

УДК 597.553.2

**В.Ф. Бугаев\***

Камчатский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии,  
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

**ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ РАЗМЕРНО-МАССОВЫМИ  
ХАРАКТЕРИСТИКАМИ СМОЛТОВ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA*,  
МИГРИРОВАВШИХ ИЗ ОЗ. АЗАБАЧЬЕГО (БАССЕЙН Р. КАМЧАТКА)  
В 1979–2013 ГГ., И ЧИСЛЕННОСТЬЮ СОЗРЕВШИХ РЫБ В МОРЕ  
В 1982–2016 ГГ.**

В оз. Азабачьем нагуливаются две группы молоди: аборигенная молодь стада нерки 2-го порядка оз. Азабачье (стадо «А») и молодь стад 2-го порядка из притоков нижнего и среднего течения р. Камчатка, которая сеголетками с июля по октябрь мигрирует в озеро на нагул и зимовку (группировка «Е»). Основная часть молоди нерки стада «А» скатывается в море в возрасте 2+ (преобладающий возраст производителей — 2.3), а группировки «Е» — в возрасте 1+ (преобладающий возраст производителей — 1.3). При подразделении периодов ската смолтов стада «А» на 1979–2000 (основной возврат в 1982–2003 гг.) и 2003–2013 гг. (основной возврат в 2006–2016 гг.) разброс точек описывают две достоверные линии регрессии, расположенные почти параллельно друг другу. По массе тела в первый период значения коэффициентов корреляции имеют более высокие показатели —  $r = 0,820$  ( $P < 0,001$ ,  $n = 18$ ), чем во второй —  $r = 0,669$  ( $P < 0,05$ ,  $n = 11$ ). По длине тела в первый период значения коэффициентов корреляции также имеют более высокие показатели —  $r = 0,797$  ( $P < 0,001$ ,  $n = 18$ ), чем во второй —  $r = 0,711$  ( $P < 0,05$ ,  $n = 11$ ). При этом можно отметить, что для особей стада «А» взаимосвязь осуществляется на более высоком уровне численности во второй период по сравнению с первым. Для группировки «Е» подтверждено наличие ранее отмеченной слабой достоверной связи для периода возврата в 1982–2000 гг. (без 1999 г.). Привлечение новых данных не показало достоверных связей размерно-массовых характеристик смолтов группировки «Е» с возвратами половозрелых рыб в 2003–2016 гг. Полученные результаты свидетельствуют о более сильном влиянии размерно-массовых характеристик смолтов стада «А» и группировки «Е» на численность возвратов половозрелых рыб этой же группировки в период 1982–2000 гг. по сравнению с 2003–2016 гг.

**Ключевые слова:** возраст, смолты нерки, численность зрелой части стад в море, численность производителей, численность подхода рыб к устью реки.

DOI: 10.26428/1606-9919-2018-195-128-139.

**Bugaev V.F.** Relationship between size-weight parameters of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* smolts emigrated from Lake Azabachye (Kamchatka River basin) in 1979–2013 and abundance of mature fish in the sea in 1982–2016 // Izv. TINRO. — 2018. — Vol. 195. — P. 128–139.

\* Бугаев Виктор Федорович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: bugaev.v.f@kamniro.ru.

Bugaev Victor F., D.Sc., leading scientist, e-mail: bugaev.v.f@kamniro.ru.

Two groups of juvenile sockeye salmon are feeding in Lake Azabachye. They belong to the 2<sup>nd</sup> order stock of the lake (stock A) and to other 2<sup>nd</sup> order stocks of middle and down stream tributaries of the Kamchatka River which underyearlings migrate into the lake for feeding and wintering (group E). The main part of the stock A leaves the lake to the sea at the age 2+ (mainly 2.3) and the youngsters of the group E migrate to the sea at the age 1+ (mainly 1.3). The body length and weight parameters of the stock A smolts at the age 2+ and the group E smolts at the age 1+ could be similar or dissimilar in particular years. The maximal difference between the smolts of these stocks is observed in the years with higher body length and weight for the stock A. Mean for 1979–2016 length and weight of smolts at abovementioned ages are evaluated as 98.42/87.46 mm and 10.40/7.38 g for the A/E stocks. For the stock A, statistically significant positive correlation is noted between size-weight parameters of smolts in the years of emigration and their abundance in the years of mass return. However, the regression has a shift between the periods of emigration/return of 1979–2000/1982–2003 and 2003–2013/2006–2016. The correlation is higher for the first period ( $r = 0.820$ ;  $P < 0.001$  for body weight and  $r = 0.797$ ;  $P < 0.001$  for body length,  $n = 16$ ) than for the second one with higher abundance ( $r = 0.669$ ;  $P < 0.05$  for body weight and  $r = 0.711$ ;  $P < 0.05$  for body length,  $n = 11$ ). On opposite, the returns of the group E depend weakly on size-weight parameters of its smolts for the period of emigration/return of 1979–1997/1982–2000 (no data for return in 1999) and the dependence is insignificant for the period of 2000–2013/2003–2016.

**Key words:** age of salmon, sockeye smolt, mature sockeye abundance in the sea, salmon spawners abundance, salmon run strength.

## Введение

Нерка — единственный вид среди тихоокеанских лососей, уровень воспроизводства которого определяюще зависит от наличия в бассейнах рек обширных и достаточно глубоких озер, где нагуливается молодь. Межгодовая изменчивость роста молоди нерки в пресноводный период жизни в озерах в зависимости от условий нагула является одной из наиболее важных особенностей этого вида для немногочисленных и средних по численности стад нерки, которая отражается на ее дальнейшей выживаемости в море и динамике численности, для высокочисленных стад нерки такая зависимость не прослеживается (Foerster, 1968; Крогиус и др., 1969; Burgner, 1991; Бугаев, 1995, 2011; и др.).

Озеро Азабачье, расположенное в нижнем течении р. Камчатка, второй по значимости (после оз. Курильского) нагульно-нерестовый водоем нерки в Азии (Бугаев, 1995, 2011; и др.).

В оз. Азабачьем нагуливаются две группы молоди (Бугаев, 1995, 2011; и др.): аборигенная молодь стада нерки оз. Азабачьего (стадо «А») и молодь из притоков нижнего и среднего течения р. Камчатка, которая сеголетками с июля по октябрь мигрирует в озеро на нагул и зимовку (группировка «Е»). Основная часть молоди нерки стада «А» скатывается в море в возрасте 2+ (преобладающий возраст производителей — 2.3), а группировки «Е» — в возрасте 1+ (преобладающий возраст производителей — 1.3).

В связи с тем что значительная часть нагула в первое лето жизни молоди группировки «Е» может проходить вне оз. Азабачьего, рост в этот период у особей стада «А» и группировки «Е» имеет существенные различия: на одни и те же даты сеголетки стада «А» мельче, чем группировки «Е» (Бугаев, 1995, 2011; и др.).

В пресноводный период жизни на рост молоди нерки, нагуливавшейся в оз. Азабачьем, оказывают влияние кормовые условия, температура воды, численность самой молоди нерки и ее пищевых конкурентов и другие факторы (Бугаев, 1995, 2011; Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; и др.). Размерно-массовые характеристики смолтов нерки стада «А» неоднократно заметно увеличивались после фертилизации (удобрения) бассейна и акватории оз. Азабачьего вулканическим пеплом от близлежащих вулканов (Бугаев, 1995, 2011; Бугаев, Базаркина, 2013; и др.).

Увеличение размерно-массовых характеристик смолтов нерки стада «А» положительно влияло на возвраты половозрелых рыб этого аборигенного стада; применительно к рыбам транзитной группировки «Е» отмеченные выше связи были менее заметны (Бугаев, 2004а, 2011; Бугаев и др., 2004, 2007).

После установления данного факта и в связи с экстремальным удобрением бассейна оз. Азабачьего весной 2004 г. вулканическим пеплом вулкана Шивелуч, когда на бассейн озера выпало 15–18 мм пепла (Бугаев, Базаркина, 2013), был резон вернуться к обозначенной проблеме только после завершения серии возвратов основной возрастной группы нерки стада «А» возраста 2.3 (средняя встречаемость в пробах — 70 %), что и произошло в 2016 г.

Цель настоящей работы — выяснить, как возвраты половозрелой нерки стада «А» и группировки «Е» в 1982–2016 гг. были связаны с размерно-массовыми характеристиками смолтов соответствующих 1979–2013 гг. ската.

### Материалы и методы

Материалом для настоящего исследования послужили многолетние сборы смолтов нерки, мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–2016 гг. (отсутствовали материалы за 1981–1983 и 1997 гг.), статистика вылова береговым и дрейфтерным промыслом в море, а также численность зрелой части стада половозрелой нерки р. Камчатка (в том числе стада «А» и группировки «Е») в море до начала дрейфтерного промысла (Бугаев, 2011, 2018).

Производителей нерки в уловах береговых морских неводов идентифицировали по структуре пресноводной зоны чешуи по предложенной ранее методике (Бугаев, 1986) и рассчитывали вылов отдельных стад 2-го порядка («А», «Д») и группировок стад 2-го порядка («Е», «С», «В», «Н»), выделяемых по их нерестилищам в бассейне р. Камчатка (Бугаев, 1995, 2011, 2018; и др.).

В истоке протоки Азабачьей молодь нерки отлавливали путем близнецовых тралений в поверхностном слое воды в темное время суток с двух катеров типа «Прогресс», оборудованных моторами 30–40 л.с. Трал из мелкоячеистого сетного полотна имел входное отверстие 1,3 x 1,0 и длину 3,5 м (Бугаев, 1995).

После выборки трала всю молодь нерки сразу же фиксировали в 10 %-ном формалине. Чешую у молоди брали по методике Клаттера и Уайтсела (Clutter, Whitesel, 1956) — выше боковой линии между спинным и жировым плавниками.

Чешую молоди нерки просматривали под микроскопом МБС–1 (окуляр 4–7, объектив — 8). Особей нерки стада «А» и группировки «Е», мигрировавших из оз. Азабачьего, идентифицировали по предложенной ранее методике (Бугаев, Базаркин, 1987).

В отличие от предыдущих публикаций (Бугаев и др., 2004; Бугаев, 2011; и др.), в настоящей работе в имеющиеся материалы за 1995–2016 гг. автор внес поправки, связанные с некоторыми корректировками А.В. Бугаева при подготовке его монографии «Преднерестовые миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне России» (2015), в численность половозрелой нерки р. Камчатка. Поправки не носили принципиального характера и были использованы для расчета уточненной численности зрелой части стада «А» и группировки «Е».

При вычислении коэффициентов корреляции Пирсона ( $r$ ) в настоящей статье автор не использовал материалы по смолтам нерки за 1981–1983 и 1997 гг., так как за эти годы наблюдаемые данные отсутствовали, а имелись лишь расчетные.

Все количественные данные в статье обработаны методом вариационной статистики (Лакин, 1990) в среде «Windows» в программе «Statgraphics plus» Version 5.0 (Subset Analysis).

### Результаты и их обсуждение

По материалам 1957–2012 гг. высокая численность нерки стада «А» (зрелая часть в море более 950 тыс. экз. — все имеющиеся случаи высокой численности отмечены через 5–10 лет после фертилизации бассейна оз. Азабачьего вулканическим пеплом) определяет высокую численность зрелой части всей нерки р. Камчатка —  $r = 0,877$ ,  $P < 0,001$ ,  $n = 21$  (Бугаев, Базаркина, 2013). Признание этого факта свидетельствует о необходимости исключительно рационального использования запасов аборигенного стада нерки оз. Азабачьего.

Как видно на рис. 1, численность нерки стада «А» за 1957–2016 гг. претерпевает периодические изменения, в значительной мере связанные с последствиями фертилизации бассейна оз. Азабачьего вулканическим пеплом вулканов Безымянный (в марте 1956 г.), Плоский Толбачик (в июле 1975 г.), Ключевской (в мае 1990 г.) и Шивелуч (в мае 2004 г.) (Kurenkov, 1966; Куренков, 1975; Бугаев, 1995, 2011; Бугаев, Базаркина, 2013). Причем увеличение численности нерки было наиболее высоким в двух последних случаях. Самое значительное увеличение произошло после извержения вулкана Шивелуч в мае 2004 г., когда в бассейне оз. Азабачьего выпало 15–18 мм вулканического пепла (в 3–4 раза выше, чем при каждом предыдущем извержении).

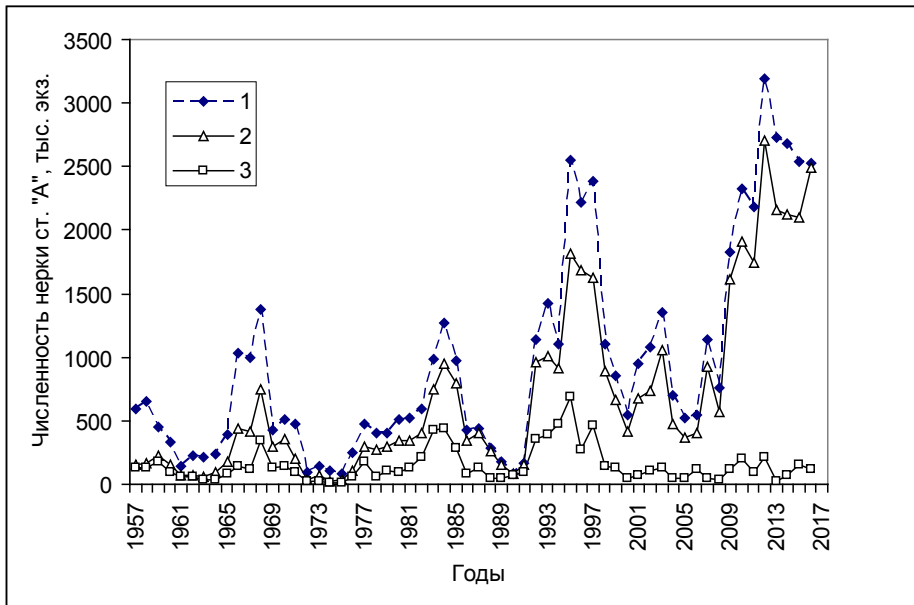


Рис. 1. Численность нерки стада «А» в 1957–2016 гг.: 1 — зрелая часть стада в море до начала дрейферного промысла; 2 — при подходе к устью р. Камчатка; 3 — на нерестилищах

Fig. 1. Abundance of the sockeye stock A in 1957–2016: 1 — mature sockeye in the sea before the drifting net fishery; 2 — running sockeye at the Kamchatka mouth (catch + escapement); 3 — sockeye escapement at the spawning grounds

Интересно то, что 12 ноября 1964 г. произошло достаточно необычное извержение вулкана Шивелуч (Белоусов, Белоусова, 1995), когда часть этого вулкана просто исчезла, но никаких данных о том, что его пепел попал на бассейн и акваторию оз. Азабачьего, нет, хотя там уже существовал наблюдательный пункт Камчатского отделения ТИНРО.

Отсутствие пеплопада (даже если считать, что ветер дул в направлении оз. Азабачьего) объясняется прежде всего тем, что при данном извержении не было крупномасштабного взрыва, а произошло крупномасштабное обрушение вулканической постройки. Это вызвало относительно слабый фреатический взрыв, который не сопровождался образованием «палящей тучи» и был несопоставим с масштабом и последствиями направленного взрыва вулкана Безымянного в 1956 г. (Белоусов, Белоусова, 1995). Приведенная информация полностью объясняет, почему на рис. 1 в изменениях численности нерки стада «А» отсутствуют последствия извержения вулкана Шивелуч в 1964 г.

Имеющийся период заметного увеличения численности стада «А», приходящийся на 1966–1968 гг. (рис. 1), исследователи связывают прежде всего с последствиями фертилизации пеплом вулкана Безымянного в 1956 г. (Kurenkov, 1966; Куренков, 1975; Бугаев, 1995, 2011; Бугаев и др., 2004, 2007; Бугаев, Базаркина, 2013).

В целом из-за существующей в данном регионе розы ветров пеплопады от вулкана Шивелуч достаточно редко покрывают акваторию и водосбор оз. Азабачьего (Бугаев, Базаркина, 2013).

Кроме вулканического пепла, на численность нерки стада «А» последних двух групп увеличения численности (рис. 1), без сомнения, повлияли смена нечетных (доминантных) поколений западнокамчатской горбуши на четные (низкой численности) после экстремально высокого заполнения нерестилищ горбушей в 1983 г. (Бугаев, 1995, 2011; и др.) и общее увеличение численности тихоокеанских лососей в дальневосточной части исключительной экономической зоны России и прилегающих тихоокеанских и берингоморских водах в результате благоприятно складывающихся океанологических и кормовых условий в бассейне Северной Пацифики (Шунтов, Темных, 2008, 2011).

На рис. 2, где представлены данные по численности нерки группировки «Е», можно выделить также 4 основных периода увеличения численности, и самыми высокочисленными были первый и четвертый периоды (следует отметить, что второй период можно рассматривать состоящим из двух субпериодов — тогда общее число периодов будет равно 5). Наличие пиков численности у нерки группировки «Е» (рис. 2) нельзя объяснить так однозначно, как у нерки стада «А» (см. рис. 1).

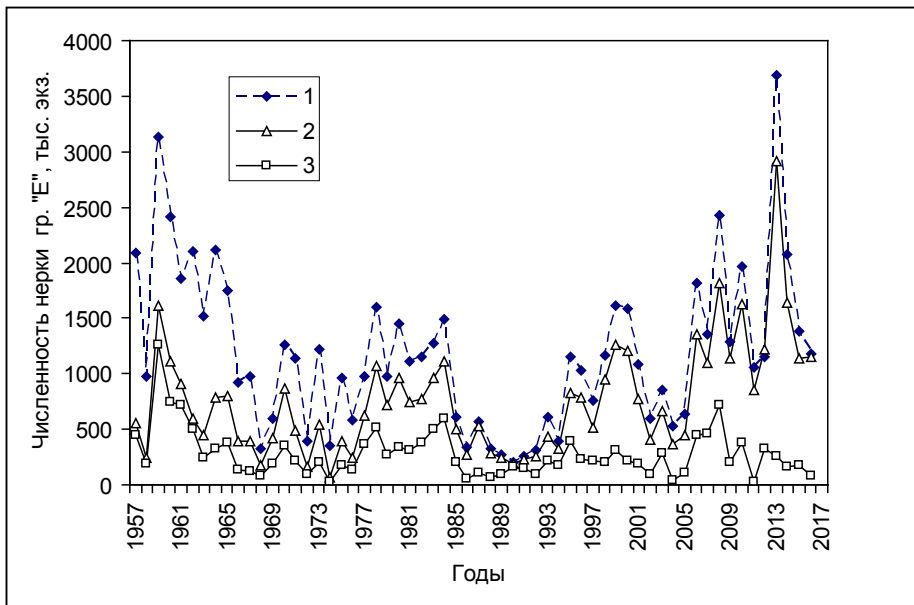


Рис. 2. Численность нерки группировки «Е» в 1957–2016 гг.: 1 — зрелая часть стада в море до начала дрефтерного промысла; 2 — при подходе к устью р. Камчатка; 3 — на нерестилищах  
 Fig. 2. Abundance of the sockeye group E in 1957–2016: 1 — mature sockeye in the sea before the drifting net fishery; 2 — running sockeye at the Kamchatka mouth (catch + escapement); 3 — sockeye escapement at the spawning grounds

Наличие 4 периодов увеличения численности у нерки группировки «Е» (как и у стада «А») позволяет предполагать, что этот факт является в известной мере также следствием фертилизации вулканическим пеплом оз. Азабачьего, где одновременно нагуливается молодь стада «А» и группировки «Е», находящаяся в конкурентных пищевых взаимоотношениях (Бугаев, 1995).

На рис. 3, 4 в сравнительном аспекте представлены размерно-массовые характеристики смолтов стада «А» возраста 2+ и группировки «Е» возраста 1+. В одни годы размерно-массовые характеристики смолтов стада «А» и группировки «Е» довольно близки, но в другие годы имеются значительные различия. Привлекает внимание то, что максимальные различия между особями стада «А» и группировки «Е» отмечены в те годы, когда смолты стада «А» имеют высокие значения длины и массы тела (рис. 3, 4).

Средние размерно-массовые характеристики смолтов нерки, мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–2016 гг., имели следующие показатели: стада «А» возраста 2+ — масса (длина) тела 10,40 г (98,42 мм); группировки «Е» возраста 1+ — масса (длина) тела 7,38 г (87,46 мм).

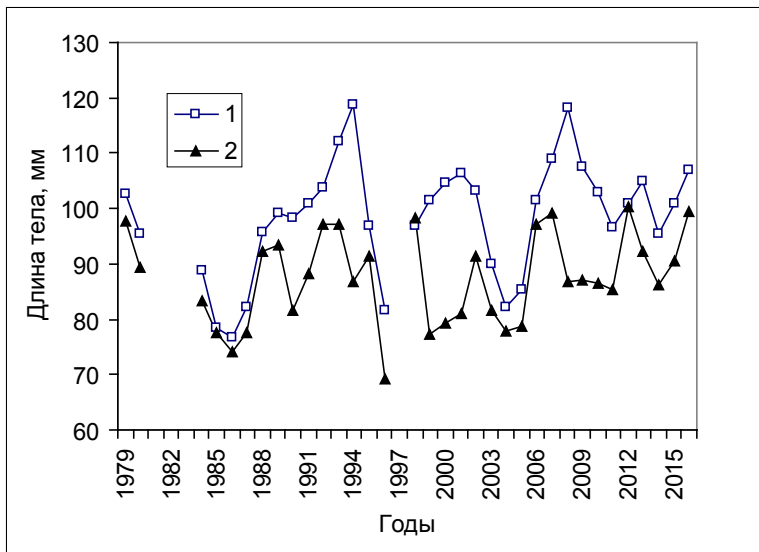


Рис. 3. Межгодовая изменчивость длины тела смолтов нерки стада «А» возраста 2+ (1) и группировки «Е» возраста 1+ (2), мигрировавших из оз. Азабачье в 1979–2016 гг.

Fig. 3. Interannual variations of body length for sockeye smolts from the stock A at the age 2+ (1) and from the group E at the age 1+ (2) emigrated from Lake Azabachye in 1979–2016

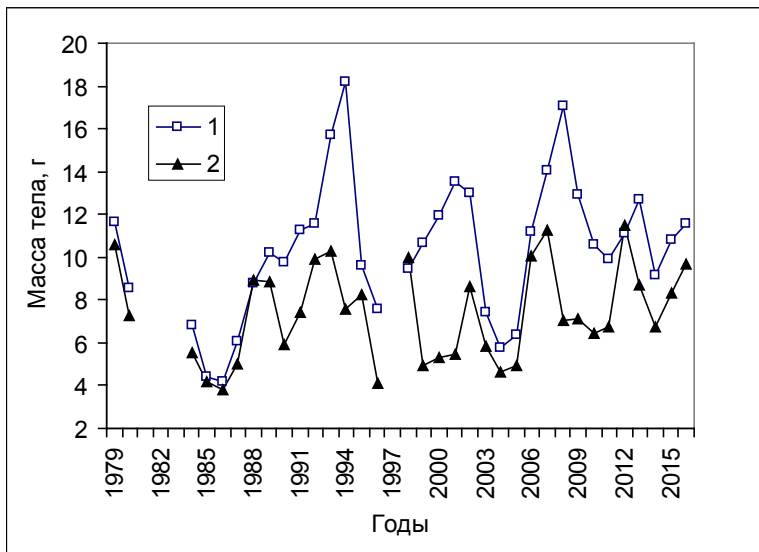


Рис. 4. Межгодовая изменчивость массы тела смолтов нерки стада «А» возраста 2+ (1) и группировки «Е» возраста 1+ (2), мигрировавших из оз. Азабачье в 1979–2016 гг.

Fig. 4. Interannual variations of body weight for sockeye smolts from the stock A at the age 2+ (1) and from the group E at the age 1+ (2) emigrated from Lake Azabachye in 1979–2016

В среднем за период 1979–2016 гг. (расчеты по данным рис. 3, 4) значения коэффициентов корреляции массы тела стада «А» и группировки «Е» составляют: по массе тела  $r = 0,546$  ( $P < 0,001$ ,  $n = 34$ ); по длине тела  $r = 0,596$  ( $P < 0,001$ ,  $n = 34$ ).

Размеры смолтов стада «А» и группировки «Е» высокодостоверно положительно коррелируют с обилием кормовых ресурсов для этого вида в оз. Азабачьем, прежде всего с численностью *Cyclops scutifer* (Бугаев, Дубынин, 1999, 2000). Тем не менее существует точка зрения (Бугаев, 1995, 2011; и др.), что фертилизация бассейна и акватории оз. Азабачье вулканическим пеплом оказывает в период нагула в озере значительно меньшее влияние на численность рыб группировки «Е», чем стада «А». Последнее может быть объяснено тем, что в фертилизованное озеро сеголетки нерки

стада «А» попадают уже на самых ранних стадиях роста (27–35 мм), когда условия среды оказывают крайне значительное влияние на их выживаемость, а сеголетки группировки «Е» — уже подросшими (45–55 мм), когда произошла их основная гибель в основном русле р. Камчатка в период миграции к протоке Азабачьей.

Численность возвратов рыб группировки «Е» значительно зависит от размеров, при которых сеголетки мигрируют на нагул и зимовку в оз. Азабачье (Бугаев, 2006, 2011). Существует также предположение (Бугаев, 2004б), что на уровень воспроизводства нерки группировки «Е» значительное влияние оказывает численность анадромной формы трехиглой колюшки морфы *trachurus*, производители которой весной — в начале лета поднимаются, активно питаются, вверх по р. Камчатка почти на 500 км, а затем продуцируемые ими сеголетки *trachurus* в августе-сентябре скатываются в море, также активно питаются.

В июне — начале сентября по бассейну р. Камчатка мигрируют вниз в оз. Азабачье сеголетки нерки группировки «Е», контакт которых с производителями и сеголетками *trachurus* неизбежен. Также в июне — начале сентября по бассейну реки вниз к устью р. Камчатка из верхних и средних притоков бассейна реки мигрируют сеголетки нерки группировки «С» (Бугаев, 1995, 2011).

Смена доминантных поколений западнокамчатской горбуши (Бугаев, 1995, 2011) и благоприятно складывающиеся океанологические и кормовые условия для тихоокеанских лососей в бассейне Северной Пацифики с середины 1980-х гг. и по настоящее время (Шунтов, Темных, 2008, 2011) также, безусловно, повлияли на увеличение численности рыб группировки «Е» в третий и четвертый периоды, но объяснения наличию двух первых периодов высокой численности у рыб группировки «Е» (см. рис. 2) они не дают.

Впервые взаимосвязь между массой тела смолтов нерки стада «А» возраста 2+, мигрировавших из оз. Азабачьего в 1982–1999 гг., и численностью зрелой части стада нерки р. Камчатка в море до начала дрефтерного промысла в 1985–2002 гг. (без 1999 г., когда была высока доля особей группировки «С», вернувшихся от ската в море сеголетками) была показана в работе В.Ф. Бугаева (2004а).

С добавлением новых данных за предыдущие годы (скат смолтов в 1979–1999 гг.) связь была приведена в работе В.Ф. Бугаева с соавторами (2004), когда была показана взаимосвязь ( $r = 0,837$ ,  $P < 0,001$ ,  $n = 20$ ) между массой тела смолтов стада «А» возраста 2+ и численностью зрелой части стада нерки оз. Азабачьего в море в 1982–2002 гг. (без возвратов 1999 г.).

Влияние массы тела смолтов нерки группировки «Е» на формирование численности половозрелой нерки группировки «Е» возраста 1+ значительно меньше, чем смолтов стада «А» на численность половозрелой нерки стада «А», но оно существует. По данным В.Ф. Бугаева с соавторами (2004), взаимосвязь между массой тела смолтов нерки группировки «Е» возраста 1+, мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–1980 и 1984–1999 гг., и численностью зрелой части стада нерки группировки «Е» до начала дрефтерного промысла в 1982–2002 гг. (без 1999 г.) составляла:  $r = 0,498$ ,  $P < 0,05$ ,  $n = 17$  (сведения о длине и массе тела смолтов группировки «Е» в 1981–1983 и 1997 гг. отсутствуют).

Позже, за следующие 16 лет, сильно возросла численность нерки стада «А» (см. рис. 1), что и вызвало необходимость приведенного ниже уточнения уже установленных ранее связей (Бугаев, 2004а; Бугаев и др., 2004; и др.).

Анализ материалов за весь период ската с 1979 (основной возврат в 1982 г.) и по 2013 г. (основной возврат в 2016 г.) показал, что в этом случае имеется достоверная взаимосвязь между массой (длиной) тела смолтов нерки стада «А» возраста 2+, мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–2013 гг., и численностью зрелой части нерки стада «А» в море до начала дрефтерного промысла в 1982–2016 гг., тыс. экз.: по массе тела —  $r = 0,636$ ,  $P < 0,001$ ,  $n = 31$ , а по длине тела —  $r = 0,664$ ,  $P < 0,001$ ,  $n = 31$ .

Автором было подмечено, что при удалении из совокупностей материалов по смолтам нерки стада «А» за 2001–2002 гг. ската имеющиеся связи заметно увеличиваются: по

массе тела —  $r = 0,719$ ,  $P < 0,001$ ,  $n = 29$  (рис. 5), а по длине —  $r = 0,726$ ,  $P < 0,001$ ,  $n = 29$  (рисунок не приводим, так как длина и масса тела — взаимосвязанные величины).

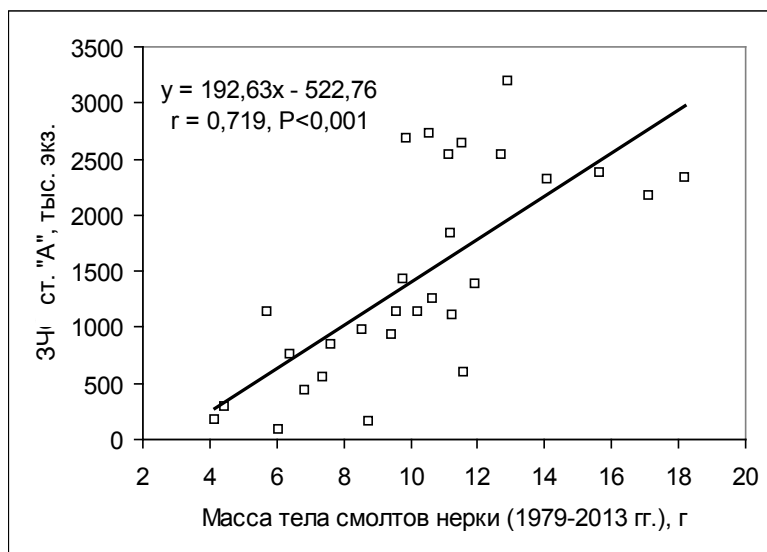


Рис. 5. Взаимосвязь между массой тела смолтов нерки стада «А» возраста 2+, мигрировавших из оз. Азабачье в 1979–2013 (без 2001–2002) гг., и численностью зрелой части (ЗЧ) нерки стада «А» в море до начала дрейферного промысла в 1982–2016 гг.

Fig. 5. Correlation between body weight of sockeye smolts from the stock A at the age 2+ emigrated from Lake Azabachye in 1979–2013 (no data for 2001–2002) and abundance of mature sockeye salmon of the stock A in the sea before starting of drifting net fishery in 1982–2016

Примечательно то, что при подразделении периодов ската смолтов на 1979–2000 и 2003–2013 гг. разброс точек описывают две достоверные линии регрессии, расположенные почти параллельно друг другу (рис. 6).

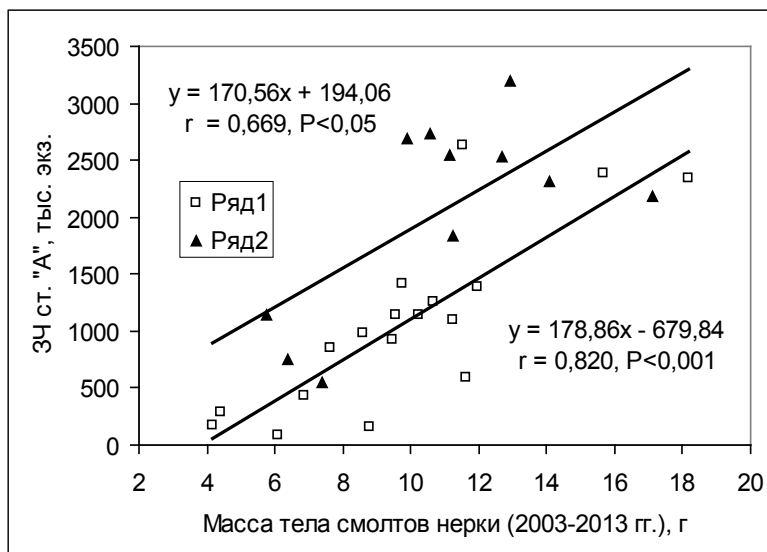


Рис. 6. Взаимосвязь между массой тела смолтов нерки стада «А» возраста 2+, мигрировавших из оз. Азабачье в 1979–2000 (Ряд 1), 2003–2013 гг. (Ряд 2), и численностью зрелой части (ЗЧ) нерки стада «А» в море до начала дрейферного промысла в 1982–2002 и 2006–2016 гг.

Fig. 6. Correlation between body weight of sockeye smolts from the stock A at the age 2+ emigrated from Lake Azabachye in 1979–2000 (Series 1) and 2003–2013 (Series 2) and abundance of mature sockeye salmon of the stock A in the sea before starting of drifting net fishery in 1982–2002 and 2006–2016



По массе тела (рис. 6) в период ската смолтов в 1979–2000 гг. значения коэффициентов корреляции имеют более высокие показатели —  $r = 0,820$ ,  $P < 0,001$ ,  $n = 18$  (Ряд 1), чем в 2003–2016 гг. —  $r = 0,669$ ,  $P < 0,05$ ,  $n = 11$  (Ряд 2).

По длине тела (рисунок не приводим) в период ската смолтов в 1979–2000 гг. значения коэффициентов корреляции также имеют более высокие показатели —  $r = 0,797$ ,  $P < 0,001$ ,  $n = 18$  (Ряд 1), — чем в 2003–2016 гг. —  $r = 0,711$ ,  $P < 0,05$ ,  $n = 11$  (Ряд 2).

При этом средняя масса (длина) тела смолтов нерки стада «А» в 1979–2000 гг. ската была меньше — 9,79 г (96,61 мм), — чем в 2003–2013 гг. ската — 10,83 г (100,13 мм).

Как уже было отмечено выше, включение 2001–2002 гг. значительно понижает коэффициенты корреляции за 1979–2000 гг. — Ряд 1 (рис. 6). Не исключено, что такой эффект связан с формированием новых зависимостей на новых уровнях предикторов (рис. 6), которые вызывают наблюдающиеся периодические изменения численности тихоокеанских лососей в северной части Тихого океана. Удаление трансграничных случаев (2001–2002 гг.) делает новые зависимости более явными (рис. 6), но при этом можно отметить, что взаимосвязь осуществляется на более высоком уровне численности во второй период по сравнению с первым (рис. 6), что частично можно объяснить тем, что во второй период размерно–массовые характеристики смолтов были несколько выше, чем в первый.

Анализ материалов за весь период ската с 1979 (массовый возврат в 1982 г.) и по 2013 г. (массовый возврат в 2016 г.) показал, что в этом случае нет достоверных взаимосвязей между массой (длиной) тела смолтов нерки группировки «Е» возраста 1+, мигрировавших из оз. Азабачьево в 1979–2013 гг., и численностью зрелой части нерки группировки «Е» в море до начала дрейферного промысла в 1982–2016 гг.: по массе тела  $r = 0,120$  ( $P > 0,05$ ,  $n = 31$ ), а по длине тела  $r = 0,098$  ( $P > 0,05$ ,  $n = 31$ ). При удалении из совокупностей материалов по возвратам нерки группировки «Е» за 2001–2002 гг. ската имеющиеся связи принципиально не изменились: по массе тела  $r = 0,098$  ( $P > 0,05$ ,  $n = 29$ ), а по длине  $r = 0,074$  ( $P > 0,05$ ,  $n = 29$ ).

При подразделении периодов возврата половозрелой нерки группировки «Е» на 1982–2000 и 2003–2016 гг. достоверных связей обнаружено не было: 1979–2000 гг. — по массе  $r = 0,324$  ( $P > 0,05$ ,  $n = 15$ ), по длине  $r = 0,170$  ( $P > 0,05$ ,  $n = 15$ ); а в 2003–2016 гг. — по массе  $r = 0,007$ ,  $P > 0,05$ ,  $n = 14$ ), по длине  $r = 0,066$  ( $P > 0,05$ ,  $n = 14$ ).

Но если, как и ранее (Бугаев и др., 2004), из анализа данных группировки «Е» в 1982–2000 гг. удалить возвраты 1999 г. (наблюдался очень высокий возврат рыб группировки «С» возраста 0.3 — случается приблизительно один раз в 20 лет), то в период возвратов за 1982–2000 гг. существовали достоверные связи как по массе тела —  $r = 0,594$  ( $P < 0,05$ ,  $n = 14$ ), так и по длине —  $r = 0,546$  ( $P < 0,05$ ,  $n = 14$ ).

При этом средняя масса тела смолтов нерки группировки «Е» в 1979–2000 гг. ската была выше (7,10 г), чем в 2003–2013 гг. ската (6,75 г), а длина тела ниже (86,23 мм), чем в 2003–2013 гг. ската (88,45 мм).

Таким образом, привлечение новых данных не обнаружило достоверных связей размерно–массовых характеристик смолтов группировки «Е» с возвратами половозрелых рыб в 2003–2016 гг., но констатировало наличие ранее отмеченной слабой достоверной связи (Бугаев и др., 2004) для периода возврата в 1982–2000 гг. (без 1999 г.). Учитывая низкий уровень связей в 1982–2000 гг. (без 1999 г.) —  $r = 0,594–0,546$  ( $P < 0,05$ ,  $n = 14$ ), можно только предполагать более сильное влияние массы и длины тела смолтов группировки «Е» на численность возвратов половозрелых рыб этой же группировки в период 1982–2000 гг. по сравнению с периодом 2003–2016 гг.

### Заключение

Хелли с соавторами (Helle et al., 2007) идентифицируют три временных периода в северной части Тихого океана в 1960–2006 гг. по различиям в численности тихоокеанских лососей и наличию плотностных зависимостей. Первый период относится к 1960–1976 гг. Численность лососей находилась на низком уровне, и эффект плотностной зависимости на рыб был минимальным. В следующий период, 1977–1994 гг., лососи

значительно увеличили свою численность, и эффект ее влияния на размеры тела оказался достоверным во многих случаях. Третий период относится к 1995–2006 гг. Численность лососей оставалась высокой, однако влияние эффекта численности на размеры тела лососей не всегда соответствовало популяционной плотности. Этот период признан наиболее благоприятным для лососей. Океанические кормовые ресурсы и другие внешние факторы в это время поддерживали у лососей крупные размеры тела и высокую популяционную численность.

С учетом изменений климата предлагаются и несколько иные периоды изменений продуктивности в Тихом океане (Irvine, Fukuwaka, 2011): 1925–1946, 1947–1976, 1977–1988, 1989–1998 и 1999–2009 гг.

Исключенные автором при анализе материалов выпадающие «переходные» 2001–2002 гг. приходятся на начало последнего периода (с 1999 г.), который в момент написания статьи еще не закончился (Irvine, Fukuwaka, 2011).

Настоящее исследование показало, что в периоды увеличения численности нерки стада «А» и группировки «Е» в 2003–2016 гг. (по сравнению с периодом более низкой численности в 1982–2000 гг.) наблюдается ослабление (стадо «А») и отсутствие (группировка «Е») связи между размерно-массовыми показателями смолтов и последующей численностью возвратов половозрелых рыб.

Сделанное заключение в новом аспекте дополняет ситуацию в районах воспроизводства азиатской и североамериканской нерки, когда связи между размерно-массовыми характеристиками смолтов и последующей численностью половозрелых рыб отмечаются только для небольших (средних) по численности стад, а у достаточно высокочисленных стад они отсутствуют (Foerster, 1968; Крогиус и др., 1969; Burgner, 1991; Бугаев, 2011; и др.).

### Список литературы

**Белоусов А.Б., Белоусова М.Г.** Извержение вулкана Шивелуч в 1964 г. (Камчатка) — плиннианское извержение, предвалявшееся крупномасштабным обрушением постройки // Вулканология и сейсмология. — 1995. — № 4–5. — С. 116–125.

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

**Бугаев В.Ф.** Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности) : моногр. — М. : Колос, 1995. — 464 с.

**Бугаев В.Ф.** Азиатская нерка–2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX — начале XXI вв.) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2011. — 380 с.

**Бугаев В.Ф.** Динамика биологических характеристик нерки *Oncorhynchus nerka* р. Камчатки в 1995–2016 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. 17–18-й междунар. науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2018. — С. 19–41.

**Бугаев В.Ф.** Методика идентификации в уловах прибрежного и речного промысла особей основных локальных стад и группировок нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка // Вопр. ихтиол. — 1986. — Т. 26, вып. 4. — С. 600–609.

**Бугаев В.Ф.** Некоторые замечания по оценке результатов идентификации стад нерки *Oncorhynchus nerka* и расчета их изъятия дрефтерным промыслом в море в экономической зоне Российской Федерации в 1995–2002 гг. Дискуссия // Изв. ТИНРО. — 2004а. — Т. 136. — С. 90–108.

**Бугаев В.Ф.** Уровни воспроизводства нерки *Oncorhynchus nerka* группировки «Е» и составляющих ее элементов (бассейн р. Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. 4-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2004б. — С. 6–15.

**Бугаев В.Ф.** Применение результатов идентификации в промысловых уловах особей локальных стад и группировок 2-го порядка нерки *Oncorhynchus nerka* р. Камчатка: анализ темпа роста рыб стада «А» и группировки «Е» на материалах 1989–2004 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. 6-й междунар. науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2006. — С. 6–21.

**Бугаев В.Ф., Базаркин В.Н.** О строении чешуи и росте молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Азабачье (Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 1987. — Т. 27, вып. 1. — С. 59–72.

**Бугаев В.Ф., Базаркин Г.В., Базаркина Л.А.** Жилая морфа трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* как индикатор условий нагула молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в оз. Азабачьем (бассейн р. Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 134–144.

**Бугаев В.Ф., Базаркина Л.А.** Влияние вулканизма на численность нерки *Oncorhynchus nerka* р. Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. 12–13-й междунар. науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2013. — С. 52–66.

**Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О. и др.** Рыбы реки Камчатка : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007. — 459 с.

**Бугаев В.Ф., Дубынин В.А.** Факторы, определяющие длину и массу тела смолтов нерки *Oncorhynchus nerka*, мигрирующих из оз. Курильского (р. Озерная) и оз. Азабачьего (р. Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 383–400.

**Бугаев В.Ф., Дубынин В.А.** Факторы, определяющие длину и массу тела смолтов нерки (*Oncorhynchus nerka*), мигрирующих из оз. Курильское (р. Озерная) и оз. Азабачье (р. Камчатка). Анализ методом пошаговой регрессии // Вопросы взаимодействия естественных и искусственных популяций лососей : сб. науч. докл. российско-американской конф. по сохранению лососевых. — Хабаровск : Хабар. отд. ТИНРО-центра, 2000. — С. 35–49.

**Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В.** Сообщество пелагических рыб оз. Дальнего : моногр. — Л. : Наука, 1969. — 88 с.

**Куренков И.И.** Изменение биологической продуктивности озера под влиянием вулканического пеплопада // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. — Новосибирск : Наука, 1975. — С. 127–130.

**Лакин Г.Ф.** Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.

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

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

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

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

**Foerster R.E.** The Sockeye Salmon, *Oncorhynchus nerka* : Fish. Res. Board Can. — 1968. — № 162. — 442 p.

**Helle J.H., Martinson E.C., Eggers D.M., Gritsenko O.** Influence of salmon abundance and ocean conditions on body size of Pacific salmon // NPAFC Bull. — 2007 — № 4. — P. 289–298.

**Irvine J.R., Fukuwaka M.** Pacific salmon abundance trends and climate change // ICES J. Mar. Sci. — 2011. — Vol. 68, Iss. 6. — P. 1122–1130. DOI: 10.1093/icesjms/fsq199.

**Kurenkov I.I.** The influence of volcanic ashfall on biological processes in a lake // Limnol. and Oceanogr. — 1966. — Vol. 11, Iss. 3. — P. 426–429.

## References

**Belousov, A.B. and Belousova, M.G.,** The eruption at Shiveluch Volcano in 1964 (Kamchatka), a Plinian eruption preceded by a large-scale collapse of buildings, *Vulkanol. Seismol.*, 1995, nos. 4–5, pp. 116–125.

**Bugaev, A.V.,** *Prednerestovye migratsii tikhookeanskikh lososei v ekonomicheskoi zone Rossii* (Pre-Spawn Migrations of Pacific Salmon in the Economic Zone of Russia), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2015.

**Bugaev, V.F.,** *Aziatskaya nerka (presnovodnyi period zhizni, struktura lokal'nykh stad, dinamika chislennosti)* (Asian Sockeye Salmon (Freshwater Life History, Structure of Local Stocks, and Population Dynamics)), Moscow: Kolos, 1995.

**Bugaev, V.F.,** *Aziatskaya nerka–2 (biologicheskaya struktura i dinamika chislennosti lokal'nykh stad v kontse XX — nachale XXI vv.)* (Asian Sockeye Salmon–2 (Biological Structure and Abundance Dynamics of Local Stocks in the Late 20<sup>th</sup> and the Early 21<sup>st</sup> Century)), Petropavlovsk-Kamchatky: Kamchatpress, 2011.

**Bugaev, V.F.,** Dynamics of biological characteristics of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in the Kamchatka River in 1995–2016, in *Dokl. 17–18 mezhdunar. nauchn. konf. "Soxranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morei"* (Proc. 17th–18th Int. Sci. Conf. "Conservation of Biodiversity of Kamchatka and the Adjacent Seas"), Petropavlovsk-Kamchatky: Kamchatpress, 2018, pp. 19–41.

**Bugayev, V.F.,** The method of identification of individuals from the main local stocks and groups of the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) in catches of coastal and river fisheries in the Kamchatka River basin, *Vopr. Ikhtiol.*, 1986, vol. 26, no. 4, pp. 600–609.

**Bugayev, V.F.**, Some remarks on the identification of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* stocks by scale method and on the estimation of their gill-net fishery catch in the economic zone of Russian Federation in 1995–2002. Discussion, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004a, vol. 136, pp. 90–108.

**Bugayev, V.F.**, Levels of reproduction of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* of “E” group and its’ structural elements (Kamchatka River Basin), in *Dokl. 4 nauchn. konf. “Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilgayushchikh morei”* (Proc. 4th Sci. Conf. “Conservation of Biodiversity of Kamchatka and the Adjacent Seas”), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2004b, pp. 6–15.

**Bugayev, V.F.**, Application of results from identification of Kamchatka River sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* individuals of minor local stocks and groups in commercial catches: analysis of fish growth rate in the stock “A” and group “E” from the data for the period 1989–2004, in *Dokl. 6 mezhdunar. nauchn. konf. “Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilgayushchikh morei”* (Proc. 6th Int. Sci. Conf. “Conservation of Biodiversity of Kamchatka and the Adjacent Seas”), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2006, pp. 6–21.

**Bugayev, V.F. and Bazarkin, V.N.**, On the scales structure and growth of the juvenile sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) from Lake Azabachye (Kamchatka), *Vopr. Ikhtiol.*, 1987, vol. 27, no. 1, pp. 59–72.

**Bugayev, V.F., Bazarkin, H.V., and Bazarkina, L.A.**, Residual morph of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* as an indicator of feeding conditions for juvenile sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in Azabachye Lake (Kamchatka River basin), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 139, pp. 134–144.

**Bugayev, V.F. and Bazarkina, L.A.**, The impact of volcanism on the abundance of the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in the Kamchatka River, in *Dokl. 12–13 mezhdunar. nauchn. konf. “Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilgayushchikh morei”* (Proc. 12th–13th Int. Sci. Conf. “Conservation of Biodiversity of Kamchatka and the Adjacent Seas”), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2013, pp. 52–66.

**Bugaev, V.F., Vronsky, B.B., Zavarina, L.O., Zorbidi, Zh.Kh., Ostroumov, A.G., and Tiller, I.V.**, *Ryby reki Kamchatka* (Fish of the Kamchatka River), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2007.

**Bugayev, V.F. and Dubynin, V.A.**, Factors determining length and weight of sockeye *Oncorhynchus nerka* smalts migrated from Kurilskoe Lake (Ozernaya River) and Azabachye Lake (Kamchatka River), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1999, vol. 126, pp. 383–400.

**Bugayev, V.F. and Dubynin, V.A.**, Factors determining body length and weight of sockeye (*Oncorhynchus nerka*) smalts migrating from Lake Kurilskoye (Ozernaya River) and Lake Azabachye (Kamchatka River). Analysis by the stepwise regression method, in *Sb. nauchn. dokl. rossiisko-am. konf. sokhraneniya lososevykh “Voprosy vzaimodeistviya estestvennykh i iskusstvennykh populyatsii lososei”* (Collect. Sci. Pap. Russ.-Am. Conf. Coserv. Salmonids “Issues of Interaction between Wild and Artificial Salmon Populations), Khabarovsk: Khabar. Otd. TINRO-Tsentra, 2000, pp. 35–49.

**Krogus, F.V., Krokhin, E.M., and Menshutkin, V.V.**, *Soobshchestvo pelagicheskikh ryb oz. Dal’nego* (Community of Pelagic Fishes in Lake Dal’nee), Leningrad: Nauka, 1969.

**Kurenkov, I.I.**, Variation in biological capacity of a lake exposed to volcanic ash fall, in *Krugovorot veshchestva i energii v ozernykh vodoemakh* (The Matter and Energy Cycle in Lacustrine Bodies of Water), Novosibirsk: Nauka, 1975, pp. 127–130.

**Lakin, G.F.**, *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya Shkola, 1990, 4<sup>th</sup> ed.

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

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

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

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

**Foerster, R.E.**, The Sockeye Salmon, *Oncorhynchus nerka*, *Fish. Res. Board Can.*, 1968, no. 162.

**Helle, J.H., Martinson, E.C., Eggers, D.M., and Gritsenko, O.**, Influence of salmon abundance and ocean conditions on body size of Pacific salmon, *NPAFC Bull.*, 2007, no. 4, pp. 289–298.

**Irvine, J.R. and Fukuwaka, M.**, Pacific salmon abundance trends and climate change, *ICES J. Mar. Sci.*, 2011, vol. 68, no. 6, pp. 1122–1130. doi 10.1093/icesjms/fsq199

**Kurenkov, I.I.**, The influence of volcanic ashfall on biological processes in a lake, *Limnol. Oceanogr.*, 1966, vol. 11, no. 3, pp. 426–429.

Поступила в редакцию 25.05.2018 г.

После доработки 15.08.2018 г.

Принята к публикации 11.10.2018 г.