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е. 2016. Биохимический состав и калорийность минтая *Theragra chalcogramma* в Охотском море // Изв. ТИНРО. Т. 184. С. 93–104.
- Долбиш Г.А. 1954. Содержание жира и витамина А в печени трески // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 351–354.
- Золотов О.Г., Антонов Н.П. 1986. О популяционной структуре восточнокамчатского минтая / Тресковые дальневост. морей. Владивосток: ТИНРО. С. 43–50.

- Ипатов В.В. 1972. Динамика содержания липопротеидов в сыворотке и крови балтийской трески // Тр. ВНИРО. Т. 85. С. 68–73.
- Кизеветтер И.В. 1949. Технологическая характеристика минтая // Изв. ТИНРО. Т. 29. С. 67–78.
- Кизеветтер И.В. 1971. Технологическая и химическая характеристика промысловых рыб Тихоокеанского бассейна // Владивосток: Дальиздат. 298 с.
- Кривец А.Ф. 1954. Технологическая характеристика камчатской трески // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 349–351.
- Кривобок М.Н., Токарева Г.И. 1972. Динамика веса тела и отдельных органов балтийской трески при созревании половых органов // Тр. ВНИРО. Т. 85. С. 46–55.
- Миндер Л.П., Миндер Р.А. 1967. Пищевая и техническая ценность некоторых тресковых / В кн.: Технология рыбных продуктов. Тр. ПИНРО. Вып. 22. С. 39–87.
- Напазаков В.В., Чучукало В.И., Кузнецова Н.А., Радченко В.И., Слабинский А.М., Надточий В.А. 2001. Питание и некоторые черты экологии тресковых рыб западной части Берингова моря в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. Т. 128. С. 907–928.
- Новикова Н.С. 1963. Некоторые данные о жирности трески и пикши Баренцева моря // Тр. ПИНРО. Вып. 15. С. 149–162.
- Орлов А.М., Сабиров Р.М., Токранов А.М. 2011. Некоторые особенности распределения и биологии наваги *Eleginus gracilis* в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Ученые записки Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. Т. 153, кн. 2. С. 274–291.
- Пожогина П.М. 1948. Характеристика печени балтийской трески // Рыбное хозяйство. № 4. С. 41–43.
- Савин А.Б. 2014. Распределение и миграции тихоокеанской трески в западной части Берингова моря, у побережья Восточной Камчатки и в Охотском море / Сб. Тихоокеанская треска дальневосточных вод России (под ред. А.М. Орлова). М.: ВНИРО. 320 с.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1963. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. М.: Знание. 35 с.
- Сафронов С.Н. 1986. Тихоокеанская навага // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 201–212.
- Семенов Л.И. 1970. Питание тихоокеанской наваги в Охотском, Беринговом и Чукотском морях в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 71. С. 79–76.
- Сергеева Н.П., Варкентин А.И. 2016. Закономерности полового созревания, половой цикл и шкала стадий зрелости гонад тихоокеанской трески (*Gadus macrocephalus*) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 42. С. 5–31.
- Сергеева Н.П., Варкентин А.И., Буслов А.В. 2011. Шкала стадий зрелости гонад минтая. Метод. пособие. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 92 с.
- Сторожук А.Я., Шатуновский М.И. 1975. Сезонные изменения некоторых физиолого-биохимических показателей североморской сайды // Рыбное хозяйство. № 6. С. 59–62.
- Строганов А.Н., Орлов А.М. 2014. История изучения и специфика формирования популяционной структуры тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* // Сб. Тихоокеанская треска дальневосточных вод России (под ред. А.М. Орлова). М.: ВНИРО. С. 12–22.
- Строганов Н.С. 1962. Экологическая физиология рыб. М.: МГУ. Т. 1. 444 с.
- Токранов А.М. 1986. Питание восточнокамчатской трески / Тресковые дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. С. 102–111.
- Токранов А.М., Винников А.В. 1991. Особенности воспроизводства трески в прибрежных водах Камчатки // Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Сб. науч. тр. Вып. 1, ч. 2. С. 36–53.
- Токранов А.М., Толстяк А.Ф. 1990. Пищевая ниша дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* (Tilesius) в прибрежных водах Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 111. С. 114–122.
- Трофимов И.К. 2008. Динамика размерного состава наваги *Eleginus gracilis* в течение ее репродуктивного цикла в юго-западной части Берингова моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 11. С. 85–94.
- Турук Т.Н. 1972. Колебания относительного веса печени атлантической трески // Тр. ПИНРО. Вып. 28. С. 88–95.
- Чучукало В.И., Напазаков В.В. 2014. Питание и трофический статус тихоокеанской трески в дальневосточных морях России / Сб. Тихоокеанская треска дальневосточных вод России (под ред. А.М. Орлова). М.: ВНИРО. С. 212–233.
- Шатуновский М.И. 1980а. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука. 288 с.
- Шатуновский М.И. 1980б. Эколого-физиологические исследования рыб в онтогенезе / Сб. Эколо-

гия размножения и развития рыб. М.: АН СССР. С. 29–47.

Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н. 1991. Распределение охотоморского минтая различной упитанности в летний период // Рыбное хозяйство. № 9. С. 33–34.

Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н. 1994. Экспресс-методика определения упитанности минтая *Theragra chalcogramma* // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 1. С. 133–134.

Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н., Горбатенко К.М. 1994. Динамика упитанности минтая в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. Т. 116. С. 178–192.

Шевченко В.В. 1972. Динамика содержания сухого обезжиренного остатка и жира в тушке и органах североморской пикши *Melanogrammus aeglefinus* (L.) в процессе роста и созревания гонад // Вопр. ихтиологии. Т. 12. Вып. 5 (76). С. 908–916.

Шульман Г.Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть. 368 с.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дуленова Е.П. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. 426 с.

Chen A., Yochida H., Sakurai Y. 2005. Maturation, reproductive cycle, and characteristics of spawning season of saffron cod, *Eleginus gracilis* (Tilesius) in waters of Hokkaido, Japan // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. 68. P. 45–64.

Hinckley S. 1990. Variation of egg size of Walleye Pollock *Theragra chalcogramma* with a preliminary examination of the effect of size on larvae size // Fish. Bull. US. Vol. 88. P. 471–483.

REFERENCES

Abramova L.S., Balykin P.A. Variability of some biochemical parameters of the muscle tissue of *Theragra chalcogramma* pollock in connection with its biological state. *Journal of Ichthyology*, 1997, vol. 37, no. 3, pp. 407–412. (In Russian)

Antonov N.P. *Promyslovye ryby Kamchatskogo kraja: biologiya, zapasy, promysel* [Commercially harvested species of fish of the Kamchatka Region: biology, stocks and fisheries]. Moscow: VNIRO, 2011, 244 p.

Balykin P.A. *Sostoyaniye i resursy rybolovstva v zapadnoy chasti Beringova moraya* [State and Resources of Fisheries in the Western Bering Sea]. Moscow: VNIRO, 2006, 143 p.

Bogoyavlenskaya M.P., Veltischeva I.F. Some data on age-related changes in fat and carbohydrate metabo-

lism of the Baltic Sea cod. *Trudy VNIRO*, 1972, vol. 85, pp. 56–62. (In Russian)

Buslov A.V. *Rost mintaya i razmerno-voznrastnaya struktura yego populyatsiy. Petropavlovsk-Kamchatskiy* [The growth and the size-age structure of walleye pollock populations]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2005, 224 p.

Buslov A.V., Velikanov A.Y. *Promysel bioresursov v vodakh Kuril'skoi gryady: sovremennaya struktura, dinamika i osnovnye element. Mintai*. [Biological resources fishery in the waters of the Kuril ridge: modern structure, dynamics and basic elements. Walleye pollock]. Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2013, pp. 94–137.

Varkentin A.I. Seasonal dynamics of gonads maturity and indices of body condition for walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the northern part of the Okhotsk Sea. *Izvestia TINRO*, 2015, vol. 180, pp. 77–92.

Volkov A.F., Gorbatenko K.M., Merzlyakov A.Y. Plankton, the state of the food supply and nutrition of mass fish in the epi- and mesopelagic zone of the Sea of Okhotsk in the winter-spring period. *Izvestia TINRO*, 2003, vol. 133, pp. 169–235. (In Russian)

Gorbatenko K.M., Lazhentsev A.E. Biochemical composition and calorie content of pollock *Theragra chalcogramma* in the Okhotsk Sea. *Izvestia TINRO*, 2016, vol. 184, pp. 93–104. (In Russian)

Dolbish G.A. Content of fat and vitamin A in cod liver. *Izvestia TINRO*, 1954, vol. 41, pp. 351–354. (In Russian)

Zolotov O.G., Antonov N.P. Concerning the population structure of the Eastern Kamchatka walleye pollock. *Treskovye dalnevostocnykh morey* [Cod of the Far Eastern seas]. Vladivostok: TINRO, 1986, pp. 43–50.

Ipatov V.V. Dynamics of lipoprotein content in serum and blood of Baltic cod. *Trudy VNIRO*, 1972, vol. 85, pp. 68–73. (In Russian)

Kizeveter I.V. Technological characteristics of Pollock. *Izvestia TINRO*, 1949, vol. 29, pp. 67–78. (In Russian)

Kizeveter I.V. *Tekhnologicheskaya i khimicheskaya kharakteristika promyslovykh ryb tikhoookeanskogo basseyna* [Technological and chemical characteristics of commercial fish of the Pacific basin]. Vladivostok: Dalizdat. 298 s.

Krivets A.F. Technological characteristics of Kamchatka cod. *Izvestia TINRO*, 1954, vol. 41, pp. 349–351. (In Russian)

Krivobok M.N., Tokareva G.I. Dynamics of body weight and individual organs of the Baltic cod during

- the maturation of the genital organs. *Trudy VNIRO*, 1972, vol. 85, pp. 46–55. (In Russian)
- Minder L.P., Minder R.A. Food and technical value of some cod fish. Technology of fish products. *Trudy PINRO*, 1967, issue 22, pp. 39–87. (In Russian)
- Napazakov V.V., Chuchukalo V.I., Kuznetsova N.A., Radchenko V.I., Slabinsky A.M., Nadtochy V.A. Feeding and some features of ecology of gadidae fish in the Western Part of Bering Sea in the summer-autumn season. *Izvestia TINRO*, 2001, vol. 128, pp. 907–928. (In Russian)
- Novikova N.S. Some data on the fat content of cod and haddock in the Barents Sea. *Trudy PINRO*, 1963, issue 15, pp. 149–162. (In Russian)
- Orlov A.M., Sabirov R.M., Tokranov A.M. Some features of distribution and biology of cod *Eleginus gracilis* in the Pacific waters of the Northern Kuril Islands of Southeastern Kamchatka. *Uchenye zapiski Kazan University. Series: natural sciences*, 2011, vol. 153, book 2, pp. 274–291. (In Russian)
- Pozhogina P.M. 1948. Characteristics of the Baltic cod liver. *Rybnoe hozyajstvo*, 1948, no. 4, pp. 41–43. (In Russian)
- Savin A.B. 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. *Sb. Tikhookeanskaya treska dalnevostochnykh vod Rossii (pod red. Orlova A.M.)* [Coll. Pacific cod of the Far Eastern waters of Russia (edited by A. Orlov)]. Moscow: VNIRO, 2014, 320 p.
- Sakun O.F., Butskaya N.A. *Opredeleniye stadiy zrelosti i izucheniye polovykh tsiklov ryb* [Determining the stages of maturity and studying the sexual cycles of fish]. Moscow: Znaniye, 1963, 36 p.
- Safronov S.N. *Pacific saffron cod. Biologicheskiye resursy Tikhogo okeana* [The biological resources of the Pacific Ocean]. Moscow: Nauka, 1986, pp. 201–212.
- Semenenko L.I. Feeding of Pacific navaga in the Okhotsk, Bering and Chukchi seas in the winter-spring period. *Izvestia TINRO*, 1970, vol. 71, pp. 79–76. (In Russian)
- Sergeeva N.P., Varkentin A.I., Buslov A.V. *Shkala stadii zrelosti gonad minaya. Metodicheskoe posobie* [Scale of Walleye Pollock Gonad Maturity: Methodological Manual]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2011, 92 p.
- Sergeeva N.P., Varkentin A.I. Patterns of maturation, gonad maturity gradation and cycle of maturation of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*). *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2016, vol. 42, pp. 5–31. (In Russian with English abstract)
- Storozhuk A.Ya., Shatunovsky M.I. Seasonal changes in some physiological and biochemical parameters of the North Sea saithe. *Rybnoe hozyajstvo*, 1975, no. 6, pp. 59–62. (In Russian)
- Stroganov N.S. *Ekologicheskaya fiziologiya ryb* [Ecological physiology of fish]. Moscow: Publishing house of Moscow State University, 1962, vol. 1, 444 p.
- Stroganov A.N., Orlov A.M. 2014. The history of the study and the specificity of the formation of the population structure of the Pacific cod *Gadus microcephalus*. *Sb. Tikhookeanskaya treska dalnevostochnykh vod Rossii (pod red. Orlova A.M.)* [Coll. Pacific cod of the Far Eastern waters of Russia (edited by A. Orlov)]. Moscow: VNIRO, 2014, pp. 12–22.
- Tokranov A.M. Feeding of East Kamchatka cod. *Treskovyye dalnevostochnykh morey* [Cod Far East seas]. Vladivostok: TINRO, 1986, pp. 102–111.
- Tokranov A.M., Vinnikov A.V. Features of reproduction of cod in the coastal waters of Kamchatka. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 1991, vol. 1, pp. 36–53. (In Russian)
- Tokranov A.M., Tolstyak A.F. Food niche of the Far Eastern navaga *Eleginus gracilis* (Tilesius) in the coastal waters of Kamchatka. *Izvestia TINRO*, 1990, vol. 111, pp. 114–122. (In Russian)
- Trofimov I.K. Dynamics of size composition of saffron cod *Eleginus gracilis* in the course of reproductive cycle in the South-West Part of the Bering Sea. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2008, vol. 11, pp. 85–94. (In Russian)
- Turuk T.N. Fluctuations in the relative liver weight of Atlantic cod. *Trudy PINRO*, 1972, vol. 28, pp. 88–95. (In Russian)
- Chuchukalo V.I., Napazakov V.V. Nutrition and trophic status of Pacific cod in the Far Eastern seas of Russia. *Sb. Tikhookeanskaya treska dalnevostochnykh vod Rossii (pod red. Orlova A.M.)* [Coll. Pacific cod of the Far Eastern waters of Russia (edited by A. Orlov)]. Moscow: VNIRO, 2014, pp. 212–233.
- Shatunovskiy M.I. *Ekologicheskiye zakonomernosti obmena veshchestv morskikh ryb* [Ecological patterns of metabolism of marine fish]. Moscow: Nauka, 1980, 288 p.
- Shatunovskiy M.I. Ecological and physiological studies of fish in ontogenesis. *Coll. Ecology of reproduc-*

tion and development of fish. Moscow: publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, 1980, pp. 29–47.

Shvydkiy G.V., Vdovin A.N. 1991. Distribution of the Sea of Okhotsk pollock of different fatness in summer. *Rybnoe hozyajstvo*, 1991, no. 9, pp. 33–34. (In Russian)

Shvydkiy G.V., Vdovin A.N. Express-method for determining the fatness of pollock *Theragra chalcogramma*. *Journal of Ichthyology*, 1994, vol. 34, no. 1, pp. 133–134. (In Russian)

Shvydkiy G.V., Vdovin A.N., Gorbatenko K.M. The dynamics of pollock fatness in the Far Eastern seas. *Izvestia TINRO*, 1994, vol. 116, pp. 178–192. (In Russian)

Shevchenko V.V. Dynamics of the content of dry fat-free residue and fat in the carcass and organs of the North Sea haddock *Melanogrammus aeglefinus* (L.) during the growth and maturation of the gonads. *Journal of Ichthyology*, 1972, vol. 12, no. 5 (76), pp. 908–916. (In Russian)

Shulman G.Y. *Fiziologo-biokhimicheskiye osobennosti godovykh tsiklov ryb* [Physiological and biochemical features of annual fish cycles]. Moscow, 1972, 368 p.
Shuntov V.P., Volkov A.F., Temnykh O.S., Dulepova E.P. *Mintaj v jekosistemah dal'nevostochnyh morej* [Pollock in the ecosystems of Far Eastern seas]. Vladivostok: TINRO, 1993, 426 p.

Hinckley S. Variation of egg size of Walleye Pollock *Theragra chalcogramma* with a preliminary examination of the effect of size on larvae size. *Fish. Bull. US*, 1990, vol. 88, pp. 471–483.

Chen A., Yochida H., Sakurai Y. Maturation, reproductive cycle, and characteristics of spawning season of saffron cod, *Eleginus gracilis* (Tilesius) in waters of Hokkaido, *Japan. Sci. Rep. Hokkaido Fish.*, 2005, Exp. Stn. 68, pp. 45–64.

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРЕДЕЛЕНИИ МАЛЬКОВ НАВАГИ *ELEGINUS GRACILIS* И МИНТАЯ *THERAGRA CHALCOGRAMMA* И КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ УЛОВОВ РАЗНОГЛУБИННЫМ ТРАЛОМ С МЕЛКОЯЧЕЙНОЙ ВСТАВКОЙ У ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАМЧАТКИ

О.В. Новикова, А.В. Климов, В.В. Коломейцев



Вед. н. с., к. б. н.; зав. лаб.; н. с.; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО») 683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел./факс: 8 (4152) 41-27-01, 42-19-88. E-mail: Novikova.o.v@kamniro.ru

МАЛЬКИ, НАВАГА, МИНТАЙ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ЗАПАДНОКАМЧАТСКИЙ ШЕЛЬФ

По данным траловых съемок, выполненных в 2010–2017 гг., мальки наваги распределялись преимущественно в районе устьев рек, а мальки минтая — как у береговой черты, так и над большими глубинами в южной части шельфа. В 2017 г. скопления мальков наваги длиной 29,4–70,5 мм (в среднем 52,5 мм) встречались в районе работ от 14 до 195 м между 52° и 53° с. ш. Наибольшие их концентрации отмечены в местах с высоким уровнем солености, температуры и мутности воды, а также с повышенной концентрацией хлорофилла *a*. Большинство уловов мальков минтая концентрировалось между 53 и 54° с. ш. на глубинах от 20 до 195 м (в среднем 68,2 м). Максимальные скопления минтая были приурочены к зонам с повышенным содержанием кислорода и солености. Мальки обитали при среднем для исследованного района уровне хлорофилла *a*. Их размеры изменялись от 44,5 до 74,6 мм (в среднем 57,8 мм). В уловах разноглубинного трала вместе с мальками наваги и минтая зарегистрированы молодь и взрослые особи 11 видов донных и придонно-пелагических видов рыб.

SOME DATA ABOUT DISTRIBUTION OF FRY SAFFRON COD *ELEGINUS GRACILIS* AND WALLEYE POLLOCK *THERAGRA CHALCOGRAMMA* ON THE WEST COAST OF KAMCHATKA AND SPECIES COMPOSITION IN THE CATCHES OF MIDWATER TRAWL WITH A SMALL-MESHED INSERTION

Olga V. Novikova, Anton V. Klimov, Vladimir V. Kolomeytsev

Leading Scientist, Ph. D. (Biology); Head of the Lab.; Researcher; Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (“KamchatNIRO”) 683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya, 18
Tel./fax: +7 (4152) 41-27-01, 42-19-88. E-mail: Novikova.o.v@kamniro.ru

JUVENILES, SAFFRON COD, WALLEYE POLLOCK, DISTRIBUTION, WEST KAMCHATKAN SHELF

Data of trawl surveys for the period 2010–2017 revealed distribution of fry saffron cod in vicinity of river outlets, while juvenile walleye pollock was distributed either near the shore or over the deepwater area in the southern part of shelf. In 2017 aggregations of saffron cod individuals with the body length 29.4–70.5 mm (averaged 52.9 mm) were observed in the area between 52° and 53°N at the depth range 14–195 m. The aggregation densities were maximum at the plots of the highest salinity, temperature and turbidity of the water and higher chlorophyll-*a* concentration. Principal catches of juvenile walleye pollock were in the area between 53° and 54°N at the depth from 20 to 195 m (averaged 68.2 mm). The aggregation densities of juvenile walleye pollock were maximal at the plots of higher salinity and oxygen concentrations. The concentration of chlorophyll-*a* was mediate at these plots, comparing to values in the area observed. The body length of the fry varied from 44.5 to 74.6 mm (57.8 mm averaged). Besides juvenile saffron cod and walleye pollock, adult and juvenile individuals of 11 bottom and demersal-pelagic species were found in the catches of the midwater trawl.

Большинство публикаций о распределении в камчатских водах мальков наваги и минтая посвящено их обитанию в западной части Берингова моря (Балыкин и др., 1991; Соболевский и др., 1991; Шунтов и др., 1993; Балыкин, Коробкова, 1993; Балыкин, 2002; Балыкин, Варкентин, 2002; Кузнецов и др., 2004). По данным ряда авторов, наибольшее количество мальков наваги и минтая сосредоточено в Карагинском и Олюторском заливах (Балыкин, Коробкова, 1993; Балыкин, 2002).

При этом распределение обоих видов характеризуется значительным сходством (Балыкин, 2002). Пространственное распределение мальков минтая в западной части Берингова моря приурочено к водам шельфа и определяется циркуляцией вод Центрально-Берингоморского и Наваринского течений (Соболевский и др., 1991; Балыкин и др., 1991; Шунтов и др., 1993; Кузнецов и др., 2004).

Данные о характере распределения мальков минтая у западного побережья Камчатки немногочисленны.

численны (Темных, 1990; Григорьев, 1994). Так, О.С. Темных (1990), располагая материалами летних и осенних траловых съемок пелагиали Охотского моря в 1984–1986 гг., отмечала, что основные скопления мальков минтая расположены в высокопродуктивных зонах северо-восточной части Охотского моря, включая западнокамчатский шельф. С.С. Григорьевым (1994) было показано, что места наибольших скоплений мальков в августе 1988 г., пойманных кошельковым неводом, находились в южной части западнокамчатского шельфа в районе, прилегающем к устью р. Большой. Сообщения о распределении мальков наваги в исследуемом районе отсутствуют.

Таким образом, несмотря на очевидную важность, вопрос раннего онтогенеза минтая и наваги, обитающих в Охотском море, до настоящего времени остается слабо изученным. В связи с этим цель работы состояла в исследовании особенностей распределения и условий обитания мальков наваги и минтая в прибрежных водах Западной Камчатки. Для ее решения были поставлены следующие задачи: определить зависимость распределения мальков наваги и минтая от гидрологических и гидробиологических параметров, охарактеризовать размерно-массовый состав мальков указанных видов, описать сопутствующие виды рыб в уловах разноглубинного трала с мальками наваги и минтая в июле–августе 2017 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использован материал, полученный при проведении траловых учетных съемок на НИС МРТК-316 в прибрежных водах Западной Камчатки в июле 2010–2016 гг. и в августе 2017 г. при исследованиях по изучению раннего морского периода жизни лососей (табл. 1).

В процессе лова траловая система работала устойчиво в поверхностном горизонте. Длина ваверов составляла 100 м. Скорость траления была в пределах 3,1–4,6 узл. (в среднем 3,6 узл.), продолжительность лова составляла 15 мин. Для проведения работ применялся трал разноглубинный канатный 33,6/56 м с мелкоячейной вставкой с

шагом 6 мм. Верхняя подбора оснащалась гидродинамическим устройством площадью 3,12 м², нижняя — цепью массой 12,3 кг. По концам нижних крыльев устанавливались грузы-углубители массой по 15 кг каждый, представляющие собой связки цепей. В качестве распорных средств использовались траловые доски вертикально-овально-цилиндрические (ВОЦ — 2,3 м²).

Всего обработано из траловых уловов 282 экз. мальков наваги и 147 экз. мальков минтая. Выловленные мальки наваги и минтая имели вполне сформированные парные и непарные плавники, отличаясь от взрослых особей размерами и мальковой «шахматной» пигментацией, характерной для многих тресковых (Кузьмин-Караваев, 1930; Горбунова, 1954; Мухачева, 1957).

При построении карт распределения мальков наваги и минтая было использовано 162 результативных контрольных траления. Все уловы пересчитаны на 1 час траления. Для визуализации результатов исследований использовали программу Surfer 8.0.

Для анализа пространственного распределения мальков наваги и минтая в зависимости от динамики вод строили карты-схемы течений (Schlitzer, 2018). Материалом для построения средних схем геострофического переноса послужил массив ежедневных данных альтиметрических измерений в узлах регулярной сетки с шагом 1/4 градуса по широте и долготе, полученных со всех доступных спутников за период с 2010 по 2017 годы. Эти данные предоставлены Французским космическим агентством (CNES) в рамках проекта DUACS (Data Unification and Altimeter Combination System) и находятся в свободном доступе на сайте международной исследовательской программы Copernicus (Copernicus Marine Environment Monitoring Service: <http://marine.copernicus.eu/>). Методы получения, обработки и корректировки данных подробно изложены в Руководстве пользователя продукта (<http://marine.copernicus.eu/documents/PUM/CMEMS-SL-PUM-008-03-062.pdf>), а также в ряде работ (Arbic et al., 2012; Pujol et al., 2016). Информация представлена зональной и меридиональной

Таблица 1. Объем использованного материала / Table 1. The sample size used

Сроки / Time	Количество станций / Number of stations	Количество рыб, экз. / Fish number, ind.	
		Навага / Saffron cod	Минтай / Walleye pollock
Июль 2010 г. / July	62	–	2612
Июль 2012 г. / July	51	–	10 227
Июль 2016 г. / July	53	–	2349
Август 2017 г. / August	83	1793	554
Итого / Total	249	1793	15742

компонентами геострофической скорости течений. На основе полученных данных были рассчитаны средние значения для каждого месяца, в которые проводились учетные съемки (июль 2010, 2012, 2016 гг. и август 2017 г.).

Для рассмотрения сочетания фоновых характеристик, при которых уловы мальков наваги и минтая были наибольшими, использовали данные гидрологических измерений в период выполнения учетной траловой съемки в юго-западной части шельфа (51°00′–54°00′ с. ш.) с 30 июля по 11 августа 2017 г., которые выполняли с помощью гидрологического зонда Rinko-Profler ASTD-102 (JFE, Япония). Спецификация зонда представлена в таблице 2. В слое вод от поверхности до дна / 50 м измерялись температура, давление, электропроводность (соленость), уровень растворенного кислорода (мл/л), мутность (показатель, характеризующий наличие неорганических и органических тонкодисперсных взвесей, а также органических примесей или живых существ, например бактерий, фито- или зоопланктона) и концентрация хлорофилла *a* (мг/л) (показатель, характеризующий продуктивность вод (Мордасова, 2014)). Всего к обработке и анализу была принята 81 гидрологическая станция с глубиной зондирования от поверхности до дна. Зависимость распределения мальков наваги и минтая (экз./трал.) от гидрологических и гидробиологических параметров анализировали при помощи пакета программного обеспечения STATISTICA 7.0 (3D Graphs).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По имеющимся данным за август 2017 г., мальки наваги встречались в районе работ преимущественно на глубине 14–37 м между 52° и 53° с. ш. Значительное количество мальков отмечено в районе устья р. Опалы и вдоль косы, отделяющей р. Большую от Охотского моря. В этих районах их численность достигала 1200 и 2000 экз./час траления соответственно. Севернее, вблизи р. Хомути-

на, располагалось меньшее скопление мальков с максимальной численностью 320–400 экз./час траления. Небольшие скопления обнаружены и в зоне стока р. Воровской (от 60 до 140 экз./час траления) (рис. 1). В целом, мальки наваги распределялись в прибрежье вдоль шельфа, чему, возможно, способствовал сформированный в этот период гидрологический режим. Так, наибольшие скопления мальков были отмечены на прибрежных участках акватории, где на поверхности преимущественно наблюдался геострофический перенос северного направления (рис. 1).

Скопления мальков минтая, в отличие от мальков наваги, в исследуемые годы были отмечены по всему району исследования на глубине от 20 до 195 м, но места наибольших их концентраций (исключая 2012 г.) находились севернее 53° с. ш. Так, в 2010, 2016 и 2017 гг. большинство уловов мальков минтая зарегистрированы между 53° и 54° с. ш. на глубинах 57–116 м, где их количество колебалось от 560 до 3488 экз./час траления. В июле 2012 г. наибольшие скопления находились в районе 52°21′–52°54′ с. ш. с уловами от 6966 до 14 196 экз./час траления. Однако в этот период места ловов с наибольшим количеством рыб (экз./час траления) были расположены как в южной, так и в северной частях шельфа в прибрежье (район р. Митоги) и на значительном удалении от берега (рис. 2). Мальки минтая в преобладающем большинстве также обнаруживались на участках, где отмечался вдольбереговой геострофический перенос вод северного направления. Однако в 2010 и 2012 гг., в отличие от 2016 и 2017 гг., он был выражен значительно слабее и в большей степени имел вихревую структуру (рис. 2, 3).

Безусловно, влияние динамики вод на распределение мальков — очевидный фактор, однако, по нашим данным, на текущем этапе исследований по ряду объективных причин оценить его не представляется возможным.

Таблица 2. Спецификации гидрологического зонда RINKO-Profler ASTD102
Table 2. Specification of the hydrological probe RINKO-Profler ASTD102

Измеряемый параметр Measured parameter	Диапазон измерений Measurement range	Разрешение Resolution	Точность Accuracy
Давление, дбар / Pressure, dbar	0–600	0,01	±0,3%
Температура, °C / Temperature, °C	–5...+40	0,001	±0,01
Электропроводность, мСм/см Electrical conductivity, mS / cm	0–70	0,001	±0,01
Соленость, епс / Salinity, eps	0–40	0,001	±0,01
Мутность, ЕМФ / Turbidity, FTU	0–1000	0,03	±0,3
Хлорофилл <i>a</i> , мкг/л / Chlorophyll <i>a</i> , µg / l	0–400	0,01	±1%
Растворенный кислород, мг/л, % Dissolved oxygen, mg/l, %	0–20 мг/л (0–200%)	0,001 мг/л 0,01%	±2% ±2%

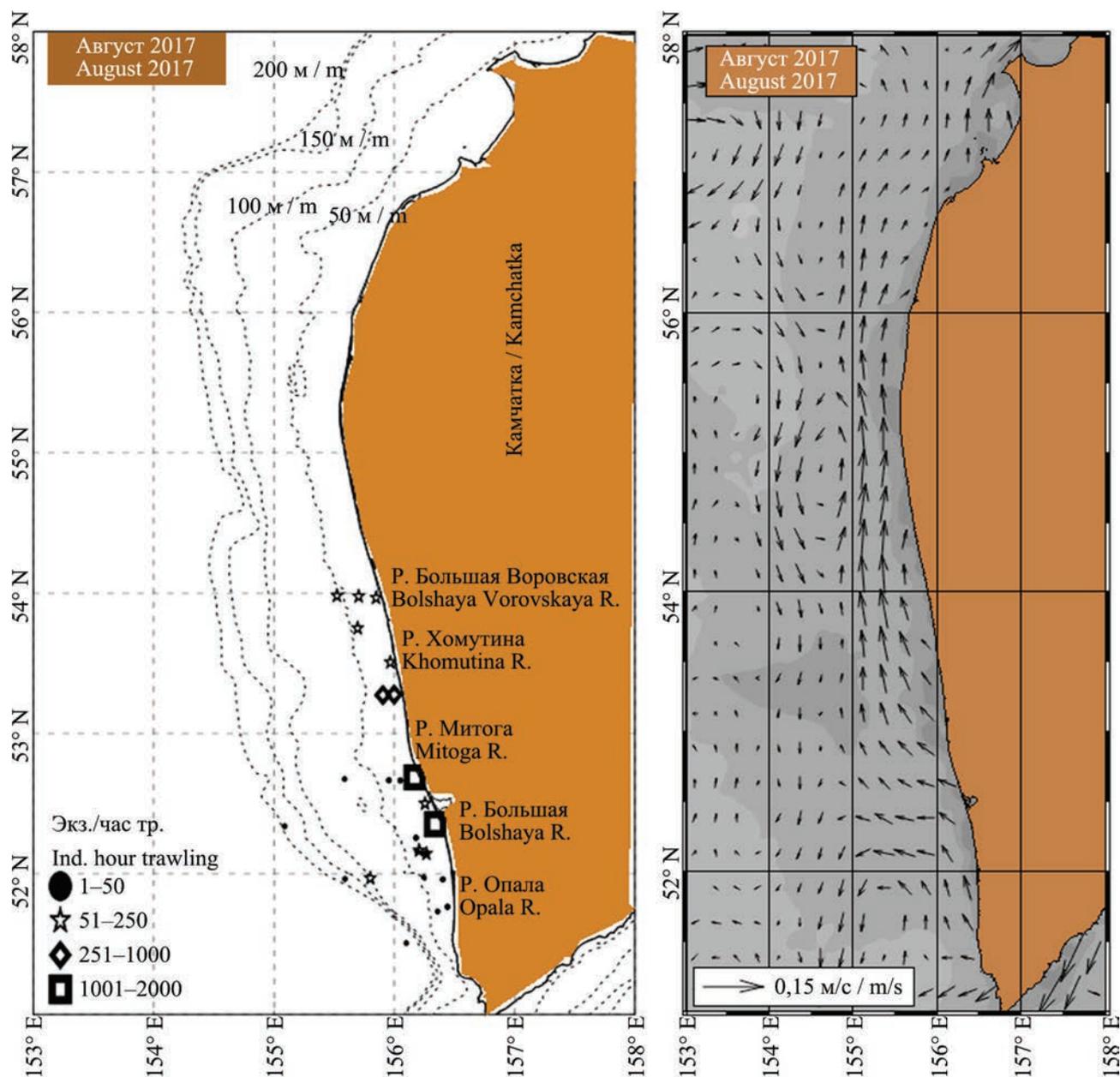


Рис. 1. Распределение уловов мальков наваги (экз./трал.) и карта течений у западного побережья Камчатки в августе 2017 г.

Fig. 1. The distribution of the catches of fry saffron cod (ind./trawl) and the map of the currents near the west coast of Kamchatka in August 2017

Характер распределения мальков минтая вдоль западнокамчатского шельфа согласуется с опубликованными данными за 1988 г. (Григорьев, 1994). Однако размеры пойманных мальков минтая кошельковым неводом над глубинами 20–200 м в августе 1988 г. уступают в размерах малькам, выловленным разноглубинным тралом над схожими глубинами в августе 2017 г. Так, по данным С.С. Григорьева (1994), длина выловленных мальков колебалась от 19 до 54 мм с преобладанием длины 40–45 мм. По нашим данным, размеры мальков минтая в траловых уловах изменялись от 44,5 до 74,6 мм (в среднем 59,8 мм) при массе от

0,5 до 2,8 г (в среднем 1,5 г) (рис. 4). Преобладали особи длиной 60–65 мм и массой 1,3–1,7 г, составляющие 60–70% от пойманных рыб. Наши результаты схожи с данными Л.М. Зверьковой (2003), которая отмечала в первой половине августа 1997 г. значительные скопления мальков минтая длиной 45–70 мм в центральной и южной частях шельфа.

Длина мальков наваги в уловах варьировала в пределах 29,4–70,5 мм. Средняя длина составляла 52,5 мм. Их масса изменялась от 0,1 до 2,5 г при среднем значении 0,9 г (рис. 5). В целом, около 80% пойманных рыб составляли особи длиной 45–60 мм и массой от 0,5 до 1,3 граммов. Связь между

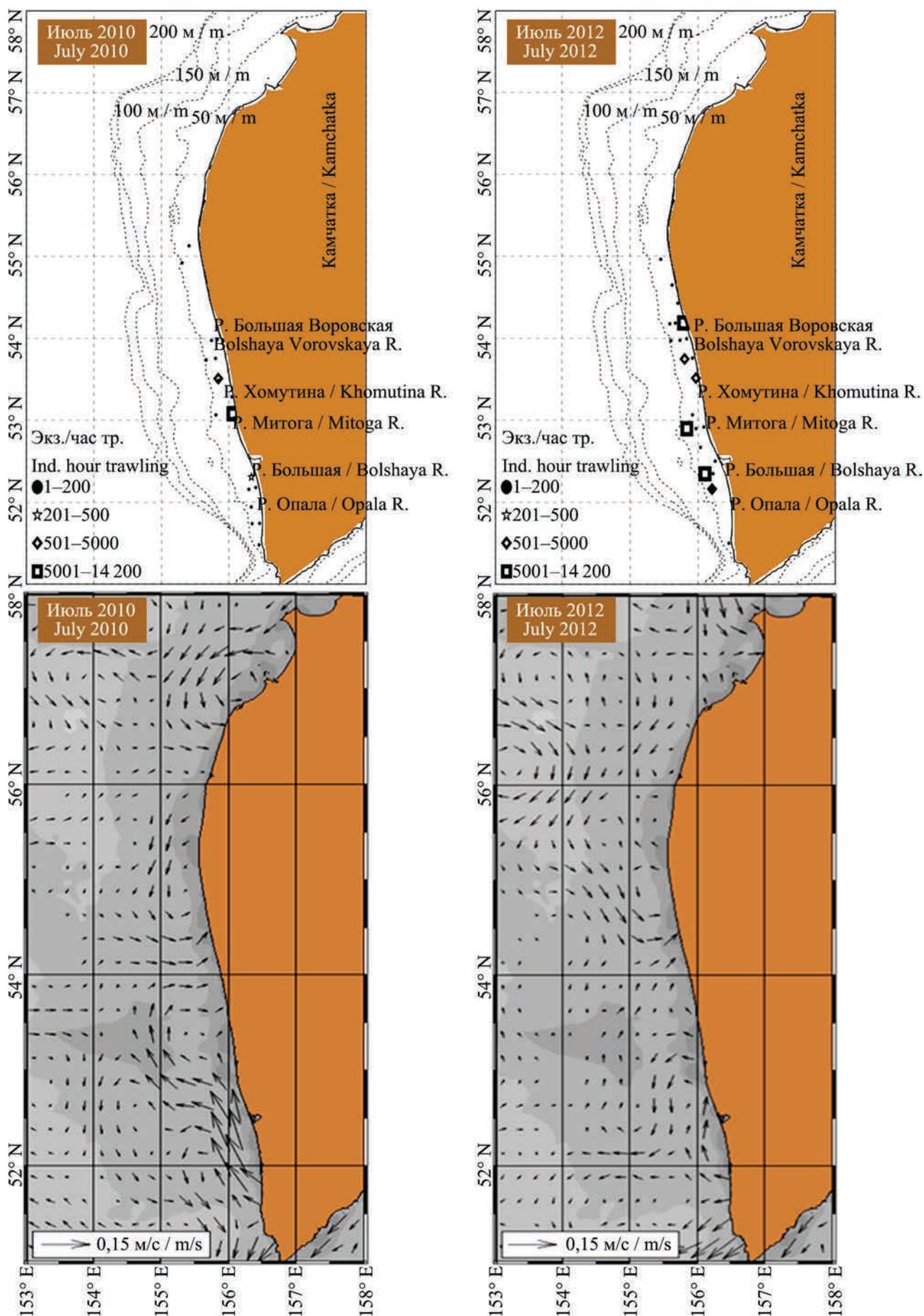


Рис. 2. Распределение уловов мальков минтая (экз./трал.) и карты течений у западного побережья Камчатки в июле 2010 и августе 2012 гг.
 Fig. 2. The distribution of the catches of fry walleye pollock (ind./trawl) the map of the currents near the west coast of Kamchatka in July 2010 and in August 2012

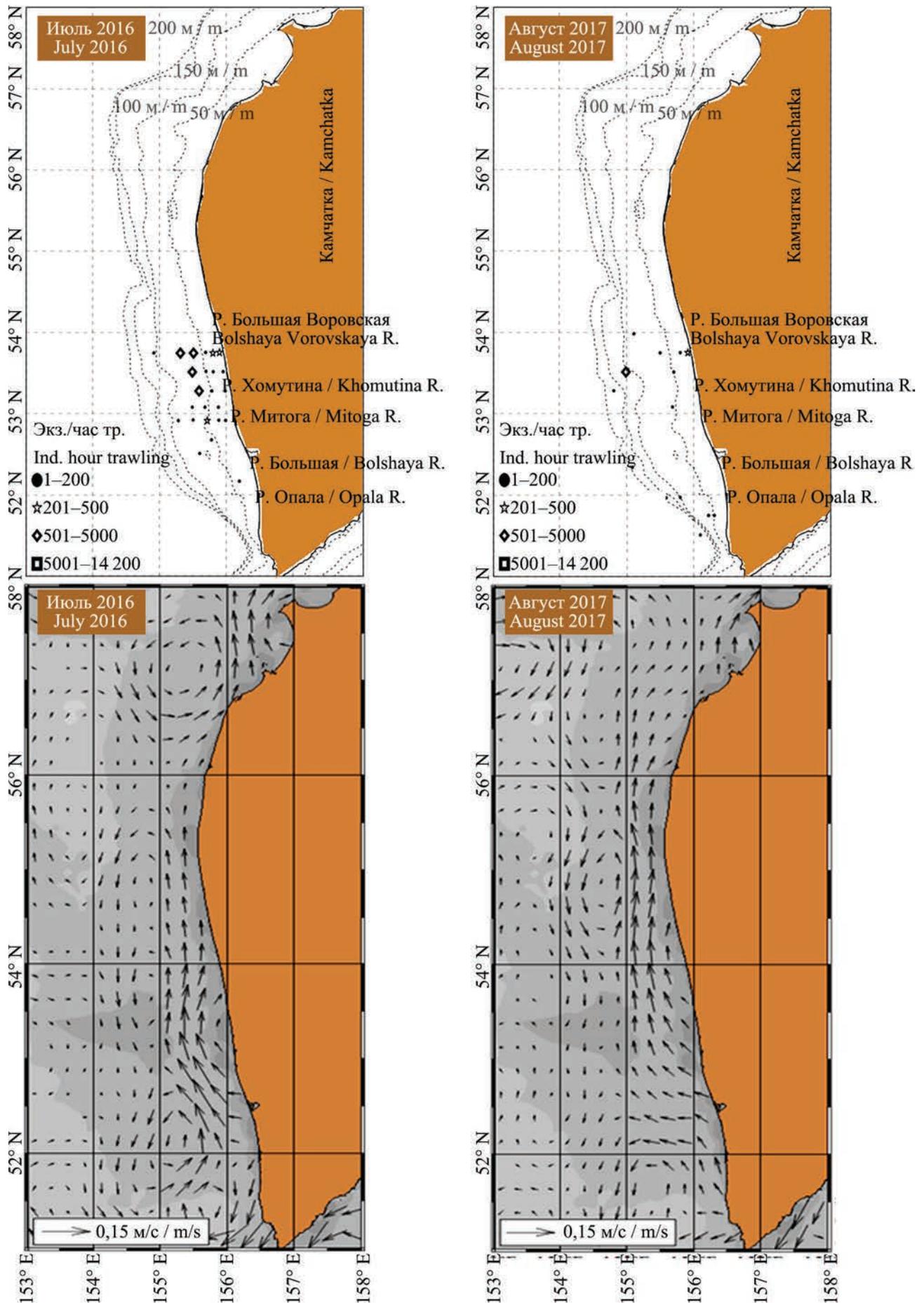


Рис. 3. Распределение уловов мальков минтая (экз./трал.) и карты течений у западного побережья Камчатки в июле 2016 и августе 2017 гг.
 Fig. 3. The distribution of the catches of fry walleye pollock (ind./trawl) the map of the currents near the west coast of Kamchatka in July 2016 and August in 2017

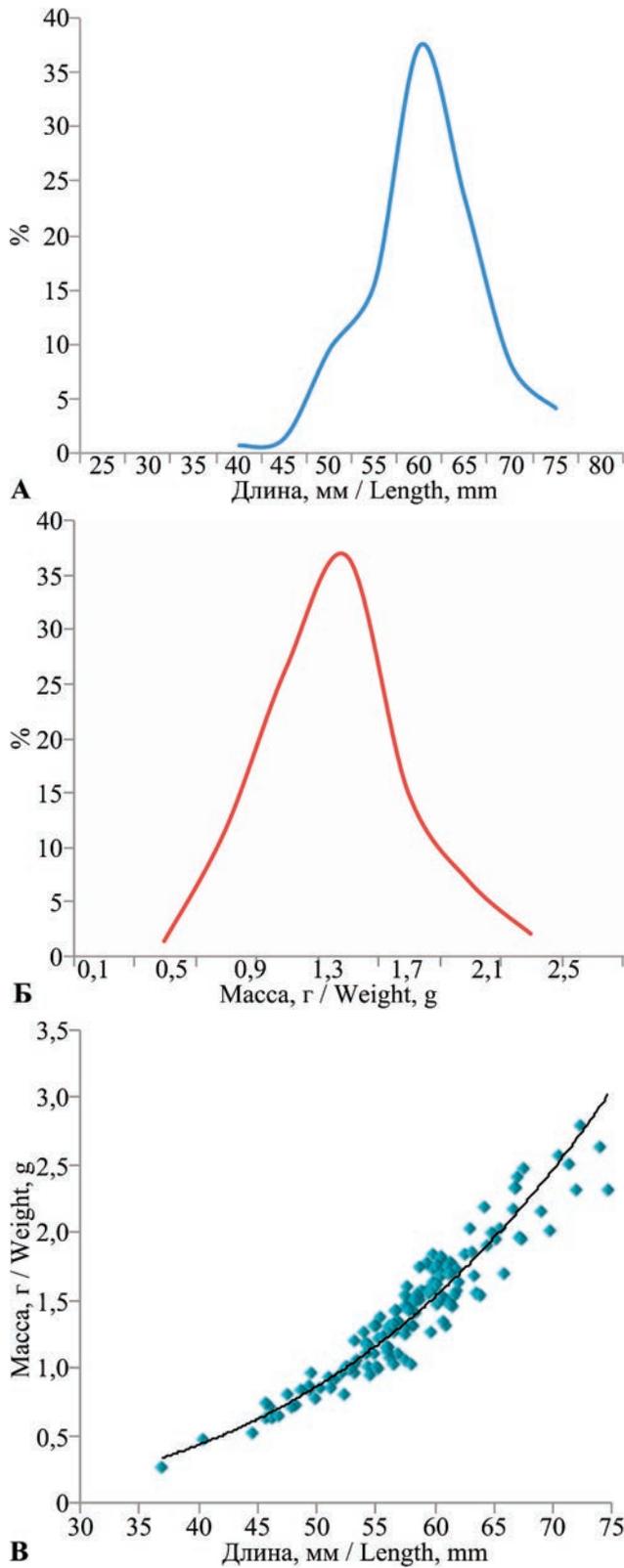


Рис. 4. Размерный (А), весовой (Б) составы и зависимость массы тела от длины (В) мальков минтая из уловов разноглубинного трала у Западной Камчатки в августе 2017 г. (N = 147 экз., средняя длина — $57,8 \pm 0,52$ мм, средняя масса — $1,42 \pm 0,04$ г)
 Fig. 4. The length (A) and weight (Б) composition and the correlation between the body weight and length (B) of fry walleye pollock in the catches of midwater trawl near Western Kamchatka in August 2017 (N = 147 ind., mean length — 57.8 ± 0.52 mm, mean weight — 1.42 ± 0.04 g)

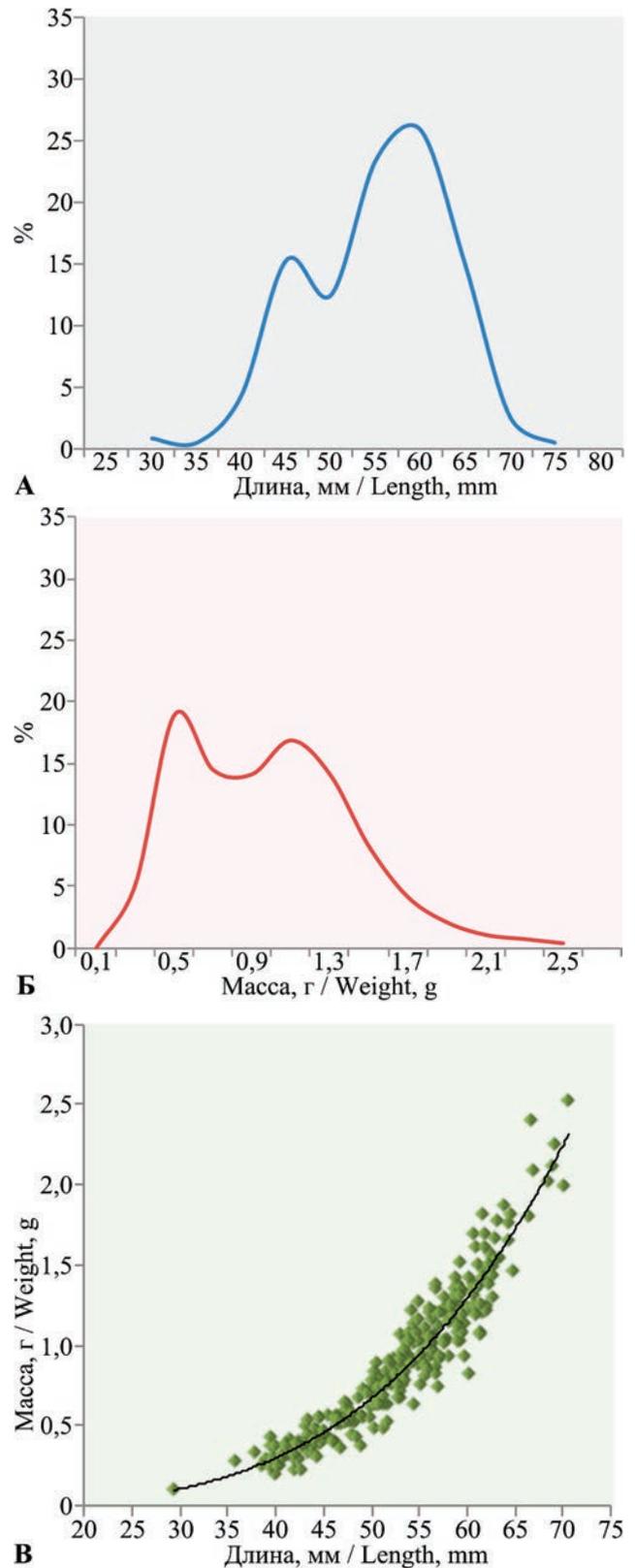


Рис. 5. Размерный (А), весовой (Б) составы и зависимость массы тела от длины (В) мальков наваги из уловов разноглубинного трала у Западной Камчатки в августе 2017 г. (N = 282 экз., средняя длина — $52,5 \pm 0,44$ мм, средняя масса — $0,91 \pm 0,03$ г)
 Fig. 5. The length (A) and weight (Б) composition and the correlation between the body weight and length (B) of fry saffron cod in the catches of midwater trawl near Western Kamchatka in August 2017 (N = 282 ind., mean length — 52.5 ± 0.44 mm, mean weight — 0.91 ± 0.03 g)

длиной и массой мальков наваги и минтая хорошо аппроксимируется кривой степенной функции по уравнениям $y = 0,0021x^{3,5956}$ ($r = 0,93$, $P < 0,001$) и $y = 0,006x^{3,0881}$ ($r = 0,94$, $P < 0,05$) соответственно (рис. 4 и 5).

По имеющимся гидрологическим данным, полученным в августе 2017 г., в юго-западном районе западнокамчатского шельфа небольшие концентрации мальков наваги облавливались в районе 52° с. ш., где придонная температура достигала $11,3^\circ\text{C}$, а соленость была минимальной (от $29,6$ до $31,1\%$). Основные скопления наваги были обнаружены в районе $52^\circ 12' - 52^\circ 56'$ с. ш. на минимальных глубинах (в среднем $19,6$ м), где наблюдалась зона с максимальной отмеченной температурой 10°C (рис. 1 и рис. 6). При этом наибольшие скопления мальков наваги отмечались в местах с высоким уровнем солености и мутности воды, а также с повышенной концентрацией хлорофилла *a* (в среднем $1,9$ мкг/л), значения которого на таких участках достигали $4,8$ мкг/л, т. е. в районах с высокой биопродуктивностью вод (рис. 6). Меньшие скопления мальков были отмечены при концентрации хлорофилла *a*, составляющей в среднем $1,2$ мкг/л.

Иная картина распределения наблюдалась у мальков минтая. Как видно из рисунка 7, распределение уловов относительно придонной температуры и глубины носит в большей степени неупорядоченный характер, без сколько-нибудь явно выраженных тенденций. Однако в отличие от мальков наваги, наибольшее количество мальков минтая было поймано в районе от $53^\circ 32' - 53^\circ 58'$ с. ш. на значительно больших глубинах (в среднем $68,2$ м) (рис. 1 и 7). В связи с этим, скопления уловов минтая были приурочены, в большинстве своем, к зонам с повышенным содержанием кислорода и солености. В то же время, уловы с максимальным количеством экземпляров мальков минтая были зафиксированы в районах как с минимальными параметрами кислорода и солености, так и с максимальными. В целом, мальки минтая отмечались при среднем для исследованного района уровне хлорофилла *a* (рис. 7).

В период учетных траловых работ в июле–августе 2017 г. в уловах отмечено всего 23 вида рыб. За время съемки по частоте встречаемости в уловах доминировали молодь лососей (78%), северный волосозуб (24%), молодь наваги (22%) и минтая (19%) (рис. 8).

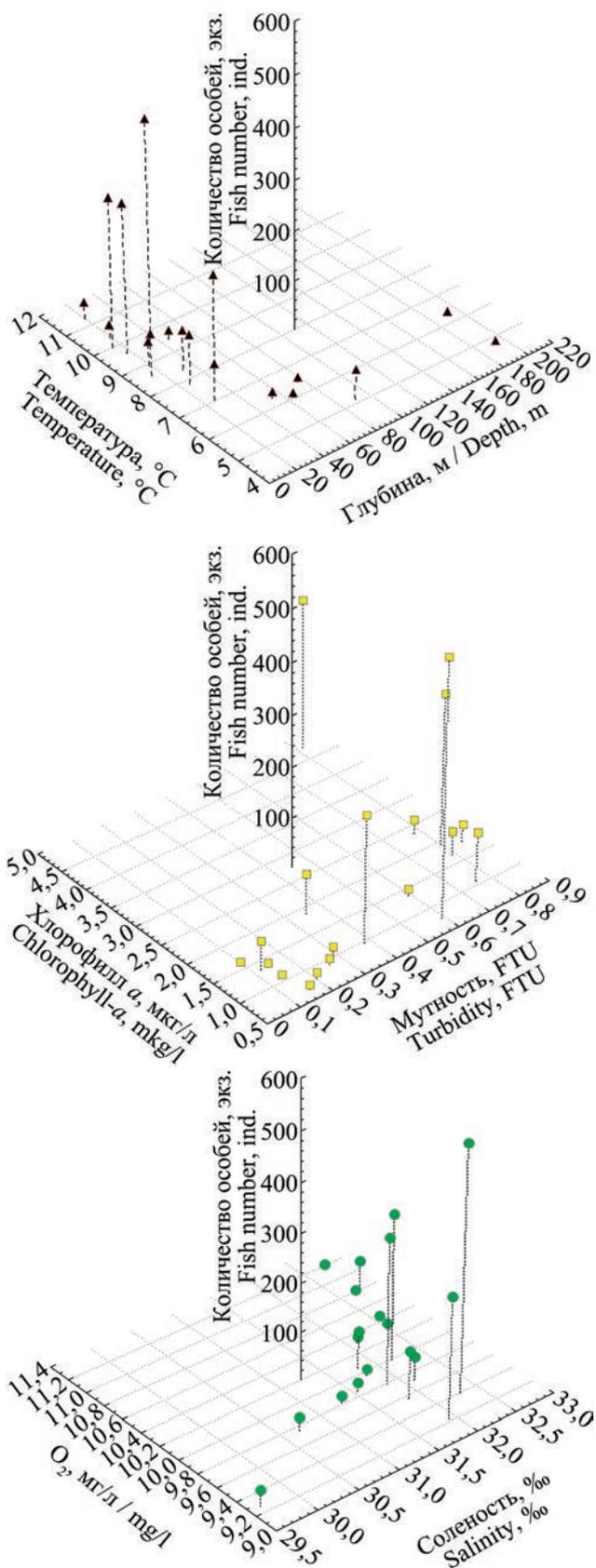


Рис. 6. Зависимость распределения мальков западнокамчатской наваги (экз./трал.) от гидрологических и гидробиологических параметров
 Fig. 6. The correlation of the distribution of fry saffron cod of Western Kamchatka (ind./trawl) and hydrological or hydrobiological indices

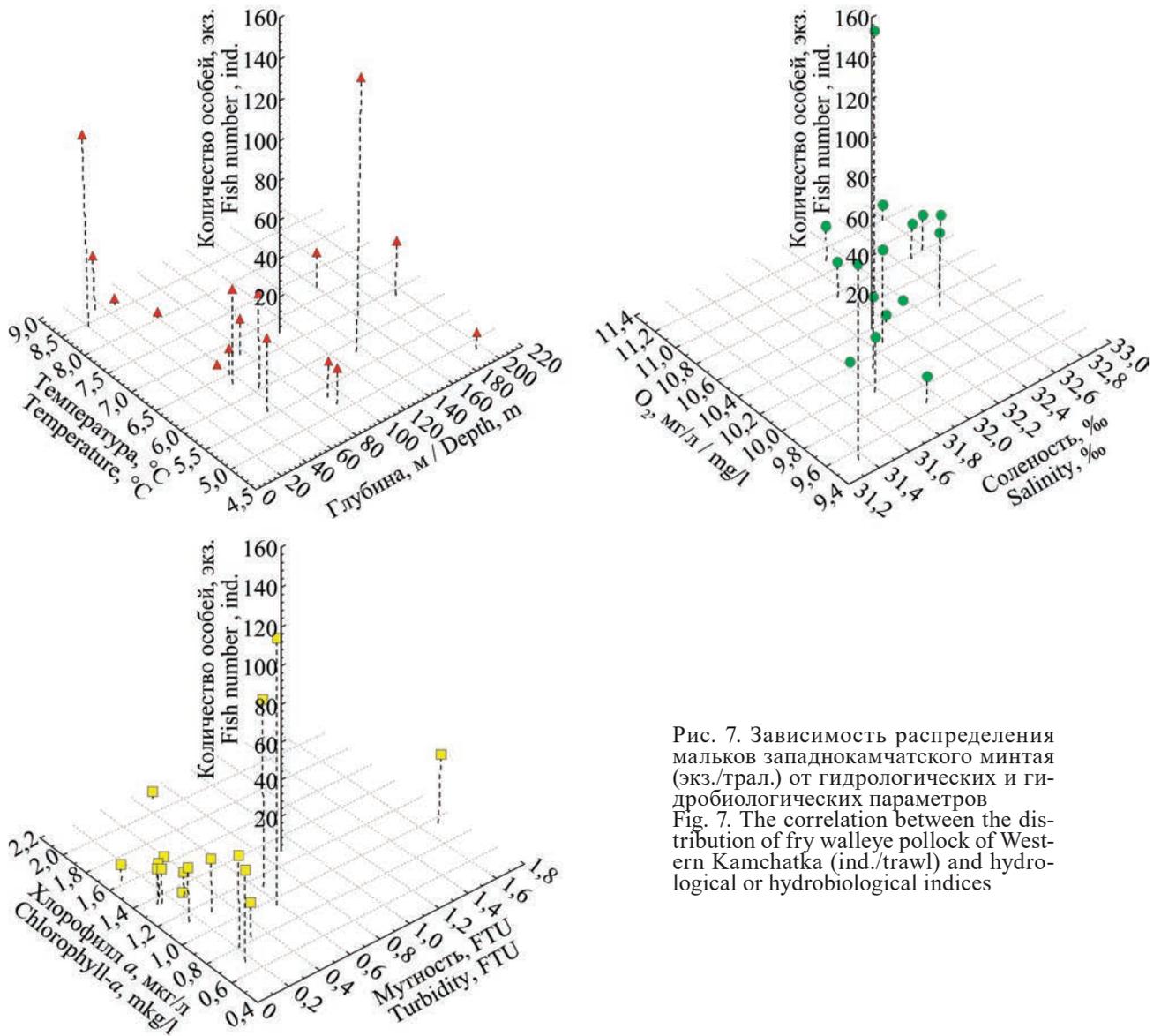


Рис. 7. Зависимость распределения мальков западнокамчатского минтая (экз./трал.) от гидрологических и гидробиологических параметров
 Fig. 7. The correlation between the distribution of fry walleye pollock of Western Kamchatka (ind./trawl) and hydrological or hydrobiological indices

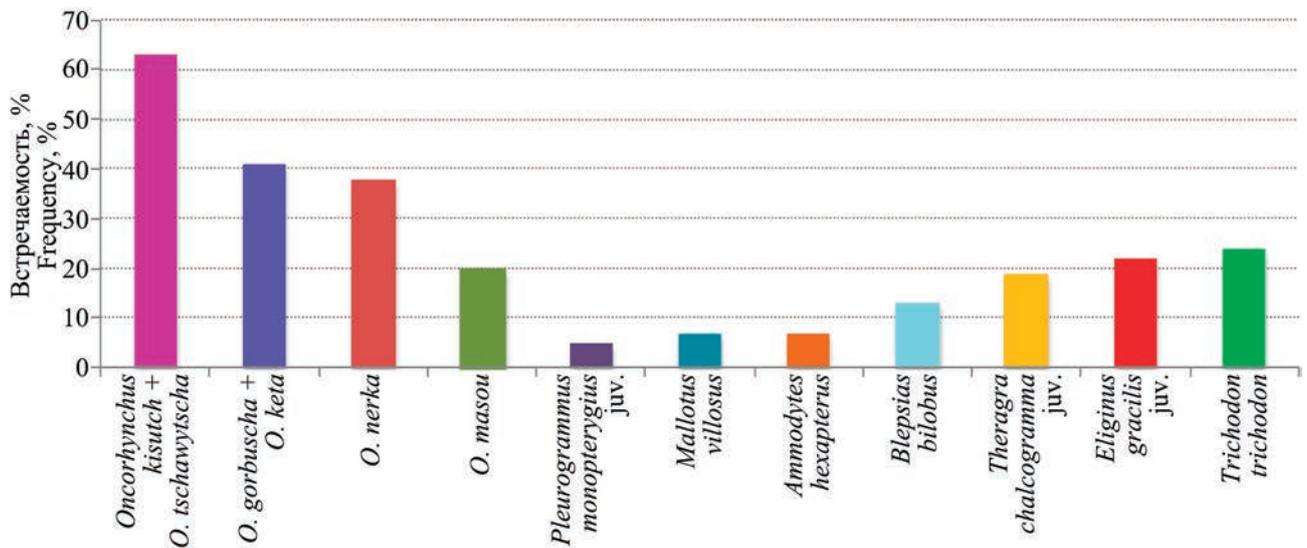


Рис. 8. Встречаемость массовых видов рыб в уловах НИС МРТК-316 с 30.07 по 11.08.2017
 Fig. 8. The frequency of the mass fish species in the catches of the R/V MRTK-316 from 30.07 to 11.08.2017

В уловах вместе с мальками наваги и минтая было зарегистрировано 11 видов донных и придонно-пелагических рыб. В ходе тралений были отмечены как их молодь, так и взрослые особи. В уловах одновременно с мальками наваги и минтая встречались мальки тихоокеанской песчанки *Ammodytes hexapterus* и северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius*. Из взрослых особей — северный волосозуб *Trichodon trichodon*, восточная зубатка *Anarhichas orientalis*, навага *Eliginus gracilis*, двулопастной бычок *Blepsias bilobus* и представители семейства камбаловых *Pleuronectidae* sp. (табл. 3). Почти в половине уловов, в которых встречались навага и минтай, присутствовали медузы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По данным траловых съемок, выполненных в 2010–2017 гг., мальки наваги встречались вдоль береговой линии шельфа, преимущественно в районе устьев рек, а мальки минтая — вдоль западнокамчатского шельфа, обнаруживая скопления как у береговой черты, так и над большими глубинами в южной части шельфа. Мальки наваги и минтая обнаруживались на участках, где отмечался вдольбереговой геострофический перенос вод северного направления.

Мальки наваги длиной 29,4–70,5 мм (в среднем 52,5 мм) встречались в районе работ повсеместно преимущественно на глубине 14–27 м между 52° и 53° с. ш. с максимальной отмеченной температурой 11 °С. Наибольшие скопления мальков наваги отмечались в местах с повышенными уровнями солености, мутности воды и хлорофилла *a*.

Размеры мальков минтая в уловах изменялись от 44,5 до 74,6 мм (в среднем 57,8 мм). Большинство уловов мальков минтая было отмечено между 53° и 54° с. ш. на глубинах от 20 до 195 м (в среднем 68,2 м). В зонах их наибольших скоплений отмечалось повышенное содержание кислорода и солености.

В уловах разноглубинного трала вместе с мальками наваги и минтая было зарегистрировано 11 видов донных и придонно-пелагических видов рыб. В ходе тралений были отмечены как их молодь, так и взрослые особи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балыкин П.А. 2002. Распределение сеголеток тресковых рыб и сельди в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 1188–1198.
- Балыкин П.А., Балыкина Н.В., Бонк А.А. 1991. Распределение и рост молоди сельди и минтая в первые месяцы жизни // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 1. Ч. 1. С. 133–143.
- Балыкин П.А., Варкентин А.И. 2002. Распределение икры, личинок и сеголеток минтая *Theragra chalcogramma* (Gadidae) в северо-западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 42. Вып. 6. С. 798–805.
- Балыкин П.А., Коробкова Д.В. 1993. О разнокачественности сеголеток минтая Карагинского и Олюторского заливов // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 2. С. 177–183.
- Горбунова Н.Н. 1954. Размножение и развитие минтая *Theragra chalcogramma* // Тр. ИО АН СССР. Т. 11. С. 139–195.

Таблица 3. Сопутствующие виды рыб в уловах разноглубинного трала с мальками наваги и минтая в июле–августе 2017 г.

Table 3. Associated fish species in the midwater trawl catches of fry saffron cod and walleye pollock in June–August 2017

Вид / Species	<i>Eleginus gracilis</i> , juv.	<i>Theragra chalcogramma</i> , juv.
<i>Ammodytes hexapterus</i>	*	
<i>Ammodytes hexapterus</i> , juv.	*	*
<i>Anarhichas orientalis</i>	*	*
<i>Blepsias bilobus</i>	*	*
<i>Eliginus gracilis</i>	*	*
<i>Eliginus gracilis</i> , juv.		*
<i>Mallotus villosus</i>		*
<i>Medusae</i>	*	*
<i>Osmerus dentex</i>	*	
<i>Pleurogrammus monopterygius</i> , juv.	*	*
<i>Pleuronectidae</i>	*	*
<i>Salvelinus malma</i>		*
<i>Theragra chalcogramma</i>		*
<i>Theragra chalcogramma</i> , juv.	*	
<i>Trichodon trichodon</i>	*	*
<i>Trichodon trichodon</i> , juv.	*	

- Григорьев С.С. 1994. Распределение икры, личинок и мальков минтая на западнокамчатском шельфе в июне–августе 1988 г. // Изв. ТИНРО. Т. 115. С. 118–122.
- Зверькова Л.М. 2003. Минтай. Биология, состояние запасов. Владивосток: ТИНРО. 248 с.
- Кузнецов М.Ю., Николаев А.В., Борец Л.А. 2004. Осеннее распределение и вертикальные миграции сеголеток минтая в северо-западной части Берингова моря по результатам тралово-акустических съемок в 1997–2001 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 139. С. 91–101.
- Кузьмин-Караваяев Г.А. 1930. Мальки наваги Восточного Мурмана // Тр. Научного института рыбного хозяйства. Т. 5. Вып. 4. С. 83–86.
- Мордасова Н.В. 2014. Косвенная оценка продуктивности вод по содержанию хлорофилла // Тр. ВНИРО. Т. 152. С. 41–56.
- Мухачева В.А. 1957. Материалы по развитию дальневосточной наваги (*Eleginus gracilis* Tilesius) // Тр. Института океанологии. Т. 20. С. 356–370.
- Соболевский Е.И., Чеблукова Л.В., Радченко В.И. 1991. Пространственное распределение сеголеток минтая в западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 5. С. 766–755.
- Темных О.С. 1990. Пространственное распределение сеголеток минтая в Охотском море // Биология моря. № 5. С. 59–64.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дуленова Е.П. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. 426 с.
- Arbic B.K., Scott R.B., Chelton D.B., Richman J.G., Shriver J.F. 2012. Effects on stencil width on surface ocean geostrophic velocity and vorticity estimation from gridded satellite altimeter data // J. Geophys. Res. Vol. 117. C03029. DOI: 10.1029/2011JC007367. Copernicus Marine Environment Monitoring Service: <http://marine.copernicus.eu/>
- Pujol M.-I., Faugère Y., Taburet G., Dupuy S., Pelloquin C., Ablain M., Picot N. 2016. DUACS DT2014: the new multi-mission altimeter data set reprocessed over 20 years // Ocean Sci. Vol. 12. P. 1067–1090. DOI: 10.5194/os-12-1067-2016
- Schlitzer R. 2018. Ocean Data View, <https://odv.awi.de>.
- Balykin P.A. The distribution of juvenile of walleye pollock, pacific cod, saffron cod and pacific herring in the Western Bering Sea. *Izvestiya TINRO*, 2002, vol. 130, part I, pp. 1188–1198. (In Russian)
- Balykin P.A., Balykina N.V., Bonk A.A. Distribution and growth of juvenile herring and walleye pollock in the first months of life. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 1991, vol. 1, part I, pp. 133–143. (In Russian with English summary)
- Balykin P.A., Varkentin A.I. Distribution and growth of juvenile herring and walleye pollock in the first months of life. Distribution of eggs, larvae, and juvenile of the pollock *Theragra chalcogramma* (Gadidae) in the northwestern part of the Bering Sea. *Journal of Ichthyology*, 2002, vol. 42, issue 6, pp. 798–805.
- Balykin P.A., Korobkova D.V. On the different quality of pollock underyearlings in Karaginsky and Olyutorsky bays. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 1993, vol. 2, pp. 177–183. (In Russian with English summary)
- Gorbunova N.N. Reproduction and development of pollock *Theragra chalcogramma*. *Trudy Instituta Okeanologii AS USSR*, 1954, vol. 11, pp. 139–195.
- Grigoriev S.S. Distribution of eggs, larvae and fry of pollock on the western Kamchatka shelf in June–August 1988. *Izvestiya TINRO*, 1994, vol. 115, part I, pp. 118–122. (In Russian)
- Zverkova L.M. *Mintai. Biologiya, sostoyanie zapasov* [Walleye Pollock. Biology, Stock Abundance]. Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2003, 248 p.
- Kuznetsov M.Y., Nikolayev A.V., Boretz L.A. Autumnal distribution and vertical migrations of age-0 walleye pollock in the northwestern Bering Sea by results of trawl-acoustic surveys in 1997–2001. *Izvestiya TINRO*, 2004, vol. 139, pp. 91–101. (In Russian)
- Kuzmin-Karavayev G.A. Navaga fry of the Eastern Murman. *Trudy VNIRO*, 1930, vol. 5, issue 4, pp. 83–86. (In Russian)
- Mordasova N.V. Indirect Estimation of Water Productivity by the Chlorophyll Content. *Trudy VNIRO*, 2014, vol. 152, pp. 41–56. (In Russian)
- Mukhacheva V.A. Materials on the development of the Far Eastern navaga (*Eleginus gracilis* Tilesius). *Trudy Instituta Okeanologii AS USSR*, 1957, vol. 20, pp. 356–370. (In Russian)
- Sobolevsky E.I., Cheblukova L.V., Radchenko V.I. Spatial distribution of juvenile of walleye pollock in the western part of the Bering Sea. *Journal of Ichthyology*, 1991, vol. 31, issue 5, pp. 766–755.
- Temnykh O.S. Spatial distribution of juvenile of walleye pollock in the Sea of Okhotsk. *Russian Journal of Marine Biology*, 1990, no. 5, pp. 59–64. (In Russian)

REFERENCES

Shuntov V.P., Volkov A.F., Temnykh O.S., Dulepova E.P. *Mintaj v jekosistemah dal'nevostochnyh morej* [Pollock in the ecosystems of Far Eastern seas]. Vladivostok: TINRO, 1993, 426 p.

Arbic B.K., Scott R.B., Chelton D.B., Richman J.G., Shriver J.F. Effects on stencil width on surface ocean geostrophic velocity and vorticity estimation from gridded satellite altimeter data. *J. Geophys. Res.*, 2012, vol. 117. C03029. DOI: 10.1029/2011JC007367.

Copernicus Marine Environment Monitoring Service: <http://marine.copernicus.eu/>

Pujol M.-I., Faugère Y., Taburet G., Dupuy S., Pelloquin C., Ablain M., Picot N. DUACS DT2014: the new multi-mission altimeter data set reprocessed over 20 years. *Ocean Sci.*, 2016, vol. 12, pp. 1067–1090. DOI: 10.5194/os-12-1067-2016

Schlitzer R. 2018. Ocean Data View, <https://odv.awi.de>.

Статья поступила в редакцию: 04.04.2019

Статья принята после рецензии: 19.11.2020

УДК 597.553.2

DOI: 10.15853/2072-8212.2020.59.39-50

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ И ПИТАНИЯ МОЛОДИ КЕТЫ В Р. КИЧИГЕ (СЕВЕРО-ВОСТОК КАМЧАТКИ) В 2017–2019 ГГ.**Е.С. Воронова, Т.Н. Травина, А.М. Бирюков**

*Ст. спец.; вед. спец.; ст. спец.; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО»)
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел.: 8 (4152) 41-07-74. E-mail: voronova.e.s@kamniro.ru, travina.t.n@kamniro.ru*

МОЛОДЬ, КЕТА, ПРЕСНОВОДНЫЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ, ДИНАМИКА СКАТА, РАЗМЕРНО-МАССОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ, ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ, ИНТЕНСИВНОСТЬ ПИТАНИЯ, ДРИФТ, БЕНТОС

По данным ихтиологических работ, проведенных в бассейне р. Кичиги в весенне-летний период 2017–2019 гг., впервые получены следующие результаты: охарактеризована динамика ската молоди кеты, в т. ч. суточная; проанализированы качественные показатели скатывающихся сеголетков; представлен анализ питания покатной молоди; отмечено влияние гидрологического режима в весенне-летний период на интенсивность питания сеголетков. Также отмечено, что условия для ската кеты в 2018 г. были наиболее благоприятными, что, вероятно, могло положительным образом повлиять на дальнейшую выживаемость молоди.

CHARACTERIZATION OF FEEDING AND DOWNSTREAM MIGRATION OF JUVENILE CHUM SALMON IN THE KICHIGA RIVER (NORTH-EASTERN KAMCHATKA)**Ekaterina S. Voronova, Tatiana N. Travina, Anton M. Biryukov**

*Senior specialist; Leading specialist; Senior specialist; Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography ("KamchatNIRO")
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18
Tel.: +7 (4152) 41-07-74. E-mail: voronova.e.s@kamniro.ru, travina.t.n@kamniro.ru*

JUVENILE CHUM SALMON, FRESHWATER PERIOD OF LIFE, DOWNSTREAM MIGRATION DYNAMICS, LENGTH-WEIGHT CHARACTERISTICS, HEDROLOGICAL CONDITIONS, FEEDING INTENSITY, DRIFT, BENTHOS

Analysis of the data of fish biology spring-summer researches in the Kichiga river basin in the period 2017–2019 for the first time brought results as next: characterized dynamics of chum salmon juvenile downstream migration, including daily dynamics, revealed qualitative characteristics of the underyearlings, described diet of the juvenile migrants, demonstrated effects of the spring-summer hydrological regime on the intensity of the underyearling feeding. Also noted, that the conditions for the downstream migration of chum salmon in 2018 were maximum favourable, and most likely that could enhance later juvenile survival.

Данные, включающие информацию по исследованиям покатной миграции тихоокеанских лососей, дают представление о мощности ската и, что немаловажно, качестве скатившейся молоди, что позволяет судить о ее выживаемости на ранне-морском этапе развития. В первую очередь это касается видов с коротким пресноводным периодом жизни, в том числе кеты.

До 2017 г. в Карагинском районе Камчатского края единственным водотоком, где ежегодно проводились исследования покатной миграции молоди лососей, являлась р. Хайлюля, расположенная в южной части Карагинского залива. Однако в силу большой протяженности данного района одной «реперной» реки недостаточно. В этой связи начаты исследовательские работы в бассейне

р. Кичиги, расположенной в северной части Карагинского залива.

Цель работы — выявление особенностей покатной миграции кеты в р. Кичиге. В соответствии с поставленной целью решались следующие задачи:

- охарактеризовать динамику ската, в том числе суточную;
- изучить качественные показатели сеголетков,
- проанализировать питание молоди.

Материалы ихтиологических работ, проведенных на р. Кичиге в весенне-летний период 2017–2019 гг., могут применяться в качестве сопутствующей информации к данным при прогнозировании возвратов поколений кеты на северо-восточном побережье полуострова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалами послужили ихтиологические данные, сбор которых проводился на р. Кичиге (Карагинская подзона, Карагинский залив) в весенне-летний период (конец мая – начало июля) 2017–2019 гг. Данный водоток, протяженностью 69 км, впадает в мелководный залив Кичигинский в северной части Карагинского залива и имеет общее устье с р. Белой, протекающей севернее (Ресурсы..., 1973; Отчет экспедиции..., 1955; Тиллер, 1977). Описываемая река является водотоком горного типа, притоки — горного и тундрового типа. Русло реки, образующее много проток и рукавов, заводей и стариц, извилистое, при выходе в море образует лиман, который некоторое время служит местом нагула молоди лососей после ската в море (Сметанин, 1991).

Место проведения работ находится в 23 км от общего устья рр. Кичига и Белая. Учет покатной молоди осуществляли по стандартной методике для малых и средних рек с использованием прямоугольных мальковых ловушек со сторонами входного отверстия 75×50 см (Инструкция о порядке проведения..., 1987). Выловленных рыб фиксировали 4%-м раствором формальдегида. Всего за весь период наблюдений было отловлено и промерено 1820 экз., изучено 409 желудков (таблица 1). Биологический анализ рыб проводили стандартными методами (Правдин, 1966).

В 2019 г. были отобраны пробы дрифта и бентоса. Дрифт отбирали в местах, где проводился отлов молоди лососей (в нижнем течении). Данный участок русла пролегает в равнинной заболоченной местности и имеет заиленное дно. Бентосные пробы отбирали выше по течению в 5–7 километрах от места сбора проб молоди и дрифта.

Расчет общего количества скатывающейся молоди осуществляли по формуле:

$$N = \frac{M \times T \times W}{t \times S};$$

где M — количество мальков, пойманных за период лова, экз.; T — время периода ската молоди, мин; W — площадь сечения реки, охватывающая

зону ската молоди, м²; t — время экспозиции ловушки, мин; S — площадь входного отверстия, м².

Анализ питания молоди кеты в реках проводили на материалах, собранных в 2017–2019 гг. Частоту встречаемости различных кормовых компонентов рассчитывали в процентах от числа питавшихся рыб. Значение отдельных пищевых объектов в питании рассчитывали в долях от их общего количества и общей массы пищи и как среднее число жертв, съеденных одной питавшейся рыбой; средние общие индексы наполнения желудков — с учетом не питавшихся особей (Методическое пособие..., 1974).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика ската кеты в р. Кичигу в 2017–2019 гг.

В 2017 г. массовый скат кеты начался в конце мая одновременно с началом паводка (рис. 1), когда уровень воды составлял около 20 см от меженного, а температура воды в среднем достигала 3,6 °С. Покатная миграция стартовала довольно резко; в первые несколько дней скатилось около 20% молоди. Далее в динамике ската отмечено еще два скачка, во время которых в сумме мигрировало еще около 25% рыб (8-го и 12-го июня). Во второй половине июня покатная миграция протекала относительно равномерно. В целом мощность ската снижалась пропорционально увеличению уровня воды в реке.

По данным Л.О. Завариной (2007, 2008), большая часть кеты (около 90%) скатывается примерно в течение 27 дней, поэтому можно предположить, что в течение 30 дней (с 25 мая по 24 июня) скатилось ориентировочно 90% рыб, т. е. около 12 млн экз. кеты.

В 2018 г. покатная миграция молоди кеты также началась в последних числах мая при «низкой» воде и температуре воды, равной 3,2 °С. Увеличение мощности ската сопровождалось последовательным нарастанием уровня воды в реке (рис. 2). Как отмечают некоторые авторы, постепенное нарастание паводка может сопутствовать выжи-

Таблица 1. Объем материала по количеству проб молоди кеты и ее питания в р. Кичиге в 2017–2019 гг., в т. ч. по кормовой базе в 2019 г.

Table 1. The sample size of juvenile chum salmon individuals and their stomachs analyzed in 2017–2019 and of the forage base analyzed in the Kichiga River in 2019

	2017	2018	2019
Количество собранного материала (молоди), экз. / Number of (juvenile) fish analyzed	457	620	744
Количество обработанных желудков / Number of stomachs analyzed	116	134	159
Кол-во бентосных проб / Number of benthic samples	–	–	2
Кол-во проб дрифта / Number of drift samples	–	–	6

ваемости молоди лососей во время покатных миграций, т. к. исключаются резкие перепады температуры воды и увеличение мутности, что, скорее всего, не приводит к угнетению условий обитания (Леванидов, 1964). За период ската отмечено два мощных пика (7 и 15 июня), во время которых скатилась примерно половина учтенных сеголеток. Расчетная численность молоди кеты в 2018 г. составила около 30 млн рыб.

Характеризуя условия ската молоди лососей в 2019 г., стоит отметить, что зима выдалась мало-снежной, а окончание весны (время начала ската) — достаточно теплым, что привело к раннему

сходу снега и интенсивному прогреву вод. Температура речной воды в конце мая была выше таковой по сравнению с двумя годами ранее почти на 1 °С, а температура воздуха — на 4 °С. В связи с благоприятными погодными условиями, установившимися в мае, скат молоди кеты стартовал практически на неделю раньше предыдущих упомянутых лет — 24 мая, при «высокой» воде и ее температуре, равной 4 °С (рис. 3). Массово молодь «покатилась» при достаточно интенсивном паводке, а пик ската пришелся на конец мая при средней температуре воды 4,1 °С. Расчетная численность покати-ков кеты в 2019 г. составила около 16,5 млн рыб.

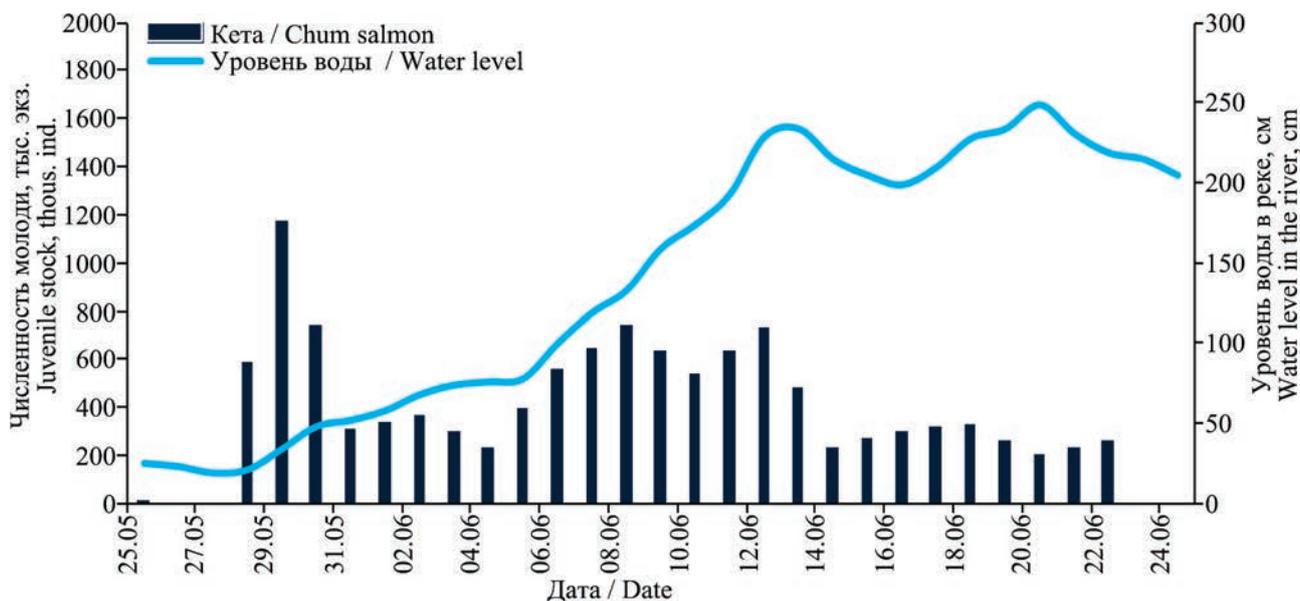


Рис. 1. Динамика ската молоди кеты в р. Кичиге в 2017 г.
Fig. 1. The dynamics of the juvenile chum salmon downstream migration in the Kichiga River in 2017

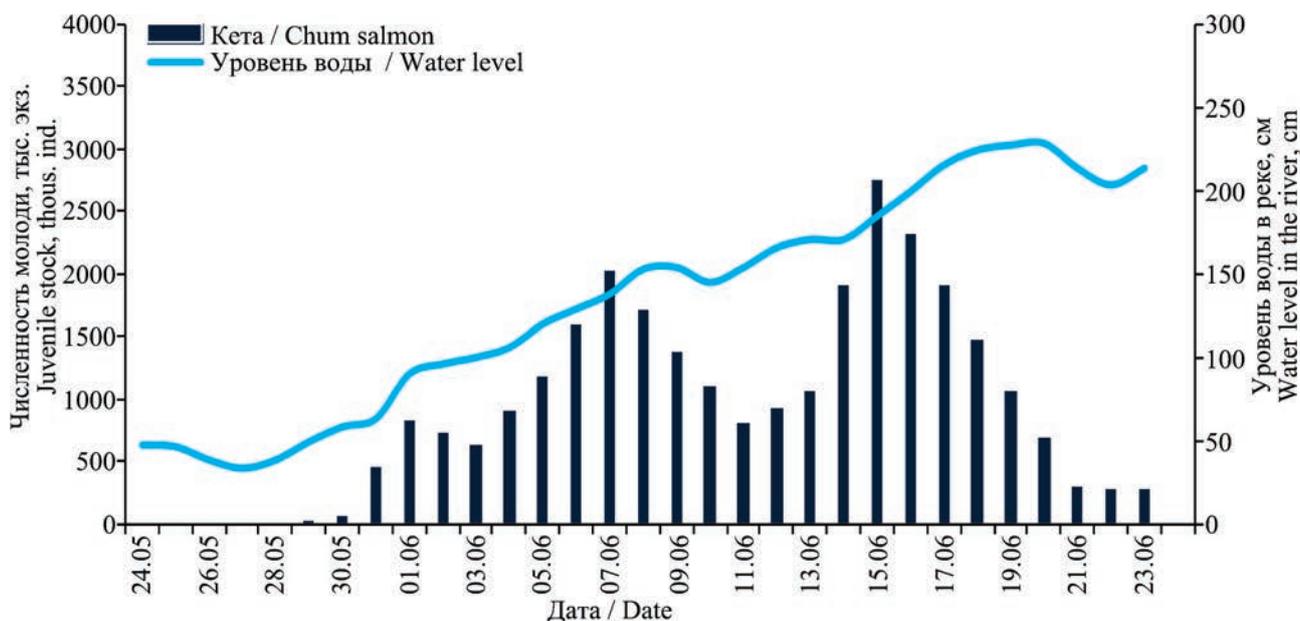


Рис. 2. Динамика ската молоди кеты в р. Кичиге в 2018 г.
Fig. 2. The dynamics of the juvenile chum salmon downstream migration in the Kichiga River in 2018

Многие исследователи (Николаева, 1968; Волобуев, 1984; Гриценко и др., 1987; Карпенко, Николаева, 1989; Каев, 2003; Павлов и др., 2010; Канзепарова и др., 2015) утверждают, что покатная миграция кеты в реках происходит, как правило, в темное время суток. Начинается она с наступлением темноты (около 22:00 ч) и заканчивается с рассветом (около 05:00 ч), а самая высокая интенсивность ската наблюдается с 23:00 до 01:00–02:00 ч. По результатам мониторинговых работ на р. Кичиге выявили, что для данного водотока отсутствие освещенности также является определяющим фактором в интенсивности ската в течение суток. Первые покатники отмечались в уловах с наступлением сумерек, максимальная мощность ската регистрировалась ночью — в самое темное время суток, с 01:00 до 04:00 ч, далее при наступлении рассвета интенсивность ската резко снижалась (рис. 4).

Анализ размерно-массового состава сеголеток в 2017 г. показал, что длина тела рыб коле-

балась в пределах от 28 до 44 мм, масса — от 0,14 до 0,7 г (табл. 2), модальная размерная группа составляла 36–38 мм при массе 0,30–0,40 г. В начале июня в ловушку попался единственный крупный сеголеток длиной 46 мм и массой 1,07 г. Можно предположить, что он относится к ранней (весенней) форме кеты. Возможно, данная особь относится к числу молоди, которая вышла из нерестовых бугров в период неблагоприятных условий и задержалась на мелководье. Это отмечали и другие исследователи (Гриценко и др., 1987).

В период ската 2018 г. молодь кеты была чуть крупнее сеголеток, скатившихся годом ранее. Длина тела рыб изменялась в пределах 29–49 мм, масса — 0,24–0,7 г, модальная размерная группа составляла 36–39 мм при массе 0,35–0,45 г.

В 2019 г., несмотря на относительно невысокую длину тела, сеголетки в массе скатывались достаточно упитанными; при длине в пределах 32–

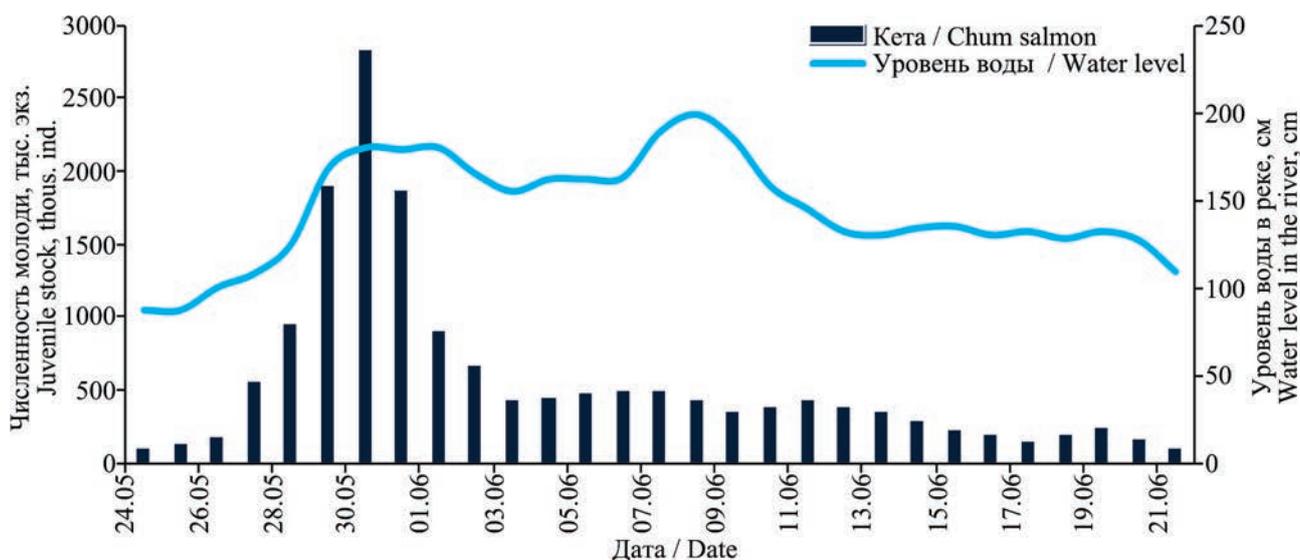


Рис. 3. Динамика ската молоди кеты в р. Кичиге в 2019 г.

Fig. 3. The dynamics of the juvenile chum salmon downstream migration in the Kichiga River in 2019

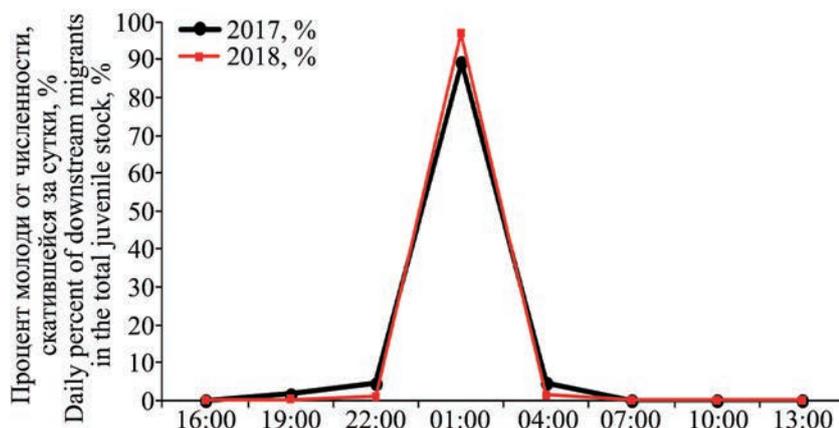


Рис. 4. Суточная динамика ската молоди кеты в р. Кичиге в 2017–2018 гг.
Fig. 4. Daily dynamics of juvenile chum salmon downstream migration in the Kichiga River in 2017–2018

45 мм масса варьировала от 0,26 до 0,84 г., модальный размер составлял 37–39 мм и 0,39–0,54 г.

Питание молоди кеты в период покатной миграции в р. Кичиге

Большинство исследований питания молоди лососей проводится из неводных обловов с участков рек с замедленным течением (ключи, плесы, заводи, затопленные поймы). Именно на таких биотопах молодь кеты нагуливается и держится значительными скоплениями, усиленно питаясь (Леванидов, Леванидова, 1951; Семко, 1954; Николаева, 1968, 1972; Чебанова, 1988, 2002; Карпенко, Николаева, 1989; Заварина, 1993; Чебанова и др., 2004; Введенская и др., 2003, 2004). В данной работе авторами проанализированы пробы по питанию молоди кеты, отобранные в основном русле, где гидрологический режим реки значительно отличается от такового прибрежных участков.

Как правило, пищевые спектры молоди кеты довольно широкие (регистрируется свыше 80 видов беспозвоночных). В бассейнах камчатских рек молодь кеты питается амфибиотическими насекомыми, такими как хирономиды, веснянки, поденки, ручейники, мошки. Нередко в составе пищи молоди встречаются наземные насекомые, ракообразные и прочие бентосные беспозвоночные, а также молодь рыб (малоротая корюшка, трехглая колюшка, карась). Проведенные в 2005 г. работы по изучению питания молоди лососей в р. Хайлюле показали, что самыми распространенными пи-

щевыми компонентами кеты в основном потоке являются амфибиотические насекомые, из которых наиболее часто встречаются личинки хирономид (Заварина и др., 2009).

Как показали наши исследования, проведенные в основном потоке р. Кичиги (2017–2019 гг.), кета во время ската питается, но количество потребляемых организмов несколько ниже, чем у молоди, нагуливающейся на участках с замедленным течением в других водотоках Камчатки. Например, в 2018 г. в р. Хайлюле, относящейся также к водотоку горного типа, средний индекс наполнения желудков (ИНЖ) у сеголеток кеты составил 276,9‰. В то же самое время у молоди из р. Кичиги эти показатели составили всего 173‰. Возможно, существует зависимость, определяющая интенсивность питания от скорости течения, т. е. чем выше скорость потока, тем сложнее захватить потенциальную пищу. Подобные взаимосвязи отмечала Т.Л. Введенская с соавторами (2003) в р. Паратунке; наполнение желудков у мигрирующей молоди кеты (в потоке) ниже, чем у рыб, отловленных у берега.

В.Я. Леванидов отмечал, что на количество потребляемых лососями организмов в период ската, в том числе в предгорных и горных притоках, влияет водность рек (1964). В годы относительно небольших паводков биомасса бентоса увеличивается, причем значительно возрастает биомасса таких гидробионтов, как личинки хирономид, веснянки и поденки. В годы обильных паводков

Таблица 2. Средние размерно-массовые показатели молоди кеты в 2017–2019 гг.
Table 2. The average length-weight characteristics of juvenile chum salmon in 2017–2019

2017				2018				2019			
Даты отлова Sampling dates	Средняя длина, мм Average length, mm	Средняя масса, г Average weight, g	Количество рыб в пробе Fish number in sample	Даты отлова Sampling dates	Средняя длина, мм Average length, mm	Средняя масса, г Average weight, g	Количество рыб в пробе Fish number in sample	Даты отлова Sampling dates	Средняя длина, мм Average length, mm	Средняя масса, г Average weight, g	Количество рыб в пробе Fish number in sample
–	–	–	–	24.05	35,8	0,42	2	24.05	36,6	0,39	48
–	–	–	–	–	–	–	–	26.05	37,6	0,41	50
29.05	34,8	0,35	13	28.05	39,1	0,55	3	28.05	36,6	0,40	50
31.05	35,9	0,33	4	30.05	37,5	0,45	46	30.05	37,1	0,42	50
02.06	46,0	1,07	1	01.06	37,4	0,46	43	01.06	36,9	0,41	50
04.06	37,5	0,41	1	03.06	37,2	0,45	49	03.06	36,5	0,38	50
06.06	37,1	0,39	51	05.06	37,9	0,44	45	05.06	36,9	0,40	46
08.06	37,0	0,38	41	07.06	37,1	0,40	56	07.06	36,6	0,40	50
10.06	36,7	0,38	48	09.06	37,3	0,39	51	09.06	36,6	0,46	49
12.06	37,0	0,35	48	11.06	37,2	0,40	50	11.06	37,0	0,40	50
14.06	36,8	0,37	53	13.06	37,6	0,38	49	13.06	37,3	0,42	50
16.06	37,7	0,36	57	15.06	38,8	0,42	50	15.06	37,0	0,42	45
18.06	37,8	0,39	51	17.06	37,1	0,39	52	17.06	36,8	0,39	31
20.06	37,1	0,35	35	19.06	37,0	0,38	52	19.06	36,8	0,40	50
22.06	36,0	0,36	39	21.06	37,6	0,39	20	21.06	37,2	0,42	24
24.06	37,1	0,35	15	23.06	37,8	0,40	52	23.06	39,4	0,54	50

при относительно резком увеличении уровня и скоростей течения воды в реке, а следовательно, и мутности, большая часть организмов для скатывающейся молоди становится менее доступной.

При анализе интенсивности питания кеты во время ската в р. Кичиге на протяжении трех лет отмечали высокие индивидуальные различия в количестве потребляемой пищи. Среди рыб, пойманных в ловушку, наряду с особями, у которых ИНЖ достигали нескольких сотен продецимилле (‰), фиксировались экземпляры фактически с пустыми желудками. Доля таких рыб в разные годы в среднем составляла от 21,5 до 46,5% (табл. 2). По данным В.В. Чебановой, численность и биомасса бентосных организмов в реках полуострова в среднем составляют около 6,5 тыс. экз./м² и 4,5 г/м² соответственно (2009). Иными словами, обеспеченность молоди лососей пищей в горных и предгорных реках не высокая.

В 2017 г. скат начался 28 мая при довольно «низкой воде» (уровень в начале ската составлял всего 20 см от межени). В это время молодь кеты довольно интенсивно питалась, доля рыб с пустыми желудками не превышала 20%, а средний ИНЖ составлял 144‰. Увеличение уровня воды началось с 6 июня, первый пик паводка наступил уже через неделю и составил 250 см от межени. Как видно из таблицы 3, чаще всего сеголетки с пустыми желудками встречались во время максимальных подъемов уровня воды. Наиболее часто на протяжении всего ската в пище рыб присутствовали личинки хирономид, а их частота встречаемости варьировала от 81 до 100%. В желудочно-кишечных трактах зарегистрировано свыше 40

видов различных беспозвоночных, в т. ч. 23 вида личинок хирономид, 4 вида поденок и 2 вида веснянок. Основными компонентами в пище были личинки хирономид, поденок, а также куколки хирономид, различные воздушные и наземные насекомые; их доля составляла от 7 до 48,5% от общей массы пищевого комка. Среди личинок хирономид преобладали *Micropsectra gr. praecox* и *Orthocladus trigonolabius*, а среди поденок чаще отмечали *Ameletus sp.* Немаловажное значение в пище также занимали наземные и воздушные беспозвоночные, такие как имаго хирономид, личинки бабочек, пауки, листоблошки. В течение всего периода в спектре питания происходили изменения. Было отмечено, что, начиная со второй декады июня, доля хирономид в пище уменьшалась с 77% до 23% от общей массы пищевого комка, с 10 по 20 июня в желудках увеличивалась доля личинок поденок и веснянок, а в конце ската стали преобладать воздушные и наземные насекомые.

В 2018 г. покатная миграция началась раньше — 24 мая, уровень воды в этот период по отношению к межени составил 47 см. В начале ската сеголеток с пустыми желудками отмечено не было. Средний ИНЖ был достаточно высоким — 237,2‰. Паводок начался несколько раньше, чем в 2017 г. — 1 июня. Увеличение уровня воды протекало без резких колебаний и достаточно продолжительно, максимальный уровень отмечен только в конце ската и составил 228 см. Именно в этот период произошло значительное сокращение пищевых компонентов в желудках. Средний ИНЖ составлял 39,3‰, но доля рыб с пустыми желудками существенно не изменилась

Таблица 3. Изменения интенсивности питания молоди кеты во время ската
Table 3. The dynamics of the juvenile chum salmon feeding intensity during the downstream migration

	2017		2018		2019	
	ИНЖ, ‰ Index of fullness	Доля пустых желудков, % Empty stomachs percent, %	ИНЖ, ‰ Index of fullness	Доля пустых желудков, % Empty stomachs percent, %	ИНЖ, ‰ Index of fullness	Доля пустых желудков, % Empty stomachs percent, %
Начало ската молоди кеты Beginning of chum salmon downstream migration	144,8	20	237,2	0	74,8	30
Начало паводка High water beginning	53,5	40	179,4	20	74,8	30
Первый пик паводка High water 1 st peak	36,8	60	39,3	30	55,0	60
Второй пик паводка High water 2 nd peak	23,6	50	—	—	3,9	80
Средние значения за период подъема уровня воды High water period average meanings	103,6	30	154,7	23	39,4	67
В конце ската молоди кеты At the end of chum salmon downstream migration	141,3	20	116,7	20	452,7	0

(табл. 2). Максимальный ИНЖ отмечен в середине июня, когда в спектре питания регистрировалось наибольшее количество видов гидробионтов, особенно часто встречались: *Chironomidae pupae*, *Ameletus sp.*, *M. gr. praecox*, *Diplocladius cultriger*.

Необходимо подчеркнуть, что в 2018 г. численность скатившейся молоди кеты была выше по сравнению с таковой в 2017 и 2019 гг., а потребление пищи во время покатной миграции, и особенно во время паводка, было достаточно интенсивным. В дни миграций максимальных численностей рыб средние ИНЖ были достаточно высокими и достигали 214‰. Можно предположить, что при высокой численности молоди возникает проблема нехватки пищи. Вследствие чего средние ИНЖ у покатников в период миграции должны уменьшаться, а количество рыб с пустыми желудками — увеличиваться. Однако, несмотря на распространенные представления о недостатке пищи и, тем более, о потенциальной нехватке кормовых компонентов в годы ската высокочисленных поколений молоди в реках полуострова, важно учитывать гидрологические процессы, сопутствующие скату. В начале июня 2018 г., когда численность уценных сеголеток за исследовательский период была максимальной, доля рыб с пустыми желудками оказалась минимальной, а средние ИНЖ — выше по сравнению с другими годами (табл. 4). По-видимому, несмотря на достаточно высокую плотность скатывающихся рыб, при плавном и продолжительном паводке адаптация молоди кеты к изменяющимся условиям обитания, а именно к скорости течения и мутности воды в реке, происходила успешней.

В 2019 г. сроки старта покатной миграции кеты, совпавшие со сроками начала ската 2018 г.,

пришлись на начало интенсивно нарастающего паводка. Параллельно с этим возрастала и скорость течения в реке. Вероятно, в это время из-за столь раннего и резкого подъема уровня воды происходил вынос сеголеток из небольших заводей, ключей. Именно в начале ската большая часть скатывающейся молоди не питалась, доля рыб с пустыми желудками достигала 80%. Скорее всего, наличие абсолютного большинства рыб с пустыми желудками в пробах связано с резко изменившимися гидрологическими условиями, к которым молодь не успела адаптироваться. В желудках у сеголеток во время максимального подъема уровня воды отмечены единичные экземпляры личинок хирономид, а на протяжении всего паводка на их долю приходилось 47–87% от всей массы пищевого комка. Видовое разнообразие за этот период представлено скудно, в основном это личинки и куколки хирономид, поденки. После спада паводка молодь начала активнее потреблять пищу. Доля рыб с пустыми желудками сократилась и в среднем составила не более 22%. Кроме этого, средние ИНЖ увеличились до 177‰, а в конце ската расширился и спектр питания, куда вошли не только различные виды личинок и куколок, но и имаго хирономид и веснянок.

Также наряду с отловом молоди были отображены пробы дрифта. Данный участок русла пролегает в равнинной заболоченной местности и местами имеет заиленное дно. В бентосе, как и в дрифте, по численности и биомассе во время ската преобладали личинки хирономид. На их долю в среднем приходилось более 83% от всей численности гидробионтов, а по биомассе в бентосе — 48%, в дрифте — 64%. Видовой состав бентосных организмов в дрифте был значительно шире, но

Таблица 4. Состав пищи молоди кеты в р. Кичиге в 2017–2019 г.
Table 4. The composition of the juvenile chum salmon forage in the Kichiga River in 2017–2019

Компоненты пищи Forage components	2017		2018		2019	
	ЧВ*, %	ДМ**, %	ЧВ, %	ДМ, %	ЧВ, %	ДМ, %
<i>Chironomidae larvae</i>	92,9	48,5	100,0	60,8	81,3	35,8
<i>Chironomidae pupae</i>	64,3	7,8	93,3	18,1	37,5	18,9
<i>Alia Diptera larvae</i>	14,2	0,2	20,0	1,4	6,2	2,0
<i>Ephemeroptera larvae</i>	71,4	15,5	93,3	10,1	87,5	18,1
<i>Plecoptera larvae</i>	21,4	7,9	33,3	2,3	25	4,1
Наземные и воздушные беспозвоночные Terrestrial and aerial invertebrates	71,4	19,9	53,3	6,9	68,8	21,0
Прочие / Others	21,1	0,2	20,0	0,4	18,8	0,1
Количество желудков, шт. / Number of stomachs	116		135		159	
ИНЖ*** ср., ‰ (min–max) Index of stomach fullness*** av., ‰ (min–max)	97,2 (23,6–244,1)		173 (34,2–350,2)		73,3 (2,0–452,7)	
Пустые желудки, % / Empty stomachs, %	27,6		21,5		46,5	

Примечание / Note: ЧВ* — частота встречаемости кормовых организмов / Occurrence frequency of the forage organisms; ДМ** — доля объекта по массе / Weight contribution of the object; ИНЖ*** — индекс наполнения желудка / Index of stomach fullness

наиболее массовыми были *Micropsectra* gr. *praecox*, *Diplocladius cultriger* и *Orthocladius* (s.str.) *yugashimaensis*. На протяжении трех лет наблюдений в пище покатоной молоди кеты чаще всего встречались следующие организмы: имаго, куколки и личинки хирономид, среди которых преобладали как по численности, так и по биомассе *M. gr. Praecox*; а также поденки *Ameletus* sp. Именно эти виды доминировали в дрефте в районе

учетных работ 2019 г. В горных и предгорных реках в бентосе преобладают реофильные виды. Структура сообществ макрозообентоса для холодноводных горных водотоков характеризуется преобладанием высокогорных стенобионтов и абсолютным доминированием хирономид рода *Diamesa* (Чебанова, 2009). Доля же диамезин в пище была невысокой (табл. 5). Преобладание в пище у молоди кеты *M. gr. praecox* и *Ameletus* sp. указывает на

Таблица 5. Видовой состав беспозвоночных в бентосе, дрефте и в питании молоди кеты в р. Кичиге в 2019 г.
Table 5. The composition of the invertebrate species in benthos, drift and stomachs of chum salmon in the Kichiga River in 2019

Таксон Taxon	Дрифт Drift		Бентос Benthos		В желудках In stomachs	
	% по N	% по B	% по N	% по B	ДМ, %	ЧВ, %
Aphidinae	0,4	0,4				
Collembola	0,2	0,1	0,5	0,3		
Diplura			0,5	0,3		
Araneae			0,5	1,8		
Misidae imago					0,9	6,3
Coleoptera imago	0,2	0,5				
Chironomidae imago	0,8	1,1			16,7	62,5
Alia Diptera imago					3,5	18,8
Chironomidae pupae	1,8	3,3	0,5	1,5	18,9	37,5
<i>Rhithrogena sibirica</i>			1,7	26,8		
<i>Ameletus</i> sp.	2,0	3,9	1,2	2,8	18,1	87,5
Plecoptera					0,2	6,3
<i>Suwallia</i> sp.					1,5	12,5
<i>Taenionema japonicum</i>	0,6	8,2	0,5	4,0	2,4	12,5
<i>Dicranota (D.) bimaculata</i>	0,2	2,2			0,7	6,3
Psychodidae	0,4	1,5			1,3	6,3
Simuliidae (larvae)	0,6	0,1	2,8	1,2		
<i>Cyclops</i> sp.	0,2	0,0				
Harpacticoida	0,2	0,0				
Nematoda	0,6	0,0				
Planaria	0,6	13,3	1,2	7,7		
Oligochaeta	2,0	0,8	5,0	4,6		
Chironominae indet.	5,7	0,8	1,7	0,3		
<i>Cricotopus gr. silvestris</i>	0,0	0,0			1,6	18,8
<i>Diamesa gregsoni</i>	0,2	1,6			0,6	12,5
<i>Diamesa</i> sp. juv.	2,4	0,5	7,8	2,2	0,6	25,0
<i>Diamesa tsutsuii</i>	1,0	0,6			1,0	25,0
Diamesinae indet.	0,0	0,0	15,2	0,9		
<i>Diplocladius cultriger</i>	6,7	7,0	14,2	14,8	9,8	56,3
<i>Endochironomus tendens</i>					3,2	12,5
<i>Eukiefferiella gr. gracei</i>	0,2	0,2				
<i>Harnischia fuscimana</i>	0,2	0,3				
<i>Hydrobaenus gr. lapponicus</i>	0,2	0,2				
<i>Limnophyes</i> sp.	0,2	0,1				
<i>Micropsectra gr. praecox</i>	41,3	29,1	6,9	7,4	9,4	62,5
<i>O. (Eudactylocladius) gr. olivaceus</i>	0,2	0,2			3,4	31,3
Orthoclaadiinae indet.	2,2	0,1	8,5	0,3	0,3	6,3
<i>Orthocladius</i> (s.str.) <i>yugashimaensis</i>	12,0	7,0	6,8	12,0	2,0	18,8
<i>Orthocladius frigitus</i>	0,4	5,8			0,5	12,5
<i>Orthocladius</i> sp. juv.	11,2	2,5	17,0	4,9	0,5	18,8
<i>Orthocladius trigonolabius</i>	4,7	8,3			2,7	18,8
<i>Pagastia orientalis</i>			0,5	3,4		
<i>Parakiefferiella</i> sp.			4,5	2,2		
<i>Rheosmittia</i> sp.			1,2	0,3		
<i>Parorthocladius</i> sp.	0,4	0,5				
<i>Stilocladius</i> sp.	0,2	0,1	1,2	0,3		
<i>Thienemanniella gr. clavicornis</i>					0,2	6,3
<i>Tvetenia gr. bavarica</i>	0,2	0,1				

Примечание / Note: ЧВ* — частота встречаемости кормовых организмов / Occurrence frequency of the forage organisms; ДМ** — доля объекта по массе / Weight contribution of the object; % по N — процент по численности / The percent in the number; % по B — процент по биомассе / The percent in the biomass.

то, что конкретно эти организмы она активно выхватывала из толщи воды на заиленных участках.

Выживаемость покатников на данном этапе развития зависит от гидрологического режима водотока. В сущности, от того, как протекают гидрологические процессы в реке в весенне-летний период, зависит жизнестойкость рыб, начиная от момента выхода из гнезд, заканчивая обеспеченностью пищей во время непосредственного ската. Исследования питания молоди кеты во время ската в р. Кичиге показали, что интенсивность питания зависела от сроков начала паводка в реке, его мощности и продолжительности. Когда уровень в реке увеличивался постепенно, молодь успешнее адаптировалась к изменяющимся условиям и достаточно активно питалась на протяжении всего периода. При более раннем и резком возрастании уровня воды относительно большая часть молоди скатывалась с пустыми желудками. За период наблюдений 2017–2019 гг. отмечено, что во время пика паводка доля рыб с пустыми желудками была максимальной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании результатов исследований покатных миграций молоди кеты в р. Кичиге в 2017–2019 гг. можно заключить следующее. Массовый скат кеты в р. Кичиге начинался с увеличением уровня воды в реке и проходил в несколько этапов. Анализ размерно-массовых характеристик скатившейся молоди кеты не выявил факта прироста размеров за время покатных миграций (табл. 2): в течение всего срока наблюдений покатная молодь была практически одного размера. Скорее всего, в силу геологического строения русла основные доступные места для нереста находятся в нижнем и среднем течениях реки, и вся молодь, постепенно смываемая из гнезд нарастающим паводком, преодолевает относительно одинаковое расстояние, мигрируя вниз по течению, что в результате обуславливает сходные приросты размеров рыб.

В 2018 и 2019 гг. молодь кеты была чуть крупнее сеголеток в 2017 г. Отметим, что в 2019 г., несмотря на относительно небольшую длину тела, сеголетки в массе скатывались достаточно упитанными.

Наибольшая активность миграций молоди кеты в течение суток наблюдалась с 23:00 до 01:00–02:00 ч, где отсутствие освещенности явилось определяющим фактором.

Наиболее благоприятные условия для ската, как, собственно, и наибольшая численность молоди, отмечены в 2018 г. При более высокой численности покатников в этот год, по сравнению со смежными годами, гидрологические и кормовые условия были удовлетворительными на протяжении всего периода ската. Данное обстоятельство могло позитивно отразиться на выживаемости сеголеток в ранний морской период.

В 2017 и 2019 гг. гидрологические условия оказались менее благоприятными. В эти годы массово кета мигрировала уже в начале ската (конец мая), который сопровождался достаточно резкими паводками, что могло негативно отразиться на адаптации рыб к экстремальным условиям, следовательно, на последующей жизнестойкости. Кроме этого, доступность кормовых объектов была низкой. Именно в дни максимального увеличения уровня воды чаще всего регистрировались случаи поимки молоди с пустыми желудками (до 80% рыб).

Основными компонентами в пище кеты на протяжении всего периода ската были личинки хирономид, поденок, куколки хирономид, а также различные воздушные и наземные насекомые. Среди личинок хирономид доминировали *Micropsectra gr. praecox* и *Orthocladus trigonolabius*, а среди поденок — *Ameletus* sp. Большое значение в пище также занимали воздушные беспозвоночные, такие как имаго хирономид и прочих двукрылых. Иногда в некоторых пробах в массе преобладали личинки бабочек, пауки, листоблошки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность ведущему инженеру лаборатории лососевых рыб И.Н. Сиротенко за помощь в сборе материалов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Введенская Т.Л., Попова Т.А., Травина Т.Н.* 2004. Особенности пищевой адаптации заводской молоди лососей в базовых водоемах камчатских лососевых рыбоводных заводов // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 7. С. 261–269.
- Введенская Т.Л., Травина Т.Н., Хивренко Д.Ю.* 2003. Бентофауна и питание молоди кеты естественного и заводского воспроизводства в бассейне р. Паратунка (Камчатка) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 70–80.

- Волобуев В.В.* 1984. Об особенностях размножения кеты нерки *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и экологии ее молоди в бассейне р. Тауй (североохотоморское побережье) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 24. Вып. 6. С. 953–963.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К.* 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат. 166 с.
- Заварина Л.О.* 1993. Некоторые данные по биологии молоди кеты р. Камчатки // *Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана*. Вып. 2. С. 67–74.
- Заварина Л.О.* 2007. Кета (*Oncorhynchus keta*) северо-восточного побережья Камчатки (на примере р. Хайлюля) // *Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана*. Вып. 9. С. 96–121.
- Заварина Л.О.* 2008. Особенности воспроизводства кеты (*Oncorhynchus keta*) северо-восточного побережья Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 25 с.
- Заварина Л.О., Травина Т.Н., Бонк Т.В.* 2009. Питание молоди кеты и других лососей в период покатной миграции и роль хирономид в их питании на северо-восточном побережье Камчатки (р. Хайлюля) // *Изв. ТИНРО*. Т. 159. С. 264–284.
- Инструкция о порядке проведения обязательных наблюдений за дальневосточными лососевыми на КНС и КНП бассейновых управлений рыбоохраны и стационарах ТИНРО. 1987. Владивосток: ТИНРО-Центр. 23 с.
- Каев А.М.* 2003. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 288 с.
- Канзепарова А.Н., Золотухин С.Ф., Балушкин В.А.* 2015. Молодь горбуши и кеты р. Иска (Сахалинский залив, Охотское море) в пресноводный период // *Изв. ТИНРО*. Т. 183. С. 55–68.
- Карпенко В.И., Николаева Е.Т.* 1989. Суточный ритм питания и рационы молоди кеты *Oncorhynchus keta* в речной и ранней морской периоды жизни // *Вопр. ихтиологии*. Т. 29. Вып. 2. С. 318–325.
- Леванидов В.Я.* 1964. Питание молоди осенней кеты во время миграций по Амуру // *Изв. ТИНРО*. Т. 55. С. 40–46.
- Леванидов В.Я., Леванидова И.М.* 1951. Питание молоди амурской кеты в пресных водах // *Изв. ТИНРО*. Т. 35. С. 41–46.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Пищепромиздат. 76 с.
- Николаева Е.Т.* 1968. Некоторые данные о росте и питании мальков камчатской кеты в нерестово-выростных водоемах // *Изв. ТИНРО*. Т. 64. С. 91–100.
- Николаева Е.Т.* 1972. Размерно-весовая характеристика и питание молоди кеты в устьях камчатских рек // *Изв. ТИНРО*. Т. 82. С. 153–164.
- Отчет экспедиции Камчатрыбвода на р. Хайлюля в 1954 г. 1955. Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод. 57 с.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И.* 2010. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и ее притоках (Северо-Западная Камчатка). Сообщение 1. Покатная миграция молоди первого года жизни // *Изв. ТИНРО*. Т. 163. С. 3–44.
- Правдин И.Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 374 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Камчатка. 1973. Т. 20. 368 с.
- Семко Р.С.* 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование // *Изв. ТИНРО*. Т. 41. С. 3–109.
- Сметанин А.Н.* 1991. О связи динамики ската мальков лососевых рыб в р. Кичига (Северо-Восточная Камчатка) с особенностями циклонической деятельности // *Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа*. Вып. 1. Ч. 1. С. 127–132.
- Тиллер И.В.* 1977. Характеристика хода лососей в р. Хайлюля в 1976 г. Архив КамчатНИРО. Петропавловск-Камчатский. 19 с.
- Чебанова В.В.* 1988. Кормовая база молоди лососей в р. Паратунка (Камчатка) в районе строительства лососевого завода / Тез. докл. III Всесоюзн. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти. С. 365–366.
- Чебанова В.В.* 2002. Кормовая база молоди лососей в бассейнах рек Большая и Паратунка (Камчатка) // *Тр. ВНИРО*. Т. 141. С. 229–239.
- Чебанова В.В.* 2009. Бентос лососевых рек Камчатки. М.: ВНИРО. 172 с.
- Чебанова В.В., Улатов А.В., Леман В.Н.* 2004. Сравнительная характеристика бентоса, дреффта и обилия молоди лососевых в водотоках различного типа, относящихся к бассейну р. Кихчик (Западная Камчатка) // *Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана*. Вып. 7. С. 122–130.

REFERENCES

Vvedenskaya T.L., Travina T.N., Chistyakova A.I., Khivrenko D.Yu., Zikunova O.V. The features of Hatchery juvenile Salmon feeding adaptation in the

- Pacific Salmon Hatchery Watersheds in Kamchatka. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2004, vol. 7, pp. 261–269. (In Russian with English abstract)
- Vvedenskaya T.L., Travina T.N., Khivrenko D.Y. Benthic fauna and wild and hatchery juvenile chum salmon feeding in the Paratunka River Basin. *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2003, vol. 2. Vladivostok: Dalnauka, pp. 70–80. (In Russian)
- Volobuev V.V. On specific features of reproduction of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) and ecology of its juveniles in the Taui River Basin (Northern Coast of the Sea of Okhotsk). *Journal of Ichthyology*, 1984, vol. 24, issue 6, pp. 953–963.
- Gritsenko O.F., Kovtun A.A., Kostkin V.K. *Ekologiya i vosпроизводство kety i gorbushi* [Ecology and reproduction of chum salmon and pink salmon]. Moscow: Agropromizdat, 1987, 166 p.
- Zavarina L.O. Some data on the biology of juvenile chum salmon from the R. Kamchatka. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 1993, vol. 2, pp. 67–74. (In Russian)
- Zavarina L.O. Chum Salmon (*Oncorhynchus keta*) of the North-East Coast of Kamchatka (The Khailulya River Stock Example). *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2007, vol. 9, pp. 96–121. (In Russian with English abstract)
- Zavarina L.O. *Osobennosti vosпроизводства kety (Oncorhynchus keta) severo-vostochnogo poberezhya Kamchatki. Avtoreferat disertacii kandidata biologicheskikh nauk* [Features of the reproduction of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) on the northeastern coast of Kamchatka. Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation]. Moscow, 2008, 25 p.
- Zavarina L.O., Travina T.N., Bonk T.V. Diet of juvenile Chum Salmon and other Pacific Salmonids during their downstream migration and role of Chironomids in their diet in North-Eastern Kamchatka (Khailulya River). *Izvestiya TINRO*, 2009, vol. 159, pp. 264–284. (In Russian)
- Instruktsiya o poryadke provedeniya obyazatelnykh nablyudeniy za dalnevostochnymi lososevymi na KNS i KNP basseynovykh upravleniy rybookhrany i stacionarakh TINRO* [Instructions on the procedure for conducting mandatory observations of Far Eastern salmon at the SPS and KNP of the basin fisheries management departments and TINRO stations]. Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1987, 23 p.
- Kaev A.M. *Osobennosti vosпроизводства kety v svyazi s yeye razmerno-vozzrastnoy strukturoy* [Features of reproduction of chum salmon in connection with its size-age structure]. Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2003, 288 p.
- Kanzeparova A.N., Zolotukhin S.F., Balushkin V.A. Juveniles of pink and Chum Salmon in the Iska River (Sakhalin Bay, Okhotsk Sea) in the fresh-water period. *Izvestiya TINRO*, 2015, vol. 183, pp. 55–68. (In Russian)
- Karpenko V.I., Nikolaeva E.T. The diurnal rhythm of feeding and rations of juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta* in the river and early marine periods of life. *Journal of Ichthyology*, 1989, vol. 29, issue 2, pp. 318–325.
- Levanidov V.Y. Feeding of juvenile autumn chum salmon during migrations along the Amur. *Izvestiya TINRO*, 1964, vol. 55, pp. 40–46. (In Russian)
- Levanidov V.Y., Levanidov I.M. Feeding of juvenile Amur chum salmon in fresh waters. *Izvestiya TINRO*, 1951, vol. 35, pp. 41–46. (In Russian)
- Metodicheskoye posobiye po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otnosheniy ryb v yestestvennykh usloviyakh* [Methodological guide for the study of nutrition and food relations of fish in natural conditions]. Moscow: Pishchepromizdat, 1974, 76 p.
- Nikolayeva Y.T. Some data on the growth and nutrition of Kamchatka chum salmon fry in spawning and growing water bodies. *Izvestiya TINRO*, 1968, vol. 64, pp. 91–100. (In Russian)
- Nikolayeva Y.T. Size and weight characteristics and nutrition of juvenile chum salmon in the mouths of Kamchatka rivers. *Izvestiya TINRO*, 1972, vol. 82, pp. 153–164. (In Russian)
- Report of the Kamchatrybvod expedition to the R. Haylyulya in 1954. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatrybvod, 1955, 57 p. (In Russian)
- Pavlov D.S., Kirillova Y.A., Kirillov P.I. Downstream migration in the juvenile of salmonids in the river Ut-kholok and its tributaries (Northwestern Kamchatka). Message 1. Downstream migration of juveniles of the first year of life. *Izvestiya TINRO*, 2010, vol. 163, pp. 3–44. (In Russian)
- Pravdin I.F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* [Guide to the Study of Fish]. Moscow, 1966, 374 p.
- Semko R.S. Stocks of Western Kamchatka salmon and their commercial use. *Izvestiya TINRO*, 1954, vol. 41, pp. 3–109. (In Russian)

Smetanin A.N. 1991. On the relationship of the dynamics of downstream migration of salmon fry in the river Kichiga (Northeastern Kamchatka) with features of cyclonic activity. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 1991, vol. 1, pp. 127–132.

(In Russian)

Tiller I.V. Characteristics of the course of salmon in the river Haylyulya in 1976. *KamchatNIRO archive*. Petropavlovsk-Kamchatsky, 1977, 19 p. (In Russian)

Chebanova V.V. Fodder base for juvenile salmon in the river Paratunka (Kamchatka) in the area of construction of a salmon plant. Tez. report III All-Union meeting for salmon fish. Tolyatti, 1988, pp. 365–366.

(In Russian)

Chebanova V.V. Food supply for juvenile salmon in the basins of the Bolshaya and Paratunka rivers (Kamchatka). *Trudy VNIRO*, 2002, vol. 141, pp. 229–239.

Chebanova V.V. Benthos lososevykh rek Kamchatki [Benthos of Kamchatka salmon rivers]. Moscow: VNIRO, 2009, 172 p.

Chebanova V.V., Ulatov A.V., Leman V.N. Comparative characteristics of benthos, drift and abundance of juvenile salmonids in watercourses of various types belonging to the river basin. Kikhchik (Western Kamchatka). *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2004, vol. 7, pp. 122–130. (In Russian)

ИССЛЕДОВАНИЕ МЕЖВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ У ВОСТОЧНООХОТОМОРСКИХ КАМБАЛ (PLEURONECTIDAE) С ПОМОЩЬЮ НЕЙТРАЛЬНЫХ И МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ

Ю.П. Дьяков



Гл. н. с., д. б. н.; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО»)
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел., факс: 8 (4152) 41-27-01, 42-19-87. E-mail: diakov.u.p@kamniro.ru

*КАМБАЛЫ, ВОСТОЧНАЯ ЧАСТЬ ОХОТСКОГО МОРЯ, КОНКУРЕНЦИЯ ЗА РЕСУРСЫ, СТРУКТУРА
ПИТАНИЯ, ПОПУЛЯЦИОННЫЙ РОСТ, МОДЕЛИ КОНКУРЕНЦИИ*

В статье изложены результаты изучения возможной конкуренции за пищевые ресурсы между массовыми видами камбал восточной части Охотского моря. Выполнен сравнительный анализ питания камбал с точки зрения не случайного формирования их пищевых спектров, а являющегося следствием воздействия определенного фактора, которым может быть межвидовая конкуренция. Рассмотрены изменения скорости популяционного роста с позиций взаимного влияния популяций этих видов друг на друга. В качестве основных методов исследований использованы «нейтральные модели» и модели Лотки – Вольтерры. Результаты исследования свидетельствуют о том, что структура питания камбал стабилизировалась ранее, под действием факторов, включающих межвидовую конкуренцию. В подавляющем большинстве случаев внутривидовая конкуренция в оценке на одну особь выше, чем межвидовая. Моделирование показало, что в своей динамике популяции восточноохотоморских камбал стремятся к состоянию устойчивого равновесия. Выявленная конкуренция за ресурсы между камбалами носит асимметричный характер.

RESEARCH OF THE INTERSPECIFIC COMPETITION IN THE EASTERN OKHOTSK SEA FLOUNDERS (PLEURONECTIDAE) WITH THE USE OF NEUTRAL AND MATH MODELS

Yuri P. Dyakov

Leading Scientist, Dr. of Science (Biology); Kamchatka Branch of Russian Research Institute
of Fisheries and Oceanography (“KamchatNIRO”)
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18
Tel., fax: +7 (4152) 41-27-01, 42-19-87. E-mail: diakov.u.p@kamniro.ru

*FLOUNDERS, OKHOTSK SEA EASTERN PART, COMPETITION FOR RESOURCES, FORAGE STRUCTURE,
POPULATION GROWTH, COMPETITION MODELS*

The article presents results of examining possible competition between mass species of flounders for food resources in the eastern part of the Sea of Okhotsk. Comparative analysis of flounder feeding is provided in view of nonrandom forming food spectra as an effect of certain factor, which is interspecific competition in particular. Analysis of population growth rate dynamics was to find out mutual effects of the populations of different species on each other. General methods of the research included “neutral models” and Lotka – Volterra equations. Results indicate, that structure of flounder feeding had stabilized early under the influence of factors, including the interspecific competition. In most cases, the interspecific competition estimated per an individual is higher than intraspecific competition. Simulation has demonstrated, that flounder populations of the eastern part of the Sea of Okhotsk striving in their dynamics to the state of sustainable balance. Revealed competition between the flounder species for the resources is of asymmetric character.

Межвидовая конкуренция за ресурсы, возникающая при сложившихся определенным образом условиях, может стать одним из важнейших факторов формирования численности популяций. Такая конкуренция воздействует на выживаемость, рост и размножение особей. Она, таким образом, в значительной степени определяет динамику численности, распределение и эволюцию видов.

Конкуренция между видами за ресурсы является одной из причин формирования экологиче-

ских ниш. Так, при возникновении напряженности в пищевых отношениях изменяется спектр питания отдельных видов, когда они предпочитают разные виды пищи, тем самым ослабляя конкуренцию. Вместе с тем понятно, что разная избирательность зависит не только от этого, но и от анатомических и физиологических особенностей особей.

Определение межвидовой конкуренции можно почерпнуть из монографии М. Бигона и др. (1989а): «Конкуренция возникает тогда, когда два или

большее число организмов получают ресурс из источника, который для всех явно недостаточен. Иными словами, конкуренция возникает только в том случае, если ресурс ограничен. Если же ресурс имеется в избытке, то два вида даже с очень сходными потребностями конкурировать не будут» (стр. 341).

Снижает конкуренцию и агрегированное распределение, например, групповое, когда группы особей разных видов занимают разные участки ареала. Кроме того, может быть скрытая конкуренция, которая не проявляется непосредственно, в угнетении одного вида другим, но может иметь тормозящее влияние.

Конкуренция между видами может быть симметричной, при равном воздействии видов друг на друга, и асимметричной (аменсализм), если влияние одного вида на другой более значительно, чем противоположное.

Конкуренция может быть текущей, когда виды сосуществуют в различающихся (реализованных) экологических нишах, а при отсутствии конкурентов могут их расширять, занимая потенциально возможные (фундаментальные) ниши. Разделение ниш может быть следствием эволюционно обусловленного избегания конкуренции: «призраком конкурентного прошлого», в том случае если основанный на конкуренции естественный отбор привел к формированию популяции из более приспособленных к ней особей, занимающих свою нишу (Бигон и др., 1989б).

В настоящей статье изложены результаты исследования возможной конкуренции за пищевые ресурсы между массовыми видами камбал восточной части Охотского моря. Прямых доказательств того, что такая конкуренция существует, нет. Некоторые авторы, изучавшие питание камбал, предполагают ее наличие по косвенным данным, т. е. на основании сходства питания. В.И. Чучукало и др. (1998) заключают, что при совместном обитании могут возникать конкурентные пищевые отношения между желтоперой *Limanda aspera* (Pallas), четырехбугорчатой *Pleuronectes quadrituberculata* (Pallas), хоботной *Myzopsetta proboscidea* (Gilbert) и северной двухлинейной *Lepidopsetta polyxystra* Orr et Matarese камбалами, а также между узкозубой палтусовидной *Hippoglossoides elassodon* Jordan et Gilbert и сахалинской *Limanda sakhalinensis* (Hubbs) камбалами. А.В. Четвергов и Р.Я. Таганова (2000) считали, что наиболее выраженные конкурентные

отношения в период нагула возможны между двухлинейной и четырехбугорчатой, а также между двухлинейной и желтоперой камбалами. В группе из этих трех видов самая сильная конкуренция за питание вероятна между желтоперой и четырехбугорчатой камбалами.

В своих исследованиях мы попытались ответить на вопрос: существует ли конкуренция за пищевые ресурсы между такими экологически близкими видами как камбалы, популяции которых являются многочисленными в восточной части Охотского моря. С этой целью обсуждаются некоторые характеристики их питания и динамики численности. В наши задачи входило:

– выполнить сравнительный анализ питания камбал с точки зрения не случайного формирования их пищевых спектров, а являющегося следствием воздействия определенного фактора, которым может быть межвидовая конкуренция;

– выполнить анализ особенностей динамики численности видов, а именно — скорости популяционного роста, с позиций взаимного влияния популяций этих видов друг на друга.

В качестве основного метода исследования использованы модели, применяемые в изучении конкуренции разных видов за ресурсы, поэтому полученные результаты носят по большей мере теоретический характер.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве исходного материала для оценки вероятного воздействия межвидовой конкуренции на структуру питания использованы данные В.И. Чучукало и др. (1998) по составу пищи шести массовых видов камбал, обитающих в восточной части Охотского моря, у берегов Западной Камчатки (табл. 1–6). Известно, что спектр питания разных по размеру особей может сильно различаться, поэтому в исследуемые сообщества объединяли рыб идентичных размерных групп, разбитых по 5-сантиметровым интервалам длины. В таблицах показано процентное соотношение организмов в общей биомассе пищевого комка. Кроме того, в них приведено рассчитанное нами по данным указанных авторов среднее соотношение компонентов питания рыб всех размеров, а также широта пищевого спектра — число объектов питания у особей разной длины. Названия организмов в пищевом спектре соответствуют таковым в статье указанных авторов.

Таблица 1. Состав пищи (%) желтоперой камбалы восточной части Охотского моря (данные В.И. Чучукало и др., 1998)
Table 1. Yellowfin sole food composition (%) in the eastern part of the Sea of Okhotsk (data by В.И. Чучукало и др., 1998)

Объекты питания Food components	Длина рыб, см / Fish length, cm						
	15–20	20–25	25–30	30–35	35–40	Более 40 Over 40	Среднее Mean
<i>Echyrocerus commensalis</i>	20,1	3,1	2,0	–	–	–	2,2
<i>Monoculodes</i> sp.	20,0	3,0	3,4	–	–	–	2,6
<i>Anonyx ochoticus</i>	–	–	0,2	–	0,5	–	0,1
<i>A. nugax pacificus</i>	–	0,1	–	–	0,5	–	0,1
<i>Byblis longicornis</i>	7,0	1,0	1,0	0,2	–	–	0,9
<i>Ampeliska</i> sp.	–	–	–	–	3,0	3,0	0,5
<i>Thysanoessa raschii</i>	–	0,9	0,4	2,3	–	2,0	1,0
Isopoda	–	–	–	–	3,0	–	0,4
<i>Crangon dalli</i>	–	–	–	0,4	–	–	0,1
Pandalidae larva	3,3	–	–	0,6	–	–	0,3
<i>Pandalus borealis</i>	–	2,7	3,9	0,6	–	–	1,9
<i>Pagurus</i> sp.	–	–	3,6	4,3	10,0	–	3,7
<i>Hyas coarctatus</i>	–	–	–	3,3	–	–	0,9
<i>Chionoecetes</i> juv.	–	–	3,4	0,8	1,0	–	1,4
Sipunculoidea	–	–	8,6	2,0	1,0	–	3,3
Echiuroidea	–	0,4	2,3	5,6	15,4	45,0	5,6
<i>Cucumaria</i> sp.	–	–	2,4	–	–	–	0,7
<i>Cistenides cristata</i>	0,6	0,8	0,1	0,1	0,3	–	0,3
<i>C. granulata</i>	2,0	1,2	–	0,1	–	–	0,4
<i>Eteone</i> sp.	0,7	2,5	–	0,1	1,0	–	0,7
<i>E. barbata</i>	0,6	0,3	1,0	0,1	–	–	0,4
Capitellidae gen. sp.	0,5	3,3	1,0	0,1	1,0	–	1,2
<i>Brada villosa</i>	2,2	0,7	–	0,2	–	–	0,3
<i>Travisia forbesii</i>	–	0,2	–	–	0,2	–	0,1
<i>Nephtys ciliata</i>	–	2,0	1,6	–	0,5	1,0	1,0
<i>N. longocetosa</i>	–	3,4	0,7	–	1,0	2,0	1,1
<i>Praxillella praetermissa</i>	–	–	–	–	0,2	–	0,03
<i>P. gracilis</i>	–	–	–	–	0,2	–	0,03
<i>P. orientalis</i>	–	–	–	–	0,4	–	0,1
<i>Nicomache lumbricalis</i>	–	–	–	–	0,2	–	0,03
<i>Nothria iridescens</i>	–	–	0,6	2,1	1,5	–	1,0
<i>N. geophiliformis</i>	–	–	0,4	0,9	1,5	–	0,6
<i>Amphiteis mederi</i>	–	–	1,1	0,3	–	–	0,4
<i>Lysippe labiata</i>	–	–	1,0	–	–	–	0,3
<i>Lumbriconereis heteropoda</i>	–	–	0,6	0,5	0,5	–	0,4
<i>Sabella maculata</i>	–	–	0,4	0,1	1,0	–	0,3
<i>Terebellides stroemi</i>	–	–	0,1	–	–	–	0,03
<i>Harmathoe imbricata</i>	–	–	3,4	–	–	–	1,0
Gastropoda	–	–	–	2,7	–	–	0,7
Ophiuroidea gen. sp.	–	8,4	5,5	–	–	–	3,4
<i>Ophiura sarsi</i>	–	0,4	–	9,5	2,5	–	3,0
<i>Macoma</i> sp.	–	–	0,7	4,1	3,0	–	1,8
<i>Serripes</i> sp.	–	1,7	3,1	3,3	1,5	–	2,4
<i>Yoldia</i> sp.	20,0	8,0	10,9	4,9	14,0	24,0	9,8
<i>Megayoldia</i> sp.	–	–	0,7	4,8	7,0	–	2,5
<i>Peronidia lutea</i>	12,0	6,0	–	–	–	–	1,9
<i>Leionucula tenuis</i>	2,0	4,0	–	–	–	–	1,0
<i>Mesella</i> sp.	3,0	3,0	–	–	–	–	0,8
<i>Spisula</i> sp.	–	8,1	8,6	4,1	4,0	–	6,0
Bivalvia gen. sp.	–	6,0	–	5,6	–	–	2,8
<i>Echinarachnius parma</i>	–	25,3	25,5	28,3	19,0	5,0	23,6
Личинки лептоклинуса / Larval leptoclinus	1,4	–	–	–	–	–	0,1
Мойва / Capelin	–	–	–	5,2	3,0	18,0	2,3
Прочие / Others	4,6	3,5	1,8	2,8	2,1	–	2,6
Широта спектра / Spectrum width	16	27	32	31	31	8	54*
Кол-во пустых желудков / Number of empty stomachs	4	41	52	61	18	3	–
Кол-во желудков с пищей Number of stomachs with food	25	111	155	143	73	13	520
Кол-во проб / Number of samples	3	11	19	24	10	3	–
Ср. индекс наполнения / Mean index of fullness	60	199	123	95	99	55	–
СПР, % от массы тела** / DFR, % in the body weight**	?	6,9	4,3	3,3	3,3	?	–

*Здесь и далее широта спектра всех размерных групп / Hereinafter the spectrum width for all size groups.

**Суточный пищевой рацион / Daily food ration.

Таблица 2. Состав пищи (%) четырехбугорчатой камбалы восточной части Охотского моря (данные В.И. Чучукало и др., 1998)

Table 2. Alaska plaice food composition (%) in the eastern part of the Sea of Okhotsk (data by В.И. Чучукало и др., 1998)

Объекты питания Forage objects	Длина рыб, см / Fish length, cm							Среднее Mean
	15–20	20–25	25–30	30–35	35–40	40–45	Боле 50 Over 50	
<i>Echyrocerus commensalis</i>	–	1,4	0,3	1,0	–	–	–	0,5
<i>Anonyx</i> sp.	–	1,5	1,2	–	2,4	0,1	–	1,0
<i>Ampeliska</i> sp.	–	–	2,3	0,4	5,0	1,5	1,8	1,7
<i>Thysanoessa raschii</i>	–	0,4	–	–	0,1	–	0,1	0,1
Cumacea	2,5	–	–	–	–	–	–	0,1
<i>Crangon dalli</i>	–	0,4	0,2	–	–	–	–	0,1
<i>Pandalus borealis</i>	–	–	0,2	1,7	1,7	–	0,4	0,6
<i>Pagurus</i> sp.	–	–	–	0,2	0,2	–	–	0,1
Sipunculoidea	–	3,1	7,1	20,7	11,2	12,0	0,8	8,5
Echiuroidea	5,0	7,3	13,4	13,8	13,6	11,3	21,3	12,3
<i>Cistenides cristata</i>	1,7	5,5	1,5	0,5	0,2	0,1	–	1,8
<i>C. granulata</i>	2,3	3,5	0,2	0,6	0,6	–	–	1,1
<i>Eteone</i> sp.	2,7	4,0	0,3	0,8	0,2	0,1	–	1,2
<i>E. barbata</i>	1,5	7,5	1,0	1,1	0,1	0,1	–	2,1
Capitellidae gen. sp.	3,5	2	–	0,3	0,3	0,1	–	0,7
<i>Brada villosa</i>	2,0	1,0	0,5	0,7	0,1	0,1	–	0,6
<i>Nephtys ciliata</i>	–	2,0	1,1	–	0,5	1,0	1,7	1,0
<i>N. longocetosa</i>	–	3,4	1,2	–	1,0	2,0	2,0	1,5
<i>Praxillella praetermissa</i>	–	–	–	–	0,3	–	0,4	0,1
<i>P. gracilis</i>	–	–	–	–	0,3	–	0,2	0,1
<i>P. orientalis</i>	–	–	–	–	0,2	–	0,2	0,04
<i>Nicomache lumbricalis</i>	–	–	–	–	0,2	–	0,2	0,04
<i>Nothria iridescens</i>	–	–	–	–	–	–	0,5	0,04
<i>Aphrodita</i> sp.	–	1,4	–	2,6	5,0	4,0	3,1	1,9
<i>Polychaeta varia</i>	–	–	7,6	3,9	4,5	–	0,8	3,6
Ophiuroidea gen. sp.	–	7,4	5,5	–	–	–	1,0	3,3
<i>Ophiura sarsi</i>	–	0,4	–	9,5	2,5	–	–	1,9
<i>Serripes</i> sp.	–	7,6	–	–	4,0	–	6,6	2,7
<i>Yoldia</i> sp.	50,0	11,6	32,1	18,6	18,7	44,2	24,1	25,0
<i>Megayoldia</i> sp.	3,7	0,6	–	13,2	14,2	14,0	20,8	6,9
<i>Mactromeris polynyma</i>	6,2	–	–	–	–	–	–	0,3
Bivalvia gen. sp.	–	16,0	14,9	5,0	10,2	6,0	3,7	10,7
<i>Echinarachnius parma</i>	18,7	11,0	8,0	5,4	1,3	0,5	2,3	6,8
Мальки рыб / Fish fry	–	0,9	–	–	–	–	0,8	0,2
Прочие / Others	0,2	0,1	1,4	–	1,4	2,9	7,2	1,4
Ширина спектра Width of the spectrum	13	24	20	19	28	17	22	31
Кол-во пустых желудков Number of empty stomachs	7	31	36	14	21	8	8	–
Кол-во желудков с пищей Number of stomachs with food	23	104	151	76	70	37	39	500
Кол-во проб Number of samples	5	21	26	13	20	10	13	–
Ср. индекс наполнения Mean index of fullness	51	96	86	62	87	103	125	–
СПР, % от массы тела DFR, % in the body weight	–	3,4	3	3,4	3	3,7	4,4	–

Таблица 3. Состав пищи (%) сахалинской камбалы восточной части Охотского моря (данные В.И. Чучукало и др., 1998)

Table 3. Sakhalin dab food composition (%) in the eastern part of the Sea of Okhotsk (data by В.И. Чучукало и др., 1998)

Объекты питания Forage objects	Длина рыб, см / Fish length, cm				Среднее / Mean
	Менее 20 / Less 20	20–25	25–30	30–35	
<i>Echyrocerus commensalis</i>	2,0	4,8	–	–	2,3
<i>Monoculodes</i> sp.	0,9	6,0	–	–	2,0
<i>Byblis longicornis</i>	2,1	2,0	–	–	1,7
<i>Calanus plumchrus</i>	6,8	2,8	10,8	–	6,5
<i>C. cristatus</i>	3,6	0,7	–	–	2,1
<i>Themisto japonica</i>	–	0,8	1,7	–	0,5
<i>Ampeliska</i> sp.	–	2,8	–	–	0,7
<i>Thysanoessa raschii</i>	70,0	39,7	64,1	70,0	61,0
<i>Th. longipes</i>	–	2,8	–	–	0,7
Isopoda	–	2,8	–	–	0,7

Таблица 3. Окончание. Начало на с. 54
Table 3. The end. Beginning on page 54

Объекты питания Forage objects	Длина рыб, см / Fish length, cm				
	Менее 20 / Less 20	20–25	25–30	30–35	Среднее / Mean
<i>Neomysis</i> sp.	4,0	1,4	–	–	2,5
Mysidacea	1,2	0,3	–	–	0,7
<i>Diastylis</i> sp.	5,9	–	–	–	3,2
<i>Crangon dalli</i>	–	–	5,0	–	0,9
<i>Polychaeta varia</i>	–	–	1,6	–	0,3
<i>Oicopleura</i> sp.	3,1	15,0	16,6	–	8,7
<i>Clione limacina</i>	–	2,0	–	–	0,5
<i>Yoldia</i> sp.	–	2,8	–	–	0,7
<i>Mesella</i> sp.	–	–	–	30,0	0,2
Личинки лептоклинуса / Larval Leptoclinus	–	11,4	–	–	3,0
Мальки бычков / Sculpin fry	–	1,4	–	–	0,4
Прочие / Others	0,4	0,5	0,2	–	0,4
Широта спектра / Spectrum width	11	18	7	2	21
Кол-во пустых желудков / Number of empty stomachs	31	52	41	11	–
Кол-во желудков с пищей / Number of stomachs with food	69	33	24	1	127
Кол-во проб / Number of samples	12	11	11	4	–
Ср. индекс наполнения / Mean index of fullness	68	94	26	4	–
СПР, % от массы тела / DFR, % in the body weight	2,6	3,2	0,3	–	–

Таблица 4. Состав пищи (%) хоботной камбалы восточной части Охотского моря (данные В.И. Чучукало и др., 1998)
Table 4. Longhead dab food composition (%) in the eastern part of the Sea of Okhotsk (data by В.И. Чучукало и др., 1998)

Объекты питания Forage object	Длина рыб, см / Fish length, cm				
	20–25	25–30	30–35	35–40	Среднее / Mean
<i>Echyrocerus commensalis</i>	5,7	6,1	4,3	5,6	5,1
<i>Monoculodes</i> sp.	2,5	3,5	1,7	4,4	2,5
<i>A. nugax pacificus</i>	2,5	6,2	7,0	3,3	6,1
<i>Byblis longicornis</i>	2,5	2,5	0,3	1,6	1,3
<i>Ampelisca</i> sp.	–	1,2	3,8	–	2,4
<i>Thysanoessa raschii</i>	2,5	0,5	2,5	–	1,7
Isopoda	1,2	0,6	0,5	5,0	0,8
Mysidacea	1,2	0,3	–	–	0,2
Cumacea	7,5	–	–	–	0,7
<i>Crangon dalli</i>	–	0,6	0,2	–	0,3
Sipunculoidea	–	–	1,9	–	1,0
Echiuroidea	–	10,4	4,4	–	5,8
<i>Cistenides cristata</i>	11,7	9,1	10,2	24,3	10,7
<i>C. granulata</i>	15,3	5,0	2,0	2,5	4,3
<i>Eteone</i> sp.	3,7	6,0	7,4	3,5	6,4
<i>E. barbata</i>	10,0	4,0	2,6	1,5	3,7
Capitellidae gen. sp.	5,6	5,0	3,0	0,5	3,8
<i>Brada villosa</i>	4,7	2,4	4,5	2,0	3,7
<i>Travisia forbesii</i>	0,7	2,6	5,5	–	3,8
<i>Nephtys ciliata</i>	–	0,4	0,6	–	0,4
<i>N. longocetosa</i>	–	0,6	0,5	–	0,5
<i>Praxillella praetermissa</i>	–	1,1	2,5	–	1,7
<i>P. orientalis</i>	–	0,9	3,0	–	1,9
<i>Nicomache lumbricalis</i>	–	2,0	2,0	–	1,7
<i>Nothria iridescens</i>	–	1,6	–	–	0,5
<i>Ophiuroidea</i> gen. sp.	–	0,2	–	–	0,1
<i>Yoldia</i> sp.	16,2	19,0	23,7	35,6	22,0
<i>Megayoldia</i> sp.	–	–	0,8	10,0	0,9
<i>Mesella</i> sp.	1,2	2,1	–	–	0,8
Bivalvia gen. sp.	2,5	5,6	1,6	–	3,0
<i>Echinarachnius parma</i>	–	–	3,1	–	1,6
Прочие / Others	2,8	0,5	0,4	0,2	0,7
Широта спектра / Spectrum width	19	28	27	14	32
Кол-во пустых желудков / Number of empty stomachs	7	34	24	2	–
Кол-во желудков с пищей / Number of stomachs with food	24	82	126	12	244
Кол-во проб / Number of samples	4	15	18	3	–
Ср. индекс наполнения / Mean index of fullness	120	92	108	47	–
СПР, % от массы тела / DFR, % in the body weight	–	3,4	3,6	–	3,5

Таблица 5. Состав пищи (%) узкозубой палтусовидной камбалы восточной части Охотского моря (данные В.И. Чучукало и др., 1998)
Table 5. Flathead sole food composition (%) in the eastern part of the Sea of Okhotsk (data by В.И. Чучукало и др., 1998)

Объекты питания Forage objects	Длина рыб, см / Fish length, cm						Среднее / Mean
	15–20	20–25	25–30	30–35	35–40	40–45	
<i>Echyrocerus commensalis</i>	–	0,1	–	–	0,1	–	0,04
<i>Monoculodes</i> sp.	–	0,1	–	–	0,3	1,0	0,1
<i>Ampeliska</i> sp.	–	2,0	–	–	0,5	–	0,5
<i>Thysanoessa raschii</i>	39,8	12	15,5	13,4	4,3	–	12,1
<i>Th. longipes</i>	–	5,8	–	–	–	–	1,0
Isopoda	–	–	–	1,8	–	–	0,6
Cumacea	17,6	–	0,1	–	–	–	1,0
<i>Crangon dalli</i>	–	9,4	6,6	–	6,6	–	3,9
<i>Pandalidae</i> larva	–	0,6	–	–	–	–	0,1
<i>Pandalus borealis</i>	–	–	3,2	10,6	12,9	12,5	7,8
<i>Pandalidae</i> juv.	11,0	–	–	–	–	–	0,6
<i>Pagurus</i> sp.	2,5	5,5	1,7	1,1	0,1	7,1	2,2
<i>Hyas</i> juv.	–	–	–	–	0,5	–	0,1
<i>Chionoecetes</i> juv.	–	0,8	–	–	–	–	0,1
Sipunculoidea	–	–	0,2	1,3	1,8	–	0,9
Echiuroidea	–	–	0,5	2,6	4,1	1,0	1,9
<i>Priapulid</i> <i>caudatus</i>	–	–	1,0	1,0	2,0	0,6	1,0
<i>Cistenides cristata</i>	2,0	3,1	0,9	0,7	2,0	–	1,4
<i>C. granulata</i>	1,6	4,0	2,2	1,3	1,3	–	1,8
<i>Eteone</i> sp.	0,2	2,0	2,0	0,2	1,0	–	0,9
<i>E. barbata</i>	0,3	2,0	1,7	0,4	1,0	–	1,0
<i>Nephtys ciliata</i>	–	–	0,5	0,1	0,6	–	0,2
<i>N. longocetosa</i>	–	–	0,6	0,2	0,2	–	0,2
<i>P. gracilis</i>	–	–	0,2	1,0	0,3	–	0,4
<i>Nicomache lumbricalis</i>	–	–	0,1	0,5	0,3	–	0,3
<i>Axiiothella catenata</i>	–	–	0,1	1,0	0,6	–	0,5
<i>Aphrodita</i> sp.	–	–	–	2,5	1,1	–	1,1
Ophiuroidea gen. sp.	–	15,3	16,3	9,5	5,1	8,7	9,9
<i>Ophiura sarsi</i>	–	0,2	10,4	6,3	5,6	19,2	6,1
<i>Serripes</i> sp.	–	–	–	1,3	–	–	0,5
<i>Yoldia</i> sp.	6,9	18,2	25,2	25,5	14,5	2,8	19,3
<i>Megayoldia</i> sp.	–	–	1,2	6,3	13,4	29,2	7,2
<i>Mactromeris polynyma</i>	–	4,1	–	–	–	–	0,7
Bivalvia gen. sp.	–	–	–	0,1	0,6	–	0,2
<i>Echinarachnius parma</i>	–	–	1,0	2,4	3,4	7,1	2,2
Личинки рыб / Fish larvae	–	1,4	0,7	–	1,2	2,1	0,7
Личинки лептоклинуса / Larval Leptoclinus	16,1	–	–	–	–	–	0,9
Мойва / Capelin	–	–	1,4	1,0	6,8	8,2	2,5
Мальки бычков / Fry scilpms	–	6,4	0,3	–	–	–	1,1
Молодь минтая / Juvenile walleye pollock	–	5,8	–	1,9	5,1	–	2,8
Прочие / Others	2,0	1,2	6,4	6,0	2,7	0,5	3,9
Ширина спектра / Spectrum width	11	21	26	27	31	13	39
Кол-во пустых желудков / Number of empty stomachs	4	46	35	91	65	24	–
Кол-во желудков с пищей / Number of stomachs with food	39	123	97	254	153	46	712
Кол-во проб / Number of samples	6	17	14	29	29	14	–
Ср. индекс наполнения / Mean index of fullness	83	134	95	90	88	109	–
СПР, % от массы тела / DFR, % in the body weight	3,2	4,8	3,3	3,2	3,2	3,9	–

Оценка влияния межвидовой конкуренции на структуру питания камбал проведена с помощью так называемых «нейтральных моделей». Они «...представляют собой модели реальных сообществ, отражающие некоторые характеристики своих природных прототипов, но объединяющие компоненты случайным образом... с сознательным исключением последствий биологических взаимодействий. Фактически анализ нейтральных моделей представляет собой попытку следовать гораздо более общему подходу к научным исследованиям, заключающемуся в построении

и проверке нуль-гипотез» (Бигон и др., 1989б, стр. 235).

Фактическое сходство в питании при конкуренции между видами должно быть ниже предсказанного нейтральными моделями, когда установленные непосредственными наблюдениями доли объектов питания в пищевом спектре заменяются рандомизированными значениями, полученными нами с помощью генератора случайных чисел. Такой анализ основан на предположении, что наличие межвидовой конкуренции приводит к снижению пищевого сходства между видами, по

сравнению с тем, что можно ожидать в условиях ее отсутствия.

Таким образом, в основе данного исследования лежит моделирование пищевой избирательности камбал посредством случайных чисел и дальнейшего сравнение фактического сходства в питании с модельным.

Нейтральные модели построены по четырем «алгоритмам перегруппировки» (АП1–АП4), заимствованным нами из монографии М. Бигона и др. (1989б).

При алгоритме АП1 случайными числами заменяются все доли пищевых объектов всего исследуемого комплекса камбал. В этом случае у отдельных видов фактическая доля некоторых организмов в пище будут равна нулю, а у других эти организмы будут присутствовать. Однако случайные величины будут значимыми числами и при таких фактических нулевых значениях.

Алгоритм АП2 подразумевает замену случайными значениями только ненулевых долей пищевых компонентов в спектрах питания конкретных видов.

Таблица 6. Состав пищи (%) северной двухлинейной камбалы восточной части Охотского моря (данные В.И. Чучукало и др., 1998)

Объекты питания Forage objects	Длина рыб, см / Fish length, cm						
	15–20	20–25	25–30	30–35	35–40	Более 40 Over 40	Среднее Mean
<i>Echyrocerus commensalis</i>	3,6	0,8	0,3	0,6	1,7	2,1	1,0
<i>Monoculodes</i> sp.	2,1	1,1	0,1	0,5	1,0	0,5	0,6
<i>Anonyx</i> sp.	31,6	10,7	1,2	1,7	–	0,8	3,2
<i>Byblis longicornis</i>	0,9	0,9	0,1	0,5	1,0	0,5	0,6
<i>Ampeliska</i> sp.	–	1,1	3,2	2,8	2,7	3,0	2,6
<i>Thysanoessa raschii</i>	–	–	–	–	–	13,3	0,7
Isopoda	–	–	3,5	0,4	1,4	–	1,2
<i>Crangon dalli</i>	10,0	–	0,7	2,6	2,9	4,1	2,3
Pandalidae larva	–	–	0,3	–	–	–	0,1
<i>Pandalus borealis</i>	–	–	–	1,3	–	–	0,5
<i>Pagurus</i> sp.	–	13,1	–	2,7	–	–	2,4
Sipunculoidea	–	–	14,8	6,4	5,0	19,1	7,8
Echiuroidea	–	7,8	4,8	18,3	30,8	24,1	16,3
<i>Cistenides cristata</i>	3,0	1,4	0,4	1,0	0,1	0,6	0,8
<i>C. granulata</i>	1,5	1,5	–	0,8	–	0,1	0,5
<i>Eteone</i> sp.	2,5	0,5	–	0,5	0,2	0,5	0,4
<i>E. barbata</i>	4,0	1,9	0,2	0,5	–	0,2	0,6
Capitellidae gen. sp.	1,0	0,1	0,2	0,1	0,1	–	0,1
<i>Brada villosa</i>	3,0	1,0	0,4	0,9	0,1	0,2	0,7
<i>Nephtys ciliata</i>	–	–	4,0	5,5	4,9	–	3,9
<i>N. longocetosa</i>	–	–	3,0	3,0	3,6	–	2,5
<i>Nothria iridescens</i>	4,6	1,1	10,1	5,3	2,1	1,5	5,1
<i>Chone theres</i>	–	12,1	3,0	0,8	10,4	–	4,5
<i>Axiothella catenata</i>	–	10,0	2,0	0,5	3,0	–	2,4
<i>Aphrodita</i> sp.	–	–	–	–	2,2	–	0,5
<i>Sabella maculata</i>	2,0	1,0	6,1	6,0	2,0	1,0	4,2
Ophiuroidea gen. sp.	–	3,5	0,8	1,1	1,3	–	1,2
<i>Ophiura sarsi</i>	–	–	–	0,2	–	–	0,1
<i>Serripes</i> sp.	–	7,8	5,8	0,6	3,6	–	3,2
<i>Yoldia</i> sp.	21,6	15,0	10,0	17,2	7,9	5,0	12,8
<i>Megayoldia</i> sp.	–	–	6,8	1,9	–	–	2,3
<i>Macromeris polynyma</i>	–	–	–	1,0	0,7	1,6	0,6
<i>Mesella</i> sp.	3,3	–	3,2	0,7	–	–	1,1
<i>Spisula</i> sp.	–	–	–	4,1	4,0	–	2,3
Bivalvia gen. sp.	–	–	–	0,4	–	–	0,1
<i>Echinarachnius parma</i>	–	5,7	14,4	5,5	6,3	10,0	7,8
Мойва / <i>Capelin</i>	–	–	–	0,6	–	10,8	0,8
Молодь минтая / Juvenile <i>walleye pollock</i>	–	–	–	1,3	–	–	0,5
Прочие / Others	5,3	1,9	0,6	2,7	1,0	1,0	1,8
Широта спектра / Spectrum width	16	22	27	36	26	21	39
Кол-во пустых желудков / Number of empty stomachs	2	5	18	24	10	2	–
Кол-во желудков с пищей / Munber of stomachs with food	13	42	89	140	80	21	385
Кол-во проб / Number of samples	3	7	15	23	11	6	–
Ср. индекс наполнения / Mean index of fullness	35	162	128	110	130	245	–
СПР, % от массы тела / DFR, % in the body weight	–	5,6	4,7	4	4,7	–	–

В алгоритме АПЗ случайные величины избирательности вообще не используются, но проводится случайная перегруппировка фактических долей компонентов питания, в том числе и равных нулю.

При алгоритме АП4 такая же перегруппировка проводится только по отношению к ненулевым долям пищевых организмов.

Учитывая сказанное, мы отнесли виды анализа по алгоритмам АП1 и АП3 к оценке конкуренции в пространстве фундаментальных, а по алгоритмам АП2 и АП4 — в пространстве реализованных пищевых ниш.

Сравнения проводились в условных сообществах камбал разных размерных групп, а также в сообществе особей всех размеров в целом, в соответствии с табл. 1–6. В общей сложности рассчитано 344 нейтральных модели в семи условных сообществах камбал.

Фактическая избирательность пищевых организмов оценивалась в долях единицы. Рандомизированные значения пересчитывались относительно суммарной величины, равной единице.

В качестве показателя пищевого сходства видов камбал рассчитаны индексы Шорыгина.

В основу определения скорости роста популяций камбал положены материалы траловых съемок в водах у Западной Камчатки в период с 1963 по 2019 гг., в результате которых ежегодно оценивалась численность рыб, подверженных учету. Наблюдаемая скорость популяционного роста определена как: $N_{t+1} - N_t$, где N_t — учтенная численность камбалы в году t ; N_{t+1} — учтенная численность камбалы в году $t+1$.

Из последнего анализа исключена двухлинейная камбала, основная часть ареала которой находится южнее, за пределами акватории, охваченной съемками, поэтому ее численность в значительной степени не учитывалась.

Данные съемок показаны в табл. 7.

Основным инструментом исследования влияния межвидовой конкуренции на динамику численности камбал послужила математическая модель Лотки – Вольтерры (Вольтерра, 1976). Эта модель используется для выявления факторов, определяющих исход конкурентного взаимодей-

Таблица 7. Ученная численность камбал (млн рыб), определенная в результате траловых съемок
Table 7. The stock abundance of flounders (mln ind.) estimated based on results of trawl surveys

Годы Years	Виды камбал / Flounder species						Сумма Sum
	Желтоперая Yellowfin sole	Четырехбугорчатая Alaska plaice	Сахалинская Sakhalin dab	Хоботная Longhead dab	Палтусовидная Flathead sole		
1963	84,9	43,5	10,5	38,2	104,1	281,2	
1964	76,3	33,0	35,4	26,0	76,5	247,2	
1965	128,3	29,7	99,9	24,9	109,5	392,3	
1966	100,5	63,9	159,7	24,4	74,0	422,5	
1967	75,0	74,1	129,3	45,2	136,3	459,9	
1968	44,2	21,2	130,0	11,4	134,8	341,6	
1969	218,0	71,4	411,3	116,3	211,8	1028,8	
1970	50,1	37,4	212,6	10,5	38,3	348,9	
1971	142,1	48,7	230,2	64,6	121,6	607,2	
1972	82,5	32,6	253,6	16,4	67,0	452,1	
1973	132,8	41,2	122,2	29,1	64,7	390,0	
1974	95,6	17,7	208,2	14,7	76,3	412,5	
1975	141,6	40,1	210,7	36,4	61,3	490,1	
1976	306,8	13,6	604,9	23,4	93,9	1042,6	
1977	146,0	40,8	452,6	27,0	43,7	710,1	
1978	179,1	35,3	154,6	28,8	75,1	472,9	
1979	233,2	39,8	355,3	69,6	90,5	788,4	
1980	339,0	20,7	391,2	10,8	28,9	790,6	
1981	540,2	30,9	495,7	30,8	34,2	1131,8	
1982	639,4	50,5	740,6	66,1	138,4	1635,0	
1983	775,7	21,6	353,2	45,7	105,9	1302,1	
1984	784,0	37,1	330,0	47,4	117,9	1316,4	
1985	795,1	52,6	279,0	49,2	130,0	1305,9	
1986	453,9	66,8	294,2	88,7	94,7	998,3	
1987	344,9	28,6	135,9	16,2	175,4	701,0	
1988	589,3	106,2	807,2	81,4	173,0	1757,1	
1989	988,6	184,7	1606,7	218,6	529,5	3528,1	
1990	464,2	20,3	357,3	15,1	77,3	934,2	
1991	391,1	25,0	350,0	18,0	85,0	869,1	
1992	318,0	94,7	85,1	30,4	109,7	637,9	
1993	396,7	95,0	100,0	30,0	110,0	731,7	
1994	400,0	105,0	300,0	130,0	170,0	1105,0	

Таблица 7. Окончание. Начало на с. 58 / Table 7. The end. Beginning on page 58

Годы Years	Виды камбал / Flounder species					
	Желтоперая Yellowfin sole	Четырехбугорчатая Alaska plaice	Сахалинская Sakhalin dab	Хоботная Longhead dab	Палтусовидная Flathead sole	Сумма Sum
1995	1135,1	119,3	660,3	217,3	252,0	2384,0
1996	1083,0	281,0	668,2	359,2	480,9	2872,3
1997	1160,4	337,3	1379,2	171,8	334,9	3383,6
1998	642,0	237,4	591,4	120,0	336,1	1926,9
1999	405,2	115,3	566,9	33,5	329,6	1450,5
2000	888,6	137,3	369,3	91,1	455,3	1941,6
2001	860,2	115,7	1731,3	75,1	554,4	3336,7
2002	579,4	68,4	2593,6	27,9	661,8	3931,1
2003	470,0	40,0	2500,0	30,0	650,0	3690,0
2004	480,0	20,0	2400,0	100,0	600,0	3600,0
2005	857,2	91,8	2282,4	162,1	504,0	3897,5
2006	948,0	216,0	473,8	340,5	356,2	2334,5
2007	979,2	82,5	1663,0	97,8	574,5	3397,0
2008	1143,7	156,0	2402,6	316,7	760,6	4779,6
2009	646,4	79,0	1502,3	85,7	777,8	3091,2
2010	440,7	51,1	1174,0	90,9	567,6	2324,3
2011	1215,0	134,3	2266,9	162,0	837,1	4615,3
2012	286,0	51,0	1820,9	100,1	310,1	2568,1
2013	734,4	69,2	1406,9	121,6	247,4	2579,5
2014	1020,4	157,4	4286,3	196,2	646,5	6306,8
2015	588,1	83,6	2222,1	68,2	538,8	3500,8
2016	408,8	59,8	1480,9	52,4	754,3	2756,2
2017	1003,2	125,6	3277,5	93,0	681,8	5181,1
2018	1064,3	140,1	2094,2	72,1	616,9	3987,6
2019	1109,2	99,1	3233,5	74,9	626,1	5142,8

ствия между двумя видами. Она учитывает как внутривидовую, так и межвидовую конкуренцию и состоит из двух дифференциальных уравнений (Бигон и др., 1989а):

$$\frac{dN_1}{dt} = \frac{r_1 \times N_1 (K_1 - N_1 - \alpha_{12} \times N_2)}{K_1} \quad (1),$$

$$\frac{dN_2}{dt} = \frac{r_2 \times N_2 (K_2 - N_2 - \alpha_{21} \times N_1)}{K_2} \quad (2),$$

где N_1 и N_2 — соответственно, численность популяций первого и второго видов; K_1 и K_2 — предельная плотность насыщения популяций аналогичных видов (емкости экологических ниш первого и второго видов); r_1 и r_2 — коэффициенты естественного роста в отсутствие других видов; α_{12} и α_{21} — коэффициенты конкуренции, обозначающие, соответственно, конкурентное воздействие вида 2 на вид 1 и вида 1 на вид 2.

Таким образом, уравнение (1) на фоне внутривидовой конкуренции оценивает ингибирующее воздействие вида 2 на вид 1, уравнение (2) — вида 1 на вид 2.

Расчитанные в процессе исследования параметры этой модели использованы для построения конкретных двухфакторных уравнений скорости популяционного роста разных камбал в условиях вероятной внутривидовой и межвидовой конкуренции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Говоря об оценке вероятного влияния межвидовой конкуренции на структуру питания видов с помощью нейтральных моделей, следует иметь в виду, что первоначальная структура в наибольшей степени изменяется при алгоритме АП1. Нулевых рандомизированных значений избирательности значительно меньше (либо отсутствуют совсем), чем фактических, т. е. ширина ниши каждого вида увеличивается практически до фундаментальной. При алгоритме АП2 сохраняется качественный уровень специализации каждого вида камбал, т. е. реальное число потребляемых конкретным видом пищевых объектов сохраняется. Алгоритмы АП3 и АП4 предусматривают сохранение фактических долей объектов питания, однако перераспределив их между данными объектами случайным образом. В последнем случае моделями наиболее полно отражена фактическая структура избирательности ресурса (Бигон и др., 1989б). Результаты выполненного моделирования, в сравнении с фактическими данными перекрытия спектров питания камбал, показаны на рис. 1.

Алгоритм АП1 показывает значительное, статистически значимое с большой вероятностью, превышение наблюдаемых значений модельными. Следовательно, в пространстве фундаментальных ниш хорошо выражено влияние определенных факторов на пищевую избирательность разных

камбал. К одному из важных таких факторов может относиться межвидовая конкуренция.

Смоделированные по алгоритму АП2 значения перекрытия спектров значительно меньше отличаются от фактических. Статистически значимые различия отмечаются только у мелкоразмерных рыб разных видов длиной до 25 см. У более крупных особей наблюдаемые показатели практически не отличаются от случайных (рис. 1). Следовательно, можно сделать вывод о действии межвидовой конкуренции в младшем возрасте и его практическом отсутствии по мере взросления рыб. По всей видимости, это является следствием снижения конкуренции посредством расширения пищевого спектра у более старших рыб. О том, что такое расширение в действительности имеет место, можно судить по материалам таблиц 1–6, где у большинства камбал показано увеличение числа объектов питания с увеличением размеров особей, кроме самых крупных рыб, представленных малыми объемами выборок. Некоторым исключением из этого правила является сахалинская камбала, демонстрирующая сужение пищевого спектра у более крупных рыб, однако это также может быть следствием недостаточной выборки таких особей. Кроме того, по алгоритму АП2 от реаль-

ного показателя статистически достоверно отличается среднее модельное значение перекрытия, обобщенное для рыб всех размерных групп (рис. 1). Таким образом, в целом для популяций камбал нулевая гипотеза о существовании конкуренции между видами опровергается с вероятностью 95%. Можно говорить, что в расхождении особенностей питания разных камбал воздействие межвидовой конкуренции прослеживается.

Остается открытым вопрос: является ли данный фактор действующим в настоящее время или различия пищевых спектров — это эволюционно закрепившееся следствие его прошлого влияния? Некоторый свет на данную проблему могут пролить нейтральные модели по алгоритмам АП3 и АП4.

Как можно видеть, в обоих вариантах средние модельные величины перекрытия пищевых ресурсов видов не выше, а ниже действительных. Таким образом, наблюдается эффект, противоположный действию межвидовой конкуренции: в действительности пищевое сходство между видами, несмотря на то, что это может привести к повышению напряженности, предпочтительнее, чем питание в условиях отсутствия конкуренции.

По нашему мнению, это говорит, во-первых, о хорошо выраженной направленности в питании,

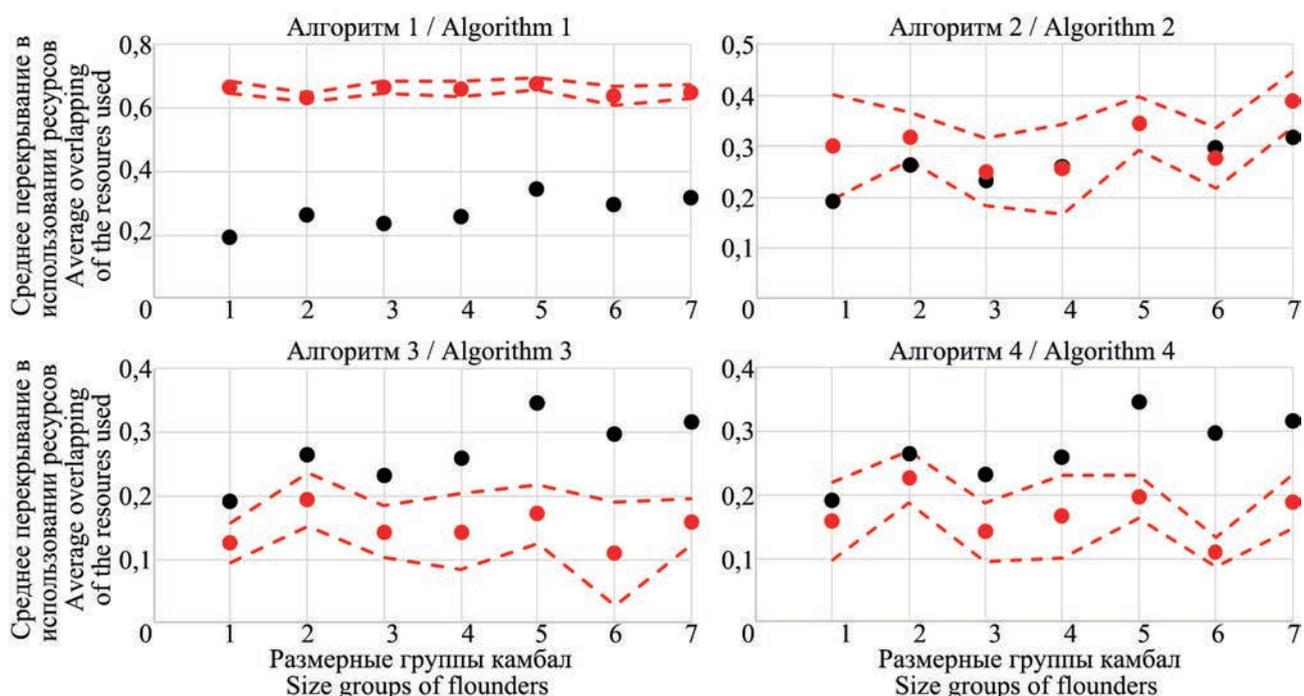


Рис. 1. Средние показатели перекрытия использования кормовых ресурсов у камбал различных размерных групп (1: 15–20 см, 2: 20–25 см, 3: 25–30 см, 4: 30–35 см, 5: 35–40 см, 6: более 40 см, 7: в среднем для всех размеров). Черные точки — фактические данные, красные точки — рандомизированные данные. Штриховые линии — доверительный интервал 0,05 для средних рандомизированных значений

Fig. 1. The average indices of the overlapping forage resources used by flounders of different size groups (1: 15–20 cm, 2: 20–25 cm, 3: 25–30 cm, 4: 30–35 cm, 5: 35–40 cm, 6: over 40 cm, 7: averaged in all groups). Black dots – in fact data, red dots – randomized data. Dashed lines – the confidence interval 0.05 for the average randomized values

неодинаковой избирательности пищевых компонентов, сложившемся в процессе эволюции предпочтении одних объектов питания другим. Вторых, набор таких (предпочитаемых) объектов для разных камбал близок и довольно узок. Сложившаяся таким образом структура питания можно наблюдать в действительности (рис. 2).

Первые два места по средней доле в исследуемом ихтиоценозе занимают *Yoldia* sp. и *Thysanoessa raschii*. *Yoldia* sp. занимает ведущее место в питании четырехбугорчатой, хоботной и палтусо-видной камбал, а также второе место в питании желтоперой камбалы. *Thysanoessa raschii* играет главную роль в питании сахалинской камбалы (ее доля среди других организмов является подавляющей) и стоит на втором месте у палтусо-видной камбалы. Для других камбал ее значение невелико. Третье и четвертое места в общей структуре питания делят *Echinarachnius parma* и представители сем. Echiuroidea. Первый из этих объектов является ведущим в питании желтоперой камбалы, его доля также относительно велика, хотя и не является лидирующей, в спектрах четырехбугорчатой и двухлинейной камбал. Эхиуриды служат ведущими компонентами в питании двухлинейной камбалы и занимают немалую долю пищевого спектра четырехбугорчатой (второе место), хоботной и желтоперой камбал. Роль других организмов в общем питании камбал гораздо ниже (рис. 2).

Таким образом, основную роль в потреблении пищевых ресурсов массовыми видами камбал восточной части Охотского моря играет довольно узкий видовой состав объектов. Несмотря на это, выясняется, что сохранение стабильной межвидовой структуры питания предпочтительнее ее изменения под воздействием межвидовой конкуренции. Судя по всему, такая структура стабилизировалась ранее под действием факторов, включающих межвидовую конкуренцию, и система питания камбал пришла в состояние динамического равновесия. Такое равновесие поддерживается посредством широких спектров питания камбал, состоящих из большого числа второстепенных объектов.

Наиболее узким спектром питания среди исследуемых видов выделяется сахалинская камбала. Как уже говорилось, подавляющую долю в ее пищевом ресурсе играет *Thysanoessa raschii* (61%). В этой связи интересно рассмотреть, существует ли влияние других видов на пищевую структуру отдельно взятой камбалы. Чтобы ответить на этот вопрос, выполнили анализ, аналогичный описанному выше, но по отношению не к сообществам видов, а к отдельным камбалам, т. е. рассчитали частные нейтральные модели (рис. 3).

Полученные результаты, в основном, близки к той картине, которая сложилась в оценке межвидовой конкуренции внутри сообществ. Наблюдается действие этого фактора в пространстве фундаментальной ниши (см. алгоритм АП1), а также

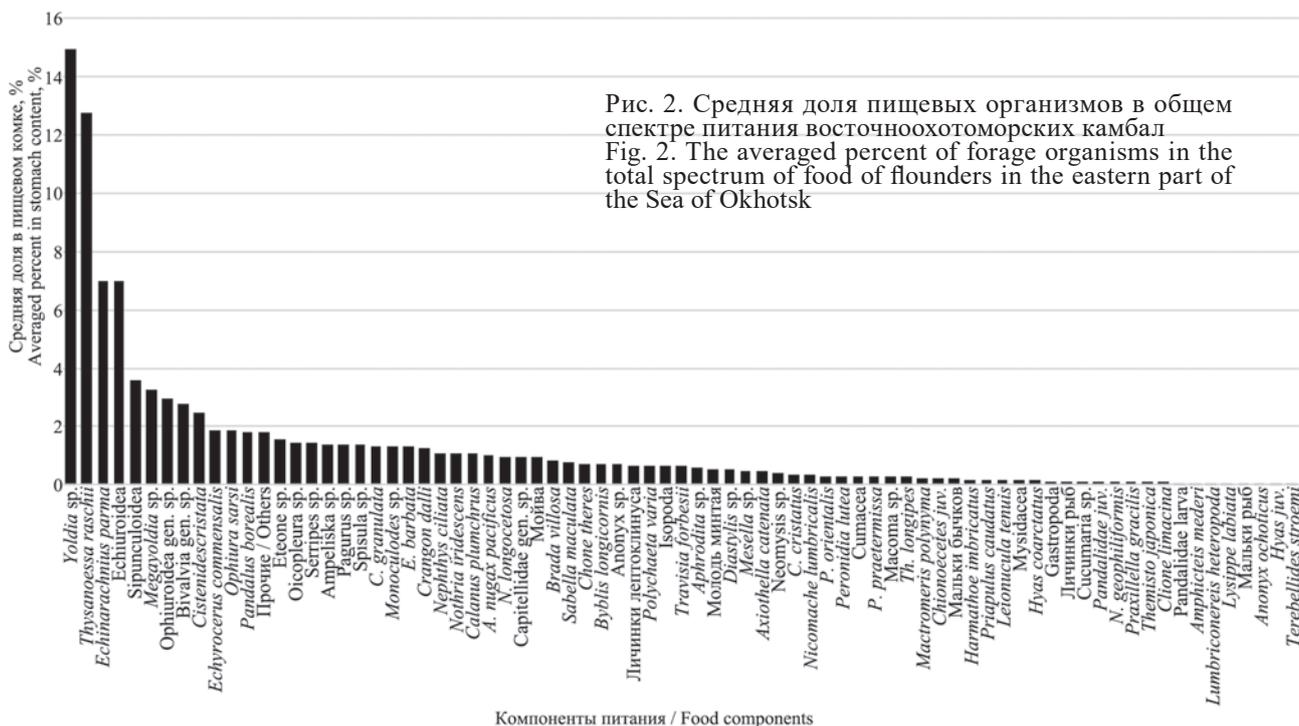


Рис. 2. Средняя доля пищевых организмов в общем спектре питания восточноохотоморских камбал
Fig. 2. The averaged percent of forage organisms in the total spectrum of food of flounders in the eastern part of the Sea of Okhotsk

для четырех видов в пространстве реализованных ниш (см. алгоритм АП2). Наиболее вероятно, что для пяти видов камбал, за исключением сахалинской, такое действие происходило в прошлом и привело к сбалансированности структуры их питания. Однако, судя по отношению к сахалинской камбале, конкуренция со стороны других камбал все еще имеет значение. Об этом говорят ее наиболее низкое сходство в структуре питания с другими видами, а также статистически значимое превышение модельных значений среднего перекрытия пищевых спектров других камбал, по сравнению с фактическими показателями, при первых трех алгоритмах моделирования. Влияющая конкуренция со стороны других видов на сахалинскую камбалу объясняет вытеснение ее пространственной и пищевой ниши в пелагиаль, в результате чего этот вид сохраняет самую высокую численность среди остальных камбал восточной части Охотского моря.

Несмотря на сбалансированность структуры питания, текущая межвидовая конкуренция может возникать в условиях интенсивного роста численности популяции при стабильной кормовой базе. Такие условия могут складываться во время прекращения или ослабления действия какого-то угнетающего фактора, например, антропогенного

воздействия. По отношению к восточноохотоморским камбалам предпосылки к интенсивному росту численности возникли во второй половине 1970-х годов после резкого снижения промыслового пресса на их ресурсы. Особенности популяционного роста этих камбал в период исследований показаны на рис. 4.

Можно видеть, что суммарная численность камбал в течение периода исследований росла с ускорением, хотя в последние годы наблюдается некоторая стабилизация. Желтоперая, четырехбугорчатая и хоботная камбалы показывают замедляющийся рост численности популяции, с выходом на плато. Раньше всего это произошло у желтоперой камбалы, обладающей самой высокой биомассой. У сахалинской и палтусовидной камбал до недавнего времени наблюдался ускоряющийся рост, который в последние несколько лет замедлился, и их численность относительно стабилизировалась.

Ингибирующее влияние численности видов друг на друга наиболее вероятно в группе первых трех видов. У желтоперой, четырехбугорчатой и хоботной камбал близки пространственные ниши (Дьяков, 1999), а также довольно велико сходство в питании (рис. 5). Местообитания сахалинской и палтусовидной камбал в значительно большей

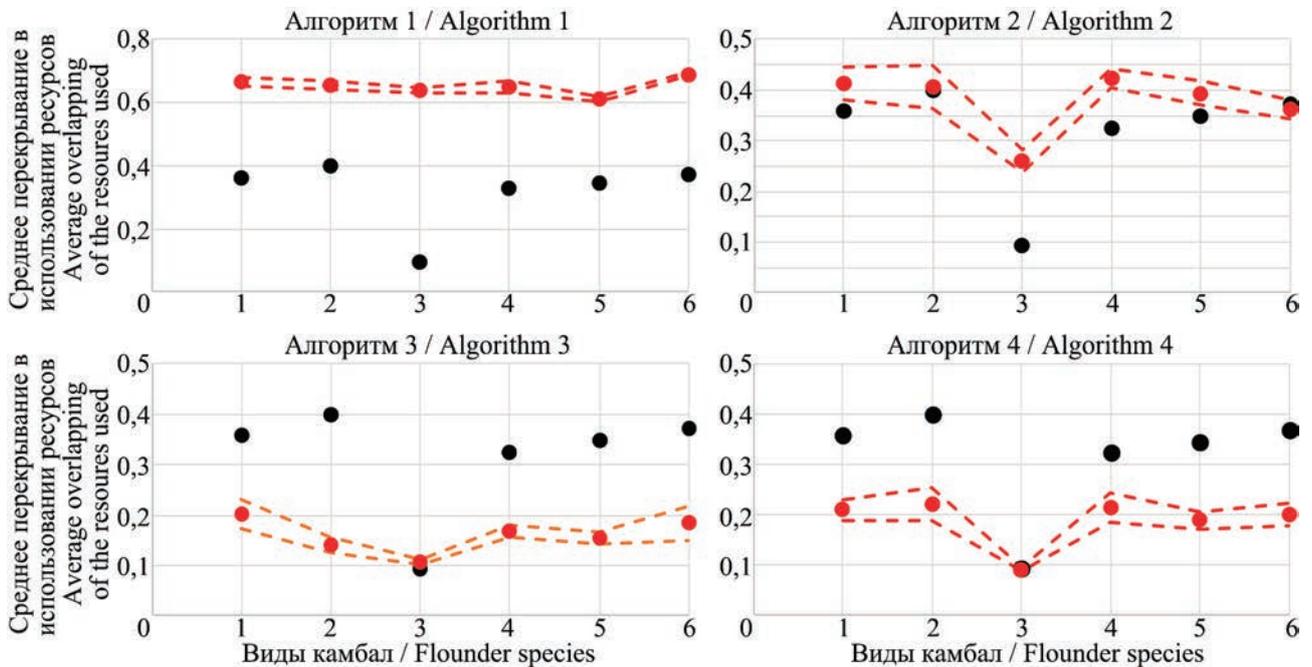


Рис. 3. Средние показатели перекрытия использования кормовых ресурсов у камбал (1 — желтоперая, 2 — четырехбугорчатая, 3 — сахалинская, 4 — хоботная, 5 — палтусовидная, 6 — двухлинейная). Черные точки — фактические данные, красные точки — рандомизированные значения. Штриховые линии — доверительный интервал 0,05 для средних рандомизированных значений
Fig. 3. The average indices of the overlapping of the forage resources used by flounders (1 – Yellowfin sole, 2 – Alaska plaice, 3 – Sakhalin dab, 4 – longhead dab, 5 – flathead sole, 6 – northern rock sole). Black dots – in fact data, red dopts – randomized data. Dashed lines – the confidence interval 0.05 for the average randomized values

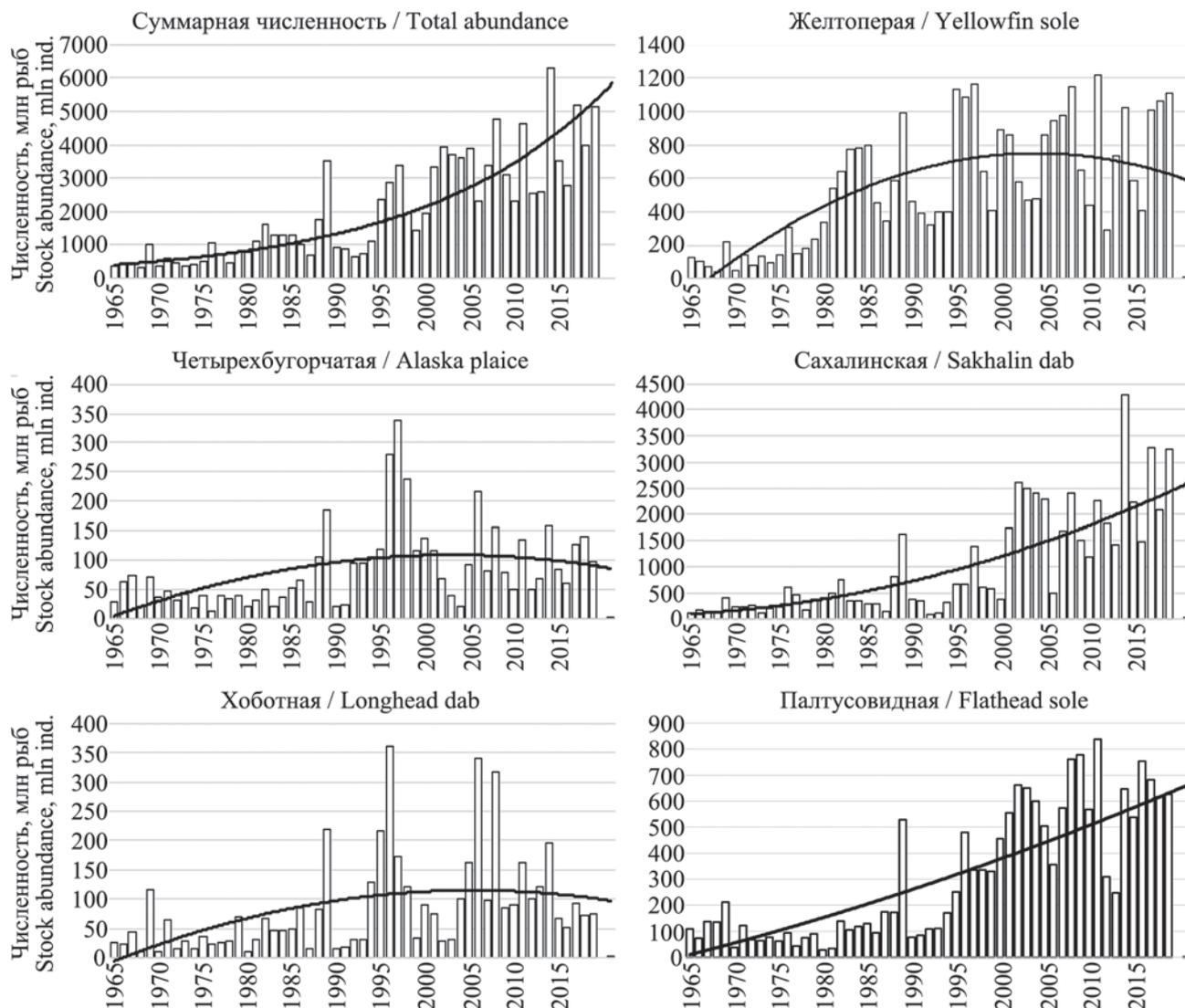


Рис. 4. Динамика численности массовых видов камбал восточной части Охотского моря (сплошная линия — линия общего тренда)
 Fig. 4. The stock abundance dynamics of the mass flounder species in the eastern part of the Sea of Okhotsk (solid line — general trend line)

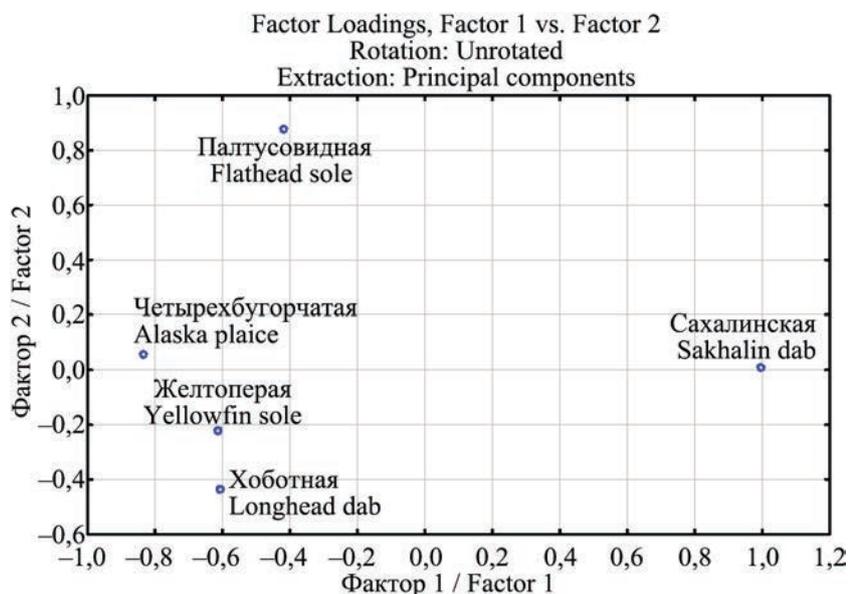


Рис. 5. Сходство питания (по индексам Шорыгина) у камбал восточной части Охотского моря (факторный анализ на основе данных табл. 1–6)
 Fig. 5. The similarity of the food (by Shorygin indices) in flounders of the eastern part of the Sea of Okhotsk (Factor analysis based on the data in the tables 1–6)

степени изолированы друг от друга и от других камбал, и резко, особенно сахалинская камбала, отличаются от других по структуре питания (рис. 5).

В комплексе совместно обитающих и близких по питанию камбал наблюдается снижение скорости роста численности желтоперой камбалы по мере увеличения суммарного числа особей четырехбугорчатой и хоботной (рис. 6). Одной из причин этого может быть тормозящее влияние одних видов на рост ресурсов других.

Попытка получить данные, свидетельствующие в пользу воздействия на численность конкретных камбал со стороны других их видов привела к следующим результатам. На рис. 7 показана связь численности каждого из исследуемых видов с суммарным числом особей остальных четырех камбал. Анализ показал возможное влияние суммарной численности камбал без данного вида на численность желтоперой и палтусовидной камбал. Эффекта замедления популяционного роста других видов действием данного фактора не выявлено.

Исследуя текущую конкуренцию между видами за ресурсы, на наш взгляд, целесообразно сопоставить динамику относительных биомасс разных видов, их долей в общей биомассе. В определенной степени изменение биомасс, являясь более однородным показателем состояния ресурсов разных камбал, чем численность (в силу специфических размеров особей видов), может более точно отражать воздействие видов друг на друга.

Сравнительный анализ многолетней динамики относительных биомасс камбал показал следующее (рис. 8):

– противофазную изменчивость доли биомассы желтоперой камбалы по сравнению с долями

четырёхбугорчатой и хоботной в период роста суммарной биомассы (до конца 1990-х – начала 2000-х годов);

– запаздывание в направлениях динамики относительной биомассы желтоперой камбалы, по сравнению с сахалинской;

– стабилизацию долей биомасс желтоперой и четырехбугорчатой камбал в последние годы, со второй половины 2020-х годов;

– тенденцию интенсивного роста доли биомассы сахалинской камбалы и падение этого показателя у хоботной камбалы в период с середины 2000-х годов;

– довольно стабильную динамику относительной биомассы палтусовидной камбалы в течение всего периода исследований.

Кроме того, прослеживается связь между средними значениями индексов сходства в питании (индексы Шорыгина) и среднемноголетней учетной численностью популяций (рис. 9).

Эта связь заключается в том, что в целом учетная численность камбал обратно пропорциональна сходству в питании. Максимальную численность и минимальное сходство в питании с другими кабалами имеет сахалинская камбала. Остальные виды близки друг другу по сходству питания (в среднем: 30,9–34,4%). Максимальное среднее сходство в питании в группе совместно обитающих в период нагула видов (желтоперая, четырехбугорчатая и хоботная) наблюдается у относительно малочисленной четырехбугорчатой камбалы, а максимальную численность среди них имеет желтоперая камбала (доминирующий вид в этой группе). Палтусовидная камбала, предпочитающая более значительные глубины, занимает средний

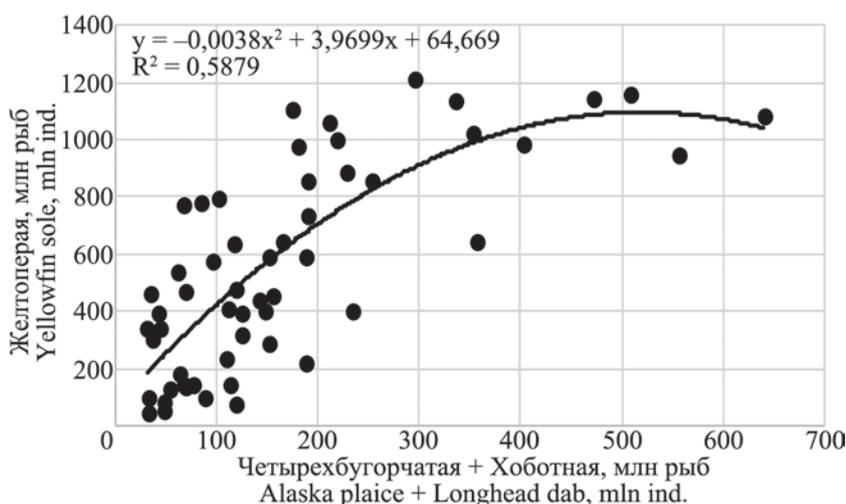


Рис. 6. Изменение численности желтоперой камбалы в связи с суммарной численностью четырехбугорчатой и хоботной
Fig. 6. The stock abundance dynamics of Yellowfin sole in connection to the total abundance of Alaska plaice and longhead dab

уровень по численности и по сходству в питании среди исследуемых видов.

Таким образом, особенности динамики численности говорят о возможном воздействии межвидовой конкуренции на популяционный рост, по крайней мере некоторых видов. Вместе с тем на него влияет не только межвидовая, но и внутривидовая борьба за ресурсы. Для оценки степени влияния этих двух видов конкуренции выполнили анализ с использованием математической модели Лотки – Вольтерры.

Как следует из общего вида модели (см. «Материал и методика»), для построения уравнений скорости роста популяций необходимо определить параметры: K — предельную плотность насыщения, r — максимальную скорость роста популяций, и α — коэффициент конкуренции. Предельной плотностью насыщения является такая плотность популяции, при которой рождаемость уравновешивается смертностью (Бигон и др., 1989а). Численность популяции в этом

случае близка к стабильной, а превышение такого уровня ведет в дальнейшем к снижению числа особей.

В наших исследованиях параметр K определен путем сравнения численности камбал в год t с численностью в последующем году $t+1$. С этой целью разбивали временные ряды значений учетной численности камбалы на интервалы с шагом: 50 млн рыб — у четырехбугорчатой и хоботной камбал, 100 млн — у желтоперой и палтусовидной камбал, 500 млн рыб — у сахалинской камбалы. Затем, рассчитав средние значения в каждом интервале, вычислили средние значения численности рыб в интервалах последующего года. В качестве примера приведена полученная для желтоперой камбалы связь в натуральном и в логарифмическом выражении (рис. 10). Величину K рассчитывали как среднее из двух значений наблюдаемой численности в год t , соответствующих максимумам теоретических кривых указанной связи.

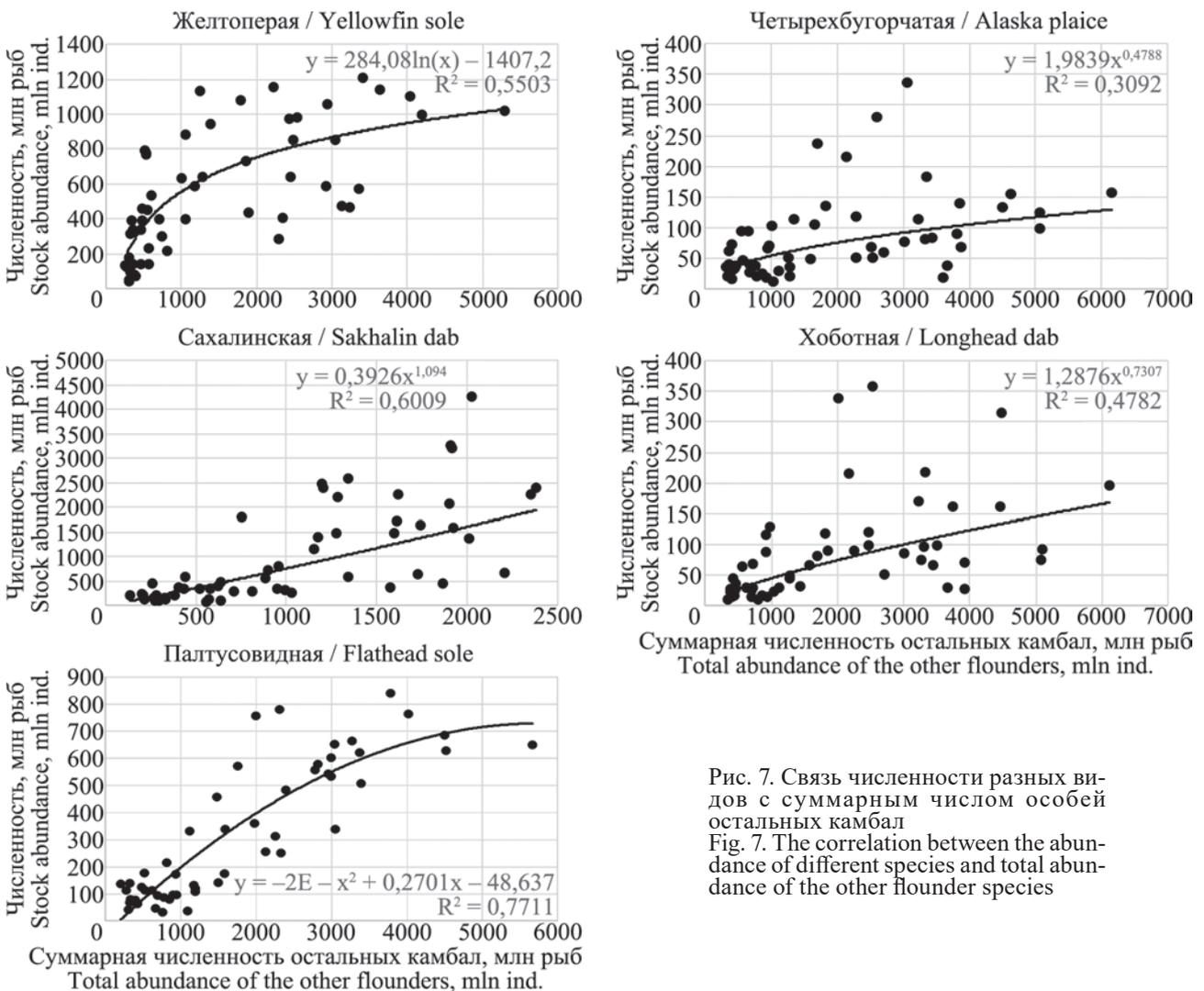


Рис. 7. Связь численности разных видов с суммарным числом особей остальных камбал
Fig. 7. The correlation between the abundance of different species and total abundance of the other flounder species

Следующий параметр, r — максимальную скорость роста популяции, или удельную скорость роста, определили из формулы $r = \log_e R$ (Бигон и др., 1989а), где R — чистая скорость воспроизводства. Последний показатель определен как среднееголетняя величина в результате преобразования формулы: $N_t/N_{t+1} = 1/R$ (Бигон и др., 1989а).

Наибольшую трудность представляет определение параметра α — коэффициента конкуренции. Данный коэффициент является показателем конкурентного воздействия одного вида на другой в расчете на одну особь (Бигон и др., 1989а). Следовательно, по числу особей одного вида, умноженному на коэффициент конкуренции, можно рассчитать эквивалент (равноценное число) количе-

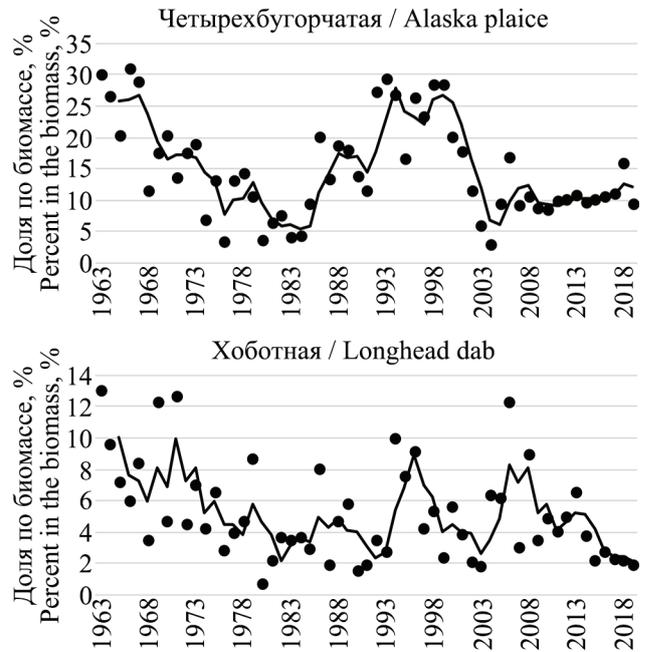
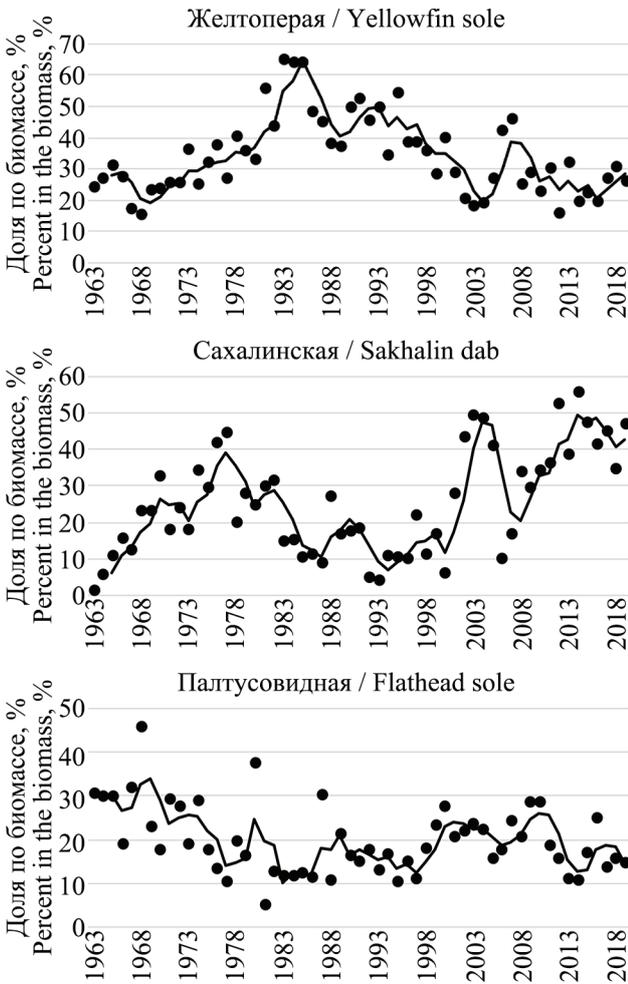


Рис. 8. Изменение доли разных камбал в их суммарной биомассе в течение периода исследований. (Сплошная линия — 3-линейный фильтр)
 Fig. 8. The dynamics of the percent of different flounders in the total biomass for the period of the research. (Solid line — the 3-line filter)

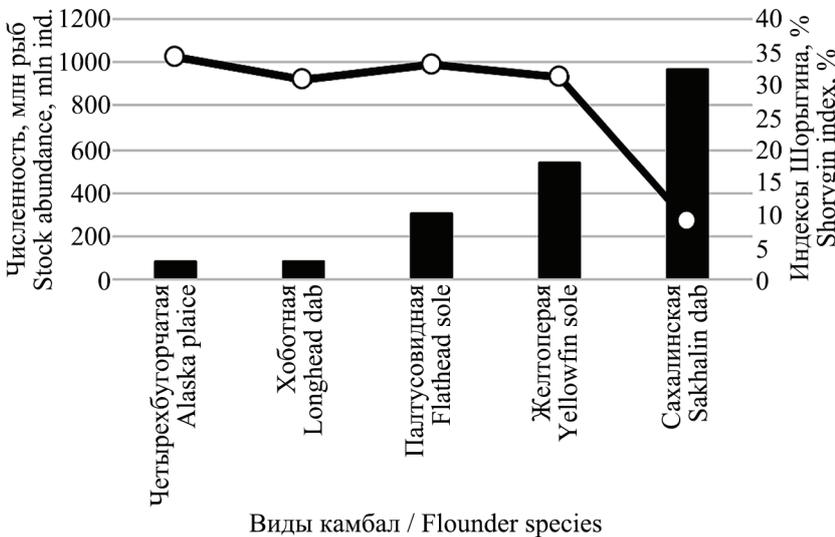


Рис. 9. Среднеголетняя численность (гистограмма) и средние значения индексов Шорыгина (график) у камбал
 Fig. 9. The average annual abundance (bar graph) and the average Shorygin index (graph) in the flounder species

ству особей другого вида, ингибирующее воздействие на который исследуется. Другими словами, α служит коэффициентом пропорциональности конкурентного воздействия между особью воздействующего вида на особь вида, подверженного воздействию. Отсюда следует, что $\alpha_{12} < 1$ при более низком ингибирующем воздействии особи второго вида на первый, по сравнению с аналогичным влиянием собственной особи, и $\alpha_{12} > 1$ при обратной ситуации. В первом случае, в расчете на одну особь, внутривидовая конкуренция будет выше межвидовой, а во втором будет выше межвидовая. Однако степень межвидовой конкуренции для популяций в целом зависит и от численности каждой из них.

Целью наших исследований являлась оценка межвидовой конкуренции за пищевые ресурсы. Поэтому в основу расчета коэффициента конкуренции положены данные по сходству питания между камбалами. Кроме того, необходимо учитывать разделение их пространственных ниш. Для этого использована информация распределения плотно-

сти популяций по глубинам обитания в летнее время — период нагула, как время наибольшей напряженности в отношении пищевых ресурсов. Поэтому оценка коэффициента α состояла из двух этапов. На первом этапе на основе данных табл. 1–6 анализировали только структуру питания и расчет вели по следующему алгоритму:

1. Определяли суточный рацион каждого вида в абсолютной величине (г).
2. По суточному рациону и процентному составу пищевых объектов вычисляли их частные рационы в г.
3. Исключали объекты питания, не являющиеся общими для сравниваемых видов.
4. Определяли суммарные для сравниваемых камбал частные рационы (в г) каждого оставшегося объекта питания.
5. Оценивали частные для каждого объекта питания соотношения рационов (рацион вида 1, г, делили на рацион вида 2, г, и наоборот).
6. По суммарным значениям частных рационов определяли средневзвешенные соотношения

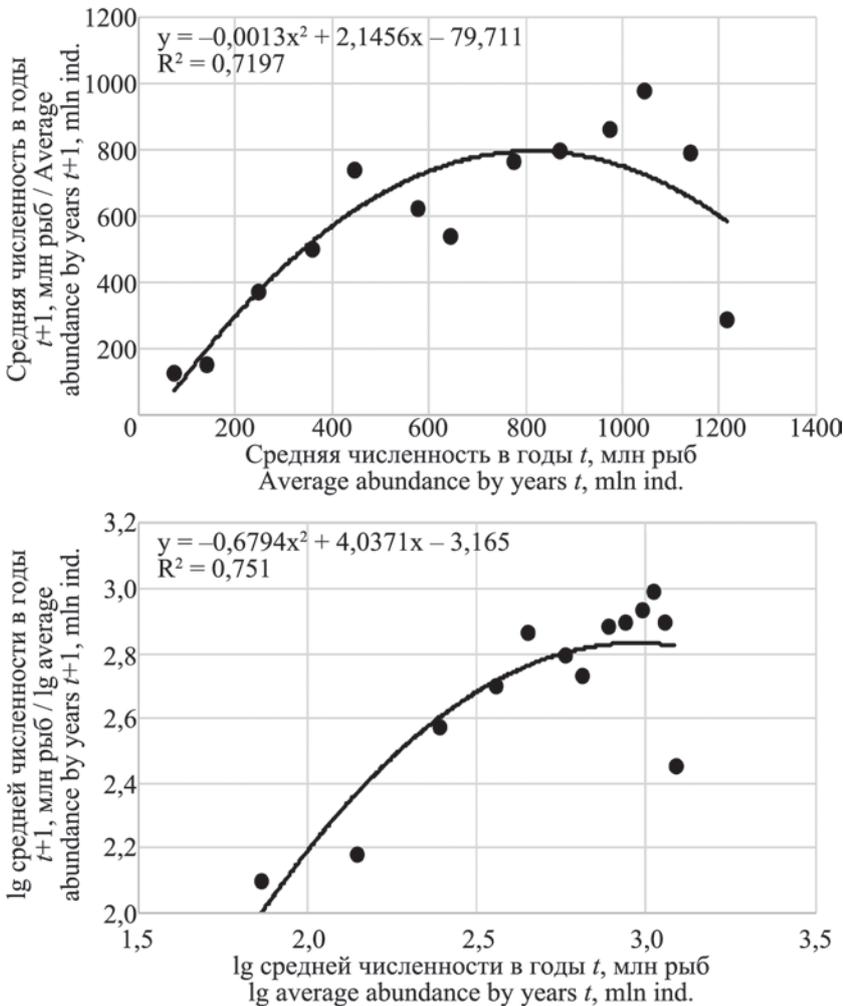


Рис. 10. Изменение средних значений учетной численности желтоперой камбалы в зависимости от ее средней численности в предшествующем году Fig. 10. The dynamics of the average values of observed stock abundance of Yellowfin sole depending on the average abundance in the previous year

рационов совпадающих объектов питания видов 1 и 2.

7. Для каждого из двух сравниваемых видов камбал оценивали долю рациона совпадающих с другим видом объектов питания во всем спектре питания вида.

8. Рассчитывали средневзвешенные соотношения рационов совпадающих объектов питания относительно полного спектра питания противоположного вида. (Средневзвешенные соотношения рационов умножали на доли рационов совпадающих объектов питания в полном рационе другого вида.)

9. Коэффициенты конкуренции по питанию являются обратными величинами рассчитанных значений. (Оценку проводили делением единицы на последние расчисленные значения рационов.)

На втором этапе полученные значения коэффициентов конкуренции по питанию корректировали с учетом совпадения местообитаний по глубинам. Для этого полученные изложенным выше способом коэффициенты умножали на индексы перекрытия глубин обитания (в долях ед.) сравниваемых видов. Данные по батиметрическому распределению камбал опубликованы нами ранее (Дьяков, 2011).

Все рассчитанные нами параметры модели Лотки – Вольтерры для сравниваемых пар видов приведены в табл. 8.

Расчеты показали, что в подавляющем большинстве случаев внутривидовая конкуренция, в оценке на одну особь, выше, чем межвидовая. Исключение составляют два случая, когда конкуренция со стороны особи четырехбугорчатой камбалы на хоботную почти равна конкуренции ее собственной особи ($\alpha_{21} = 1,001$), а конкуренция со стороны особи палтусовидной камбалы более чем в два раза превышает влияние

собственной особи у сахалинской камбалы ($\alpha_{12} = 2,219$) (табл. 8).

Чтобы оценить межвидовую конкуренцию между популяциями камбал в целом, на основе модели Лотки – Вольтерры построили двухфакторные уравнения скорости их роста с учетом численности собственного и конкурирующего видов, а также коэффициента конкуренции со стороны конкурирующего вида, используя параметры из табл. 8. Как и в случае относительной конкуренции (на одну особь), внутривидовое воздействие численности собственного вида всегда оказывалось выше влияния противоположного. Систематизировать межвидовое воздействие можно следующим образом: 1) конкурентное влияние одного вида на другой является незначительным либо отсутствует совсем; 2) существует выраженное в средней степени конкурентное влияние одного вида на другой; 3) конкурентное влияние выражено сильно.

Соответствующие оценки отражены в табл. 9.

Степень межвидовой конкуренции можно оценить визуально по графической интерпретации моделей. В качестве примеров приведены наиболее показательные варианты моделей, отражающие разные степени конкурентного воздействия (рис. 11).

У большинства сравниваемых пар видов существенного влияния межвидовой конкуренции на скорость популяционного роста выполненное моделирование не выявило (табл. 9). Отсутствует влияние на другие виды со стороны сахалинской и хоботной камбал. Вместе с тем средняя степень воздействия на скорость популяционного роста хоботной камбалы обнаружена со стороны желтоперой и палтусовидной камбал, а также на желтоперую со стороны четырехбугорчатой камбалы. Желтоперая камбала сильно влияет на скорость

Таблица 8. Параметры модели Лотки – Вольтерры для оценки межвидовой конкуренции восточноохотоморских камбал

Виды камбал / Flounder species		Параметры модели / Model parameters						
Вид 1 / Species 1	Вид 2 / Species 2	K_1	K_2	r_1	r_2	α_{12}	α_{21}	
Желтоперая / Yellowfin sole	Четырехбугорч. / Alaska plaice	920,3	281,0	0,2202	0,2691	0,720	0,220	
Желтоперая / Yellowfin sole	Сахалинская / Sakhalin dab	920,3	2924,6	0,2202	0,3706	0,037	0,468	
Желтоперая / Yellowfin sole	Хоботная / Longhead dab	920,3	218,0	0,2202	0,1636	0,163	0,221	
Желтоперая / Yellowfin sole	Палтусовидная / Flathead sole	920,3	599,9	0,2202	0,1860	0,138	0,164	
Четырехбугорч. / Alaska plaice	Сахалинская / Sakhalin dab	281,0	2924,6	0,2691	0,3706	0,006	0,239	
Четырехбугорч. / Alaska plaice	Хоботная / Longhead dab	281,0	218,0	0,2691	0,1636	0,077	1,001	
Четырехбугорч. / Alaska plaice	Палтусовидная / Flathead sole	281,0	599,9	0,2691	0,1860	0,045	0,164	
Сахалинская / Sakhalin dab	Хоботная / Longhead dab	2924,6	218,0	0,3706	0,1636	0,374	0,018	
Сахалинская / Sakhalin dab	Палтусовидная / Flathead sole	2924,6	599,9	0,3706	0,1860	2,219	0,018	
Хоботная / Longhead dab	Палтусовидная / Flathead sole	218,0	599,9	0,1636	0,1860	0,143	0,029	

Таблица 9. Степень межвидовой конкуренции за пищевые ресурсы (отмечена крестиком) у восточноохотоморских камбал
 Table 9. The level of the interspecies competition for the food resources (marked with a cross) between flounders of the Eastern Okhotsk Sea

Виды камбал Flounder species	Степень конкуренции / Competition level		
	Отсутствует No	Средняя Medium	Сильная Strong
Желтоперая камбала (конкурирующий вид) / Yellowfin sole (competing species)			
Четырехбугорчатая / Alaska plaice	–	–	+*
Сахалинская / Sakhalin dab	+	–	–
Хоботная / Longhead dab	–	+*	–
Палтусовидная / Flathed sole	+	–	–
Четырехбугорчатая камбала (конкурирующий вид) / Alaska plaice (competing species)			
Желтоперая / Yellowfin sole	–	+*	–
Сахалинская / Sakhalin dab	+	–	–
Хоботная / Longhead dab	–	–	+*
Палтусовидная / Flathed sole	+	–	–
Сахалинская камбала (конкурирующий вид) / Sakhalin dab (competing species)			
Желтоперая / Yellowfin sole	+	–	–
Четырехбугорчатая / Alaska plaice	+	–	–
Хоботная / Longhead dab	+	–	–
Палтусовидная / Flathed sole	+	–	–
Хоботная камбала (конкурирующий вид) / Longhead dab (competing species)			
Желтоперая / Yellowfin sole	+	–	–
Четырехбугорчатая / Alaska plaice	+	–	–
Сахалинская / Sakhalin dab	+	–	–
Палтусовидная / Flathed sole	+	–	–
Палтусовидная камбала (конкурирующий вид) / Flathed sole (competing species)			
Желтоперая / Yellowfin sole	+	–	–
Четырехбугорчатая / Alaska plaice	+	–	–
Сахалинская / Sakhalin dab	–	–	+*
Хоботная / Longhead dab	–	+*	–

*В период высокой численности подверженного воздействию вида / For the period of high abundance of affected species

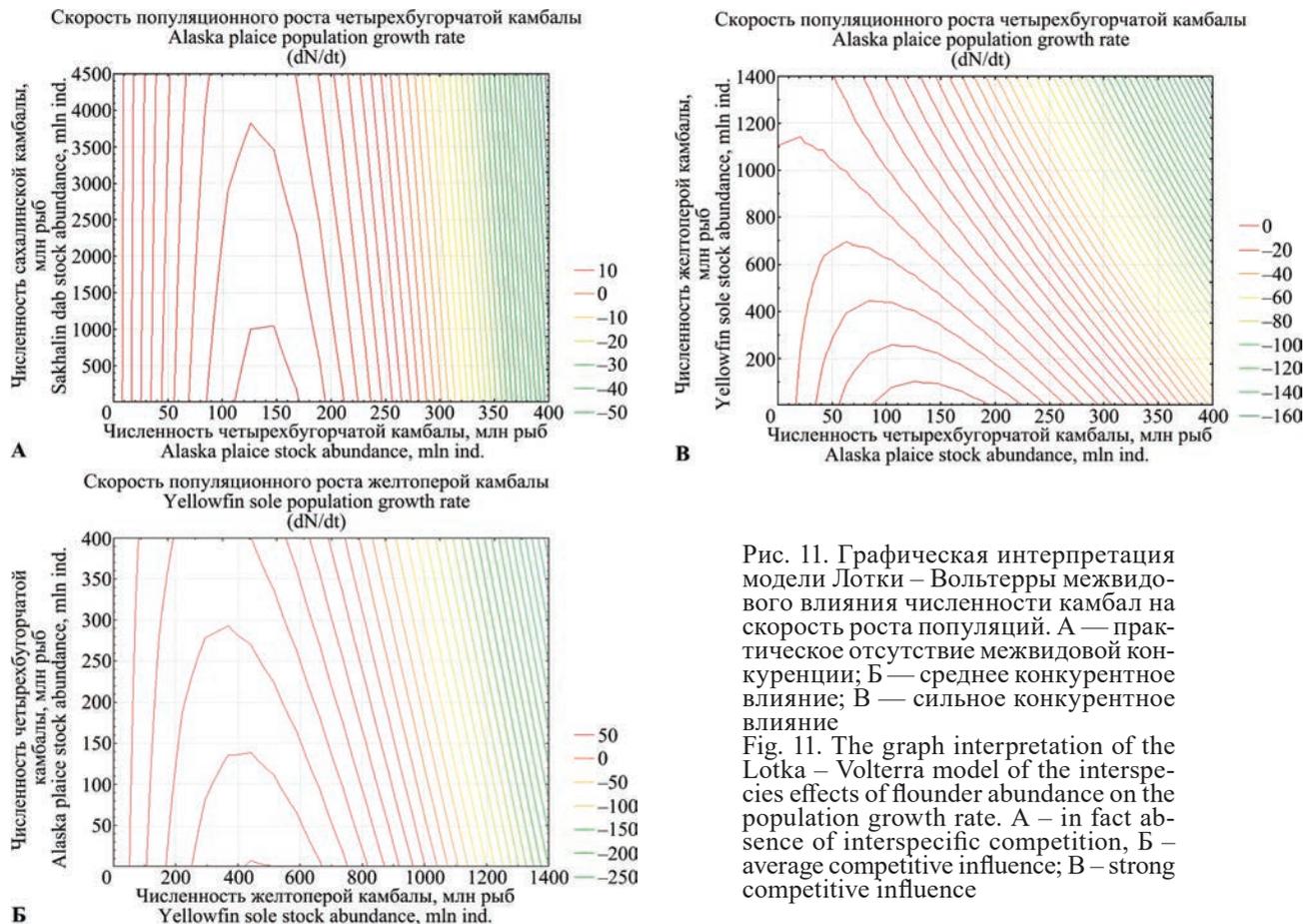


Рис. 11. Графическая интерпретация модели Лотки – Вольтерры межвидового влияния численности камбал на скорость роста популяций. А — практическое отсутствие межвидовой конкуренции; Б — среднее конкурентное влияние; В — сильное конкурентное влияние
 Fig. 11. The graph interpretation of the Lotka – Volterra model of the interspecies effects of flounder abundance on the population growth rate. А – in fact absence of interspecific influence; Б – average competitive influence; В – strong competitive influence

роста популяции четырехбугорчатой, четырехбугорчатая — на скорость роста хоботной, а палтусовидная — на рост популяции сахалинской камбалы. Об изменении конкурентного воздействия можно судить по углу наклона (в пределах 0–90°) изолиний на контурных диаграммах (рис. 11). Чем больше угол их наклона к той или иной оси, тем выше степень такого воздействия. Сила влияния, как правило, наиболее заметна при средней численности подверженного воздействию вида, а по мере ее дальнейшего роста начинает снижаться. В этом случае увеличивается степень влияния внутренней конкуренции.

Таким образом, большинство более или менее выраженных конкурентных отношений имеет место в группе близких по пространственным и пищевым нишам желтоперой, четырехбугорчатой и хоботной камбал. Сахалинская камбала, несмотря на свою самую высокую численность, практически не влияет на динамику популяций других видов. По всей видимости, это вызвано ее обособленным распределением в пространстве и отличной от других камбал структурой питания. Причины довольно сильного влияния на скорость ее популяционного роста со стороны палтусовидной камбалы требуют выяснения.

Почти во всех случаях конкуренции наблюдается ее асимметричный характер (аменсализм).

Вместе с тем следует иметь в виду, что полученные результаты изучения межвидовых отношений носят в значительной степени теоретический характер, т. к. на популяционный рост влияет не только численность отдельного, близкого по экологии вида, но и их совокупность. В связи с этим предприняли попытку оценить суммарное воздействие межвидовой конкуренции на конкретный вид со стороны остальных камбал.

В данном случае модель Лотки – Вольтерры имеет вид:

$$\frac{dN_i}{dt} = \frac{r_i \times N_i (K_i - N_i - \sum \alpha_{ij} \times N_j)}{K_i} \quad (3),$$

где N_i , r_i , K_i — соответственно численность, врожденная скорость роста и предельная плотность насыщения вида, подверженного конкурентному воздействию; N_j — численность конкурирующего вида; α_{ij} — коэффициент конкуренции конкурирующего вида. Суммирование ведется по всем j , кроме $j = i$ (т. е. $j \neq i$).

Значения всех параметров приведены в табл. 8.

Графическая интерпретация моделей показана на рис. 12.

Анализируя контурные диаграммы, иллюстрирующие результаты оценок воздействия внутривидовой и межвидовой конкуренции на отдельно взятую популяцию со стороны популяций других видов, можно заключить следующее.

У всех камбал хорошо выражено влияние численности собственного вида на скорость популяционного роста. Эта скорость до определенного уровня численности растет, а при дальнейшем увеличении числа особей начинает устойчиво снижаться.

У желтоперой камбалы в период низкой численности всех видов скорость роста популяции растет вместе с численностью собственного вида, независимо от динамики остальных популяций (изолинии на диаграмме практически параллельны оси численности остальных видов, рис. 12). В период высокой численности желтоперой камбалы и низкой суммарной численности других видов их конкурентное воздействие, по мере роста популяций, выражено лучше, чем после достижения ими высокого уровня запасов. По всей вероятности, это может быть связано с изменчивостью видового состава, когда более высокой численности достигают виды, наименее конкурирующие с желтоперой камбалой. Таким образом может происходить взаимная адаптация видов в период популяционного роста.

По мере роста численности камбал усиливается степень отрицательного влияния внутривидовой конкуренции желтоперой камбалы, а доля воздействия межвидовой конкуренции на скорость роста ее популяции снижается. Снижение скорости роста при средней и высокой численности происходит, главным образом, за счет саморегуляции популяции.

Довольно хорошо выражено отрицательное влияние суммарной численности других видов на скорость роста популяции четырехбугорчатой камбалы при среднем уровне ее численности. С ростом популяций всех камбал усиливается сила влияния внутривидовой конкуренции на скорость роста популяции этой камбалы, нивелируя воздействие межвидовой конкуренции.

Модель показывает значительное влияние внутривидовой конкуренции на популяционный рост сахалинской камбалы после достижения ею средней численности. Воздействие межвидовой кон-

куненции на ее популяционный рост заметно. Ингибирующее влияние других камбал на рост популяции сахалинской камбалы существенно ниже, чем собственного вида, отмечается, начиная со среднего уровня его численности и примерно одинаково на протяжении всего периода.

В период наиболее низкой численности всех видов скорость роста популяции хоботной камбалы растет. В период средней и высокой численности хоботной камбалы и низкой суммарной численности других видов их конкурентное воздействие по

мере роста популяций выражено лучше, чем после достижения ими высокого уровня запасов.

У палтусовидной камбалы в начале популяционного роста, на фоне общего увеличения его скорости, происходят ее заметные изменения, в зависимости от численности остальных видов. С ростом суммарного числа особей остальных камбал скорость популяционного роста палтусовидной сначала относительно падает, потом показывает тенденцию к росту. Конфигурация изолиний на контурной диаграмме в это время имеет седловидный характер

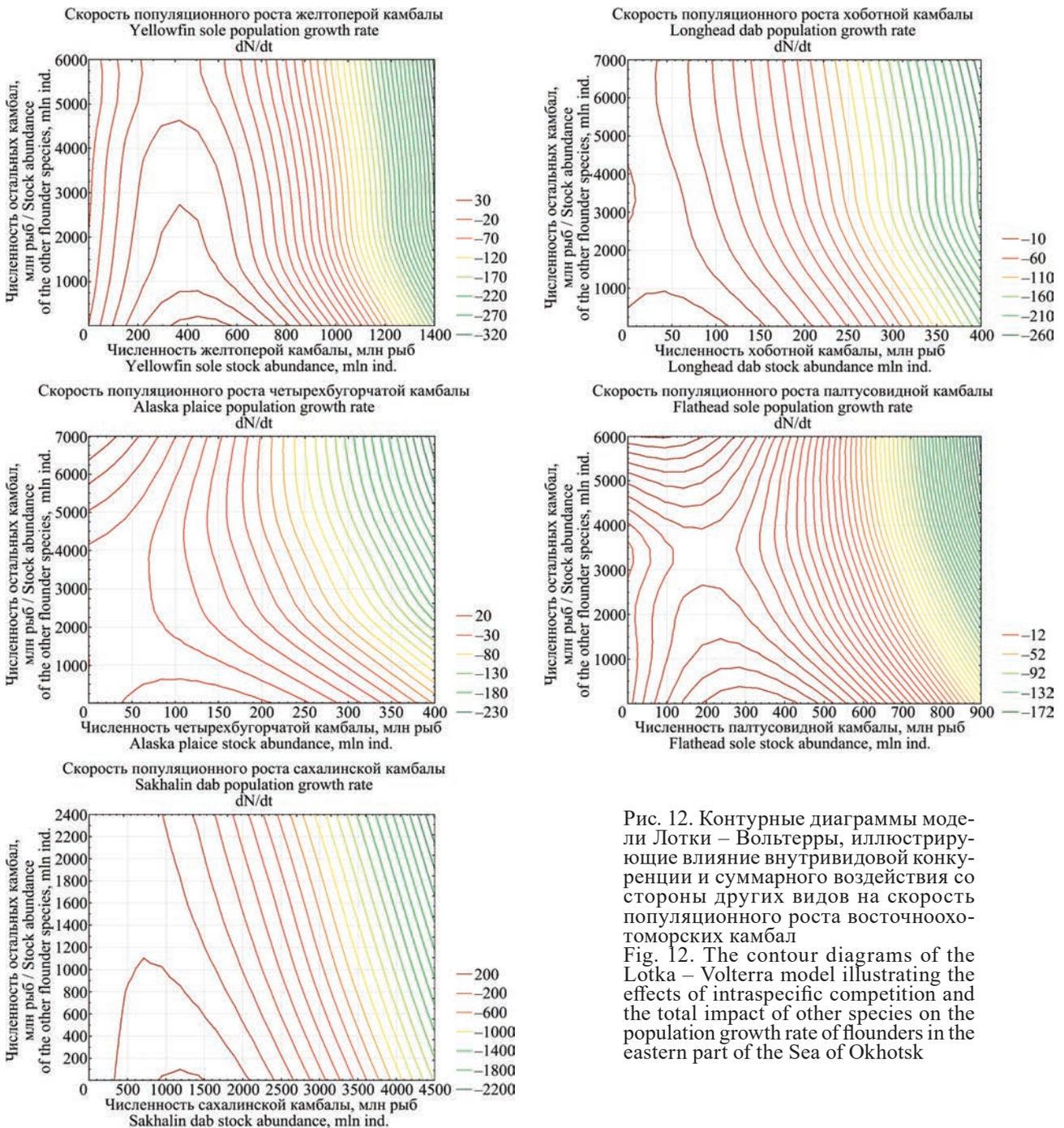


Рис. 12. Контурные диаграммы модели Лотки – Вольтерры, иллюстрирующие влияние внутривидовой конкуренции и суммарного воздействия со стороны других видов на скорость популяционного роста восточноохотоморских камбал

Fig. 12. The contour diagrams of the Lotka – Volterra model illustrating the effects of intraspecific competition and the total impact of other species on the population growth rate of flounders in the eastern part of the Sea of Okhotsk

(рис. 12). Затем, в период средней и высокой численности палтусовидной камбалы, а также низкой и средней суммарной численности других видов, их конкурентное воздействие выражено лучше, чем при достижении ими высокого уровня запасов.

Обобщая полученные результаты, попытаемся сформулировать общую закономерность.

1. В начальный период популяционного роста камбал его скорость увеличивается и не наблюдается действий как внутривидовой, так и межвидовой конкуренции.

2. Наиболее заметно влияние на скорость роста популяции со стороны других камбал при достижении ею средней численности. При дальнейшем росте популяции конкретного вида усиливается роль внутривидовой конкуренции, а доля внешнего воздействия снижается. Как уже отмечалось, это может быть вызвано взаимной адаптацией, когда при увеличении относительной численности одного вида снижается доля других, экологически близких камбал, а также расширением спектра их питания. Противофазность в динамике таких популяций отмечена нами выше (см. рис. 8).

Далее, чтобы выявить особенности динамики популяций конкурирующих видов, рассмотрели: при каких условиях увеличивается их численность или уменьшается под влиянием межвидовой конкуренции. С этой целью в координатах осей численности конкурирующих видов (N_1 и N_2) построили изоклины стабильного состояния популяций, когда скорость их популяционного роста равна нулю. Метод построения таких изоклин описан в книге М. Бигона и др. (1989а) и заключается в следующем. Чтобы построить изоклину для какого-либо вида, например, для вида 1, уравнение (1) (см. раздел «Материал и методика») приравняется нулю, т. е. $dN_1/dt = 0$. Тогда: $r_1 \times N_1(K_1 - N_1 - \alpha_{12} \times N_2) = 0$. Преобразовывая это выражение относительно N_1 и N_2 , получим координаты двух точек на указанных осях: при $N_1 = 0$, $N_2 = K_1/\alpha_{12}$; при $N_2 = 0$, $N_1 = K_1$. Через две этих точки проводится изоклина для вида 1. Аналогичным образом находятся координаты точек и проводится изоклина для вида 2.

Рассчитав координаты данных точек, можно рассмотреть несколько комбинаций неравенств, характеризующих поведение системы двух видов. Они сводятся к следующим.

1. Ингибирующее влияние внутривидовой конкуренции у первого вида выше воздействия со стороны второго ($K_1 > K_2 \times \alpha_{12}$), и первый вид может

оказывать большее влияние на второй, чем последний сам на себя ($K_1 \times \alpha_{21} > K_2$). В этом случае, в замкнутой системе двух видов, первый вид вытесняет второй, приводя его к вымиранию, а сам достигает предельной плотности насыщения.

2. Межвидовая конкуренция между двумя видами сильнее, чем внутривидовая у каждого из них ($K_2 \times \alpha_{12} > K_1$ и $K_1 \times \alpha_{21} > K_2$). В данной ситуации виды находятся в неустойчивом равновесии, а в случае неодинаковой плотности популяций вид, у которого такая начальная плотность будет выше, вытеснит конкурента.

3. Оба вида влияют друг на друга в меньшей степени, чем сами на себя ($K_1 > K_2 \times \alpha_{12}$ и $K_2 > K_1 \times \alpha_{21}$). Здесь система будет стремиться к точке устойчивого равновесия, и виды будут сосуществовать друг с другом (Бигон и др., 1989а).

Подобный анализ, выполненный по отношению к восточноохотоморским камбалам, показал, что в подавляющем большинстве случаев в парах сравниваемых видов наблюдается ситуация, описанная в пункте 3, т. е. их численность стремится к точке устойчивого равновесия. Лишь в одном случае, при сравнении динамики численности четырехбугорчатой и хоботной камбал, такое равновесие не достигается, и в изолированной системе из этих двух видов четырехбугорчатая камбала вытеснит хоботную. Примеры, иллюстрирующие смоделированные результаты межвидовой конкуренции у камбал, приведен на рис. 13. На осях координат отложены: $N1$ — учтенная численность вида 1, $N2$ — учтенная численность вида 2.

Параметры изоклин сравниваемых пар видов и координаты точек устойчивого равновесия популяций сравниваемых пар видов приведены в табл. 10.

Таким образом, численность желтоперой камбалы в состоянии равновесия с популяциями других камбал колеблется от 800 до 915 млн рыб, у четырехбугорчатой — от 100 до 260 млн рыб, у сахалинской — от 1650 до 2900 млн рыб, у хоботной — от 20 до 160 млн рыб, у палтусовидной — от 450 до 595 млн рыб (табл. 10, рис. 14).

Видовая структура комплекса исследуемых камбал в границах устойчивого равновесия их численности отражена на рис. 15.

Как можно видеть, при повышении уровня численности камбал для сохранения динамики их популяций в границах устойчивого равновесия должны снижаться доли желтоперой и палтусовидной камбал за счет повышения долей остальных видов.

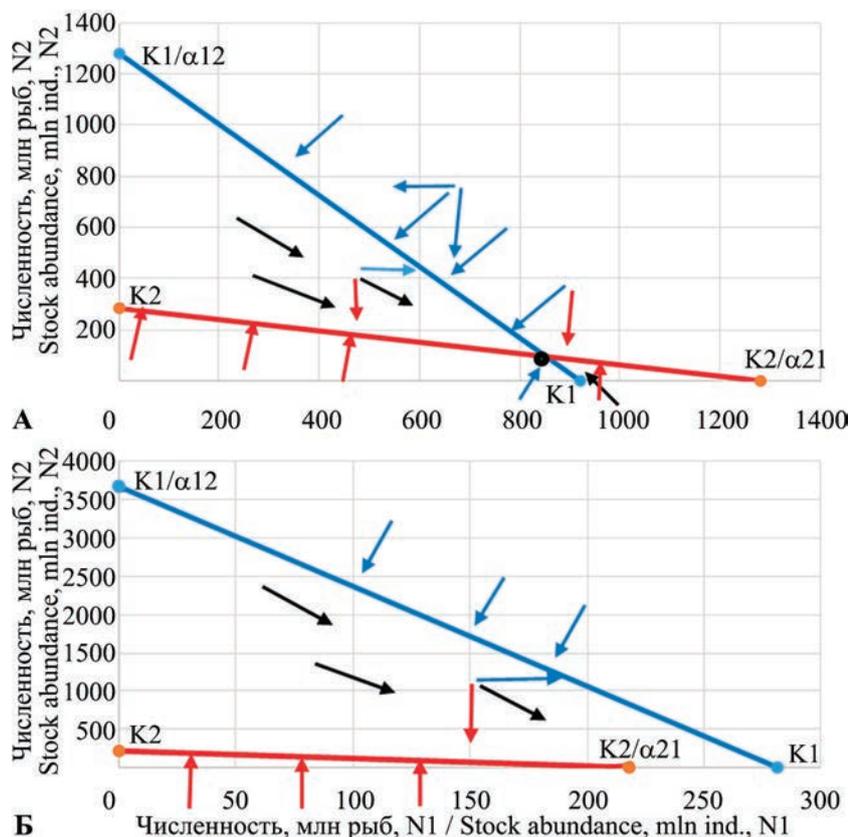


Рис. 13. Результаты конкуренции, полученные с помощью уравнений Лотки – Вольтерры. А — для желтоперой (вид 1) и четырехбугорчатой (вид 2) камбал; Б — для четырехбугорчатой (вид 1) и хоботной (вид 2) камбал. Стрелками показаны векторы направления динамики численности
 Fig. 13. The competition results obtained in the Lotka – Volterra model equations. А – for Yellowfin sole (image 1) and Alaska plaice (image 2); Б – for Alaska plaice (image 1) and longhead dab (image 2). The arrows demonstrate vectors of the stock abundance dynamics direction

Таблица 10. Параметры изоклин стабильного состояния популяций и координаты точек устойчивого равновесия численности (млн рыб) в системе сравниваемых пар видов у восточноохотоморских камбал
 Table 10. The parameters of the isocline stable state of the populations and the coordinates of the points of sustainable balance of the abundance (mln ind.) in the system of compared pair species of flounders of the Eastern Okhotsk Sea

Параметры изоклины / Isocline parameters				Координаты точки равновесия / Balance point coordinates	
K_1	$K_2 * \alpha_{12}$	K_2	$K_1 * \alpha_{21}$	По оси N_1	По оси N_2
Желтоперая (вид 1) – четырехбугорчатая (вид 2) / Yellowfin sole (species 1) – Alaska plaice (species 2)					
920,3>	202,32	281,0>	202,1	850	100
Желтоперая (вид 1) – сахалинская (вид 2) / Yellowfin sole (species 1) – Sakhalin dab (species 2)					
920,3>	108,7	2924,6>	430,7	800	2500
Желтоперая (вид 1) – хоботная (вид 2) / Yellowfin sole (species 1) – longhead dab (species 2)					
920,3>	35,5	218,0>	203,5	915	20
Желтоперая (вид 1) – палтусовидная (вид 2) / Yellowfin sole (species 1) – flathead sole (species 2)					
920,3>	82,8	599,9>	151,2	850	450
Четырехбугорчатая (вид 1) – сахалинская (вид 2) / Alaska plaice (species 1) – Sakhalin dab (species 2)					
281,0>	17,1	2924,6>	67,1	260	2900
Четырехбугорчатая (вид 1) – хоботная (вид 2) / Alaska plaice (species 1) – longhead dab (species 2)					
281,0>	16,8	218,0<	281,3	–	–
Четырехбугорчатая (вид 1) – палтусовидная (вид 2) / Alaska plaice (species 1) – flathead sole (species 2)					
281,0>	26,9	599,9>	46,2	260	555
Сахалинская (вид 1) – хоботная (вид 2) / Sakhalin dab (species 1) – longhead dab (species 2)					
2924,6>	81,4	218,0>	53,7	2850	160
Сахалинская (вид 1) – палтусовидная (вид 2) / Sakhalin dab (species 1) – flathead sole (species 2)					
2924,6>	1331,0	599,9>	53,7	1650	570
Хоботная (вид 1) – палтусовидная (вид 2) / Longhead dab (species 1) – flathead sole (species 2)					
218,0>	85,5	599,9>	6,3	130	595

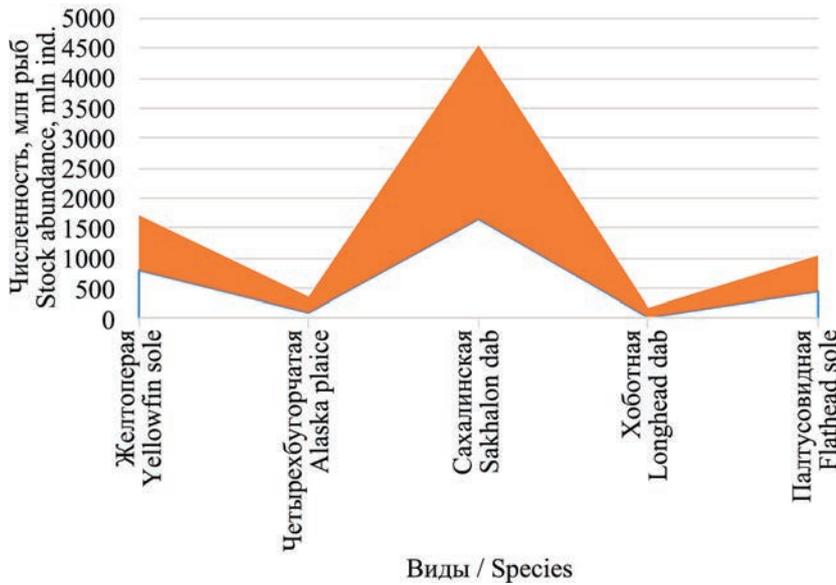


Рис. 14. Диапазоны учетной численности восточноооооморских камбал в условиях равновесного состояния популяций в исследуемом комплексе видов

Fig. 14. The diapason of the stock abundance observed in flounders of the eastern part of the Sea of Okhotsk in the terms of the population equilibrium state in the complex of species examined

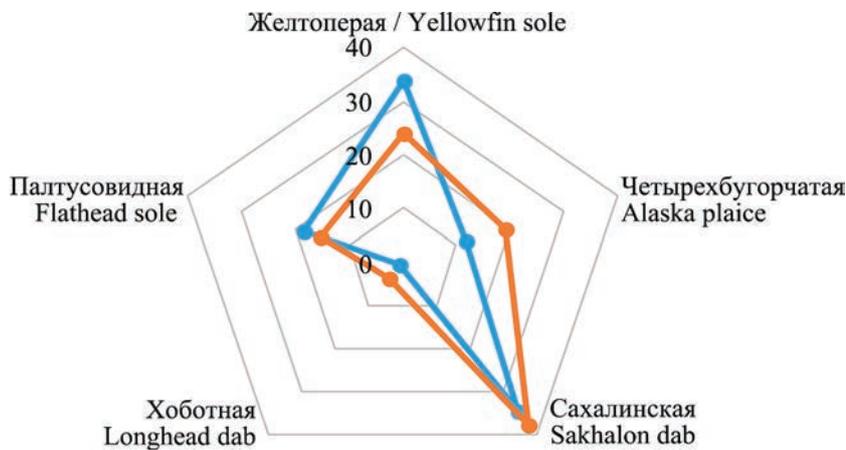


Рис. 15. Соотношение долей биомасс (в %) в суммарной биомассе исследуемых камбал в границах равновесного состояния учетной численности их популяций. (Синяя и красная линии — соответственно структуры при низшем и высшем пределах диапазона)

Fig. 15. The ratio between the percent of biomass (%) in the total biomass of flounder species examined within the equilibrium state of the population abundance observed. (Blue and red lines are the structures at minimum and maximum limits of the diapason respectively)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования межвидовой конкуренции в комплексе массовых видов камбал восточной части Оооотского моря велись в двух направлениях: в области пищевых взаимоотношений (оценка ее влияния на структуру питания) и в динамике численности (изменение скорости популяционного роста вида под воздействием численности и конкуренции за пищевые ресурсы со стороны других видов).

Анализ структуры питания и пищевого сходства видов в пространстве фундаментальной пищевой ниши, с помощью нейтральных моделей, показал хорошо выраженное влияние на пищевую избирательность разных камбал определенного фактора. С наибольшей вероятностью таким фактором может быть конкуренция за пищу. В пространстве реализованных ниш наблюдается ее действие в младшем возрасте и практическое отсутствие у старших рыб. Снижение конкуренции по мере взросления особей, очевидно, связано с расширением спектров питания.

Результаты исследования свидетельствуют, что структура питания камбал стабилизировалась ранее, под действием факторов, включающих межвидовую конкуренцию, и пришла в состояние динамического равновесия.

Среди видов камбал наибольшее воздействие конкуренции на формирование пищевого спектра наблюдается по отношению к сахалинской камбале, что может являться одной из причин вытеснения ее пространственной и пищевой ниши в пелагиаль.

Анализ динамики популяций с помощью модели Лотки – Вольтерры показал, что в подавляющем большинстве случаев внутривидовая конкуренция в оценке на одну особь выше, чем межвидовая. Для популяций камбал в целом конкурентные отношения существуют между близкими по распределению в пространстве и пищевому сходству видами: желтоперой, четырехбугорчатой и хоботной камбалами. Самая многочисленная сахалинская камбала, в силу ее обособленности в пространстве и особенностей питания, практиче-

ски не влияет на скорость популяционного роста других камбал. Вместе с тем заметно воздействие на скорость ее популяционного роста со стороны палтусовидной камбалы и комплекса других видов в целом.

Выявленная конкуренция за ресурсы между камбалами носит асимметричный характер.

Скорость роста популяций увеличивается в его начальный период. При достижении среднего уровня численности влияние со стороны других камбал становится заметным. Дальнейшее повышение численности ведет к значительному усилению внутривидовой конкуренции, и внешнее воздействие становится менее выраженным. Одной из возможных причин этого может быть взаимная адаптация популяций в условиях повышения напряженности пищевых отношений.

Результаты моделирования показали, что в своей динамике популяции восточноохотоморских камбал стремятся к состоянию устойчивого равновесия. При росте их численности до определенного уровня сохранение такого состояния должно регулироваться некоторым изменением видовой структуры за счет снижения долей желтоперой и палтусовидной камбал в суммарной биомассе их комплекса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989а. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т. 1. 667 с. (Пер. с англ.)
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989б. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т. 2. 477 с. (Пер. с англ.)
- Вольтерра В. 1976. Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука. 286 с.
- Дьяков Ю.П. 1999. Некоторые аспекты пространственной динамики популяций промысловых видов западнокамчатских камбал // Изв. ТИНРО. Т. 126. Ч. 1. С. 3–23.
- Дьяков Ю.П. 2011. Камбалообразные (*Pleuronectiformes*) дальневосточных морей России. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 428 с.
- Четвергов А.В., Таганова Р.Я. 2000. Питание и особенности пищевых взаимоотношений камбал (Pleuronectidae) в Уткинском районе Западнокамчатского шельфа в августе 1997 г. // Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 5. С. 19–26.

Чучукало В.И., Радченко В.И., Кобликов В.Н., Надточий В.А., Слабинский А.М. 1998. Питание и некоторые черты экологии камбал у побережья Западной Камчатки в летний период // Изв. ТИНРО. Т. 124. С. 635–650.

REFERENCES

- Bigon M., Harper Dzh., Taundsend K. *Ekologiya. Osobi, populyatsii i soobshchestva* [Individuals, populations and communities]. Moscow: Mir, 1989. Vol. 1, 667 p.
- Bigon M., Harper Dzh., Taundsend K. *Ekologiya. Osobi, populyatsii i soobshchestva* [Individuals, populations and communities]. Moscow: Mir, 1989. Vol. 2, 477 p.
- Volterra V. *Matematicheskaya teoriya borby za sushchestvovaniye* [The Mathematical Theory of the Struggle for Existence]. Moscow: Science, 1976, 288 p.
- Dyakov Y.P. Some aspects of spatial dynamics of populations of commercial species of Western Kamchatka flounders. *Izvestiya TINRO*, 1999, vol. 126, part I, pp. 3–23. (In Russian)
- Dyakov Y.P. *Kambaloobraznyye dalnevostochnyykh morey Rossii* [Flounders of the Far Eastern Seas of Russia]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2011, 428 p.
- Chetvergov A.V., Taganova R.Ya. Feeding and food relationships of flounders (Pleuronectidae) in the Utkinsky Region of the West Kamchatka shelf in August 1997. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2000, vol. 5, pp. 19–26. (In Russian)
- Chuchukalo V.I., Radchenko V.I., Koblikov V.N., Nadtochiy V.A., Slabinskiy A.M. Feeding and some ecology features of flounders off the coast of Western Kamchatka in summer. *Izvestiya TINRO*, 1998, vol. 124, pp. 635–650. (In Russian)

Статья поступила в редакцию: 22.10.2020

Статья принята после рецензии: 21.11.2020

УДК 639.2.053.8:597.552.511(265.51)

DOI: 10.15853/2072-8212.2020.59.76-96

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА RANDOM FOREST В ЦЕЛЯХ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ ПОДХОДОВ ГОРБУШИ СЕВЕРО-ВОСТОКА КАМЧАТКИ

М.Г. Фельдман



Вед. н. с., Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО») 683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел.: 8 (4152) 41-27-01. E-mail: feldman.m.g@kamniro.ru

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ, ГОРБУША, КЛАССИФИКАЦИЯ, МОДЕЛИРОВАНИЕ, СЛУЧАЙНЫЙ ЛЕС, ДЕРЕВО РЕШЕНИЙ, ЯЗЫК R, АНАЛИЗ ДАННЫХ

Для прогнозирования подходов камчатской горбуши используется мощный современный метод машинного обучения Random Forest — случайный лес деревьев решений. В качестве предикторов используются помесечные данные климатических индексов. В работе применяется итеративный способ отбора наиболее важных факторов. Выбор лучшей модели осуществлен по наименьшей ошибке на тестовых данных. Алгоритм применяемого метода оформлен на языке R.

USING THE DECISIONS OF THE RANDOM FOREST ALGORITHM FOR THE PURPOSES OF FORECASTING PINK SALMON RUNS ON NORTH-EASTERN KAMCHATKA

Mark H. Feldman

Leading Scientist, Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography ("KamchatNIRO") 683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18
Tel.: +7 (4152) 41-27-01. E-mail: feldman.m.g@kamniro.ru

FORECASTING, PINK SALMON, CLASSIFICATION, MODELING, RANDOM FOREST, CODE R, DATA MINING

Forecasting of pink salmon runs in Kamchatka uses modern powerful method of machine learning Random Forest (random forest of decision trees). Monthly data of climate indices are used as predictors. Forecasting applies iterative way of selection of the most important factors. Decision about the best model is based on the least error on test data. The algorithm of the method is written in R language.

Горбуша составляет основу добычи лососей Камчатки, поэтому важность прогнозирования ее подходов трудно переоценить. Вместе с тем задача прогнозирования именно этого вида достаточно сложна, поскольку у него нет перекрывающихся поколений (как у других тихоокеанских лососей), наличие которых заметно улучшает качество прогнозных моделей (Peterman, 1982; Haeseker et al., 2007), а численность поколений подвержена сильным флуктуациям. При этом численность каждого поколения мы рассматриваем как результат комплексного воздействия плотностной зависимости (Ricker, 1954) и абиотических факторов среды. Ранее эту задачу решали с помощью общей регрессионной модели (Фельдман, Шевляков, 2015). Однако выбор объясняющих переменных в данном случае ложился полностью на исследователя: необходимо было отобрать от трех до пяти факторов из нескольких десятков самостоятельно, с визуализацией объясняющей и зависимой переменной на диаграмме рассеивания.

Естественно, что отбор предикторов машинным способом в таком случае заметно облегчил бы анализ данных. Между тем в случае нелинейных взаимоотношений предиктора и зависимой переменной даже машинный поиск простых корреляций мало что даст. Поэтому в данной работе мы, во-первых, упростили данные по зависимой переменной (подходу горбуши), придав им три уровня численности (низкий, средний и высокий), о чем подробнее будет сказано ниже, а во-вторых, использовали ансамблевый метод анализа данных, тем более что таковые были рекомендованы Межинститутской рабочей группой по методологии оценки сырьевой базы рыболовства при ФГБНУ ВНИРО (РГМ) еще в 2017 г.

Хотя распространение ансамблевых моделей произошло лишь в последнее время, их предыстория уже достаточно давняя. Так, в 1906 г. на сельскохозяйственной ярмарке в Плимуте английский исследователь и член Лондонского королевского общества сэр Френсис Гальтон, интересовавший-

ся результатами селекции, столкнулся с проводимым конкурсом, где публике предлагалось за вознаграждение угадать вес быка после разделки (Galton, 1907). У сэра Гальтона, критически относящегося к концепции демократических выборов, возникла идея, что это идеальный эксперимент, который может показать несостоятельность коллективного решения, ведь каждый из участников был заинтересован только в своем выигрыше: «Среди конкурентов были мясники и фермеры, некоторые из которых были очень опытны в оценке веса скота; другие, вероятно, руководствовались той информацией, которую они могли бы получить и своими собственными фантазиями. Средний участник, вероятно, был также хорошо подготовлен для справедливой оценки разделанного быка, поскольку средний избиратель оценивает достоинства большинства политических вопросов, по которым он голосует». Однако, к изумлению Гальтона, когда он подсчитал среднее от всех прогнозов, оно оказалось лишь на 9 фунтов отличавшееся от реального веса: 1207 фунтов составил средний прогноз, а 1198 фунтов — реальный вес разделанного быка.

Об этом и других не менее поразительных случаях правильного коллективного решения можно прочитать в интересной книге «Мудрость толпы...» финансового аналитика изданий *New Yorker* и *Wall Street Journal* Джеймса Шуровьески (2007). Между тем, название этого явления как «мудрость толпы» (*The Wisdom of Crowds*), на наш взгляд, не такое удачное, как в терминологии сэра Гальтона — «глас народа» (*Vox Populi*). Дело в том, что, как отмечают оба автора, мнение каждого участника должно быть независимым от мнения других, что вряд ли случается именно в толпе.

Примечательно, что почти за полтора века до случая с сэром Гальтоном во Франции маркизом де Кондорсе было опубликовано эссе, в котором была сформулирована теорема о жюри присяжных (*Condorcet, 1785 по Мюллер, 2007*). Теорема гласит, что если каждый член жюри присяжных имеет независимое мнение и вероятность правильного решения больше 0,5, тогда вероятность правильного решения присяжных в целом возрастает, и с увеличением количества членов жюри стремится к единице. И наоборот: если же вероятность правильного решения у каждого из членов жюри меньше 0,5, то та же вероятность для всего жюри стремится к нулю с увеличением количества присяжных.

Естественно, что такие наблюдения не остались без внимания ученых. Помимо экспериментов по исследованию принятия решений с различными группами людей, с развитием вычислительной техники, начали формироваться и методы машинного обучения, имитирующие эффект *vox populi*, — ансамблевые методы моделирования, где в качестве элементарных единиц используются какие-либо простые модели, так называемые «слабые ученики». Оказалось, что в качестве таких базовых единиц достаточно хорошо проявляют себя деревья решений (*Breiman et al., 1984; Quinlan, 1986*). Дерево решений представляет собой алгоритм принятия решения, имеющий четко выраженную древовидную структуру. Структура дерева включает в себя корень (*root*) — признак, который лучше всего делит выборку на две части или ветви, узлы (*nodes*) — признаки нижеследующих порядков, которые также делят свою подвыборку на две части, и листьев (*leafes*) — принятых решений.

Алгоритм дерева решений является «жадным», он способен распознать 100% наблюдений в выборке, при этом, однако, переобучаясь. С этим недостатком можно бороться различными методами остановки обучения: глубиной дерева, предельным количеством наблюдений в узле и др. Отметим другие достоинства этой модели:

- простая и легкая интерпретация всего пошагового процесса принятия решения,
- работает с любыми типами переменных, как с числовыми (причем любого масштаба) величинами, так и категориальными.

Вместе с тем, помимо склонности к переобучению, есть и недостатки:

- деревья нестабильны, т. к. небольшое изменение во входных данных может привести к изменению их структуры;
- деревья решений часто относительно неточны, у них большая дисперсия ошибки прогноза.

Именно с помощью ансамблевых методов можно устранить такие недостатки базовой модели дерева решений, как переобучение и дисперсия ошибки. Становление алгоритма случайного леса тесно связано с появлением техники бутстрепа — размножением выборок (*Efron, 1979*). В данной технике новые выборки формируются из элементов исходной случайным образом. Первоначально бутстреп использовался для оценки различных статистических параметров. В конце прошлого

века Лео Брейман предложил использовать бутстреп-выборки с замещением (чтобы выборки были той же длины, как и исходная) для построения базовых моделей ансамбля (Breiman, 1996a). Такой метод был назван им бэггингом (от англ. **bootstrap aggregation**). Характерной особенностью таких выборок является то, что около 37% наблюдений не используются в построении отдельного дерева вообще и такие наблюдения можно автоматически использовать для тестирования соответствующего дерева (Breiman, 1996b). Такую ошибку тестирования принято называть ошибкой out-of-bag (OOB error — ошибка вне выборки). Она подсчитывается по наблюдениям, не вошедшим в обучение каждого дерева, и усредняется для всего ансамбля в целом. Данная ошибка является состоятельной оценкой и эквивалентна ошибке на контрольных данных (Джеймс и др., 2016; Шитиков, Мастицкий, 2017).

Бэггинг деревьев решений показал снижение ошибки прогноза за счет снижения ее дисперсии, но между тем сами отдельные деревья такого ансамбля, обучающиеся с помощью одних и тех же предикторов, получают высококоррелированными, а это несоблюдение условия о том, что мнение каждого участника голосования должно быть независимым от других мнений. Причиной этого является то, что признаки-доминанты используются в каждом дереве, а второстепенные по важности, но вместе с тем важные предикторы вытесняются. Устранить данный недостаток помог метод случайных подпространств, показанный в работе Тин Кам Хо (Ho, 1995), который в формулировке автора является способом реализации «стохастического дискриминационного» подхода к классификации, предложенного Е. Клейнберг (Kleinberg, 1990, 1996). Суть данного метода — создание ансамбля деревьев, выращенных на одной выборке, но при этом каждое дерево строится по собственному набору признаков, который, в свою очередь, формируется из исходного набора предикторов, т. е. используется тот же бутстреп, но для признаков и без замещения. Эмпирически установлено, что для эффективного решения задач на регрессию нужно брать подвыборку предикторов размером около трети от исходного набора признаков, а для задач на классификацию — квадратный корень из исходного количества признаков.

В дальнейшем Л. Брейман (Breiman, 2001) объединил оба метода в один: каждое дерево ансамбля

строится на собственной выборке с замещением, и на каждом этапе расщепления дерева рассматривается только часть предикторов. Таким образом, второстепенные по важности признаки получают свой шанс быть использованными в построении дерева, и корреляция между деревьями снижается. Метод получил название Random Forest. Его уникальность заключается в том, что несмотря на бурное развитие методов машинного обучения в последние годы и на появление различных его модификаций, он до сих пор является одним из самых лучших. Так, в сравнении 179 классификаторов из 17 семейств (дискриминантный анализ, байесовский анализ, нейронные сети, машины опорных векторов, случайные леса и другие ансамбли, обобщенные линейные модели, ближайшие соседи, частичные регрессии наименьших квадратов и главных компонент, логистическая и полиномиальная регрессия, множественные сплайны адаптивной регрессии и другие методы) на 121 наборе данных, классический вариант случайного леса оказался лучшим, показывая 90% точности в 84% наборов данных (Delgado et al., 2014).

Основные достоинства модели случайного леса (Радченко, 2017):

- также как и дерево решений, может работать с любыми типами данных;
- с увеличением количества деревьев не переобучается;
- устойчив к мультиколлинеарности признаков, никакая часть модели случайного леса не подвергается воздействию коллинеарных переменных: даже если две переменные обеспечивают одинаковую чистоту дочернего узла, можно выбрать одну из них, не ухудшая качество результата;
- не чувствителен к выбросам в данных;
- не требует тщательной настройки параметров, хорошо работает «из коробки».

Минусы:

- в отличие от одного дерева, результаты случайного леса сложнее визуально интерпретировать;
- нет формальных выводов для оценки значимости переменных (p-values), однако случайный лес позволяет оценивать важность переменных по другим критериям (таким, как уменьшение индекса Джини или точности дерева при исключении признака, и др.);
- алгоритм работает хуже многих линейных методов, когда в выборке очень много разреженных признаков (например, тексты);

– в отличие от регрессии случайный лес не умеет экстраполировать (но это можно считать и плюсом, так как не будет экстремальных значений в случае попадания выброса);

– на зашумленных данных алгоритм переобучается;

– большой размер получающихся моделей, этот недостаток можно обойти, приведя вместо самой модели программный код, что в последнее время стало принятым в научных статьях.

В данной работе мы ставим целью апробировать на данных по горбуше Северо-Восточной Камчатки совершенно новый для прогнозирования рыбных запасов метод случайного леса решающих деревьев Random Forest, хорошо зарекомендовавший себя в решении задач как на регрессию, так и на классификацию (Breiman, 2001).

Для осуществления поставленной цели решались следующие задачи:

- выбор объясняющих переменных;
- отбор значимых признаков с помощью фильтрации: построение моделей случайного леса итеративно с исключением незначимых и малозначимых предикторов на каждой итерации;
- выбор наиболее значимых признаков;
- верификация результата с помощью сторонних методов отбора признаков в случайном лесе;
- построение моделей Random Forest;
- выработка прогноза по оптимальной модели;
- оформление программного кода на получившем широкое распространение в биологической статистике языке R для воспроизводимости результатов.

Научная новизна данной работы состоит в том, что впервые в прогнозировании рыбных запасов используется метод случайного леса Random Forest. Также предложенный итеративный способ исключения незначимых предикторов для случайного леса дает лучшую сходимость окончательной модели по сравнению с другими методами исключения.

Практическая значимость работы заключается в значительном облегчении процедуры отбора объясняющих переменных, кроме того, можно рассматривать достаточно большое количество признаков, до нескольких десятков. За счет этого и автоматического тестирования модели на наблюдениях out-of-bag заметно уменьшается время принятия решения. Также программный код может использоваться в решении подобных задач для других запасов горбуши и иных видов рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исходные данные. В качестве зависимой переменной использованы уровни стратифицированной модели типа запас–пополнение, примененной к данным по количеству родителей и потомков горбуши Северо-Восточной Камчатки (Фельдман и др., 2018).

Различные уровни воспроизводства горбуши показаны отдельными маркерами и цветами, при этом каждый уровень описывается своей кривой зависимости пополнения R от родительского запаса S (рис. 1). Два наблюдения высокого уровня и три наблюдения низкого (с метками года нереста) не входили в обучение соответствующих кривых, и предположительно принадлежат к экстремальным классам. Но так как таких наблюдений мало

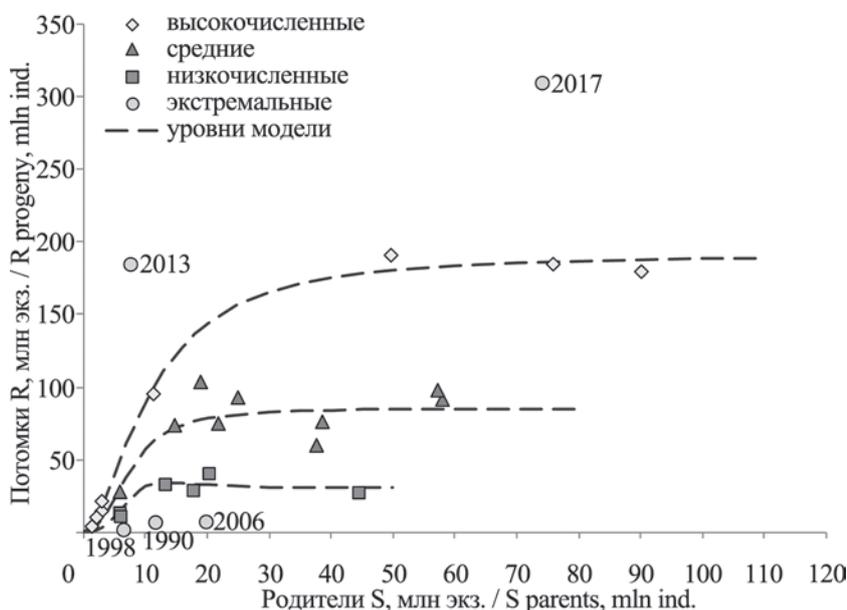


Рис. 1. Стратифицированная модель запас–пополнение для данных по горбуше северо-востока Камчатки за период 1990–2017 гг.
Fig. 1. Stratified model “parental stock – recruitment” for the data on pink salmon of North-Eastern Kamchatka for the period 1990–2017

относительно других классов, они причислены к ближайшим стратам. Таким образом, имеем три страты (класса) с почти одинаковым числом наблюдений в каждой в период с 1990 по 2017 гг. включительно: по 9 наблюдений низкого и среднего уровня и 10 наблюдений высокого уровня.

Удовлетворительно описать зависимость потомков от родителей только с помощью модели запас–пополнение не представляется возможным. Так, сравнительно одинаковые родительские запасы в различные годы формируют достаточно дифференцированное количество потомков. К примеру, уровень пропуска родителей порядка 7 млн экз. обеспечил в 2000 г. возврат 2 млн потомков, а в 2015 г. — 157 млн потомков, с разницей почти в 80 раз. Мы предполагаем, что наличие сильных флуктуаций в подходах горбуши Северо-Восточной Камчатки обусловлено преимущественно воздействием внешних факторов, о чем сообщалось ранее (Фельдман, Шевляков, 2015). Поэтому в качестве предикторов были выбраны климатические индексы, которые могут отображать климатические процессы в этой части Камчатского полуострова и к тому же имеются в свободном доступе на открытых интернет-ресурсах.

Среди таких индексов были отобраны:

– Индекс тихоокеанской декадной осцилляции (PDO), корреляции которого с изменчивостью вылова тихоокеанских лососей часто обсуждаются специалистами по рыбным запасам (Hare, Francis, 1995; Hare, 1996; Mantua et al., 1997; Mantua, Hare, 2002; Кляшторин, Лябушин, 2000; Бугаев и др., 2018). Данный индекс отображает изменения температуры поверхностных вод Северной Пацифики (севернее 20° с. ш.), которые в свою очередь могут оказывать влияние на выживаемость популяций горбуши как в течение их морского периода жизни, так и, опосредованно, во время их пресноводного периода. Надо сказать, что исходя из того, что тихоокеанские лососи имеют в течение онтогенеза критические стадии (Маркевич, Виленская, 1998; Карпенко, 1998; Шунтов, Темных, 2005; Шунтов, Темных, 2011), во время которых они могут быть более чувствительны к внешним воздействиям, мы использовали помесечные данные этого и других индексов, начиная с января года нереста родительского поколения, заканчивая декабрем второго года жизни, т. е. периодом начала зимовки молоди горбуши в открытом океане. Таким образом, всего получается 24 признака за два года.

Следует учесть, что индекс PDO меняется медленно, поэтому смежные помесечные данные сильно коррелируют друг с другом. Однако, как сказано выше, выбранный метод случайного леса устойчив к проблеме мультиколлинеарности. Данные индекса PDO использованы с сайта Национального управления океанических и атмосферных исследований (NOAA, США): <https://www.ncdc.noaa.gov/teleconnections/pdo/>.

– Индекс западно-тихоокеанского паттерна (WP), отображающий циклоническую активность в северо-западной части Тихого океана преимущественно над Камчатским полуостровом; кроме того, он тесно связан с изменчивостью краевых ледовых зон арктических морей и зимнего гидроклимата вплоть до тихоокеанского побережья Америки (Linkin, Nigam, 2008). Ранее уже были показаны значительные корреляции некоторых месячных значений WP с выживаемостью горбуши Северо-Восточной Камчатки (Фельдман, Шевляков, 2015). В этот раз с помощью случайного леса в качестве предикторов мы рассмотрим более широкий диапазон помесечных данных WP за тот же период, что и для данных по индексу PDO (источник — сайт NOAA: <https://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/teledoc/wp.shtml>).

– Аналогично предыдущим использовались и помесечные данные индекса арктической осцилляции (AO) (Thompson, Wallace, 1998). Этот индекс характеризует аномалию давления в Арктике по сравнению с более южными широтами. Предположительно этот показатель может иметь значение для северо-камчатского региона, где могут иметь место прорывы холодных воздушных масс из Арктики. Данные использованы также с сайта NOAA: https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/daily_ao_index/ao.shtml.

Всего получилось достаточно большое количество признаков — 72. Соответственно, ввели их обозначения, где на первом месте литерное название климатического индекса, на втором числовой индекс месяца с 1 по 24. Понятно, что первые 6 месяцев (январь–июнь) для каждого индекса не совпадают по срокам жизни поколения, если считать, что нерест проходит преимущественно в июле и августе. Однако мы решили включить их, учитывая, что климатические факторы могут влиять на гидрологический режим рек весной и иметь отсроченное воздействие. Из данных признаков мы позволили себе объединить путем усреднения в один

признак данные PDO за декабрь и январь первого года жизни (обозначение PDO12_13), а также данные по индексу WP за май–сентябрь второго года жизни (обозначение WP17_21). Данные факторы уже несколько лет используются по методологии общей регрессионной модели в подготовке прогнозов подхода камчатской горбуши (Фельдман, Шевляков, 2015) и показали свою достаточно высокую значимость. Первый из них соответствует зимовальному периоду онтогенеза, второй — времени покатной миграции молоди и ее раннему морскому периоду жизни. Общая таблица предикторов и зависимой переменной имеется в репозитории <https://github.com/MarkFeld/RandomSalmon.git>.

В отличие от регрессионного анализа, где корреляции можно отобразить на предварительном этапе разведки, в задаче на классификацию важны не

столько корреляции, а само расположение классов в зависимости от предикторов, и отобразить предикторы на этом этапе достаточно тяжело, учитывая взаимодействия между предикторами. Хорошим для анализа с помощью случайного леса будет расположение наблюдений, если наблюдения одного класса располагаются кучно; это позволит классификатору хорошо распознать данные этих страт. Так, рассматривая на диаграмме рассеивания взаимоотношение натурального логарифма индекса выживаемости (отношения потомков к родителям) и признака PDO12-13, можно легко заметить, что наблюдения, отнесенные к низкому уровню численности (low), расположены преимущественно слева в области отрицательных значений признака, а наблюдения среднего уровня (average) — в положительной области (рис. 2А).

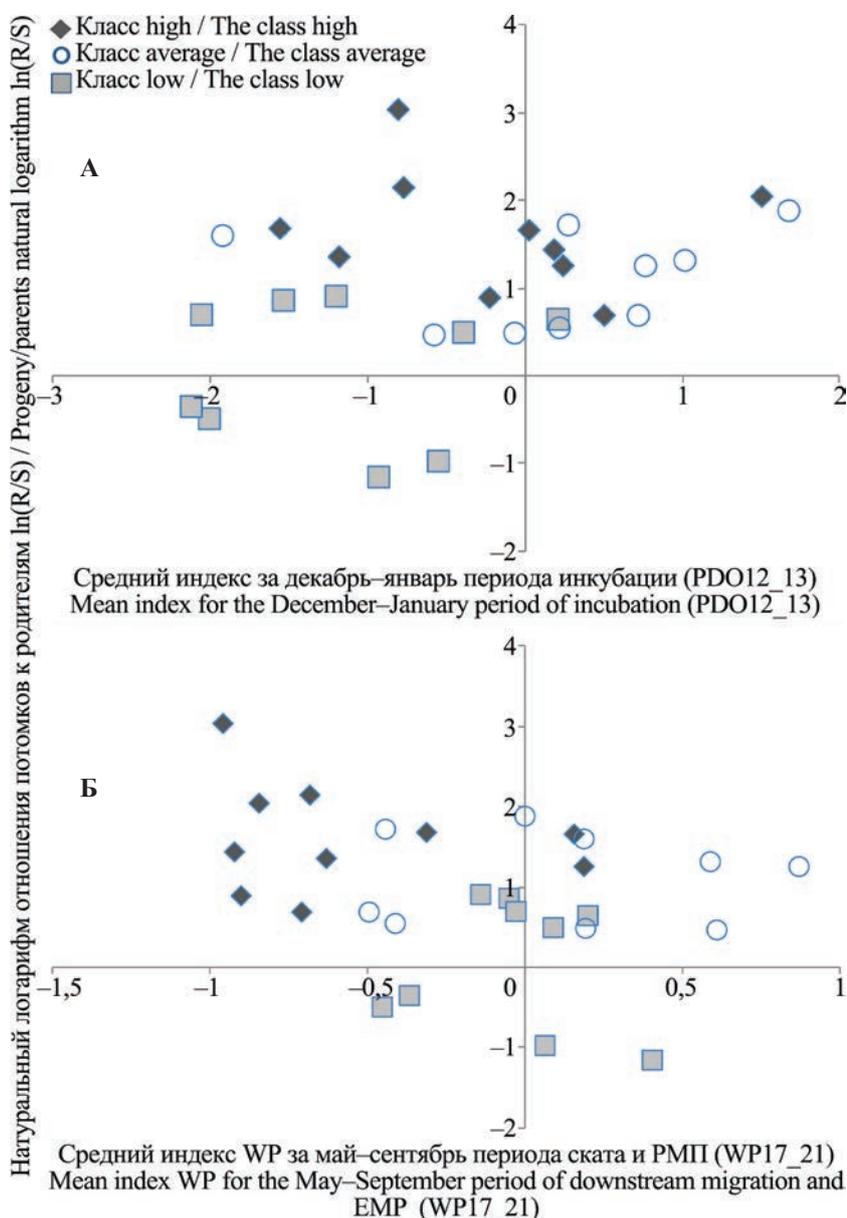


Рис. 2. Взаимодействие натурального логарифма индекса выживаемости (отношения родителей и потомков) и климатических предикторов PDO12-13 (А, период зимовки предличинок) и WP17_21 (Б, скат молоди и ранний морской период жизни). Оттенок маркеров соответствуют цветам уровней на рис. 1

Fig. 2. The correlation between the natural logarithm of the survival index (parents/progeny) and the climate predictors PDO12-13 (A, period of prolarval wintering) and WP17_21 (B, juvenile downstream migration and early marine period of life). The colors of the markers correspond to the levels in Fig. 1

Аналогично для признака WP17_21 большая часть наблюдений высокого уровня (high) при $WP17_21 < -0,5$, а наблюдения класса low в средней части при $-0,5 < WP17_21 < 0,5$ (рис. 2Б). С помощью этих двух факторов можно обучить простое и достаточно сильное дерево решений (рис. 3).

Кроме климатических признаков, были включены еще два. Первый, натуральный логарифм численности производителей (обозначен как \ln_S), согласно теории запас–пополнение (Рикер, 1954) должен оказывать непосредственное влияние на численность потомства. Согласно модельным кривым, показанным выше (рис. 1), его влияние будет значительным на численность потомства при небольших значениях числа родителей. Второй признак является коэффициентом упитанности производителей горбуши р. Хайлюли, одной из реперных рек, по которой имеются многолетние наблюдения (обозначен как k). Предположительно, данный признак будет отображать качество родительского запаса, что может оказать влияние и на потомство.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В итоге всего в исходном фрейме данных 70 переменных (69 предикторов и одна зависимая переменная) и 28 наблюдений с 1990 по 2017 годы. Процедуру исключения незначимых и малозначимых признаков (фильтрации) проводили итеративно. На каждой итерации строилась модель случайного леса с параметрами:

– количество признаков на каждом этапе расщепления дерева: $mtry \approx \sqrt{N}$, где N — количество предикторов;

– минимальное допустимое количество наблюдений в терминальном узле дерева (листе): $nodesize \approx \ln(N) - 1$;

– количество деревьев в лесу постоянно $ntree = 150$;

Соответственно, на первых итерациях, при большом количестве признаков, строились «слабые» деревья небольшой глубины. После построения леса признаки сравнивались по такому параметру важности, как среднему уменьшению точности модели при их исключении — mean decrease assigasu, данный параметр вычисляется автоматически в библиотеке randomForest языка программирования R. Далее устанавливался критерий, по которому проводили исключение незначимых предикторов. В качестве такового использовали квантиль 5% — признаки с важностью менее данного критерия удалялись из фрейма данных. Затем по оставшимся признакам модель леса строилась заново и цикл повторялся. По мере убывания количества предикторов, увеличивалась разрешающая способность деревьев, обусловленная параметром nodesize. Итерации завершались, если количество признаков редуцировалось до одного предиктора (тривиальной модели). В итоге получали вектор результатов, например ошибки ООВ, которые записывались на каждой итерации цикла. Выбор наилучшей модели осуществлялся по наименьшей ошибке ООВ.

Первоначально, во время настройки кода, использовался только данный цикл, но так как было обнаружено, что при различных зернах генератора случайных чисел (ГСЛ), который обуславливает состав бутстреп-выборок наблюдений и необходим для воспроизводимости результатов, возникают существенные различия в моделях леса, было решено рассмотреть 1000 выборок с различными зернами ГСЛ от 1 до 1000 с помощью внешнего цикла (рис. 4). К тому же критерий, по которому удалялись малозначимые признаки, создает векторы результатов с равной длиной независимо от зерна ГСЛ. Иными словами, на соответствующих итерациях внутреннего цикла удаляется одинаковое количество признаков при любом зерне

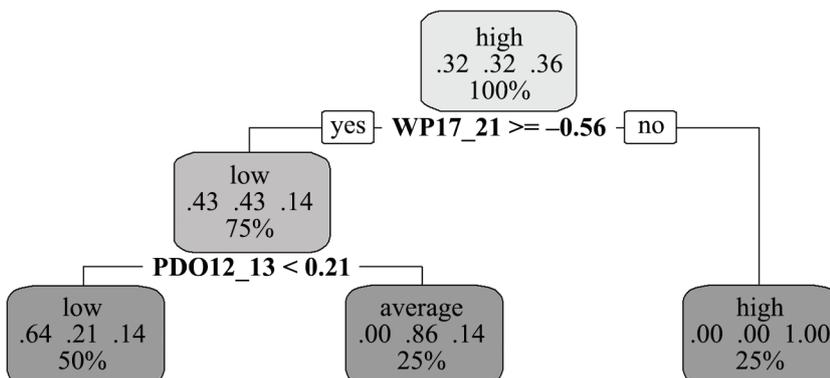


Рис. 3. Дерево решений с признаками WP17_21 и PDO12-13
Fig. 3. The tree of decisions with the traits WP17_21 and PDO12-13

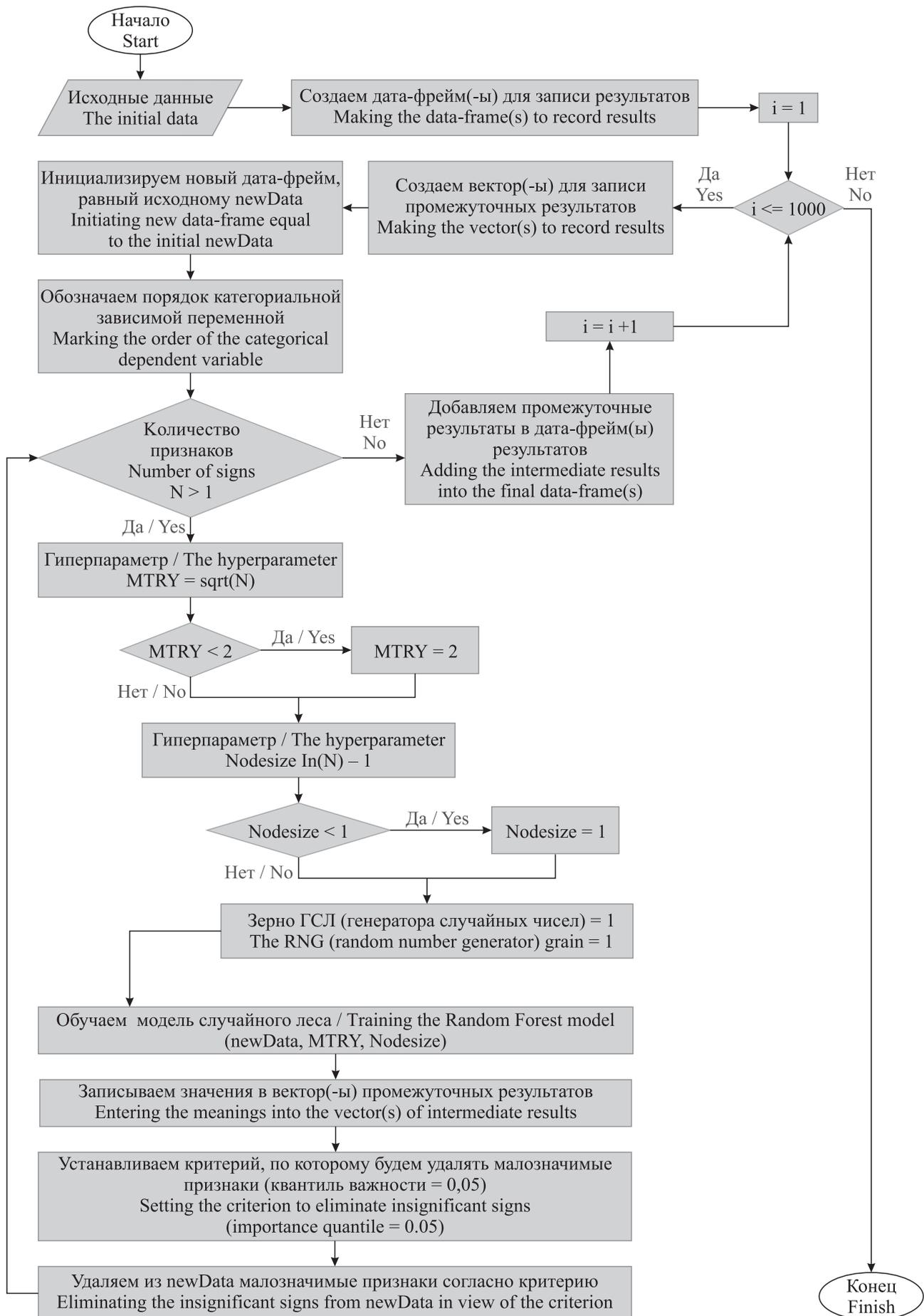


Рис. 4. Блок-схема основного алгоритма работы / Fig. 4. The block-scheem of the basis algorithm of the work

ГСЛ. Всего было получено 37 000 моделей случайного леса (1000 итераций внешнего цикла \times 37 итераций вложенного цикла). Основной программный код на языке R представлен в Приложении (стр. 92) и в тексте статьи. Обработка результатов и их графическое представление проводились в среде R и MS Excel.

В среде R использовались следующие библиотеки:

- readxl — импорт данных из MS Excel в R;
- dplyr — манипуляции с данными;
- rpart.plot — графическое представление дерева решений;
- randomForest — обучение модели случайного леса;
- randomForestExplainer — анализ признаков случайного леса и взаимодействий между ними;
- Boruta — анализ и верификация признаков случайного леса;
- xlsx — экспорт данных из R в MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основные результаты изменения ошибки OOB для всех лесов представлены на рис. 5. Там же показаны

соответствующие каждой итерации внутреннего цикла параметры MTRY и Nodesize, а также количество признаков N , участвующих в обучении. В начальных итерациях вложенного цикла количество случайных предикторов слишком велико и лес переобучается (overfitting), доля ошибок OOB в среднем около 60%, с размахом 36–82%. По мере исключения незначимых предикторов на каждой итерации, доля ошибок постепенно снижается, пока не достигает минимума (34-я итерация, 5 предикторов, доля ошибок OOB — 18%, с размахом 4–36%). Если количество признаков уменьшать дальше, то будут исключаться уже значимые признаки и модель недообучается (underfitting). Такая U-образная форма кривой ошибки является универсальной и справедлива практически для любых алгоритмов и методов создания предсказательных моделей (Шитиков, Мастицкий, 2017). Интересно, что в отличие от регрессионного анализа, где принято сначала брать минимум предикторов, а потом по мере необходимости их добавлять, здесь мы идем обратным путем.

Между тем, в зависимости от зерна ГСЛ (которое будет определять состав бутстреп-выборок)

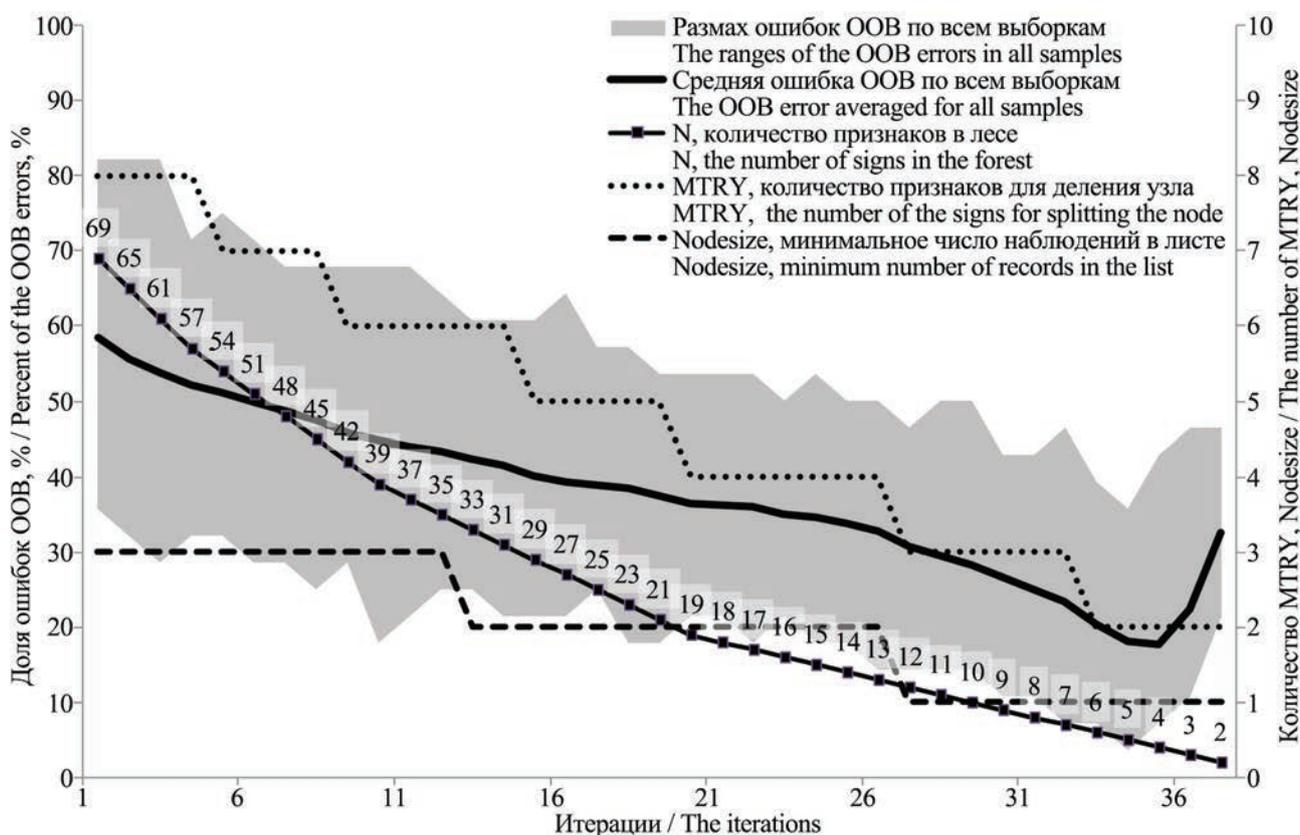


Рис. 5. Динамика изменения гиперпараметров MTRY, Nodesize и доли ошибок OOB по мере исключения наименее значимых предикторов на каждой итерации
Fig. 5. The dynamics of the changes of the hyperparameters MTRY, Nodesize and of the part of the OOB errors on eliminating the least significant predictors at each iteration

возникают различные варианты случайного леса. Мы определили размах доли ошибок OOB на каждой итерации по тысяче выборок с различными зернами ГСЛ. Минимум ошибки OOB достигнут на 34-й итерации в двух выборках (зерно ГСЛ — 853 и 968, 5 предикторов, $MTRY = 2$ предиктора, $Node\text{-}size = 1$ наблюдение). Надо понимать, что для модели случайного леса с максимальной ошибкой на данной итерации количество предикторов то же, но их состав отличается, т. е. обучение леса идет по неверному пути, и вместо незначимого предиктора был исключен менее значимый на более ранней итерации. Как правило, для лесов с большой ошибкой (18% и выше) на 34-й итерации (условно «плохих моделей») минимумы ошибки будут встречаться либо на более ранних итерациях, когда еще не исключены значимые признаки, либо на более поздних итерациях, когда незначимые признаки уже исключены (рис. 6). Так, для «плохих» лесов на 33-й итерации ошибочно удаляется один из основных признаков, и вместо него остается какой-либо другой незначимый предиктор, который на следующей, 34-й итерации обуславливает существенный рост ошибки OOB. Далее, на 35-й итерации этот случайный предиктор удаляется, и ошибка вновь уменьшается, график изменения ошибки OOB в этой области становится W-образным. Таким образом, если исследователь будет обучать лес на неопределенном зерне ГСЛ, и он окажется «плохим», то минимальная ошибка OOB составит не более 25%, а в среднем 14%. Что можно считать достаточно хорошим результатом.

Более подробно данные результаты можно рассмотреть на гистограммах встречаемости при-

знаков на 34-й итерации в каждой группе ошибок (рис. 7). Всего распределение составило 10 групп от минимальной ошибки OOB до максимальной (порядок на рис. 7 сверху вниз, справа налево). В первой группе, где ошибка минимальна, в обоих моделях леса участвуют 5 предикторов (WP17_21, WP7, AO5, PDO12_13 и \ln_S), причем три из них (WP17_21, AO5 и \ln_S) в обоих случаях находятся на первом, третьем и пятом месте по важности (в качестве меры важности использована $mean\ decrease\ accuracy$). Признаки WP7 и PDO12_13 меняют свое положение: в одной модели WP7 на второй позиции, PDO12_13 на четвертой, во второй модели — наоборот. В следующей группе с ошибкой OOB в 7% на последней, пятой позиции появляется новый предиктор AO1 (35% случаев), происходит также некоторое «размытие» пяти ведущих предикторов по позициям. Далее в последующих группах появляются все новые мало-значимые предикторы (обозначены оттенками серого на гистограммах), а размытие основных признаков по позициям усиливается.

В группах со средней ошибкой 32% и 35% полностью вытесняется признак \ln_S . В последней группе с максимальной ошибкой OOB в 35% вытесняется также признак PDO12_13. Интересно, что ведущий признак WP17_21 удерживается на первой позиции не менее, чем в 80% случаев в любой группе. По итогам анализа ошибок OOB можно заключить, что наилучшие результаты достигаются моделью случайного леса с 5 признаками по убыванию значимости: WP17_21, WP7, AO5, PDO12_13 и \ln_S . Помимо предикторов WP17_21, PDO12_13 и \ln_S , которые мы априори определили как значи-

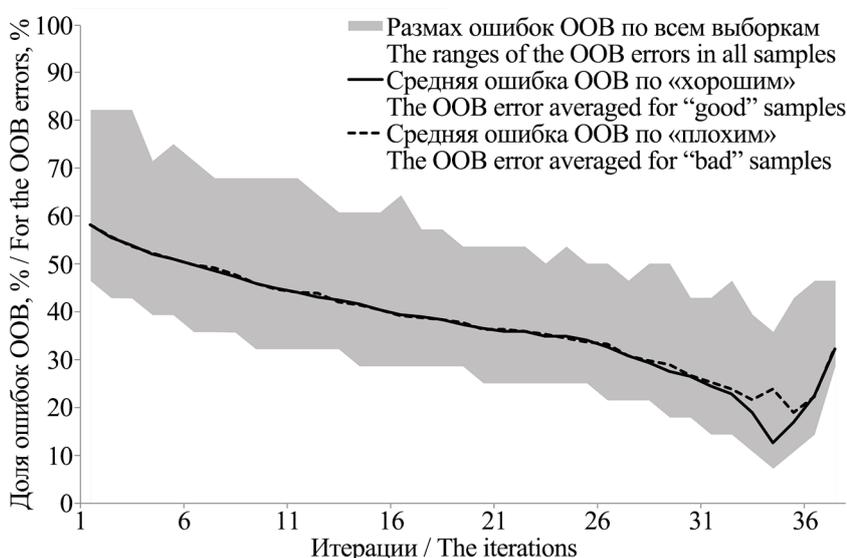


Рис. 6. Изменение средней ошибки для «хороших» выборок (ошибка OOB <18% на 34-й итерации) и «плохих» выборок (ошибка OOB на 34-й итерации $\geq 18\%$)
Fig. 6. Changing the mean error for «good» samples (the OOB error at the 34th iteration <18%) and «bad» samples (the OOB error at the 34th iteration $\geq 18\%$)

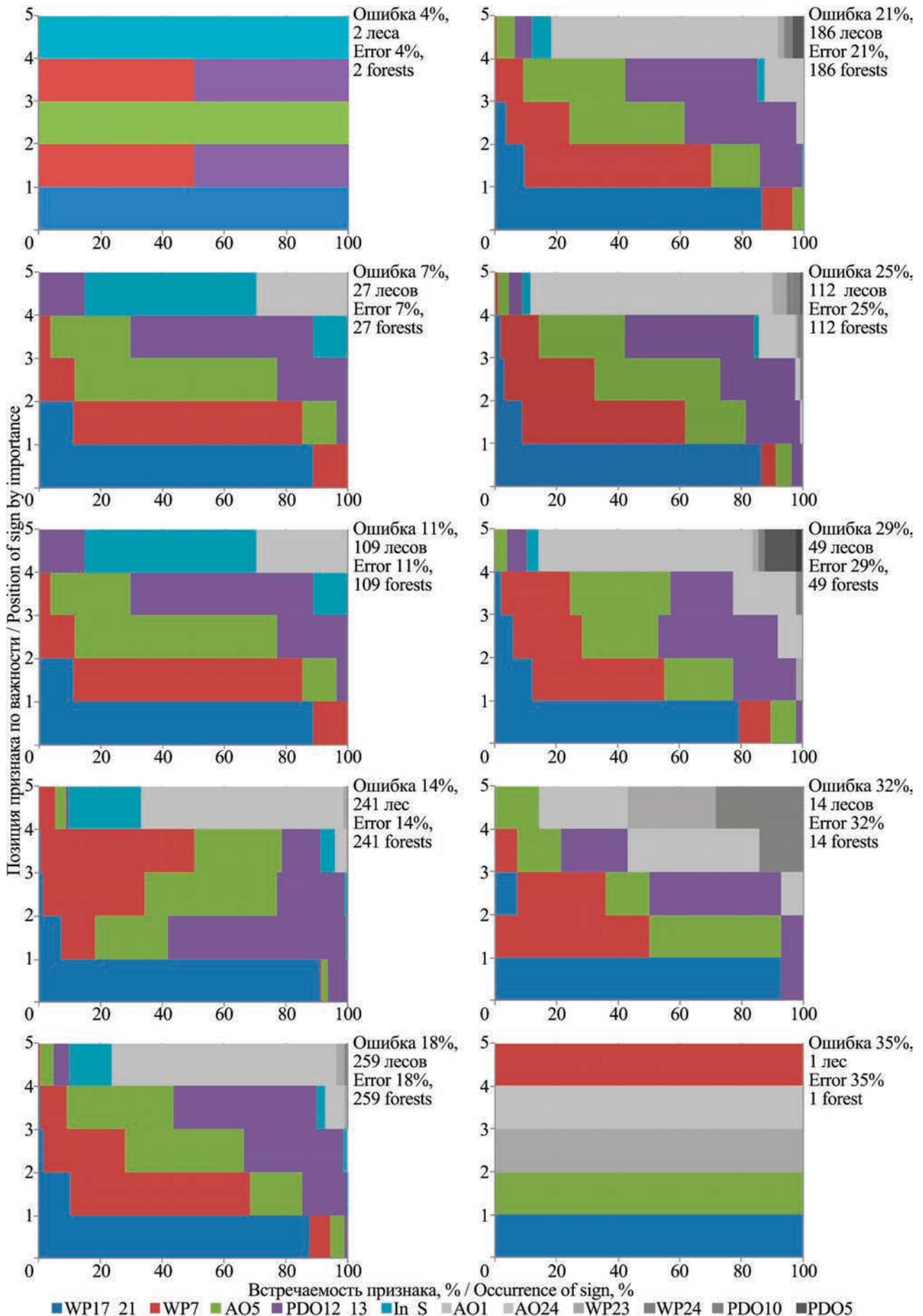


Рис. 7. Встречаемость пяти ведущих признаков из выборок с минимальной ошибкой ООБ (в цвете, второстепенные признаки показаны оттенками серого) в группировках с различными уровнями данной ошибки на 34-й итерации Fig. 7. The occurrence of five major signs in the samples with the minimal OOB error (the minor signs marked in shades of grey) in the groups with different level of the error at the 34th iteration

мые, алгоритм выявил еще два достаточно значимых фактора: WP7, AO5. Судя по числовым индексам, оба они имеют отношение к периоду нереста, причем если индекс циклонической активности за июль WP7 непосредственно совпадает с началом нерестового хода, то индекс арктической осцилляции за май (AO5) имеет скорее всего какое-то отложенное воздействие. Неожиданным явилось то, что фактор качества производителей (коэффициент упитанности k) оказался одним из худших предикторов. На рассмотренных нескольких вариантах леса данный признак исключался уже на первой итерации. Вероятно, что здесь имеет место неправильный выбор данных: коэффициент упитанности производителей для р. Хайлюля, возможно, слабо коррелирует с таковым коэффициентом для рыбы всего Северо-Востока Камчатки.

Рассмотрим теперь варианты леса с наилучшими результатами. Наименьшая ошибка ООВ на 34-й итерации в 4% (в абсолютном выражении — одна ошибка из 28 наблюдений), достигнута для двух лесов с зернами ГСЛ 853 и 968 (скрипт 1).

Изменение доли ошибок ООВ для каждого из классов, в зависимости от числа деревьев в случайном лесу, стабилизируется достаточно бы-

стро — после 85 деревьев (рис. 8). Классы low и average на тестовых деревьях определены безошибочно, в классе high одна ошибка.

С помощью пакета randomForestExplainer (см. описание — Paluszynska, электронный ресурс) в среде R можно сравнить признаки выбранного леса по различным параметрам их важности (скрипт 2).

Важность признака WP17_21 с большим отрывом больше по двум характеристикам: уменьшении индекса Джини и уменьшении точности модели. Встречаемость в узлах у признаков WP17_21, AO5, PDO12_13 и ln_S примерно на одном уровне, а признак WP7 встречается меньше всего, но в то же время по показателю уменьшения точности модели он занимает второе место после WP17_21.

Пакет также помогает визуализировать основные взаимодействия между признаками. Четыре ведущих взаимодействия показаны на рис. 9. Так, графика показывает, что взаимодействие признаков WP17_21 и PDO12_13 достаточно хорошо определяет классы low и average, а признаков WP7 и WP17_21 — классы average и high.

Проверить релевантность полученных пяти признаков можно с помощью метода Boruta из

Скрипт 1

```
## создаём дата-фрейм с выбранными пятью признаками и зависимой переменной
resultData <- data.frame(PDO12_13 = allData$PDO12_13,
  WP7 = allData$WP7,
  WP17_21 = allData$WP17_21,
  AO5 = allData$AO5,
  ln_S = allData$ln_S,
  strata = allData$strata)

## объявляем зависимую переменную фактором
resultData$strata <- factor(resultData$strata)
## обозначаем порядок фактора (low < average < high)
resultData$strata <- ordered(resultData$strata,
  levels = c("low", "average", "high"))

## подключаем библиотеку
library(randomForest)
## устанавливаем зерно ГСЛ для воспроизводимости результатов
set.seed(853)
## создаём объект случайного леса
resultData.rf <- randomForest(strata~., xtest=NULL, ytest=NULL,
  data=resultData, mtry=2, nodesize=1,
  ntree=150,
  replace=TRUE, importance=TRUE, localImp=TRUE,
  proximity=TRUE)

## вывод графика ошибки ООВ
plot(resultData.rf)
```

одноименного пакета (Kursa, Rudnicki, 2010; Kursa, 2020). Суть метода заключается в том, что из каждого признака создается теневой признак путем перемешивания наблюдений исходного (обозначены как Nonsense1, ...2, ...). Теневые признаки добавляются в исходную таблицу данных. Такая вдвое расширенная таблица используется для итеративного построения объектов случайного леса. Алгоритм вычисляет средний максимальный Z-балл важности для теневых признаков, обозначен в библиотеке как shadowMax (Z-балл — количество стандартных отклонений

от средней важности по всем признакам, как исходных, так и теневых). На каждой итерации алгоритм сравнивает Z-баллы теневых и исходных признаков, чтобы определить, выше ли Z-балл действительного признака, чем оценка shadowMax. Если выше, то алгоритм пометит признак как подтвержденный. Такое сравнение признаков с теневыми признаками, априори незначимыми, повышает надежность оценки их важности. В результате своей работы алгоритм Boruta подтвердил важность всех пяти признаков (скрипт 3, рис. 10).

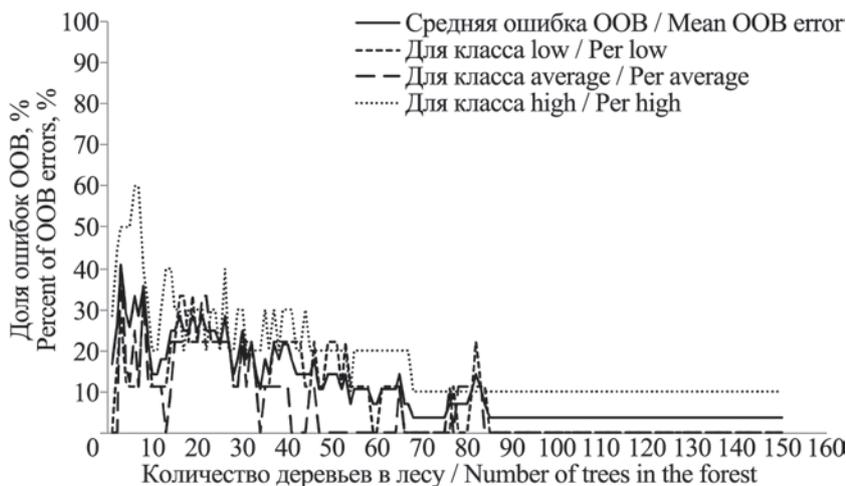


Рис. 8. Снижение доли ошибки out-of-bag в зависимости от количества деревьев в случайном лесу для каждого класса и в среднем по классам
Fig. 8. Reducing the out-of-bag error percent depending the number of trees in random forest for every class and averaged

Скрипт 2

```
## подключаем библиотеку
library(randomForestExplainer)
## проводим основную функцию пакета, результат которой выводится в файл HTML
explain_forest(resultData.rf, interactions = TRUE)
## код графиков основных взаимодействий
plot_predict_interaction(resultData.rf, resultData, "WP17_21", "PDO12_13", grid = 100,
  main = paste0("Взаимодействие предикторов ",
    paste0("WP17_21", paste0(" и ", "PDO12_13"))), time = NULL)
plot_predict_interaction(resultData.rf, resultData, "WP17_21", "ln_S", grid = 100,
  main = paste0("Взаимодействие предикторов ",
    paste0("WP17_21", paste0(" и ", "ln_S"))), time = NULL)
plot_predict_interaction(resultData.rf, resultData, "WP7", "WP17_21", grid = 100,
  main = paste0("Взаимодействие предикторов ",
    paste0("WP7", paste0(" и ", "WP17_21"))), time = NULL)
plot_predict_interaction(resultData.rf, resultData, "PDO12_13", "AO5", grid = 100,
  main = paste0("Взаимодействие предикторов ",
    paste0("PDO12_13", paste0(" и ", "AO5"))), time = NULL)
## создаем дата-фрейм характеристик важности
importance_frame <- measure_importance(resultData.rf)
## по выбранным характеристикам важности (с минимальными корреляциями)
## выводим многоплановый график по трем характеристикам важности
plot_multi_way_importance(importance_frame, x_measure = "accuracy_decrease",
  y_measure = "gini_decrease",
  size_measure = "no_of_nodes", no_of_labels = 5)
```

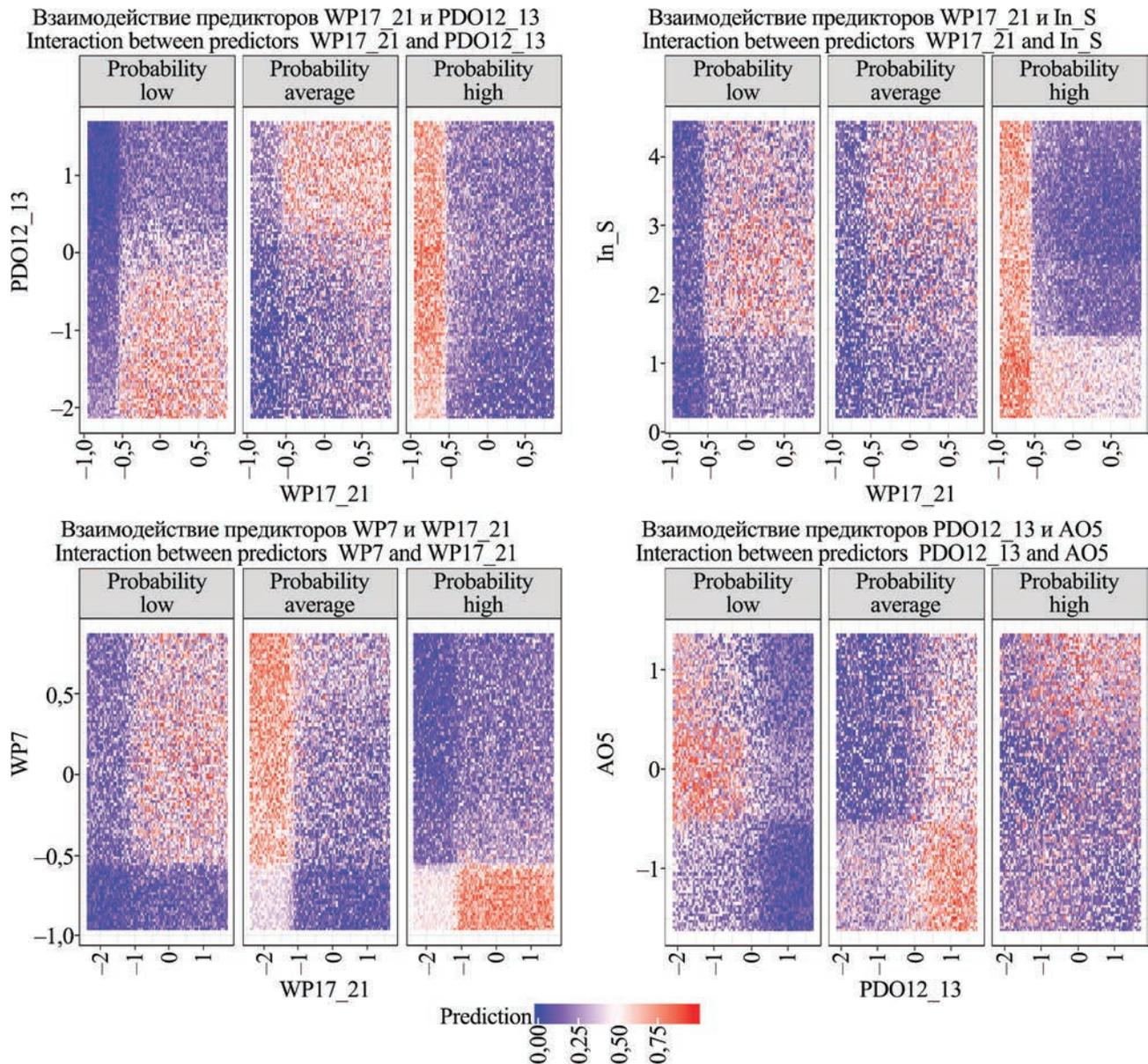


Рис. 9. Четыре основных взаимодействия между предикторами. По оси абсцисс — корневая переменная для поддерева взаимодействия

Fig. 9. Four general interactions between the predictors. The root variable for the interaction subtree is on the abscissa

Скрипт 3

```
## алгоритм Boruta - проверка признаков на релевантность
## создаём фрейм с выбранными пятью признаками и зависимой переменной
resultData <- data.frame(PDO12_13 = allData$PDO12_13,
  WP7 = allData$WP7,
  WP17_21 = allData$WP17_21,
  AO5 = allData$AO5,
  ln_S = allData$ln_S,
  strata = allData$strata)

## подключаем библиотеки
library(Boruta)
library(ranger)
## устанавливаем зерно ГСЛ для воспроизводимости результатов
set.seed(1)
```

```

## создаем дата-фрейм с теневые признаки
resultData.extended <- data.frame(resultData, apply(resultData[,-6],2,sample))
## даем имена теневым признакам
names(resultData.extended)[7:11] <- paste("Nonsense",1:5,sep="")

## создаем объект Boruta
Boruta.resultData.extended <- Boruta(strata~.,data=resultData.extended,
  mcAdj = TRUE,
  doTrace=2,
  ntree = 150,
  maxRuns = 300)

## результат
Boruta.resultData.extended
Boruta performed 83 iterations in 14.40983 secs.
5 attributes confirmed important: AO5, ln_S, PDO12_13, WP17_21, WP7;
5 attributes confirmed unimportant: Nonsense1, Nonsense2, Nonsense3, Nonsense4, Nonsense5;

```

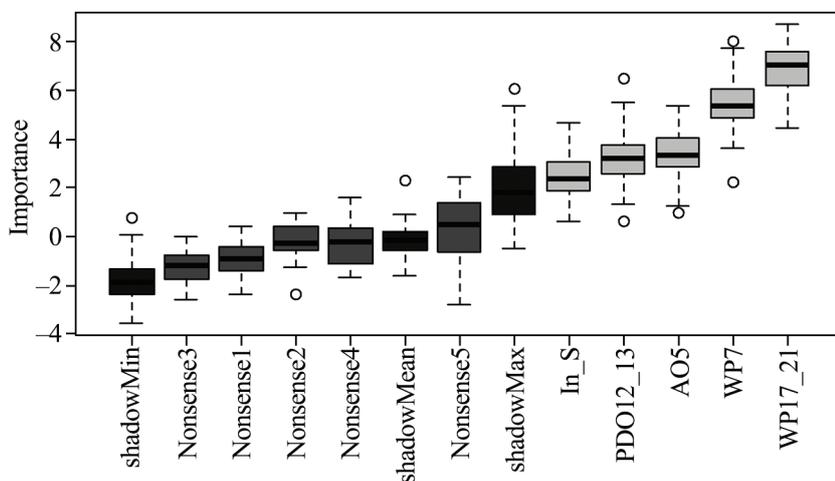


Рис. 10. Результат алгоритма Boruta: признаки, важность которых выше порога shadowMax признаются подтвержденными (светло-серый цвет), ниже порога — неподтвержденными (темно-серый цвет)
 Fig. 10. Result of the algorithm of Boruta: the signs with importance higher the shadowMax threshold are reckoned as confirmed (light grey), and lower – unconfirmed (dark grey)

Естественно, что в лес с композицией из пяти рассматриваемых предикторов ошибка в 4% обусловлена только уникальным сочетанием наблюдений в бутстреп-выборках и, соответственно, в тестовых наборах данных. Чтобы вычислить распределение ошибки ООВ конкретно для случайных лесов с выбранными пятью признаками, мы

провели расчет еще 1000 вариантов именно этой модели на различных зернах ГСЛ (скрипт 4). В качестве результатов для каждого леса отбирались ошибка ООВ и прогноз уровня численности для поколения 2018 г. рождения (подход 2020 г.).

Распределение ошибки ООВ в среднем составило 13,1% со стандартным отклонением 3,6%.

Скрипт 4

```

## создаем вектор для записи результатов ошибки ООВ
vecOOB <- c()
## создаем дата-фрейм для записи результатов прогноза
DataPred <- data.frame(low = 1, average = 2, high = 3)

## НАЧАЛО ЦИКЛА
for(i in 1:1000) {
  ## подключаем библиотеку случайного леса
  library(randomForest)
  ## устанавливаем зерно ГСЛ
  set.seed(i)
  ## создаем объект случайного леса
  resultData.rf <- randomForest(strata~., xtest=NULL, ytest=NULL,

```

```

        data=resultData, mtry=2, nodesize=1,
        ntree=150,
        replace=TRUE, importance=TRUE,
        localImp=TRUE,
        proximity=TRUE)
    ## записываем значение ошибки ООБ в вектор
    vecOOB <- c(vecOOB, resultData.rf$serr.rate[resultData.rf$ntree])
    ## вносим прогнозные данные
    predictData2018 <- data.frame(PDO12_13 = -0.27,
        WP7 = -0.81,
        WP17_21 = -0.83,
        AO5 = 1.18,
        ln_S = 3.31)
    ## вычисляем прогноз уровня на 2020 г.
    Pred <- predict(resultData.rf, predictData2018, type = "prob")
    ## записываем результат прогноза в дата-фрейм
    DataPred <- rbind(DataPred, Pred)
    ## КОНЕЦ ЦИКЛА
}
## удаляем инициализирующую строку в дата-фрейме прогноза
DataPred <- DataPred[-1,]
## экспорт данных в MS Excel
library(xlsx)
write.xlsx(DataPred, file="DataPred.xlsx",
    sheetName="Sample_Sheet", row.names=F, showNA=F)
write.xlsx(vecOOB, file="vecOOB.xlsx",
    sheetName="Sample_Sheet", row.names=F, showNA=F)

```

Прогноз для уровня численности на 2020 г. для всех вариантов одинаковый, все леса проголосовали за высокий уровень численности high. Доля отданных голосов за уровень high в среднем по 1000 моделям случайных лесов составила 85,5% со стандартным отклонением 2,8%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как показала данная работа, ансамблевые методы, в частности метод Random Forest, можно вполне успешно применять в задачах прогнозирования рыбных запасов. Средняя ошибка прогноза уровня численности в 13% относительно невелика и существенно ниже существующих практик прогнозирования горбуши, даже учитывая собственные дисперсии уровней воспроизводства стратифицированной модели на рис. 1. Оформление работы в виде программного кода на языке R значительно облегчит процесс и уменьшит время принятия решения. Тем не менее показанный прогноз горбуши северо-востока Камчатки на 2020 год не оправдался. Подход данной рыбы состоялся на низком уровне (low) — порядка 28 млн экз. При этом другие методы прогнозирования, такие как

общая регрессионная модель, индикаторы ската в реперных реках, данные по траловой съемке молодежи перед откочевкой в места зимнего нагула, говорили в совокупности о среднем уровне численности возврата данного поколения. Разброс таких прогнозов составил от 55 до 120 млн. Данное обстоятельство служит хорошим примером того, что не следует полагаться на какой-либо отдельный метод прогнозирования, но и учитывать также данные по другим методам.

Что послужило основанием для такой ошибки показанного метода — пока не ясно. Это может быть как и ошибкой метода, так и вмешательством неучтенного фактора. Понятно также, что используемые в качестве предикторов индексы достаточно масштабны и не могут отображать региональные климатические аномалии на сравнительно небольших территориях, которые занимает горбуша, начиная с периода нереста вплоть до ската и раннего морского периода жизни. Автор полагает, что включение в набор предикторов таких региональных показателей должно увеличить прогностические качества предложенного алгоритма.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Основной скрипт

```

## подключаем библиотеку экспорта данных из таблицы Excel
library(readxl)
## экспортируем исходные данные в дата-фрейм
allData <- read_excel("~/R/randomForest/allData.xlsx")
## подключаем библиотеку dplyr, облегчает манипуляции с данными
library(dplyr)
## создаем дата-фреймы для записи результатов
DataVecOOB <- data.frame(iteration = 1:37)
DataPredictors <- data.frame(n = 1:5)

## НАЧАЛО ОСНОВНОГО ЦИКЛА
for(i in 1:1000) {
  ## преобразуем все символьные переменные в фактор,
  ## и объявляем новый дата-фрейм, равный исходному
  newData <- allData %>% mutate_if(is.character, as.factor)
  ## обозначаем порядок фактора (low < average < high)
  newData$strata <- ordered(newData$strata, levels = c("low", "average", "high"))
  ## создаем пустой вектор для записи промежуточных результатов
  vecOOB <- c() ## для ошибки OOB каждого леса

  ## Во фрейме данных 69 объясняющих переменных.
  ## Чтобы уменьшить их количество будем выращивать лес,
  ## исключать самые незначимые предикторы (5%-квантиль по важности),
  ## и обучать снова.
  ## Цикл закончится, когда объясняющих переменных останется две

  ## НАЧАЛО ВЛОЖЕННОГО ЦИКЛА
  while (ncol(newData)-1 > 1) {

    ## формула для параметра mtry - квадратный корень из количества
    ## объясняющих переменных (округленный в большую сторону)
    X <- round(sqrt(ncol(newData)-1)) ## -1 вычесть зависимую переменную
    if (X < 2) X = 2 ## mtry не менее двух признаков
    ## формула для параметра nodesize - натур логарифм из количества
    ## объясняющих переменных минус единица (округленный в большую сторону)
    Y <- round(log(ncol(newData)-1)-1)
    if (Y < 1) Y = 1
    ## подключаем библиотеку случайного леса
    library(randomForest)
    ## зерно ГСЛ изменяется от 1 до 1000
    set.seed(i)
    ## создаем объект случайного леса
    newData.rf <- randomForest(strata~., xtest=NULL, ytest=NULL,
                              data=newData, mtry=X, nodesize=Y,
                              ntree=150,
                              replace=TRUE,
                              importance=TRUE, localImp=TRUE,
                              proximity=TRUE)
    ## именуем данные по важности признаков,
    imp <- importance(newData.rf, type = 2) ## type = 2 - данные по 'mean decrease accuracy'
    ## устанавливаем критерий для фильтрации,

```

```

## находим 5%-квантиль, по которому будем отсекаать незначимые предикторы
quantileProc <- quantile(imp, 0.05)
## представляем imp как датафрейм
impDataFrame <- as.data.frame(imp,row.names = NULL, optional = FALSE,
                             make.names = TRUE,
                             stringsAsFactors = default.stringsAsFactors())
## добавляем в него вектор индексов
impDataFrame <- data.frame(MeanDecreaseGini = impDataFrame,
                           index = rownames(impDataFrame))
## сортируем по уменьшению важности
impDataFrame <- impDataFrame[order(impDataFrame$MeanDecreaseGini, decreasing = TRUE),]
## если в дата-фрейме остается 5 предикторов, запоминаем их имена
if ((ncol(newData)-1) == 5) {
  Predictors <- impDataFrame$index
}
## фильтруем датафрейм важности по критерию quantileProc
filterImp <- filter(impDataFrame, impDataFrame$MeanDecreaseGini <= quantileProc)
## представляем filterImp как вектор
filterImpVector <- as.vector(filterImp$index)
## находим индексы совпадений
I <- match(filterImpVector, names(newData), nomatch = 0, incomparables = NULL)
## записываем значение ошибки ООВ в вектор
vecOOB <- c(vecOOB, newData.rf$err.rate[newData.rf$ntree])
## удаляем признаки с индексом(-ами) I
newData <- newData[, -c(I)]

## КОНЕЦ ВЛОЖЕННОГО ЦИКЛА
}
## добавляем промежуточные результаты в датафреймы результатов
DataVecOOB <- cbind(DataVecOOB, vecOOB)
DataPredictors <- cbind(DataPredictors, Predictors)

## КОНЕЦ ОСНОВНОГО ЦИКЛА
}
## удаляем инициализирующие векторы в дата-фреймах результатов
DataVecOOB <- DataVecOOB[, -1]
DataPredictors <- DataPredictors[, -1]
## Экспорт в MS excel
library(xlsx)
write.xlsx(DataVecOOB, file="OutputOOB.xlsx",
           sheetName="Sample_Sheet", row.names=F, showNA=F)
write.xlsx(DataPredictors, file="OutputPredictors.xlsx",
           sheetName="Sample_Sheet", row.names=F, showNA=F)

```

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бугаев А.В., Тепнин О.Б., Радченко В.И. 2018. Климатическая изменчивость и продуктивность тихоокеанских лососей Дальнего Востока России // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 49. С. 5–50.

Джеймс Г., Уиттон Д., Хастис Т., Тибширани Р. 2016. Введение в статистическое обучение с при-

мерами на языке R. Пер. С.Э. Мастицкого. М.: ДМК Пресс, 450 с.

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

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

- Маркевич Н.Б., Виленская Н.И. 1998. Влияние сроков нереста и термического режима на выживаемость и рост молоди горбуши *Oncorhynchus gorbusha* на ключевых и русловых нерестилищах Западной Камчатки // Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. I. Ч. 1. С. 85–104.
- Радченко В. 2017. Открытый курс машинного обучения. Тема 5. Композиции: бэггинг, случайный лес. Электронный блог компании Open Data Science, адрес доступа: <https://habr.com/ru/company/ods/blog/324402/>.
- Фельдман М.Г., Шевляков Е.А. 2015. Выживаемость камчатской горбуши как результат совокупного воздействия плотностной регуляции и внешних факторов среды // Изв. ТИНРО. Т. 182. С. 88–114.
- Фельдман М.Г., Шевляков Е.А., Артюхина Н.Б. 2018. Оценка ориентиров пропуска производителей тихоокеанских лососей в бассейнах рек Северо-Восточной Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 51. С. 5–26.
- Шитиков В.К., Мاستицкий С.Э. 2017. Классификация, регрессия, алгоритмы Data Mining с использованием R. Электронная книга, адрес доступа: <https://github.com/ranalytics/data-mining>.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2005. Основные результаты изучения морского периода жизни тихоокеанских лососей в ТИНРО-Центре // Изв. ТИНРО. Т. 141. С. 30–55.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2011. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах: Монография. Т. 2. Владивосток: ТИНРО-Центр, 473 с.
- Шуровьески Дж. 2007. Мудрость толпы. Почему вместе мы умнее, чем поодиночке, и как коллективный разум формирует бизнес, экономику, общество и государство. Пер. с англ. М.: ООО «И.Д. Вильямс», 304 с.
- Breiman L. 1996a. Bagging Predictors // Machine Learning: journal. Vol. 24, no. 2. P. 123–140.
- Breiman L. 1996b. Out-of-bag estimation. Technical report, Dept. of Statistics, Univ. of Calif., Berkeley. Электронный источник, адрес доступа: <https://www.stat.berkeley.edu/~breiman/OOBestimation.pdf>.
- Breiman L. 2001. Random Forests // Machine Learning: journal. Vol. 45, no. 1. P. 5–32.
- Breiman L., Friedman J.H., Olshen R.A., Stone C.J. 1984. Classification and regression trees. Wadsworth International Group, Belmont CA, 368 p.
- Delgado F.M., Cernadas E., Barro S., Amorim D. 2014. Do we need hundreds of classifiers to solve real world classification problems? // J. of Machine Learning Research, № 15. P. 3133–3181.
- Efron B. 1979. Bootstrap Methods: Another Look at the Jackknife. Annals of Statistics, Vol. 7. № 1. P. 1–26.
- Galton F. 1907. Vox populi // Nature, № 75. P. 450–451.
- Haeseker S., Dorner B., Peterman R., Su Z. 2007. An improved sibling model for forecasting Chum Salmon and Sockeye Salmon abundance // North American Journal of Fisheries Management. № 27. P. 634–642.
- Hare S.R. 1996. Low frequency climate variability and salmon production. Ph.D. Dissertation. Univ. of Washington, Seattle, WA, 306 p.
- Hare S.R., Francis R.C. 1995. Climate change and salmon production in the Northeast Pacific Ocean // In Climate Change and Northern Fish Populations, ed. by R.J. Beamish, Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. Vol. 121. P. 357–372.
- Ho T.K. 1995. Random Decision Forests. Proceedings of the 3rd International Conference on Document Analysis and Recognition. Montreal, QC: 14–16 August. P. 278–282.
- Kleinberg E. 1990. Stochastic Discrimination // Annals of Mathematics and Artificial Intelligence, Vol. 1 (1–4). P. 207–239.
- Kleinberg E. 1996. An Overtraining-Resistant Stochastic Modeling Method for Pattern Recognition // Annals of Statistics. Vol. 24 (6). P. 2319–2349.
- Kursa M. 2020. Boruta for those in a hurry. Электронная статья, адрес доступа: <https://cran.r-project.org/web/packages/Boruta/vignettes/inahurry.pdf>.
- Kursa M., Rudnicki W. 2010. Feature Selection with the Boruta Package // J. of Statistical Software. Vol. 36 (11). P. 2–12.
- Linkin M.E., Nigam S. 2008. The North Pacific Oscillation – West Pacific Teleconnection Pattern: Mature-Phase Structure and Winter Impacts // J. Climate. Vol. 21. № 9. P. 1979–1997.
- Mantua N., Hare S., Zhang Y., Wallace J., Francis R. 1997. A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production // Bull. Amer. Meteor. Soc., № 78. P. 1069–1079.
- Mantua N.J., Hare S.R. 2002. The Pacific Decadal Oscillation // J. of Oceanography. Vol. 58. P. 35–44.
- Paluszyńska A. Understanding random forests with randomForestExplainer. Электронная статья, адрес доступа: <https://cran.rstudio.com/>

web/packages/randomForestExplainer/vignettes/randomForestExplainer.html.

Peterman R.M. 1982. Model of salmon age structure and its use in preseason forecasting and studies of marine survival // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. № 39. P. 1444–1452.

Quinlan J.R. 1986. Induction of Decision Trees // *Machine Learning*. Kluwer Academic Publishers. № 1. P. 81–106.

Ricker W.E. 1954. Stock and Recruitment // *J. of the Fisheries Research Board of Canada*. Vol. 11. № 5. P. 559–623.

Thompson D., Wallace J. 1998. The Arctic Oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields. *Geophys. Res. Lett.*, Vol. 25. № 9. P. 1297–1300.

REFERENCES

Bugaev A.V., Tepnin O.B., Radchenko V.I. Climate variability and Pacific salmon productivity in Russian Far East. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2018, vol. 49, pp. 5–50. (In Russian with English abstract)

James G., Whitton D., Hastie T., Tibshirani R. An Introduction to Statistical Learning with Applications. Moscow: DMK Press, 2016, 450 p.

Karpenko V.I. *Ranniy morskoy period zhizni tikhookenskikh lososey* [Early marine period of life of Pacific Ocean salmon: monograph]. Moscow: VNIRO, 1998, 165 p.

Klyashtorin L.B., Lyubushin A.A. *Tsiklicheskiye izmeneniya klimata i ryboproduktivnosti* [Cyclical changes in climate and fish productivity]. Moscow: VNIRO, 2005, 235 p.

Markevich N.B., Vilenskaya N.I. Effects of the time and thermal regime of spawning on the survival and growth of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the spring and river main body spawning grounds of Western Kamchatka. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2018, vol. 49, pp. 5–50. (In Russian)

Radchenko V. Machine Learning Open Course. Topic 5. Compositions: bagging, random forest. 2017, Electronic blog of the Open Data Science company, access address: <https://habr.com/ru/company/ods/blog/324402/>

Feldman M.G., Shevlyakov E.A. Survival of Kamchatka pink salmon as a result of combined effect of

density and environmental regulating factors. *Izvestia TINRO*, 2015, vol. 182, pp. 88–114. (In Russian)

Feldman M.G., Shevlyakov E.A., Artukhina N.B. Evaluation of the Pacific salmon spawning escapement parameters for the river basins of North-East Kamchatka. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2018, vol. 51, pp. 5–26. (In Russian)

Shitikov V.K., Mastitsky S.E. Classification, regression and R-using algorithms of data mining. Electronic book, 2017, access address: <https://github.com/ranalytics/data-mining>

Shuntov V.P., Temnykh O.S. Main results of the TINRO-Center research of marine period of Pacific salmon. *Izvestia TINRO*, 2005, vol. 141, pp. 30–55. (In Russian)

Shuntov V.P., Temnykh O.S. Pacific salmon in marine and ocean ecosystems: monograph. *Vladivostok: TINRO-Center*, 2011, vol. 2, 473 p.

Surowiecki J. The Wisdom of Crowds: Why the Many are Smarter than the Few and How Collective Wisdom Shapes Business, Economies, Societies and Nations. *New York: Anchor Books*, 2005. 304 p. (Translated into Russian)

Breiman L. Bagging Predictors. *Machine Learning*, 1996a, № 24, pp. 123–140.

Breiman L. Out-of-bag estimation. Technical report, Dept. of Statistics, Univ. of Calif., Berkeley, 1996b. Electronic source, access address: <https://www.stat.berkeley.edu/~breiman/OOBestimation.pdf>.

Breiman L., Friedman J.H., Olshen R.A., Stone C.J. Classification and regression trees. *Wadsworth International Group, Belmont CA*, 1984, 368 p.

Delgado F.M., Cernadas E., Barro S., Amorim D. Do we need hundreds of classifiers to solve real world classification problems? *J. of Machine Learning Research*, 2014, № 15, pp. 3133–3181.

Efron B. Bootstrap Methods: Another Look at the Jackknife. *Annals of Statistics*, 1979, vol. 7. № 1, pp. 1–26.

Galton F. Vox populi. *Nature*, 1907, № 75, pp. 450–451.

Haeseker S., Dorner B., Peterman R., Su Z. An improved sibling model for forecasting Chum Salmon and Sockeye Salmon abundance. *North American Journal of Fisheries Management*, 2007, № 27, pp. 634–642.

Hare S.R. Low frequency climate variability and salmon production. *Ph.D. Dissertation. Univ. of Washington, Seattle, WA*, 1996, 306 p.

Hare S.R., Francis R.C. In Climate Change and Northern Fish Populations. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 1995, vol. 121, pp. 357–372.

- Ho T.K. Random Decision Forests. Proceedings of the 3rd International Conference on Document Analysis and Recognition. *Montreal, QC, 14–16 August, 1995*, pp. 278–282.
- Kleinberg E. Stochastic Discrimination. *Annals of Mathematics and Artificial Intelligence*, 1990, vol. 1 (1–4), pp. 207–239.
- Kleinberg E. An Overtraining-Resistant Stochastic Modeling Method for Pattern Recognition. *Annals of Statistics*, 1996, vol. 24 (6), pp. 2319–2349.
- Kursa M. Boruta for those in a hurry. 2020. Electronic source, access address: <https://cran.r-project.org/web/packages/Boruta/vignettes/inahurry.pdf>.
- Kursa M., Rudnicki W. Feature Selection with the Boruta Package. *J. of Statistical Software*, 2010, vol. 36 (11), pp. 2–12.
- Linkin M.E., Nigam S. The North Pacific Oscillation – West Pacific Teleconnection Pattern: Mature-Phase Structure and Winter Impacts. *J. Climate*, 2008, vol. 21, № 9, pp. 1979–1997.
- Mantua N., Hare S., Zhang Y., Wallace J., Francis R.A. Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bull. Amer. Meteor. Soc.*, 1997, № 78, pp. 1069–1079.
- Mantua N.J., Hare S.R. The Pacific Decadal Oscillation. *J. of Oceanography*, 2002, vol. 58, pp. 35–44.
- Paluszyńska A. Understanding random forests with randomForestExplainer. 2021. Electronic source, access address: <https://cran.rstudio.com/web/packages/randomForestExplainer/vignettes/randomForestExplainer.html>.
- Peterman R.M. Model of salmon age structure and its use in pre-season forecasting and studies of marine survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1982, № 39, pp. 1444–1452.
- Quinlan J.R. Induction of Decision Trees. *Machine Learning*. Kluwer Academic Publishers, 1986, № 1, pp. 81–106.
- Ricker W.E. Stock and Recruitment. *J. of the Fisheries Research Board of Canada*, 1954, vol. 11, № 5, pp. 559–623.
- Thompson D., Wallace J. The Arctic Oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields. *Geophys. Res. Lett.*, 1998, vol. 25, № 9, pp. 1297–1300.

Статья поступила в редакцию: 22.10.2020

Статья принята после рецензии: 21.11.2020

ИСПРАВЛЕНИЕ

По техническим причинам в № 58 на с. 34–35 были перепутаны подрисовочные подписи. Приносим извинения авторам статьи «Количественный учет смолтов и использование данных учета при перспективном прогнозировании подходов половозрелой нерки (*Oncorhynchus nerka*) стада р. Озерной (Западная Камчатка) в 2004–2018 гг.» В.А. Дубынину и С.А. Травину и публикуем рис. 8, табл. 6, рис. 9 и 10 в исправленном виде.

CORRECTION

The captions on the pages 34–35 in No. 58 were published incorrect for technical reasons. We bring our apologies to V.A. Dubynin and S.A. Travin, the authors of the article “Counting smolts and using the results in prospective forecasting of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) spawning runs into the Ozernaya River (Western Kamchatka) in 2004–2018”, and publish the Fig. 8, Table 6, Fig. 9 and 10 correct.

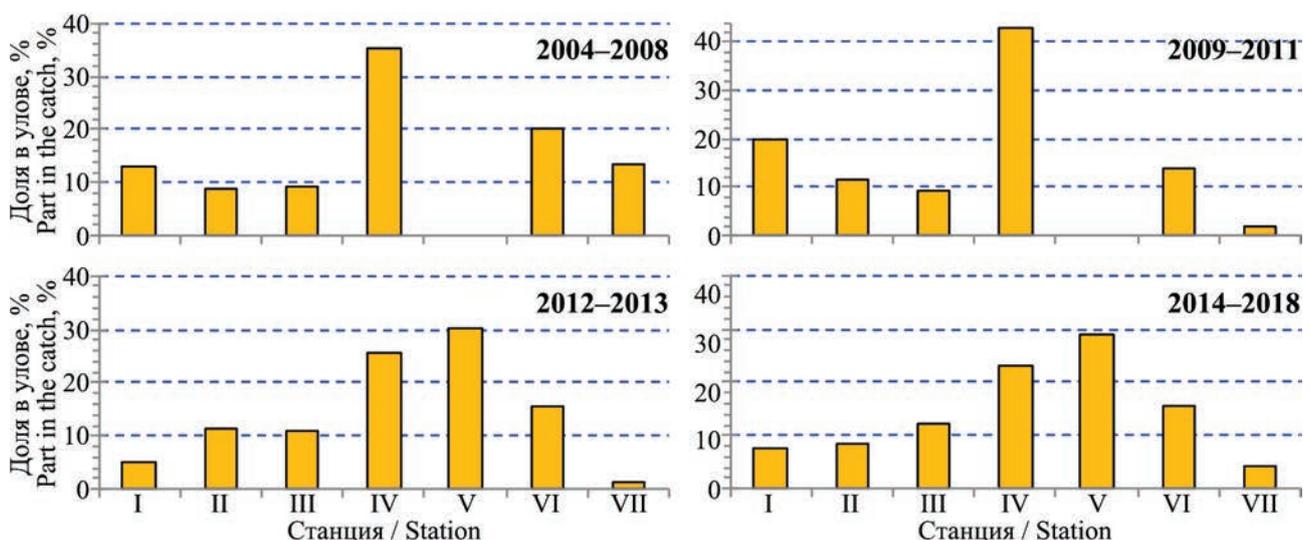


Рис. 8. Динамика ската смолтов нерки в 2004–2008, 2009–2011, 2012–2013, 2014–2018 и в целом за период 2004–2018 гг., по секторам учета малой ловушкой
 Fig. 8. The dynamics of the downstream migration of sockeye salmon smolts in 2004–2008, 2009–2011, 2012–2013, 2014–2018 and generally for the period 2004–2018 by sectors in the small trap

Таблица 6. Результаты сравнения динамики ската смолтов нерки из уловов большой и малой ловушек по критерию согласия χ^2 в 2004–2018 гг.
 Table 6. Comparative results of sockeye salmon smolt migration dynamics in the catches from big and small traps on the χ^2 goodness of fit criteria for 2004–2018

Год Year	Большая – малая Big – small			Малая – малая, ст. 4 (5) Small – small, st. 4 (5)			Большая – малая, ст. 4 (5) Big – small, st. 4 (5)		
	χ^2	<i>p</i>	<i>k</i> = <i>n</i> - 1	χ^2	<i>p</i>	<i>k</i> = <i>n</i> - 1	χ^2	<i>p</i>	<i>k</i> = <i>n</i> - 1
2004	51,751	<0,001	7	10,987	0,139	7	37,997	<0,001	7
2005	61,157	<0,001	10	13,649	0,135	9	92,487	<0,001	9
2006	96,304	<0,001	8	47,861	<0,001	8	79,282	<0,001	8
2007	56,599	<0,001	10	5,268	0,873	10	73,707	<0,001	10
2008	15,829	0,071	9	2,385	0,984	9	19,225	<0,05	9
2009	24,309	<0,01	9	16,131	0,064	9	45,282	<0,001	10
2010	28,665	<0,001	7	17,144	<0,05	8	32,215	<0,001	8
2011	72,609	<0,001	9	19,980	<0,05	10	106,893	<0,001	9
2012	59,951	<0,001	9	16,102	0,041	8	104,098	<0,001	8
2013	11,738	0,163	8	5,393	0,715	8	19,276	=0,01	8
2014	25,850	<0,001	7	3,047	0,931	8	33,242	<0,001	8
2016	–	–	–	4,289	0,830	8	–	–	–
2017	–	–	–	1,206	0,997	8	–	–	–
2018	–	–	–	52,719	<0,001	8	–	–	–

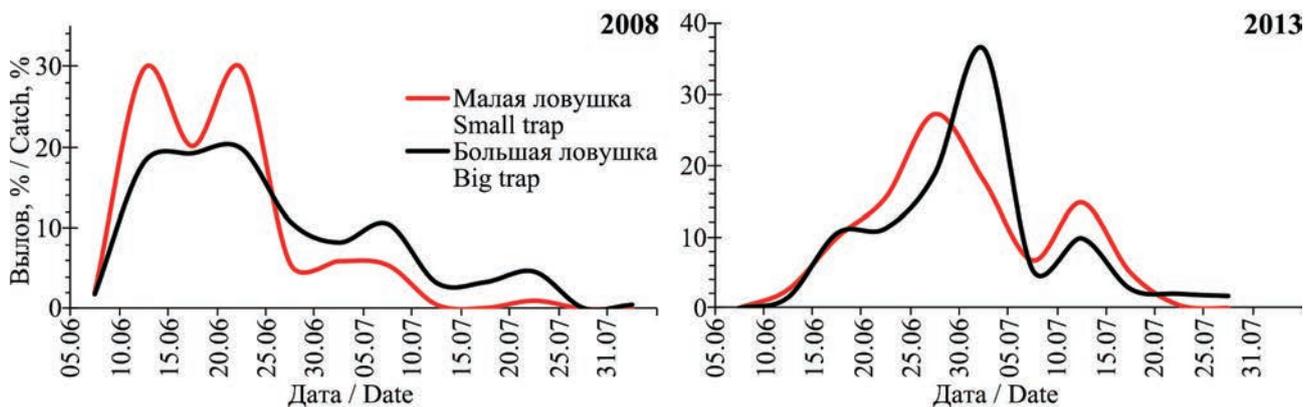


Рис. 9. Динамика ската, оцененная по уловам смолтов нерки большой и малой ловушками в 2008 и 2013 гг. ската
 Fig. 9. The dynamics of the downstream migration evaluated on the catches of smolts from big and small traps in 2008 and 2013

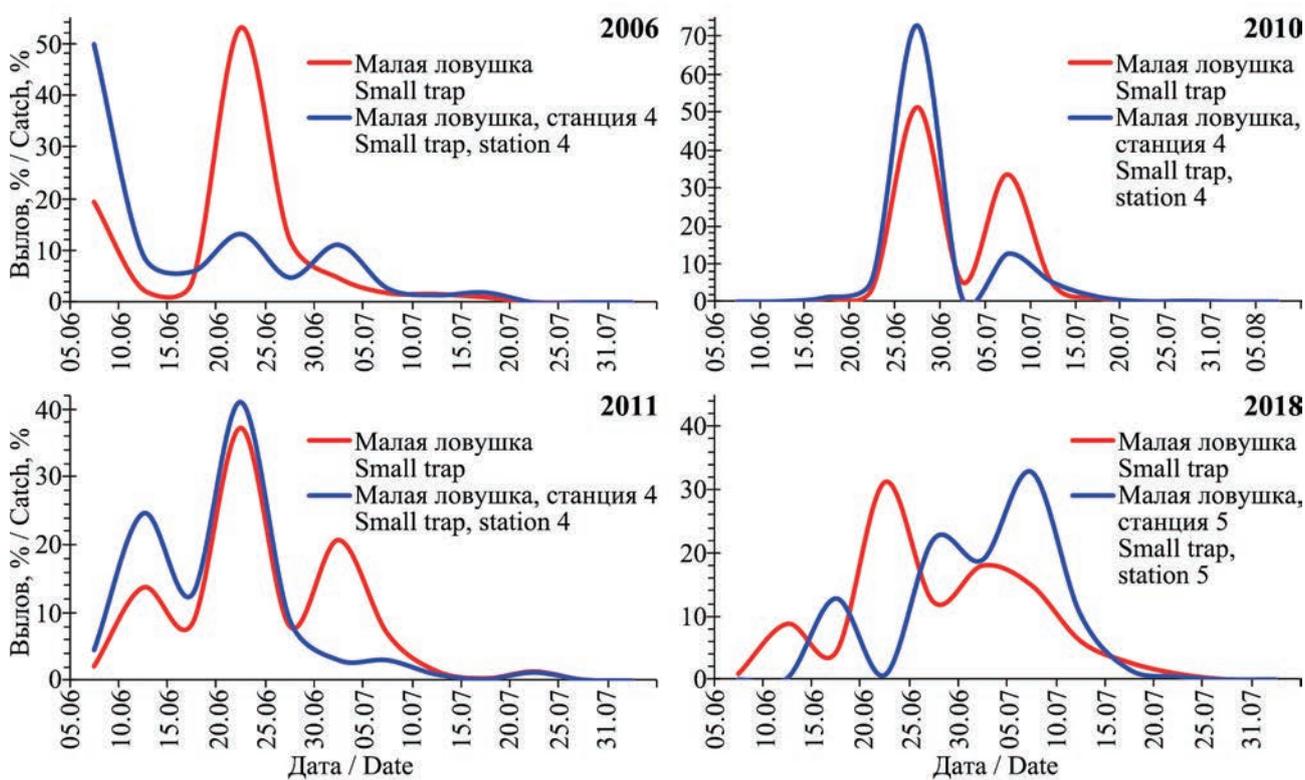


Рис. 10. Динамика ската, оцененная по уловам смолтов нерки малой (все станции) и малой (ст. 4; ст. 5) ловушками в 2006, 2010–2011 и 2018 гг. ската
 Fig. 10. The dynamics of the downstream migration evaluated on the catches of sockeye salmon smolts from small (all stations) and small (stations 4 and 5) traps in 2006, 2010–2011 and 2018

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

Публикация статей для аспирантов бесплатна.

Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности предоставленного материала. Статьи, отклоненные редколлегией, повторно не принимаются и не рассматриваются.

Редколлегия журнала оставляет за собой право изменять название статей по согласованию с авторами, а также вносить сокращения и иные редакционные правки в рукопись.

Положение об ответственности авторов

Авторы гарантируют, что направленный для публикации материал не был ранее опубликован на русском языке, а также не находится на рассмотрении в другом журнале.

Авторы гарантируют, что в предоставляемом материале соблюдены все авторские права: среди авторов указаны только те, кто сделал значительный вклад в исследование, все заимствованные фрагменты (текстовые цитаты, таблицы, рисунки и формулы) процитированы корректно, с указанием источников, позволяющих идентифицировать их авторов.

Авторы осознают, что факты научной недобросовестности, выявленные как в процессе рецензирования, так и после публикации статьи (плагиат, повторная публикация, раскрытие защищенных данных), могут повлечь не только снятие статьи с публикации, но и уголовное преследование со стороны тех, чьи права будут нарушены в результате обнаружения текста.

Статьи авторов, которые не могут или не считают нужным нести ответственность за предоставляемые материалы, редакцией не рассматриваются.

Предоставление статей

В редакцию журнала направляются статьи обязательно и в электронном, и в печатном виде. На каждом листе печатного варианта — личная подпись автора и дата.

Электронные материалы должны содержать в отдельном виде следующие файлы:

— текстовый файл;

— файлы, содержащие иллюстрации (один рисунок — один файл. Графики — в формате PDF, таблицы — в формате Word, рисунки — TIF, JPEG, AI, EPS);

— файл с подрисовочными подписями.

Авторы обязаны сопровождать статью, направляемую в редакцию, двумя экземплярами подписанного соглашения о передаче авторского права (форма соглашения доступна для скачивания по ссылкам: http://www.kamniro.ru/soglasiye_avtor/ (статья с одним автором), http://www.kamniro.ru/soglasiye_soavtor/ (соавторство).

Исправленные после замечаний рецензентов материалы принимаются по электронной почте (pressa@kamniro.ru).

Общие требования к оформлению рукописей

Текст

При наборе текста статьи использовать редактор MS Word, шрифт Times New Roman.

В начале текстового файла должны быть указаны следующие данные:

— рубрикация статьи по УДК;

— заголовок статьи (латинское обозначение объекта приводится полностью);

— фамилия, имя и отчество автора/авторов;

— должность, научная степень автора, название научно-го учреждения, полный почтовый адрес, рабочий телефон/факс, электронный адрес. Если авторов несколько, и они работают в разных учреждениях, то названия, адреса и контактные данные учреждений приводятся в том порядке, в каком расположены фамилии авторов;

— ключевые слова;

— краткая аннотация (не более 1/2 страницы).

Далее в таком же порядке указываются сведения на английском языке.

Структура статьи должна быть выдержана в обязательном порядке и содержать разделы: введение, материал и методика, результаты и обсуждение, заключение, благодарности (при необходимости), список литературы.

В тексте и таблицах в числах десятичные знаки отделяются запятой.

Таксоны: род и вид набираются *курсивом*.

Знаки: градус, минута (3°C ; $46^{\circ}74'$ с. ш.), плюс-минус (\pm), процент (%), промилле (‰), процедицимилле (‰‰) и умножение (\times) набираются символами.

Иллюстративный материал

Все рисунки должны быть пронумерованы в последовательности, соответствующей упоминанию в статье, и номерами привязаны к подрисовочным подписям. Нумерация рисунков сквозная.

Для обозначения осей графиков, легенды, начертания формул на графиках применять размер шрифта 11, начиная с большой буквы (Длина, Вес, и т. д.), с указанием через запятую размерности (кг, м). Оси должны быть четко видны (не пунктиром). На рисунок наносятся только цифровые и буквенные обозначения, все остальные пояснения — в подрисовочной подписи.

В таблицах допускаются только горизонтальные линии. Вертикальные линии можно использовать в заголовках граф.

Графический материал в электронной версии принимается как сканированный, так и рисованный на компьютере в черно-белом или цветном исполнении (оригиналы сканируются в режиме «градации серого» для черно-белых и в цветовой модели RGB для цветных с разрешением не менее 300 dpi, но не более 450 dpi на дюйм, сохраняются в файл JPG, качество «наилучшее», базовое(!). При невозможности самостоятельного качественного сканирования оговорить с редакцией вариант предоставления оригинала.

Для растровых рисунков использовать формат TIF, JPEG (базовый) с разрешением 300 dpi, в режиме gray scale или RGB; векторные рисунки предоставляются в формате программы CorelDraw или в форматах EPS, AI.

Список литературы

В список литературы включаются только рецензируемые источники (статьи из научных журналов и монографии), используемые в тексте статьи. Если необходимо сослаться на статью в общественно-политической газете, текст на сайте или в блоге, следует поместить ссылку с информацией об источнике.

Ссылки на принятые к публикации, но еще не опубликованные статьи, должны быть помечены словами «в печати»; авторы должны получить от редакции, куда сдана статья, письменное разрешение для ссылки на такие документы и подтверждение того, что они будут опубликованы.

Информация из неопубликованных источников должна быть помечена ссылкой «неопубликованные данные/документы», авторы также должны получить письменное подтверждение от источника данных на использование таких материалов.

Список литературы составляется в алфавитном порядке; сначала источники на русском языке, затем — на иностранном. Указываются **только опубликованные** работы, отмеченные ссылками в тексте.

В списке литературы указываются фамилии всех авторов источника. В тексте, при ссылке на источник, в круглых скобках приводятся фамилия автора или двух авторов и год издания (Иванов, 1980; Иванов, Петров, 1980); если же авторов три и более, то приводится фамилия первого с пометкой «и др.» — для русских, «et al.» — для иностранных публикаций (Иванов и др., 1990; Ivanov et al., 1990).

Выходные данные источников литературы приводят в следующем порядке.

Для книг: фамилия и инициалы автора(ов) (*курсив*), год издания, название книги, место издания, издательство, количество страниц. Например:

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

Другие издательства: (М.-Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 1. 466 с.), (Новосибирск: Наука. 221 с.), (Владивосток: ТИНРО-Центр. Т. 1. 580 с.), (М.: Мир. 740 с.), и т. д.

Для тезисов, докладов, материалов: фамилия и инициалы автора(ов) (*курсив*), год издания, название тезисов, две косые линии, (если конференция тематическая, то тема конференции), где и когда докладывались, место издания, издательство, количество страниц. Например:

Трифорова И.С. 1998. Водоросли фитопланктона как индикаторы эвтрофирования // Тез. докл. II съезда Русского ботанического о-ва «Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков» (Санкт-Петербург, 26–29 мая 1998г.). СПб.: Ботанический ин-т РАН. Т. 2. С. 118–119.

... // Материалы IV науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-

Камчатский, 18–19 ноября 2003 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 71–76.

Для статей из сборников и журналов: фамилия и инициалы автора(ов) (*курсив*), год издания, название статьи, две косые линии, название сборника трудов (раскрытое), том, выпуск (номер), страницы, DOI.

Леванидов В.Я. 1976. Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Тр. Биол.-почв. ин-та. Т. 36 (139). С. 104–122. doi: (№)

Новиков Н.П. 1974. Рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Пищ. пром-сть. 308 с.

Трувеллер К.А. 1979. Дифференциация популяции сельди *Clupea harengus* в Северном море по антигенам эритроцитов и электрофоретическим спектрам белков. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 153 с.

ФИО автора. Год. Название статьи // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 141. С. 229–239.

... // Гидробиол. журн. Т. 28. № 4. С. 31–39.

... // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 3. С. 416–419.

... // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 21 (24). С. 285–294.

... // Сб. науч. тр. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 308. С. 85–100.

... // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 7. С. 261–269.

... // Журн. общ. биол. Т. XL. № 5. С. 689–697.

... // Альгология. Т. 12. № 2. С. 259–272.

... // Зоол. журн. Т. 47. Вып. 12. С. 1851–1856.

... // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 128. С. 768–772.

... // Вестник МГУ. Биология, почвоведение. № 3. С. 37–42.

По всем возникающим вопросам обращаться в редакцию журнала:

683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18.

Тел.: (4152) 41-27-01. E-mail: pressa@kamniro.ru.

ИЗДАТЕЛЬСТВО КАМЧАТСКОГО ФИЛИАЛА ФГБНУ «ВНИРО» («КАМЧАТНИРО») ПРЕДЛАГАЕТ:



КамчатНИРО — 85 (1932–2017). Воспоминания. Стихи. Рассказы / Составители: В.Ф. Бугаев, М.В. Варкентин, Ю.А. Кудлаева. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017. 280 с.

Издание посвящено 85-летнему юбилею Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО, КО ТИНРО, КоТИРХ — аббревиатуры организации в разные годы). В альбом включены воспоминания и записки бывших и настоящих сотрудников института, их друзей и близких, рассказывающие об истории КамчатНИРО и направлениях исследований, знакомящие с коллективом и повседневной работой, отражающие романтику и трудности работы ихтиологов, гидробиологов, генетиков, паразитологов, вирусологов, зоологов, экологов и представителей других редких профессий.

Все научные сотрудники — талантливые люди, поэтому в издание включены также их стихи и рассказы. В одних случаях эти произведения связаны непосредственно с работой и окружающей природой, в других — посвящены романтике жизни на Севере, а известный генетик с мировым именем д. б. н. Н.В. Варнавская даже писала и публиковала научно-фантастические романы (его отрывок также представлен читателям).

Издание иллюстрировано исключительно черно-белыми архивными фотографиями, что усиливает эффект проникновения Прошлого в наши дни и повышает его достоверность. Использованы фотографии из лабораторных архивов, а также из частных собраний сотрудников КамчатНИРО: В.Ф. Бугаева, Т.Л. Введенской, М.А. Жилина, С.И. Корнева, И.И. Лагунова, А.В. Маслова, В.Ф. Севостьянова, О.В. Тимофеевой, С.А. Травина и других.

Открывает юбилейный альбом уникальная рукопись доктора биологических наук Фаины Владимировны Крогиус «Воспоминания о Камчатке и о создании научной работы» (1932–1985), найденная в 2016 г. в архиве Камчатского края и опубликованная впервые.

СОДЕРЖАНИЕ

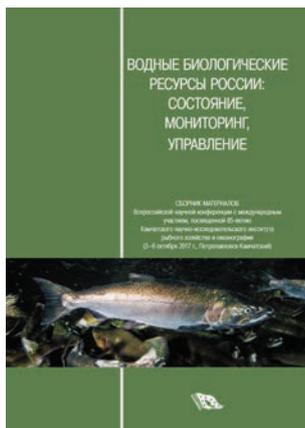
От редактора	4
ВОСПОМИНАНИЯ	
Крогиус Ф.В. Воспоминания о Камчатке и о создании научной работы (1932–1985)	8
Полутов И.А. Избранные главы из книги воспоминаний «Давным-давно» (1995)	33
Акулин В.Н. Моя Камчатка. Шестидесятые годы	47
Яцковский А.И. О камчатских ихтиологах: из книги «По горам и долинам Камчатки» (1959)	56
Корягина (Бирман) Н.И. Воспоминания детства и юности о папе и сотрудниках КО ТИНРО	59
Нестеров Г.А. Воспоминания о лаборатории... (2001)	64
Горчаков М.И. О камчатских ихтиологах: из книги «Цена каждого шага» (1974)	78
Введенская Т.Л. Воспоминания о десятилетнем счастье на оз. Кроноцком (1970–1979)	84
Жилин М.Я. Озёрные отшельники	100
Науменко Е.А. Полевые сезоны	108
Бугаев В.Ф. Один взгляд и три вылазки на оз. Этамынк	115
Дубынин В.А. На волне памяти...	127
Карпенко В.И. Первый рейс в КамчатНИРО по теме	145
Шагинян Э.Р. Лаборатории промысловых беспозвоночных — от создания до наших дней	158
Кляшторин Л.Б. Озерновский наблюдательный пункт: 1985–1986	165
Вилнская-Маркевич Н.И. Из книги «Воспоминания о камчатской жизни» (2007)	169

СТИХИ

Дьяков Ю.П. Избранная поэзия	192
Бугаев В.Ф. Избранные стихи из сборника «На окраине России»	200

РАССКАЗЫ

Басов Ю.С. Из книги «Дальневосточные рассказы» (2015)	210
Варнавская Н.В. Отрывок из научно-фантастического романа «Скоморох, бегущий по звёздам» (2011)	222
Егорова Т.В. Рыбное богатство Камчатки (1973)	228
Николаев А.С. Из сборника рассказов «Чудо каждого дня...» (1995)	234
Николаев А.С. Запоздалый репортаж с Большерецкого тракта (2017)	243
Остроумов А.Г. Из сборника рассказов «По Камчатке — от мыса Лопатка до реки Хатырки» (1997)	246
Севостьянов В.Ф. Из сборника рассказов «Я в вечность торопился» (2006)	256
Челноков Ф.Г. «Покорение вулкана Камень» (1958) из книги «К вершинам Камчатки, России, планеты»	263
Чугунков Д.И. Рассказ «Камчатка – Канада» из сборника «Норд-ост» (1980)	273



Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление. Сборник материалов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 85-летию Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (3–6 октября 2017 г., Петропавловск-Камчатский). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017. 398 с. — Научное электронное издание сетевого распространения: Размер файла 80Мб. Систем. требования: Intel; Microsoft Windows (XP, Vista, Windows 7,8, Mac OS); разрешение экрана не ниже 1024×768; PDF Reader.

DOI: 10.15853/978-5-902210-51-1. ISBN 978-5-902210-51-1

Сборник содержит материалы по следующим основным направлениям: воспроизводство и динамика запасов водных биологических ресурсов; методические аспекты мониторинга, оценки и прогнозирования состояния запасов водных биологических ресурсов, стратегии управления промыслом; популяционные и генетические исследования гидробионтов; условия среды обитания и экология гидробионтов; состояние и динамика водных сообществ в условиях возрастающего антропогенного воздействия; болезни гидробионтов и их профилактика; искусственное воспроизводство водных биологических ресурсов. Главный редактор — Ю.П. Дьяков, д. б. н., гл. н. с. КамчатНИРО.

Электронная версия доступна по ссылке: <http://www.kamniro.ru/files/2017.pdf>



Тиллер И.В. Биология и динамика численности проходной *Salvelinus malma* (Walbaum) Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017. 96 с.

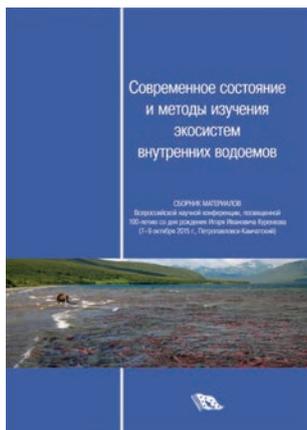
В монографии обобщены сведения, характеризующие биологию и динамику численности проходной мальмы Камчатки. Рассмотрены основные этапы жизненного цикла мальмы (сроки нереста, миграции, морской нагул). По материалам собственных исследований автором рассматриваются структура популяций и динамика ее элементов за многолетний период. Исследовано питание молоди мальмы в речной период жизни и взрослых рыб во время ската на морской нагул. Отмечено значительное потребление мальмой пократной молоди горбуши на северо-востоке Камчатки. Приведены данные о динамике вылова проходной мальмы на Камчатке. Проведена оценка смертности и состояния запасов этого вида на Камчатке.



Бугаев А.В. Преднерестовые миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне России. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2015. 416 с.

В представленной монографии рассмотрен заключительный этап морского периода жизни азиатских тихоокеанских лососей во время преднерестовых миграций в беринговоморских и тихоокеанских водах исключительной экономической зоны Российской Федерации (ИЭЗ РФ). Наблюдениями охвачен ряд 1995–2008 гг. В работе задействован массив многолетних данных, полученных в результате исследований, проводимых на дрейфтерных судах в юго-западной части Берингова моря и северо-западной части Тихого океана. В сборе материала принимали участие сотрудники многих рыбохозяйственных НИИ Дальнего Востока и Москвы. Всего в работе использованы данные показателей контрольных уловов и биологических анализов, полученные в результате 177 рейсов российских и японских дрейфтерных судов (7208 сетепостановок). Объектами исследований были пять видов тихоокеанских лососей — нерка, кета, горбуша, чавыча и кижуч. В процессе работы биоанализу подвергнуто около 140 тыс. рыб. Накопленная информация позволила

рассмотреть важнейшие жизненные критерии созревающих тихоокеанских лососей — пространственно-темпоральное распределение и динамику уловов, основные биологические показатели, питание, внутривидовую структуру преднерестовых скоплений, а также выявить основные факторы, определяющие характер их преднерестовых миграций. Систематизирован массив биологических данных на уровне рассматриваемого 14-летнего периода дрейфтерных наблюдений. Проведен сравнительный анализ полученной информации в связи с заметным ростом численности лососей, который был отмечен во всех регионах Северной Пацифики в начале 2000-х годов. В книгу включено много первичных данных, позволяющих их использовать в дальнейших исследованиях. Она адресована научным сотрудникам, занимающимся вопросами биологии морского периода жизни тихоокеанских лососей, экологам, студентам высших учебных заведений, работникам рыбохозяйственных предприятий и силовых структур, контролирующим воспроизводство и добычу лососей.



Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов. Сборник материалов Всероссийской научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Игоря Ивановича Куренкова (7–9 октября 2015 г., Петропавловск-Камчатский). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2015. 235 с.

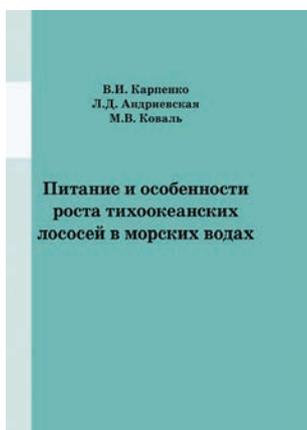
Один из основоположников пресноводной гидробиологии на Дальнем Востоке, Игорь Иванович был признанным ведущим специалистом в области изучения фаунистики лососевых нерестово-выростных водоемов. Он исследовал множество озер полуострова, и результатом стала уникальная работа — «Зоопланктон озер Камчатки». Изучение влияния вулканического тепла на биологическую продуктивность водных объектов воплотилось в идею фертилизации камчатских водоемов, которая затем была с успехом реализована, он также был «первооткрывателем» использования геотермальных вод при искусственном воспроизводстве лососей.

В честь И.И. Куренкова назван один из видов веслоногих ракообразных (*Eurytemora kurenkovi*), встречающийся в устьях камчатских рек и прибрежных озерах, и малощетинковый червь (*Spirosperma kurenkovi*), обитающий в озерах полуострова Камчатка.

В окрестностях оз. Кроноцкого высокогорное бессточное озеро Крокур увековечило имена двух известных ученых — Е.М. Крохина и И.И. Куренкова.

Сборник содержит материалы по следующим основным направлениям: методы изучения внутренних водоемов; результаты применения методов прямого учета численности и математического моделирования в исследованиях пресноводных биоресурсов; условия обитания гидробионтов в экосистемах внутренних водоемов: гидрология, гидрохимия и геоморфология; сезонная и многолетняя динамика функционирования сообществ внутренних водоемов; биоразнообразие и продуктивность экосистем внутренних водоемов; антропогенное воздействие и проблемы сохранения экосистем внутренних водоемов; рыбохозяйственное использование внутренних водоемов для целей промышленного и любительского (спортивного) рыболовства, акклиматизации и аквакультуры.

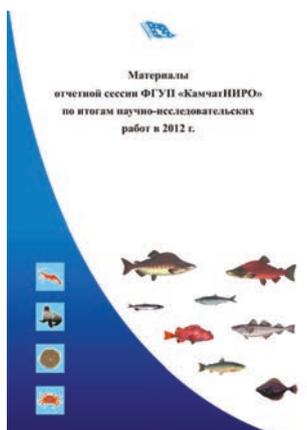
Электронная версия доступна по ссылке: www.kamniro.ru/publishing/kamniro/sovremennoe_sostoyanie_i_metody_izucheniya_ekosistem_vnutrennih_vodoemov



Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. **Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2013. 304 с.

Монография представляет собой обобщение накопленной в лаборатории морских исследований лососей ФГУП «КамчатНИРО» многолетней архивной информации, а также результатов собственных исследований питания и роста тихоокеанских лососей в морской период жизни. В течение 50-летнего периода изучения использована единая методика сбора, обработки и анализа трофологических материалов.

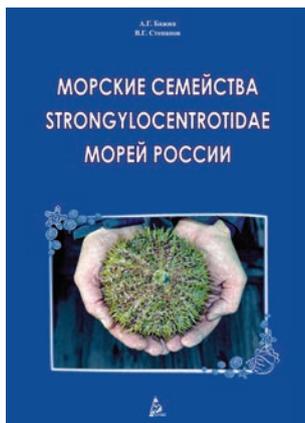
Описаны районы обитания лососей камчатских популяций и исследованы основные факторы среды, влияющие на их питание и рост в море. Для этого изучен состав пищи и оценены пищевые потребности пяти видов (горбуши, кеты, нерки, кижуча и чавычи) на отдельных этапах морского периода жизни. Изучена многолетняя динамика весового роста лососей, возвращающихся на нерест к побережью Камчатки. Исследованы межвидовые пищевые отношения лососей в море.



Материалы отчетной сессии ФГУП «КамчатНИРО» по итогам научно-исследовательских работ в 2012 г. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2013. 367 стр.

В сборник включены материалы, отражающие результаты исследований ученых разных поколений. Отдельно представлены итоги работы всех лабораторий института в 2012 г.: обобщены данные, полученные в результате исследования морских промысловых рыб, тихоокеанских лососей, промысловых беспозвоночных, а также проведения биохимических, генетических, морфологических и учетных работ.

Сборник предназначен для специалистов рыбохозяйственных НИИ, рыбопромышленников, студентов профильных вузов, органов рыбоохраны.



Бажин А.Г., Степанов В.Г. **Морские семейства Strongylocentrotidae морей России.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2012. 196 с.

Монография посвящена описанию основных биологических особенностей морских ежей семейства Strongylocentrotidae морей России, их видового состава, распространения, морфологии и изменчивости, процессов размножения и развития, экологии. Кроме того, содержит материалы о практическом использовании, технологиях переработки и особенностях промысла морских ежей и о некоторых аспектах их использования в научных целях.

Книга адресована биологам, специалистам по добыче и обработке морского биологического сырья, а также студентам рыбохозяйственных, биологических и рыбопромысловых факультетов и всем, интересующимся природой моря.



Снюрреводный лов. Под общ. ред. к.т.н., доцента М.Н. Коваленко / Коваленко М.Н., Широков Е.П., Малых К.М., Сошин А.В., Адамов А.А. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2012. 168 с.

В монографии рассмотрены вопросы становления и современного состояния технологии снюрреводного лова с судов среднего, малого и малого маломерного классов на Камчатке. Работа представляет собой обобщение накопленной в лаборатории промышленного рыболовства ФГУП «КамчатНИРО» информации о снюрреводном лове, а также результатов собственных исследований. Предназначена для специалистов добычи, судоводителей, конструкторов и научных сотрудников, занятых на промысле и проведении научно-исследовательских работ при лове донных видов рыб снюрреводами с судов среднего, малого и малого маломерного флота, а также студентов, обучающихся по специальностям «Промышленное рыболовство» и «Промысловое судовождение».



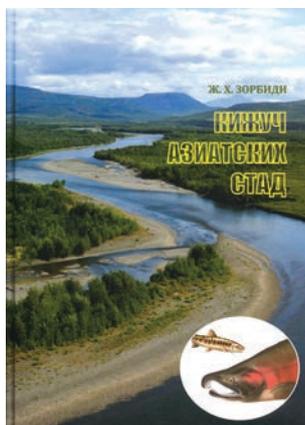
Дьяков Ю.П. **Камбалообразные (PLEURONECTIFORMES) дальневосточных морей России** (пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2011. 428 с.

В монографии обобщены сведения о географической изменчивости фауны камбал в водоемах, омывающих дальневосточные берега России, изложены результаты исследования ее пространственной структуры. Рассмотрены особенности сезонного батиметрического и термического распределения представителей камбалообразных рыб в различных районах. Проведена классификация различных типов их распределения по глубинам. Установлено образование камбалами комплексов видов, местообитания которых характеризуются близкими глубинными и температурными условиями. Исследована географическая изменчивость сроков нереста у 56 видов камбалообразных рыб. Высказана гипотеза о наличии у камбал северной части Тихого океана двух адаптивных стратегий нереста. Построена общая концепция популяционной структуры тихоокеанского черного палтуса. Дана характеристика динамики численности популяций пяти массовых видов камбал восточной части Охотского моря. На основе ряда наблюдений построены математические модели популяционного роста численности и биомассы этих рыб, а также формирования численности их поколений в зависимости от некоторых популяционных и внепопуляционных факторов.



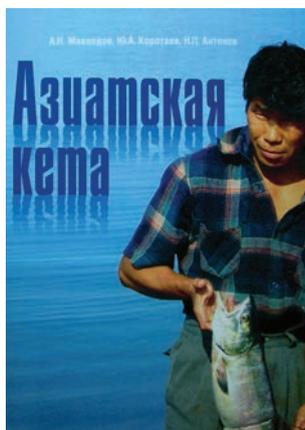
Сергеева Н.П., Варкентин А.И., Буслев А.В. **Шкала стадий зрелости гонад минтая.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2011. 92 с.

Минтай — наиболее значимый объект современного рыболовства в Дальневосточном регионе. На основании полученных авторами ранее результатов по исследованию особенностей полового созревания, оогенеза и сперматогенеза североохотоморского минтая приводится шкала стадий зрелости гонад минтая, включающая определение семи стадий, характеризующих развитие половых желез самок, и шести стадий — самцов. Дается описание величины и внешнего вида гонад, степени упругости, зернистости (самки), текучести семенной жидкости, ГСИ, состава и размеров ооцитов текущего фонда. Каждая выделенная стадия иллюстрируется характерным фотоизображением гонады в полости тела, извлеченной гонады, показаны вид ооцитов при просмотре с помощью бинокля и соответствующий стадии гистологический срез яичника и семенника. Также показаны изменения цвета и величины гонад в процессе созревания и нереста, характерные образы гонад разных стадий зрелости часто встречаемых оттенков цветов. Приводится словарь с пояснениями используемых терминов.



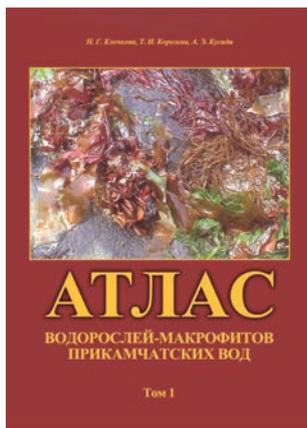
Зорбиди Ж.Х. **Кижуч азиатских стад.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2010. 306 с.

*В монографии обобщены сведения о характере промысла азиатского кижуча *Oncorhynchus kisutch* в многолетнем аспекте и представлен ретроспективный анализ его особенностей за более чем 50-летний период. Приводятся данные официальной статистики берегового и японского морского промысла азиатского кижуча, сведения о вылове американских стад, результаты идентификации стад азиатского кижуча. Анализируются динамика численности, пропуск на нерестилища, состояние запасов в современный период и миграции кижуча в северо-западной части Тихого океана. Уточнены некоторые взгляды на характер его посткатадромных и преднерестовых миграций. По материалам собственных исследований и литературным источникам рассматриваются структура популяций и внутривидовая дифференциация кижуча, сроки нерестового хода, особенности нереста и экология развития в раннем онтогенезе, размерно-возрастной, половой состав нерестовых стад, качественные характеристики производителей и молоди. Выявлены изменения в структуре популяций кижуча, которые носят колебательный характер и, вероятно, вызваны не только изменениями условий среды, но и численностью самого вида. Особое внимание уделено результатам исследования биологии вида в естественных условиях. Представлены данные, характеризующие особенности экологии молоди кижуча в разных типах водоемов.*



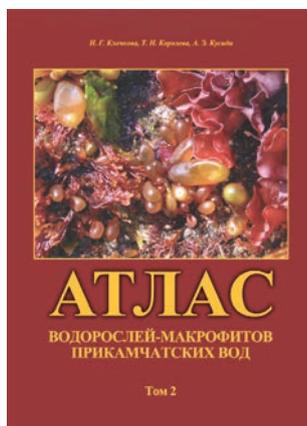
Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Антонов Н.П. **Азиатская кета.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 356 с.

Монографический обзор одного из наиболее ценных объектов рыболовства, кеты, в азиатской части ареала вида. Основное внимание сосредоточено на российских районах воспроизводства, поскольку более южные природные популяции кеты были почти полностью истреблены еще в начале XX века, отчего современный японский промысел ориентирован на лососей заводского происхождения. Приведены общая характеристика вида и основные этапы его изучения. Опираясь на собственные результаты исследований и литературные данные, подробно описана биология кеты из различных районов размножения. Рассмотрены особенности различных отрезков пресноводного и морского периодов жизни. Дана информация об истории развития и современном состоянии искусственного воспроизводства обсуждаемого вида тихоокеанских лососей. Рассмотрены абиотические, биотические, популяционные и антропогенные факторы, регулирующие численность и биомассу кеты. Приведены расчеты общей оценки выживаемости природных группировок данного вида. Большое внимание уделено вопросам, связанным с хозяйственным освоением азиатской кеты, и факторам, препятствующим рациональному ведению лососевого хозяйства в целом. Предложены рекомендации, направленные на устранение существующих недостатков.



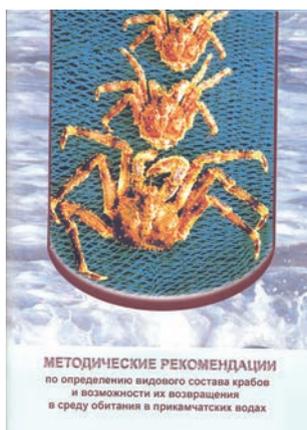
Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. **Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Том 1.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 218 с.

Даны описание и цветные иллюстрации внешнего вида и мест произрастания 32 зеленых (отдел *Chlorophyta*) и 58 бурых (отдел *Phaeophyta*) водорослей, встречающихся в прикамчатских водах. Специальную часть книги предваряют описание основных особенностей организации представителей отделов и характеристика местообитаний. В описаниях к видам указаны вариации формы, размеров и цвета слоевищ, их самые характерные морфологические и анатомические особенности. В эколого-биологическую характеристику включена информация об условиях произрастания, в том числе и антропогенном влиянии, сезонном развитии, распространении и ценотической роли вида в пределах камчатского района. Иногда описание распространения водорослей дается более широко: в пределах всех морей российского Дальнего Востока или Мирового океана. Для промысловых и массовых видов указаны возможные направления практического использования. Завершают книгу краткие сведения по состоянию промысла ламинарии в прикамчатских водах и очерк о благотворном влиянии на здоровье человека морских водорослей и продуктов их переработки.



Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. **Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Том 2.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 304 с.

Даны описание и цветные иллюстрации внешнего вида и мест произрастания 132 видов красных водорослей (отдел *Rhodophyta*), встречающихся в прикамчатских водах. Специальную часть книги предваряет описание основных особенностей организации представителей отделов. В описаниях к видам указаны вариации формы, размеров и цвета слоевищ, их самые характерные морфологические и анатомические особенности. В эколого-биологическую характеристику включена информация об условиях произрастания, сезонном развитии, распространении и ценотической роли вида в пределах камчатского района. Иногда описание распространения водорослей дается более широко. Для промысловых и массовых видов указаны возможные направления практического использования. В книгу включены краткие рекомендации, касающиеся сбора водорослей на морском берегу и изготовления из них гербария и препаратов для изучения внутреннего строения растений.



Шагинян Э.Р. **Методические рекомендации по определению видового состава крабов и возможности их возвращения в среду обитания в прикамчатских водах.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 32 с.

Краткое пособие для определения видового состава, степени жизнедеятельности крабов, а также возможности их возвращения в естественную среду обитания при производстве промысловых, исследовательских работ, а также для оперативной оценки работниками природоохранных учреждений возможного ущерба при незаконном промысле. Кратко освещены вопросы размножения, питания, миграций и промысла основных промысловых крабов прикамчатских вод. Основное внимание уделено морфологическим особенностям рассматриваемых видов с целью их видовой идентификации в полевых условиях. Даются рекомендации по определению жизнеспособности крабов и целесообразности их выпуска в среду обитания. Пособие подкреплено хорошо выполненными иллюстрациями.

Для приобретения изданий необходимо выслать (факсом или электронной почтой) заявку, с указанием реквизитов, согласно которой будет выставлен счет на предоплату.

После оплаты счета заказанная литература отправляется почтой по указанному адресу.

Пересылка — за счет заказчика.

Адрес издательства Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО»)

683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

Тел.: (4152) 412-701

E-mail: kamniro@kamniro.ru

Научный рецензируемый журнал
**«Исследования водных биологических ресурсов Камчатки
и северо-западной части Тихого океана»**

Выпуск 59. 2020

ISSN 2072-8212

Журнал с 2010 года входит в Перечень ведущих рецензируемых научных изданий ВАК РФ.
С 29.12.2015 включен в новую редакцию Перечня

Главный редактор: Ю.П. Дьяков
Выпускающий редактор: Т.В. Борисова
Ответственный секретарь: М.В. Варкентин
Корректор: Т.В. Борисова
Перевод на английский: А.А. Шурыгина

Номер свидетельства о регистрации СМИ — ПИ № ФС 77-77203, дата регистрации 08.11.2019,
выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

Адрес редакции:

683000 Камчатский край, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18
Тел./факс: (4152) 41-27-01. E-mail: kamniro@kamniro.ru, pressa@kamniro.ru

Учредитель:

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»
Адрес учредителя: 107140 Москва, ул. Красносельская Верхн., д. 17.

Издатель:

Камчатский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения
«Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»
(«КамчатНИРО»)

Адрес издателя: 683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, д. 18.

Подписано в печать 21.12.2020. Дата выхода 28.12.2020, №4 (59), 2020. Формат 60×84/8. Печать офсетная.
Усл. печ. л.: 6,69. Заказ № КПО0-5138. Тираж 300 экз. Цена свободная.

Отпечатано в Типографии ООО «Камчатпресс».
Адрес: 683024 Петропавловск-Камчатский, ул. Кроноцкая, д. 12а.