Известия ТИНРО

2022 **Том 202, вып. 2. С. 369–389.**

Izvestiya TINRO, 2022, Vol. 202, No. 2, pp. 369–389.

Научная статья
УДК 597.552.511–152.6
DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-369-389
EDN: FDOGZS

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ГОРБУШИ ЗАПАДНОГО И СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖИЙ КАМЧАТКИ

Е.А. Шевляков, Н.А. Дедерер*
Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. Проведен анализ динамики численности и вылова горбуши на западном и северо-восточном побережьях Камчатки. Выявлена пространственная структурированность локально воспроизводящихся в реках запасов в рамках региональных макрокомплексов. Рассмотрен вклад группировок как структурных элементов второго порядка в общее воспроизводство и вылов горбуши на побережьях Камчатки в период 1957–2020 гг. Оценены перспективы воспроизводства и вылова горбуши с учетом выявленной структуры и современных тенденций изменений численности внутри макрокомплексов. Выявленная неоднородность трендов динамики численности в пространственно обособленных группировках макрокомплексов позволит повысить качество прогнозирования запасов и уловов камчатской горбуши.

Ключевые слова: горбуша, динамика численности, вылов, воспроизводство, северо-восточное побережье Камчатки, западное побережье Камчатки

Для цитирования: Шевляков Е.А., Дедерер Н.А. Динамика численности и внутрипопуляционная структура горбуши западного и северо-восточного побережий Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 369–389. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-369-389. EDN: FDOGZS.

Original article

Dynamics of abundance and intrapopulation structure of pink salmon at the western and northeastern coasts of Kamchatka

Evgeny A. Shevlyakov*, Nikita A. Dederer**
*, ** Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia
* Ph.D., head of laboratory, evgeniy.shevlyakov@tinro-center.ru
** specialist, nikita.dederer@tinro-center.ru

Abstract. Interannual changes of the pink salmon abundance at the western and northeastern coasts of Kamchatka are analyzed. Local stocks with certain patterns of the abundance dynamics are revealed. Contribution of these local groups to the overall reproduction of the

* *Шевляков Евгений Александрович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, evgeniy.shevlyakov@tinro-center.ru, ORCID 0000-0002-8556-6737; Дедерер Никита Александрович, специалист лаборатории, nikita.dederer@tinro-center.ru.*

© Шевляков Е.А., Дедерер Н.А., 2022

regional macro-complexes and catch of pink salmon in the 1957–2020 is considered. Prospects of the reproduction and catch are evaluated. Taking into account the revealed heterogeneity of the population dynamics in spatially isolated groups within macro-complexes, quality of forecasting the pink salmon stocks and catches at Kamchatka could be improved.

Keywords: pink salmon, abundance dynamics, catch dynamics, reproduction, northeastern coast of Kamchatka, western coast of Kamchatka

For citation: Shevlyakov E.A., Dederer N.A. Dynamics of abundance and intrapopulation structure of pink salmon at the western and northeastern coasts of Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 369–389. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-369-389. EDN: FDOGZS.

Введение

Несмотря на то что история лососевого промысла на Камчатке превышает 100 лет, в разные периоды этого исторического отрезка степень полноты и достоверности промысловой и биологической информации различается существенно. Информация по общим уловам лососей на полуострове существует начиная с 1910 г. [Казарновский, 1987; Уловы..., 1989*]. Немалую лепту в развитие промысла внес и японский опыт организации рыболовства с помощью морских ставных неводов на концессионных участках, полученных японскими промышленниками по итогам Русско-японской войны 1905 г. В 30–45-е гг. прошлого века японский дрифтерный промысел в акваториях, прилегающих к побережьям, изымал транзитные мигрирующие потоки лососей преимущественно камчатского происхождения. В отсутствие контроля со стороны советских властей, соответственно, отсутствовала и достоверная промысловая отчетность о вылове в этих зонах [Лагунов, 2004; Гриценко, 2005; Справочные материалы..., 2010].

В начале 1950-х гг. на Камчатке были начаты первые работы по учету производителей тихоокеанских лососей на нерестилищах с борта воздушных судов [Остроумов, 1964]. С 1957 г. существуют регулярные данные тотальных учетов горбуши в реках западного побережья, а с 1958 г. — и северо-восточного побережья Камчатки. С этого периода состояние запасов лососей для побережий можно было характеризовать величиной не только их вылова, но и численности поколений. При этом следует отметить, что с середины 90-х гг. прошлого века качество этой статистики перешло из статуса тотального охвата рек до реперного.

Статистика отчетности советских предприятий в целом достоверна и дает представление о вылове в его ретроспективной динамике, но исторически советская промышленность развивалась в виде крупных рыбодобывающих предприятий (колхозов, совхозов и артелей), не предполагающих дискретной отчетности по водоемам. Часто одно предприятие осуществляло промысел в разных муниципальных образованиях и даже на разных побережьях, дифференцировать эту информацию по районам промысла по давности лет невозможно. Статистика вылова по частным предприятиям с привязкой по конкретным водоемам стала накапливаться с 1990-х гг. вместе с переходом страны в новую политическую формацию.

Анализ всех имеющихся временных рядов информации разных параметров, качества, периодов и продолжительности позволяет сформировать следующие массивы данных:

— промысловые уловы в пределах крупных районов промысла начиная с 1910 г. до настоящего времени;

— пропуск производителей в реки на нерест с 1957 г., с середины 1990-х гг. учет только по реперным рекам;

— вылов по рекам начиная с первой половины 1990-х гг. до настоящего времени.

Все представленные материалы либо недостаточно дифференцированы локально, либо слишком дискретны по времени для того, чтобы провести анализ динамики численности или вылова на максимально протяженных рядах применительно к рекам, не-

* Уловы тихоокеанских лососей, 1900–1986 гг. М.: ВНИРО, 1989. 213 с.

посредственно в которых воспроизводятся особи конкретных районов происхождения. Между тем даже на обозримом ряду наблюдений заметны изменения интенсивности промысла в локальных районах и пространственное смещение центров промысла в рамках популяционных комплексов, или макрогруппировок горбуши. Учитывая высокий, относительно других видов тихоокеанских лососей, стреинг [Коновалов, 1980; Heard, 1991], можно ожидать, что причиной подобной пространственной динамики подходов может являться переориентация миграционных потоков горбуши [Глубоковский, Животовский, 1986; Каев, Животовский, 2017]. Однако это перераспределение удельного вклада горбуши отдельных групп рек в воспроизводство в пространстве носит неслучайный характер и последовательно во времени на глубину нескольких поколений, что указывает скорее на динамику продукционных характеристик внутри самих локальных группировок [Омельченко, Вялова, 1990; Ефремов, 1991], а не на физические миграции производителей.

Цель данного исследования — проверка гипотезы локальных стад, выявление пространственной структуры в рамках макрогруппировок горбуши западного и северо-восточного побережий Камчатки, проведение сравнительного анализа динамики численности и оценка статуса выявленных локальных группировок на глубину ретроспективы исследования.

Материалы и методы

Для определения границ группировок второго порядка использовали стандартизированные временные ряды численности заходов производителей горбуши в реки на нерестилища (архив «КамчатНИРО»). При формировании базы данных из-за пропуска или нерегулярности данных по заполнению нерестилищ производителями из рассмотрения были исключены некоторые реки, а также годы с пропусками в наблюдениях. Исследование проведено с использованием кластерного анализа (метод полной связи, в качестве меры сходства использована корреляция Пирсона).

По результатам проведенного анализа были сформированы группы рек, характеризующиеся наибольшим сходством и сопряженностью динамики заполнения нерестилищ. Составлены ряды данных по численности пропуска производителей для каждой выделенной группы рек, выраженные в виде суммы абсолютных значений и долей вклада в общий пропуск горбуши региональных западнокамчатской и карагинской макрогруппировок в период с 1957 по 1993 г. С середины 1990-х гг. и по настоящее время качество и охват работ существенно снизились, ограничивая длину используемых рядов по численности производителей горбуши на нерестилищах этим периодом. Отсутствие достаточного для тотальных учетных работ финансирования к концу 2010-х гг. привело к систематизации наблюдений на реперных нерестовых водоемах [Шевляков, Маслов, 2011]. С целью восстановления рядов данных, позволяющих провести анализ динамики вклада группировок в общие подходы и воспроизводство вида на западном побережье Камчатки, привлекли данные по вылову горбуши в реках и на ставных неводах на прилегающих к ним морских акваториях, относимых к запасам, воспроизводимым в конкретных водотоках.

Ряды вылова горбуши формировались исходя из перечня рек, объединенных в группы по результатам кластерного анализа, в период с 1994 по 2020 г. (данные промысловой отчетности «Камчатрыбвода», Северо-восточного территориального управления Росрыболовства). К уловам по конкретным водотокам относили данные по вылову горбуши в реках и на ставных неводах на прилегающих к ним морских акваториях. В годы невысоких по численности поколений горбуши морские орудия лова не устанавливали, в северных широтах их не используют. Транзитные зоны, в которых может облавливаться запас других рек, как правило, ограничиваются морским пространством смежных рек и не могут существенно влиять на оценку вклада в подходы и уловы между выделенными структурными компонентами.

Комбинированный ряд, выраженный в относительных единицах (долях вклада), был создан из этих двух массивов данных, каждый из которых по сути отражает эффективность воспроизводства в локальных группировках. С целью реконструкции результатов промысла горбуши в пределах выявленных пространственных группировок полученные ряды относительных значений приводились к величине абсолютного суммарного вылова на побережьях в конкретные годы промысла, что позволило оценить динамику вылова горбуши, воспроизводящейся в группах рек, на протяжении более чем 60-летнего периода, с 1957 по 2020 г.

Результаты и их обсуждение

Динамика численности горбуши

Западное побережье Камчатки. Горбуша, за исключением нескольких локальных районов воспроизводства, практически повсеместно доминирует в структуре российского вылова. Сахалин, восточная и западная Камчатка обеспечивают до 80–90 % ее ежегодного изъятия. Исторический пик уловов на восточном Сахалине пришелся на 2009 г. — 220 тыс. т, но уже к 2015 г. уловы в доминирующей по численности линии воспроизводства снизились до 50 тыс. т, низкий уровень воспроизводства сохраняется до сих пор. Береговой вылов горбуши на западной Камчатке в период, предшествующий современному, в редких случаях превышал 100 тыс. т. Такие уловы отмечены в 20-, 40- и 50-е гг. прошлого века и начиная с конца 1990-х гг. и по настоящее время (рис. 1).

Рис. 1. Динамика вылова западнокамчатской горбуши в 1910–2021 гг.
Fig. 1. Dynamics of the West Kamchatka pink salmon catch in 1910–2021

В разные периоды в ретроспективе уловов доминировали разные генеративные линии горбуши. Нечетная линия воспроизводства западнокамчатской горбуши доминировала в 1940-е и вплоть до начала 1980-х гг., причем в 1960–1970-е гг. ее преобладание по численности имело весьма условный характер: обе линии находились в депрессивном по численности состоянии. Однако в 1983 г. подход горбуши к побережью был значителен, вылов ограничивался мощностями береговой переработки, в результате пропуск производителей в реки превысил 100 млн особей. Именно с переполнением нерестилищ связывают последующую депрессию запасов этой линии и выход горбуши линии четных лет на ведущие позиции по численности в начале 1990-х гг.

В 1998 г. впервые после 1950-х гг. вылов в четном году превысил отметку в 100 тыс. т. В 2012 г. после относительно стабильного периода уловов на уровне 50 тыс. т и более вылов достиг 150 тыс. т — рекордного уровня в те годы. Уже в следующем цикле уловы резко сократились, достигнув 6,5 тыс. т, пропуск при этом был на критически низком уровне — около 2 млн особей [Шевляков и др., 2014]. Возврат этого поколения тем не менее обеспечил в 2016 г. вылов 75 тыс. т и пропуск около 30 млн производителей, давших в 2018 г. экстраурожайный возврат 360 млн особей и рекордный улов 301 тыс. т [Шевляков и др., 2018]. Пропуск более 110 млн производителей в реки повлек снижение эффективности воспроизводства, но все же обеспечил

относительно значимый вылов 111 тыс. т в 2020 г. На этом фоне начиная с 2019 г. наблюдается рост смежной генеративной линии воспроизводства: 60 тыс. т в 2019 г. и уже 175 тыс. т в 2021 г., обнаруживая в современный период тенденцию как минимум к равновесному воспроизводству, как максимум к доминированию по численности в нечетной линии на неопределенную перспективу.

Северо-восточное побережье Камчатки. До конца 60-х гг. прошлого века численность горбуши северо-востока Камчатки (карагинской) была невысока, в соответствии с этим производственные мощности в районе не были развиты, приемку сырца обеспечивал перерабатывающий флот. При низком уровне численности горбуши знак доминирования в смежных линиях воспроизводства с начала 20-го века несколько раз менялся на противоположный, но примерно с начала 1970-х гг. установилось доминирование нечетной линии воспроизводства, которое укрепилось после 1985 г. Примечательно, что в 1983–1985 гг. численность горбуши в линиях была максимально близка (рис. 2), но, в отличие от того же периода, на западном побережье полуострова смены доминант в смежных линиях карагинской горбуши не произошло. С этого времени для западного и северо-восточного побережий Камчатки на четыре десятилетия установилось доминирование четной линии воспроизводства на западном и нечетной линии — на северо-восточном, немало способствующее эффективному планированию и распределению судовой приемки между побережьями в межгодовом отношении.

Рис. 2. Динамика вылова горбуши северо-восточной Камчатки в 1910–2021 гг.
Fig. 2. Dynamics of the North-East Kamchatka pink salmon catch in 1910–2021

Рост запасов в урожайной нечетной линии карагинской горбуши продолжался вплоть до 2011 г., причем в последних двух нечетных годах этого периода — 2009 и 2011 — наблюдались рекордные на то время подходы и береговые уловы. Но уже в 2013 г. последовал резкий спад уловов на целый порядок — до 18,3 тыс. т, притом что поколение было обеспечено в 2011 г. достаточным и неизбыточным числом родителей — 53 млн особей. Этому периоду соответствует рост численности в четной линии воспроизводства — с вылова и подхода 31 тыс. т и 47,5 млн особей в 2014 г., 69 тыс. т и 96 млн экз. в 2016 г., 111 тыс. т и 135 млн особей в 2018 г. Период 2013–2014 гг. также можно охарактеризовать как потенциально «переломный» в доминировании смежных линий (рис. 2). Напомним, что этому же периоду с лагом в один год на западном побережье также соответствовало резкое снижение численности подходов горбуши в 2014 г. Высокая степень сопряженности процессов функционирования популяций, воспроизводящихся в условиях разного набора значений природных факторов на разных побережьях полуострова, омываемых разными водными массами, подразумевает наличие единых факторов глобального характера, вызывающих единый отклик, несмотря на временной сдвиг, провинциальные условия и колоссальные географические дистанции.

Возвращаясь к северо-восточному побережью Камчатки, следует отметить, что численность горбуши в нечетной линии уже к 2015 г. восстановилась до 162 млн особей, а вылов составил 89 тыс. т. Монотонно нарастая в нечетные годы, к 2019 г. вылов составил рекордные для побережья 227 тыс. т, а подход — 310 млн особей. В 2021 г.

высокий уровень уловов сохранился (рис. 2), пропуск около 90 млн особей горбуши потенциально вполне может обеспечить высокий уровень возвратов в 2023 г.

В четной линии воспроизводства рост запасов, начавшийся в первой половине 2010-х гг., продолжался до 2018 г. и выразился в подходе 135 млн рыб и вылове 111 тыс. т, т.е. превысив уровень максимально урожайных поколений в смежной линии за весь 20-й век. В 2020 г. тем не менее численность подхода резко снизилась до немногим менее 30 млн рыб, а вылов — до 19 тыс. т. Пропуск производителей на нерестилища в 2020 г. был примерно вдвое меньше оптимального для урожайных поколений, траловая съемка ТИНРО в период откочевки молоди карагинской горбуши в открытые воды Берингова моря подтвердила низкую численность поколения 2020 г., возвращающегося в 2022 г. Определенные опасения существуют в отношении численности западнокамчатского поколения того же года.

Структура стад смежных линий воспроизводства горбуши в рамках макрокомплексов западнокамчатского и северо-восточного побережий

Западное побережье Камчатки. Реки, в совокупности обеспечивающие воспроизводство горбуши на западном побережье Камчатки, неоднородны по своей значимости в воспроизводстве не только между собой, но и во временных периодах. Исходя из сходства межгодовой динамики пропуска горбуши, реки кластеризуются по принципу географической близости, подразумевающей, по-видимому, определенную общность фоновых условий в период нереста, инкубации, пресноводного и раннего морского периодов жизни молоди. Речные стада представляют собой некие субпопуляционные единицы, обладающие собственной динамикой численности, в рамках единого западнокамчатского популяционного комплекса (рис. 3, 4).

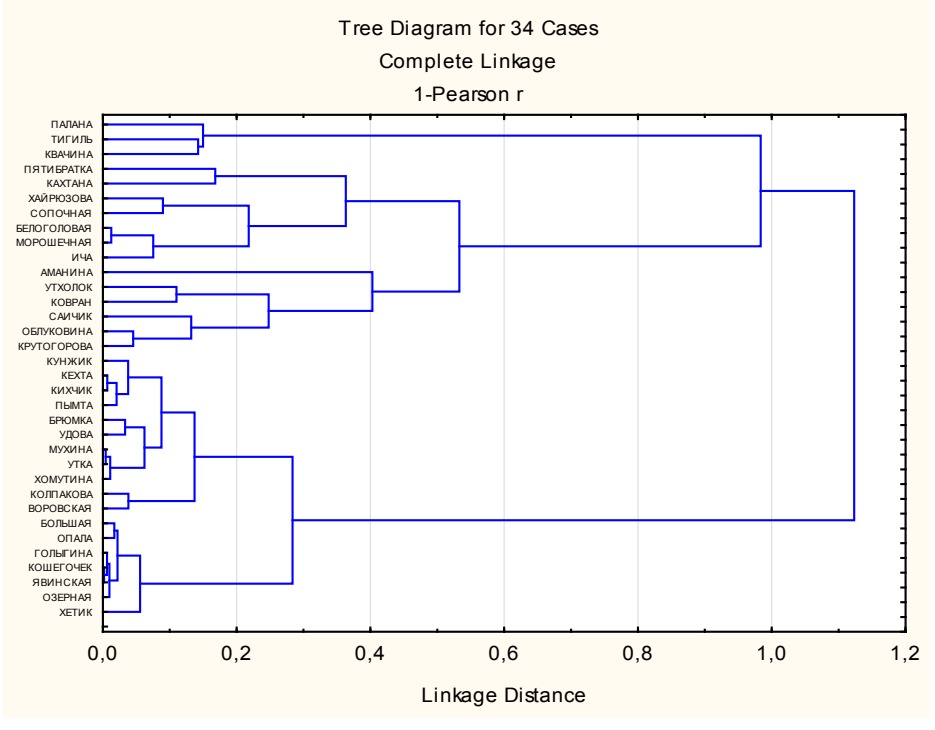

Рис. 3. Дендрограмма сходства динамики пропуска производителей западнокамчатской горбуши нечетной линии воспроизводства

Fig. 3. Dendrogram of similarity for dynamics of pink salmon spawners escapement to the rivers of West Kamchatka (odd years reproduction)

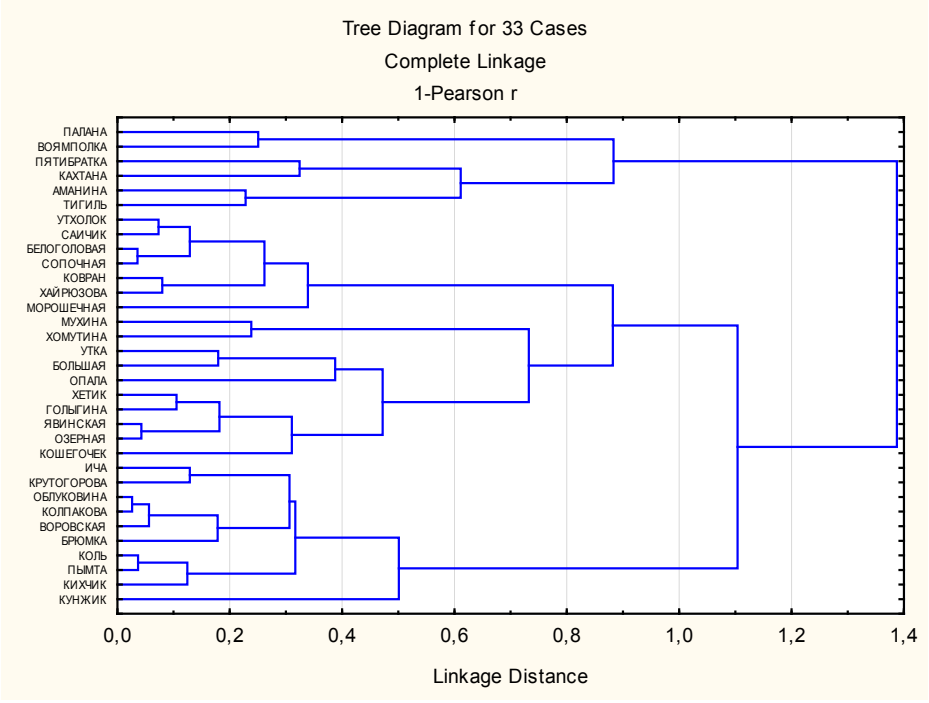

Рис. 4. Дендрограмма сходства динамики пропуска производителей западнокамчатской горбуши четной линии воспроизводства

Fig. 4. Dendrogram of similarity for dynamics of pink salmon spawners escapement to the rivers of West Kamchatka (even years reproduction)

Интересно, что наиболее высокий уровень сходства динамики пропуска производителей на нерест характерен именно для неурожайного поколения западнокамчатской горбуши (рис. 3, 4). В качестве причины этого можно предположить рост стреинга производителей в соседние реки при высокой численности подходов и плотности скоплений, что характерно и для более «домашних» видов тихоокеанских лососей, таких как, например, нерка [McCart, 1970; Ильин и др., 1985; Семенченко, Островский, 2001]. В этом смысле низкочисленные во времени генерации даже более показательны, чем высокочисленные линии, обеспечивающие высокие уловы и устойчивую экономику берегового промысла. В случаях возникновения разночтений при отнесении смежных рек к той или иной группе в качестве основного критерия прибегали именно к этому аргументу.

В обеих генеративных линиях с разной степенью выраженности можно выделить одни и те же структуры разного иерархического уровня. На основании сходства динамики заполнения все реки с определенной степенью достоверности (допущения) можно разделить на южный и северный комплекс: от р. Озерной на юге до р. Ича на севере и от р. Саичик до р. Палана на севере. Каждая из выделенных групп высокого иерархического ранга включает подгруппы второго порядка. Так, южную группу рек можно разделить на реки, расположенные от южной оконечности полуострова до р. Большой, и на реки, образующие подгруппу от р. Утка до р. Ича на севере. По названиям наиболее значимых рек в кластере подгруппы обозначили как Большерецкая и Воровская. Северная группа включает в свою очередь Хайрюзовскую подгруппу (реки Саичик–Утхолок) и Тигильскую подгруппу (реки Тигиль–Палана) (рис. 5).

Доли вклада всех подгрупп в воспроизводство вида на побережье различаются значительно. Полагаем, что вклад северных рек (подгруппы рек Саичик–Утхолок и Тигиль–Палана) может соотноситься с вкладом подгрупп южного кластера в виде обобщенной северной группы — рек Саичик–Палана. Ограничение перечня р. Палана

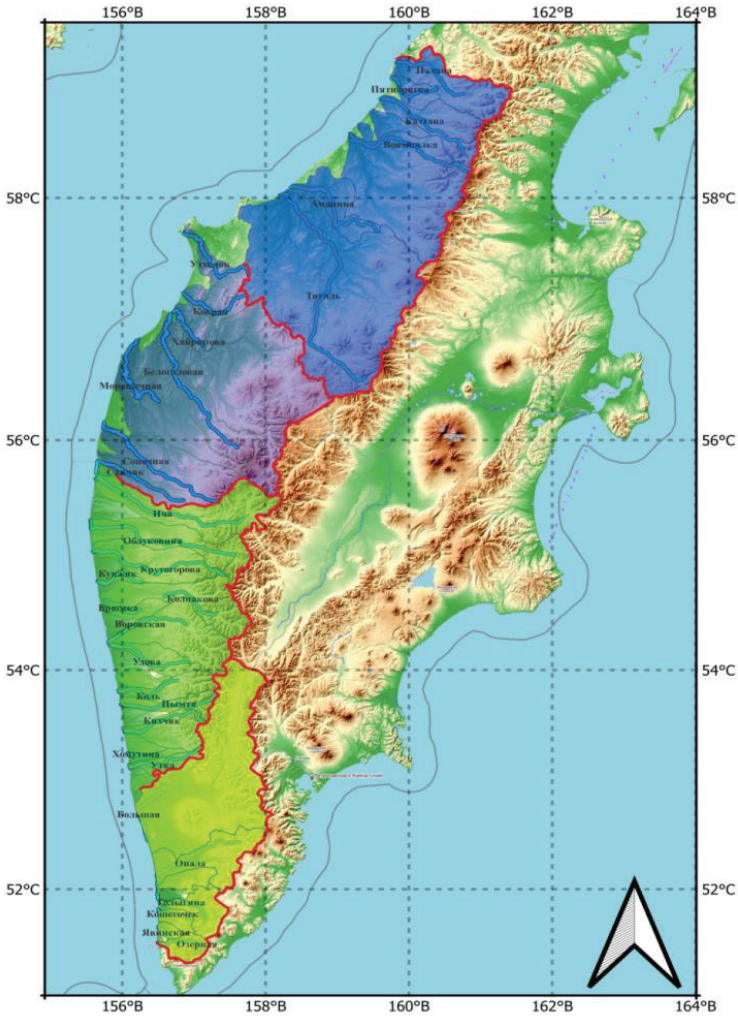

Рис. 5. Пространственное распределение локальных районов воспроизводства горбуши западного побережья Камчатки

Fig. 5. Spatial distribution of local areas of pink salmon reproduction on the western coast of Kamchatka

на севере достаточно условное, вызванное отсутствием рядов регулярных наблюдений в относительно более высоких широтах. Решение в пользу объединения Хайрюзовской подгруппы рек с реками, расположенными относительно севернее, объясняется следующими причинами. Эта группа рек (основные — Сопочная, Морошечная, Белоголовая, Хайрюзова) геоморфологически отлична от других, значительная часть бассейнов расположена в приморской низменности, по характеру русла извилисты и близки к равнинным, а нерестилища удалены от устьев на 20–45 км [Остроумов, 1991].

Для северных широт Охотского моря характерны высокоамплитудные морские приливы, соответственно, зона смешения морских и пресных вод в равнинных эстуариях чрезвычайно динамична, в период приливных суток охватывает до 15–30 км русел эстуариев, а скорость течения при этом достигает 1,0–1,5 м/с [Коваль и др., 2012]. Авторы исследования считают, что причиной относительно невысокой рыбопродуктивности этих рек предположительно может быть высокая смертность покатной молоди горбуши в процессе преодоления ею протяженных эстуарных участков с высокой динамикой вод. Поэтому реки Хайрюзовской подгруппы вряд ли следует рассматривать как потенциально рыбопродуктивный бассейн, способный обеспечить значительный рост

воспроизводства тихоокеанских лососей, а скорее как некую переходную подгруппу, в силу географического положения тяготеющую к рекам северной группы.

Северо-восточное побережье Камчатки. Анализ дендрограмм сходства или сопряженности динамики пропуска производителей на нерестилища рек северо-восточной Камчатки в линии четных и нечетных лет (рис. 6, 7) показал, что так же, как и в случае с западнокамчатскими стадами горбуши, наиболее показательны неурожайные годы, характеризующиеся наименьшим стреингом производителей (рис. 6).

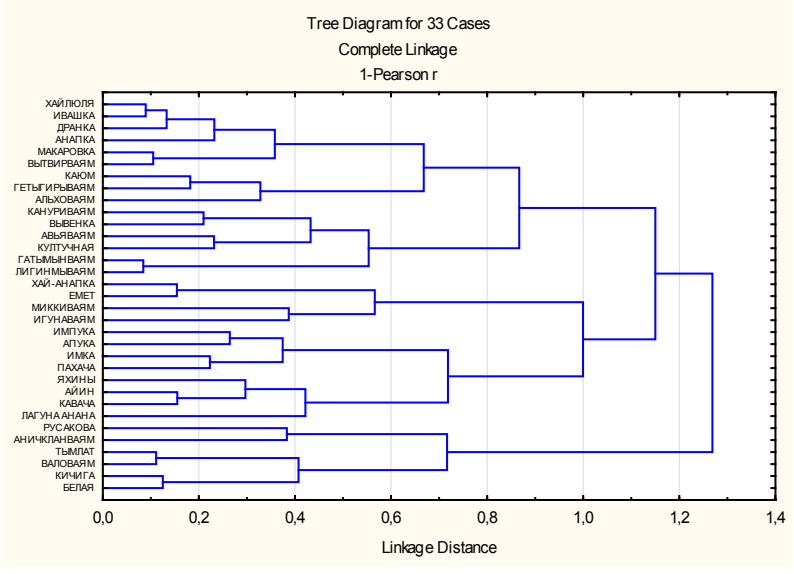

Рис. 6. Дендрограмма сходства динамики пропуска производителей восточнокамчатской горбуши четной линии воспроизводства

Fig. 6. Dendrogram of similarity for dynamics of pink salmon spawners escapement to the rivers of North-East Kamchatka (even years reproduction)

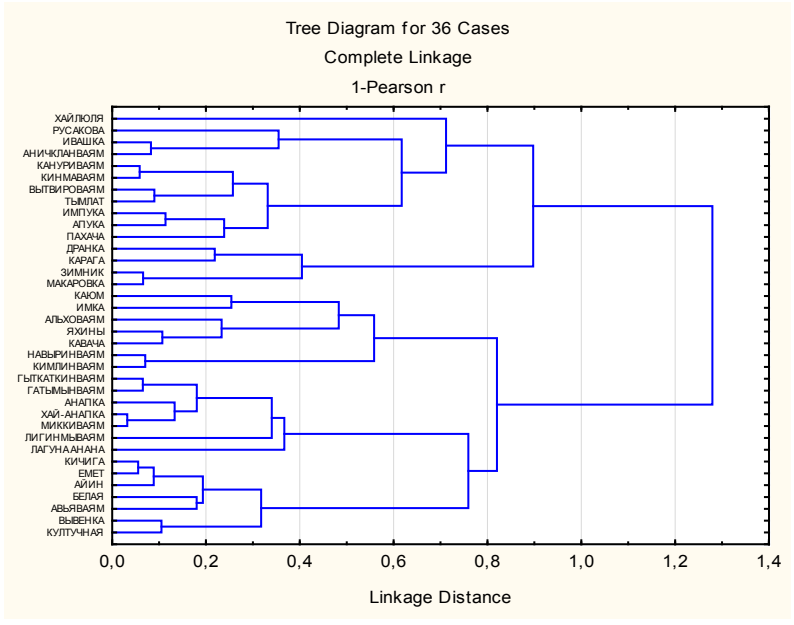

Рис. 7. Дендрограмма сходства динамики пропуска производителей восточнокамчатской горбуши нечетной линии воспроизводства

Fig. 7. Dendrogram of similarity for dynamics of pink salmon spawners escapement to the rivers of North-East Kamchatka (odd years reproduction)

Достаточно надежно можно выделить кластер рек южной части Карагинского залива в четной и нечетной линиях. Реки зал. Корфа в четной линии формируют единый кластер, в нечетной линии группируются основные реки — Вывенка, Авьяваям и Култучная (рис. 7). Также на дендрограмме обособлены реки Олюторского залива. Реки двух основных заливов центральной части Карагинского залива — Тымлат, Кичига и Белая — объединяются в общий кластер в четной линии воспроизводства.

Выявленная сопряженность динамики подходов на нерест позволяет выделить следующие группы рек: реки южной части Карагинского залива до р. Гыткаткинваям, граничащей с р. Карага на севере; реки северной части Карагинского залива от р. Карага на юге до рек, расположенных южнее мыса Ильпинского; реки зал. Корфа и Олюторского залива (рис. 8).

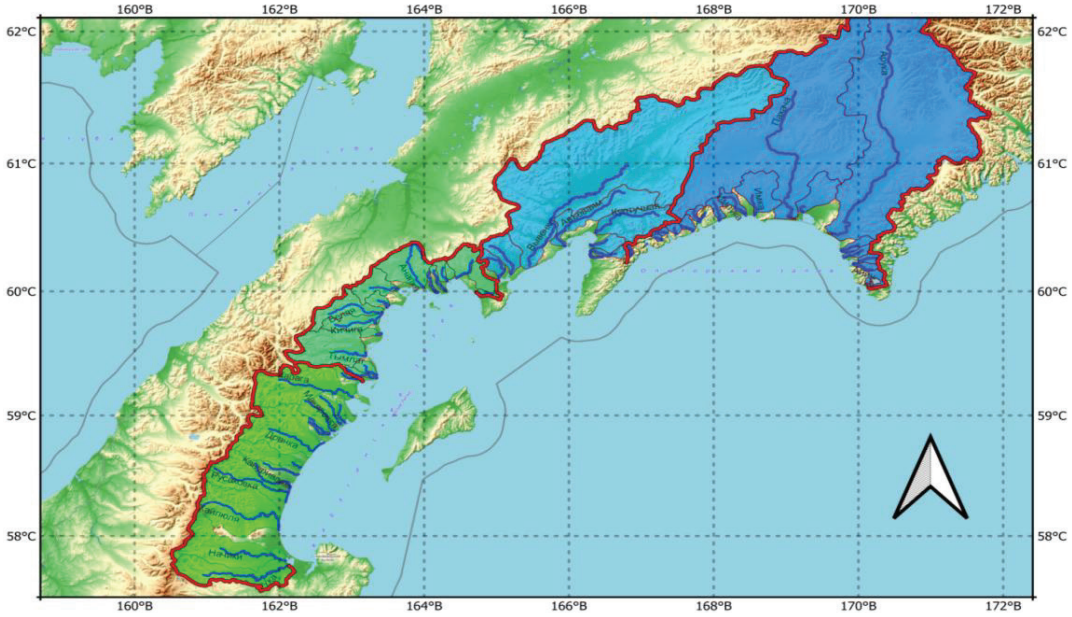

Рис. 8. Территориальное распределение локальных районов воспроизводства горбуши северо-востока Камчатки

Fig. 8. Spatial distribution of the pink salmon local reproduction areas on the northeastern coast of Kamchatka

Интересно, что участки побережий, в пределах которых протекают реки, выделенные в обособленные кластеры, геоморфологически различны — от прямых практически неизрезанных участков побережья на юге, внутренних лагун и локальных заливов в северной части Карагинского залива до глубокого внутреннего зал. Корфа и широкого открытого Олюторского залива, отрезанного от остальной части рассматриваемого района глубоко выдающимся в море п-овом Говена (рис. 8).

Поскольку побережье северо-восточной Камчатки вытянуто в меридиональном направлении, условно выделенные совокупности рек можно так же, как и в случае с западными реками, разделить на макрогруппы южных и северных районов.

Удельный вклад локальных группировок в общее воспроизводство горбуши

Западное побережье Камчатки. Комбинированный временной ряд из данных по пропуску производителей горбуши на нерестилища в 1957–1993 гг. и ее вылова на конкретных водотоках в 1994–2020 гг., объединенный в рамках выделенных групп и подгрупп и выраженный в долях вклада в воспроизводство и уловы вида на западном побережье, позволяет оценить динамику этих показателей на протяжении более чем 60-летнего периода, с 1957 по 2020 г. (рис. 9).

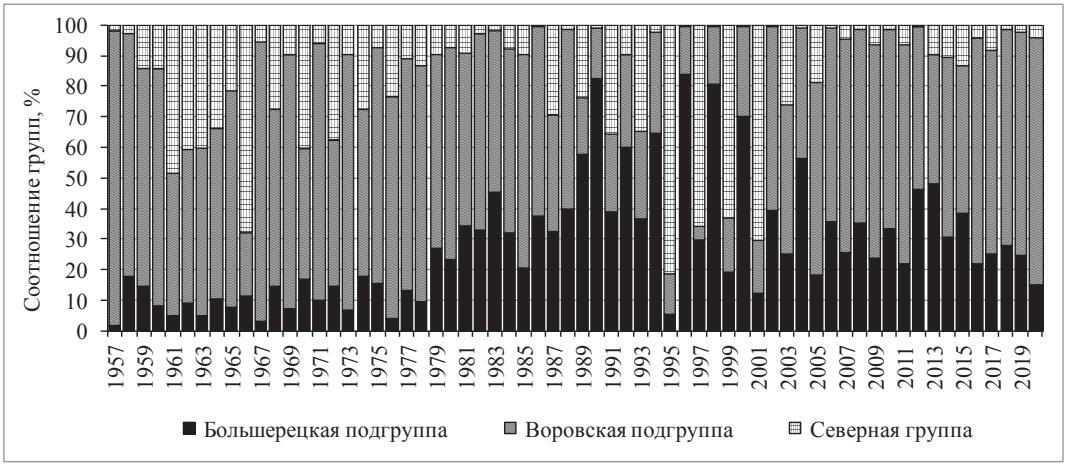

Рис. 9. Вклад локальных группировок западнокамчатской горбуши в воспроизводство и промысел

Fig. 9. Contribution of local groups of the West Kamchatka pink salmon to reproduction and fishery

Привлекает внимание то, что для наиболее южного района воспроизводства — Большерецкой подгруппы водоемов — характерна тенденция роста удельного вклада в воспроизводство на протяжении начала 1960-х — конца 1990-х гг. С начала 2000-х гг. и вплоть до настоящего времени доля горбуши Большерецкой подгруппы в уловах, напротив, снижалась. Доля северной группы была достаточно высока в период депрессии запасов до начала 1990-х гг. в смежных и в депрессивных линиях (последовательно в четной и нечетной) на всем протяжении. Особенно отмечается период 1990-х гг., когда доля производителей и вылова в северных реках значительно превышала запас в южных подгруппах — и в Большерецкой, и в Воровской. Воровская подгруппа рек, по-видимому, в результате своего пограничного положения обеспечивала стабильно высокий вклад на всем протяжении исследуемого периода. Только в 1990-е гг. значение этой подгруппы рек в воспроизводстве горбуши было минимальным, вплоть до потери значения в некоторые годы (рис. 9).

Северо-восточное побережье Камчатки. Анализ комбинированных рядов соотношения локальных групп в общем воспроизводстве горбуши на северо-восточном побережье показал высокие различия в их динамике для смежных линий (рис. 10, верхний). В нечетной линии, за исключением периодов 70-х гг. прошлого и середины второго десятилетия настоящего столетия, когда совокупная доля северных рек в возвратах могла достигать 30–40 %, абсолютно доминирующую роль играли реки Карагинского залива. Увеличение доли горбуши северных стад в 1970-е гг. сопровождалось пропорциональным снижением доли южных, причем преимущественно самой южной группировки рек Карагинского залива. В современный период, начиная с 2000-х гг., доля «северной» горбуши в урожайной линии в среднем составляет около 16,5 %, из которых 10,0 % обеспечивает горбуша Олюторского залива, а 6,5 % — зал. Корфа.

С начала роста численности и уловов в четной линии в 1980-е гг. доля горбуши северной части Карагинского залива составляла около 31 % (18–37 %) вплоть до начала 2000-х гг., обнаруживая тенденцию к увеличению доли вклада в последующий период — 38 % (26–51 %) и до 44–45 % в современный период.

Тенденции в варьировании соотношения группировок в неурожайной нечетной линии в целом сходны с тенденциями в смежной линии, например, в части периодов, благоприятных для увеличения вклада северных группировок. Но есть и отличия: с одной стороны, нет такого контрастного доминирования какой-либо из группировок, с другой — в долгопериодной динамике существенно снизилась роль горбуши

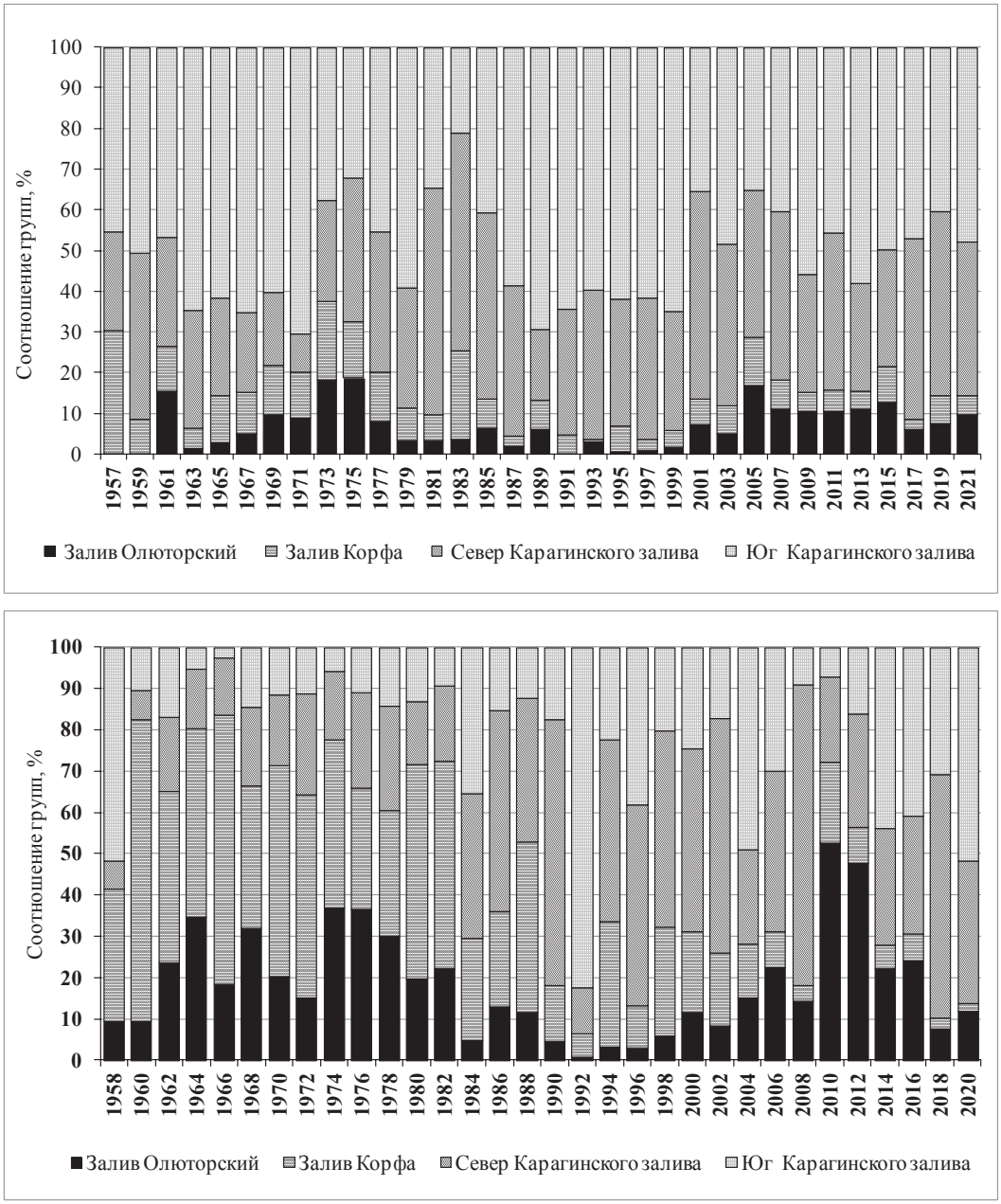

Рис. 10. Вклад локальных группировок северо-восточной горбуши нечетной (**вверху**) и четной (**внизу**) линии в воспроизводство и промысел

Fig. 10. Contribution of local groups of the North-East Kamchatka pink salmon to reproduction and fisheries for odd (**top panel**) and even (**bottom panel**) lines

зал. Корфа, составлявшей в 60–70-е гг. прошлого века значительную часть запаса в этой линии (в среднем 47 %). В четной линии тренд на снижение роли северных группировок выражен очень четко в более чем 60-летней ретроспективе (рис. 10, нижний).

Реконструкция величины уловов горбуши в пределах выделенных структур

Западное побережье Камчатки. Формирование продолжительных (комбинированных) рядов удельного вклада отдельных локальных группировок в воспроизводство

вида на западной Камчатке позволяет на основе имеющегося общего ряда по уловам на побережье (см. рис. 1) провести реконструкцию вылова в рамках выделенных структур, выраженного в абсолютных значениях (рис. 11–13).

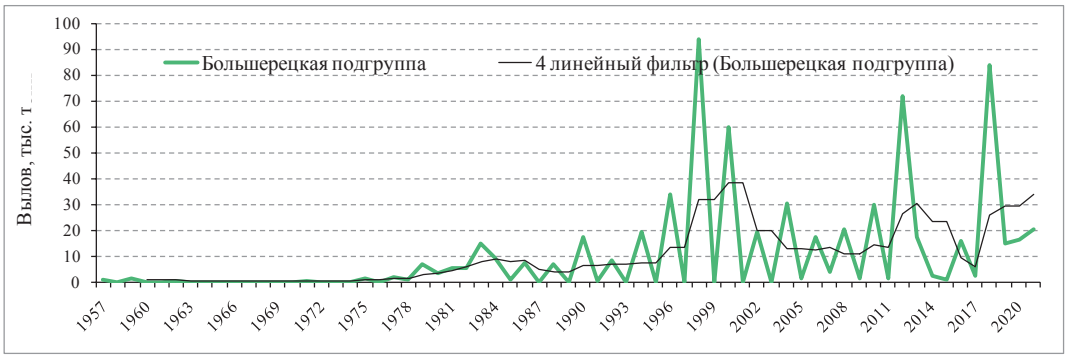

Рис. 11. Реконструированная динамика вылова горбуши в Большерецкой подгруппе рек в 1957–2021 гг.

Fig. 11. Reconstructed dynamics of the pink salmon catch in the Bolshaya subgroup of rivers in 1957–2021

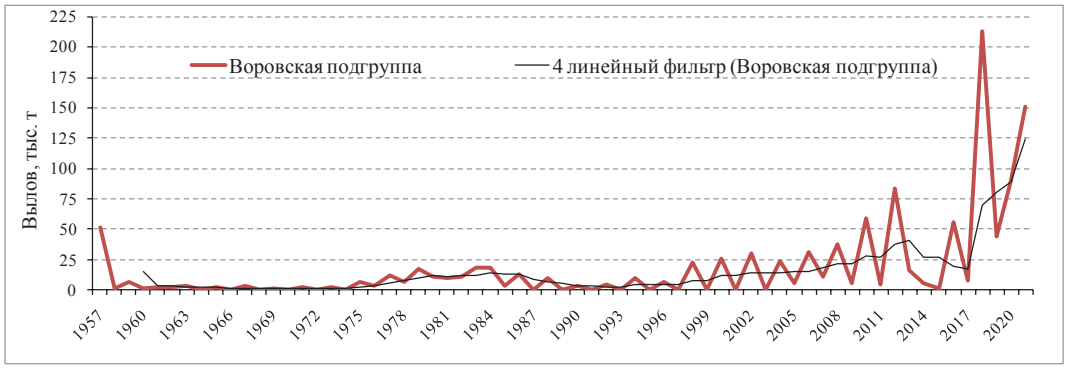

Рис. 12. Реконструированная динамика вылова горбуши в Воровской подгруппе рек в 1957–2021 гг.

Fig. 12. Reconstructed dynamics of the pink salmon catch in the Vorovskaya subgroup of rivers in 1957–2021

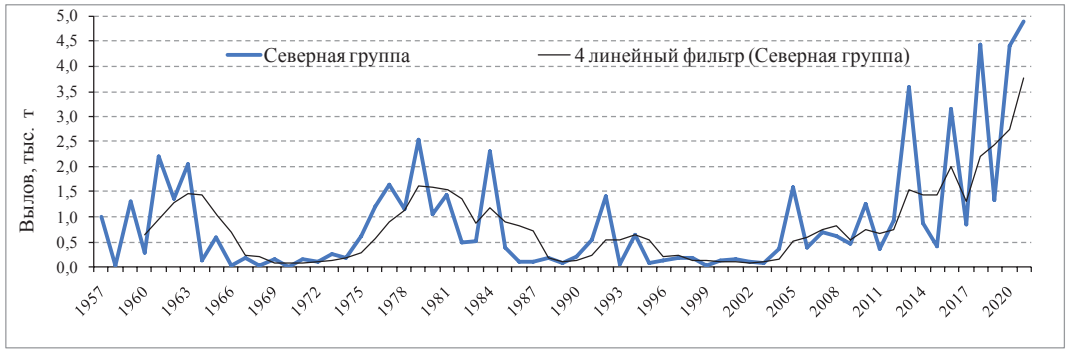

Рис. 13. Реконструированная динамика вылова горбуши в северной группе рек в 1957–2021 гг.

Fig. 13. Reconstructed dynamics of the pink salmon catch in the northern group of rivers in 1957–2021

Общепринято считать, что динамика вылова с определенными допущениями соответствует динамике численности эксплуатируемых запасов. В рамках выделенных ранее групп и подгрупп рек следует прежде всего отметить, что в южных подгруппах

после восстановления запасов в начале-середине 1990-х гг. пик уловов в Большерецкой подгруппе пришелся уже на конец 1990-х, после чего еще два пика меньшей интенсивности были зафиксированы в 2012 и 2018 гг. (рис. 11). В расположенной севернее Воровской подгруппе рек пик уловов смещен на более поздний период, значимые уловы относятся к началу-концу 2000-х гг. с абсолютным максимумом в 2018 г., который во многом формировался именно этой группой рек (рис. 12).

Для северной группы рек характерен относительно стабильный уровень запасов, но последовательное снижение вклада в воспроизводство (см. рис. 9) вовсе не означает, что запас сокращается. Запас горбуши северной группы рек также растет (см. рис. 13), однако менее значимо, чем в подгруппах, расположенных южнее.

Исходя из реконструированной динамики вылова горбуши по группам рек можно предположить, что потенциал самой южной Большерецкой подгруппы рек за рассмотренный период, а учитывая имеющуюся статистику общего вылова, то и за последние более чем 100 лет (с 1910 г.), реализован полностью. Даже в пик экстремально высокого вылова западнокамчатской горбуши в 2018 г. вклад Большерецкой подгруппы (84 тыс. т) не превысил собственный рекорд вылова (94 тыс. т) в 1998 г. (см. рис. 11). Средний вылов в подходах последних 5 поколений горбуши четных лет составил 38,0 тыс. т (2,0–84,0 тыс. т), 5 поколений нечетных лет — 11,3 тыс. т (1,2–20,4 тыс. т). Учитывая отсутствие трендов на увеличение улова в этой группе рек, полагаем средний уровень вылова в смежных линиях здесь сохранится на ближайшую перспективу.

Очевидно, что повторить вылов 2018 г. в Воровской подгруппе рек 213 тыс. т, или 71 % от общего по побережью, вряд ли в скором времени удастся, но за последние 10 лет уровень вылова, превышающий 80 тыс. т, был достигнут еще дважды — в 2012 и 2020 гг., соответственно 83 и 90 тыс. т (см. рис. 12). Есть ожидание, что в предстоящий период именно Воровская подгруппа рек будет формировать основу вылова горбуши. Средний вылов в последних 5 четных поколениях, за исключением экстремально урожайного 2018 г., в Воровской подгруппе рек составил 58 тыс. т (5,0–90,0 тыс. т), в 5 неурожайных поколениях — 44 тыс. т (1,5–150,0 тыс. т). Состояние запасов, с учетом того, что в 2021 г. в Воровской подгруппе было поймано 150 тыс. т горбуши, показывает тенденцию к росту в обеих линиях.

Запасы горбуши, воспроизводящейся в северной группе рек, более инерционны по отношению к южным динамичным подгруппам, однако интересно, что в период низкой численности западнокамчатской горбуши обеих линий она сохраняла потенциал воспроизводства, в отдельные неурожайные периоды даже составляла его основу (см. рис. 9, 11–13), причем информация подтверждается как данными визуальных наблюдений на нерестилищах, так и промысловой статистикой. В последние два десятилетия рост численности наблюдается в обеих смежных линиях, причем в явном виде рост начался уже в последнем десятилетии, начиная с 2010-х гг. (рис. 13). Средний вылов в пяти четных поколениях составляет немногим менее 3 тыс. т (1–4 тыс. т), в пяти нечетных — 2,2 тыс. т (0,4–4,9 тыс. т). Чередование поколений здесь не такое строгое, как в южных реках. По-видимому, большую часть времени обе смежные линии находятся в угнетенном состоянии в силу неблагоприятных для воспроизводства условий среды.

В последние годы на западном побережье наметился общий тренд сближения численности горбуши в смежных линиях, однако, поскольку до настоящего времени механизмы взаимовлияния между линиями неизвестны, назовем их внутривидовым фактором (хотя, учитывая репродуктивную изоляцию линий, вполне можно назвать и межвидовым), предсказать, как численность в смежных линиях будет соотноситься между собой, невозможно. Но принципиально климатический тренд в ближайшее десятилетие останется неизменным [Хен и др., 2021], и можно ожидать, что средний уровень уловов в доминирующих линиях сохранится, а в субдоминантных линиях по мере роста репродуктивного потенциала может достигнуть его половины. Пространственно на перспективу вылов будут обеспечивать локальные стада южной группы рек,

преимущественно реки Воровской подгруппы. Горбуша северных рек будет продолжать наращивать потенциал воспроизводства.

Северо-восточное побережье Камчатки. Как уже обсуждалось ранее (см. рис. 2), рост численности запасов карагинской горбуши по аналогии с западнокамчатским стадом пришелся на середину 80-х гг. прошлого века в линии нечетных лет и на начало второго десятилетия 2000-х гг. в смежной линии. В четной линии в последних двух циклах воспроизводства наметилась обратная тенденция к снижению численности. В связи с этим представляет интерес то, как изменялись численность и потенциал стад, воспроизводящихся в каждой из групп рек в исторической ретроспективе реконструированного периода.

До периода значительного роста уловов, в 1970-е гг., также можно отметить десятилетний подъем численности, который был наиболее выражен в северных подгруппах, причем в южных подгруппах подъем численности коснулся обеих линий воспроизводства, а не только доминирующей нечетной линии (рис. 14–17). Напротив, период подъема численности в 1980-е гг. отмечен исключительно в южных подгруппах Карагинского залива (рис. 14, 15). Причем после резкого снижения численности в нечетной линии воспроизводства в 2013 г., последовавшего после рекордного на то время улова в 2011 г., нечетная линия последовательно восстанавливалась до современного уровня в течение 3 поколений.

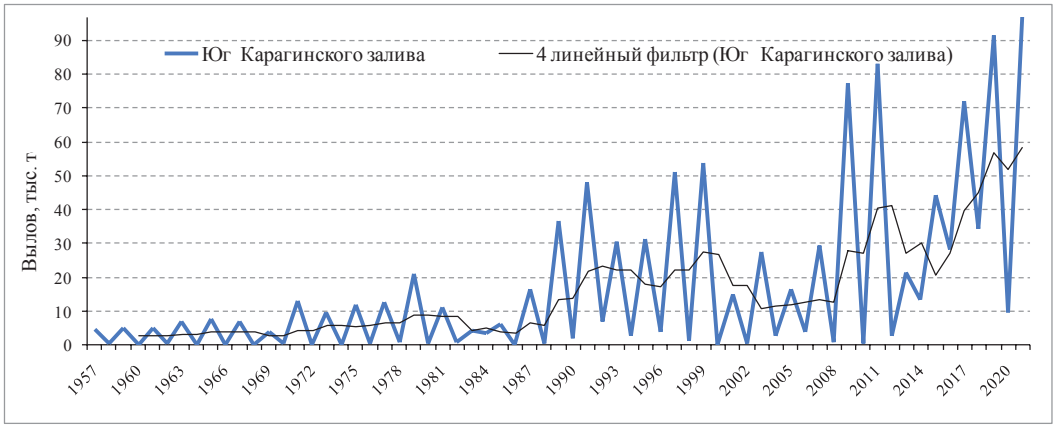

Рис. 14. Реконструированная динамика вылова горбуши в подгруппе рек южной части Карагинского залива в 1957–2021 гг.

Fig. 14. Reconstructed dynamics of the pink salmon catch in the southern Karaginsky Bay subgroup of rivers in 1957–2021

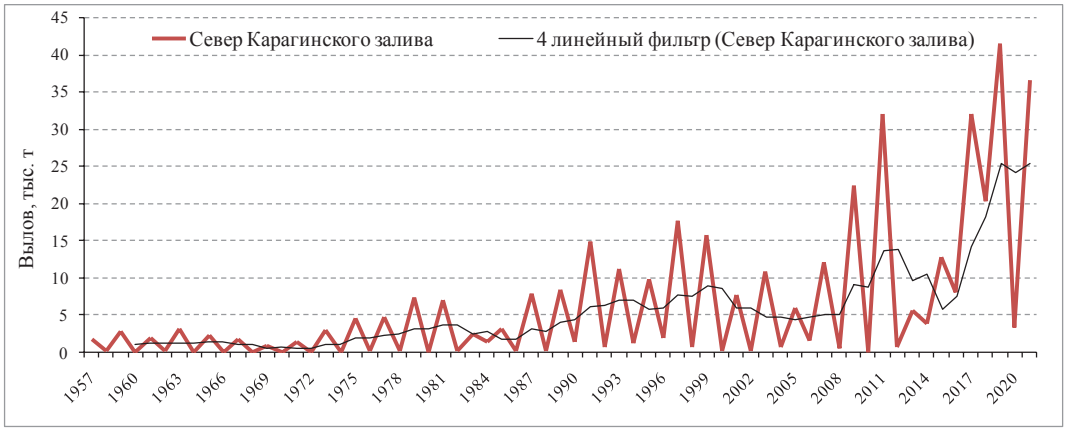

Рис. 15. Реконструированная динамика вылова горбуши в подгруппе рек северной части Карагинского залива в 1957–2021 гг.

Fig. 15. Reconstructed dynamics of the pink salmon catch in the northern Karaginsky Bay subgroup of rivers in 1957–2021

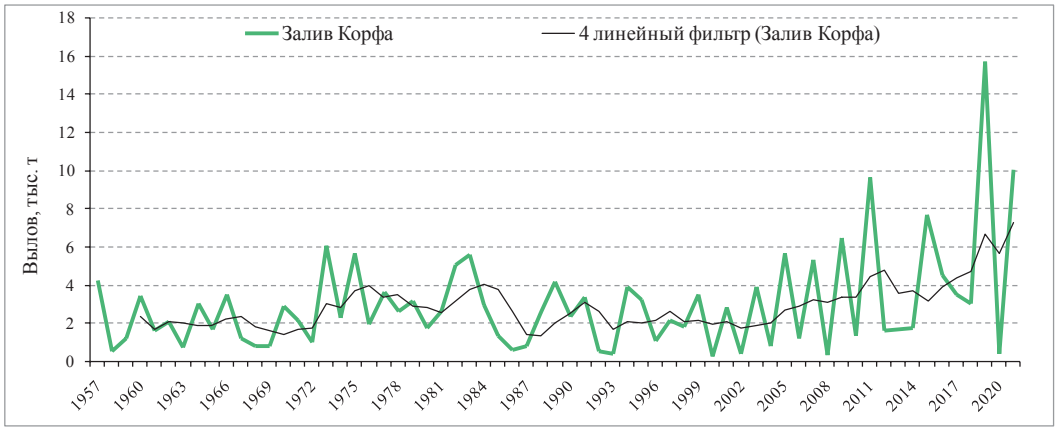

Рис. 16. Реконструированная динамика вылова горбуши в подгруппе рек зал. Корфа в 1957–2021 гг.

Fig. 16. Reconstructed dynamics of the pink salmon catch in the Korf Bay subgroup of rivers in 1957–2021

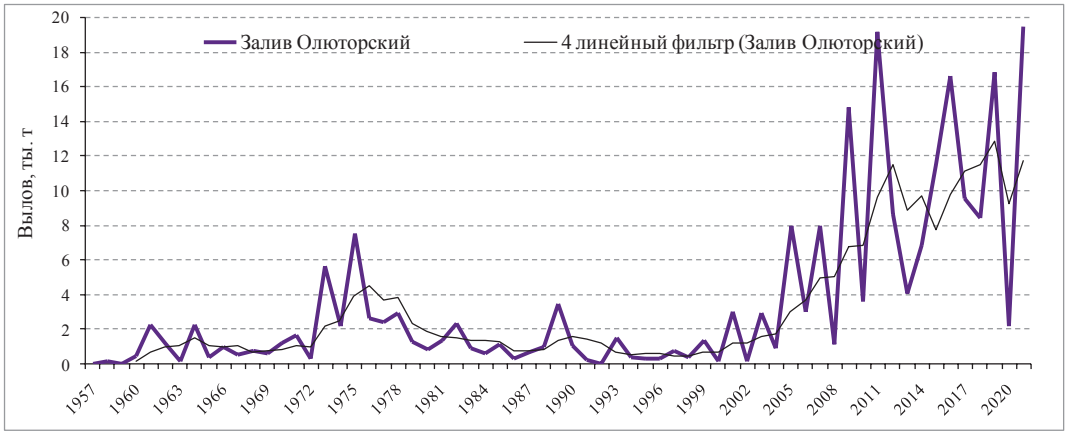

Рис. 17. Реконструированная динамика вылова горбуши в подгруппе рек Олюторского залива в 1957–2021 гг.

Fig. 17. Reconstructed dynamics of pink salmon catch in the Olutorsky Bay subgroup of rivers in 1957–2021

Подъем численности последнего периода, так же как и пики экстравысокочисленных уловов, формировался уже всеми подгруппами вне зависимости от широты расположения в пределах потенциальных возможностей. Если в южных подгруппах (с юга на север) вклад в такие уловы мог достигать соответственно 80–90 и 30–40 тыс. т, то вклад северных был значительно меньше — около 10 тыс. т в зал. Корфа и 25–30 тыс. т в Олюторском заливе (рис. 14–17).

Средний вылов в последних 5 четных поколениях в подгруппе южных рек Карагинского залива составил в среднем 18 тыс. т (3–34 тыс. т), в 5 нечетных поколениях — в среднем 65 тыс. т (21–97 тыс. т). Для северной подгруппы Карагинского залива эти показатели в 5 последних четных поколениях снизились до 7 тыс. т (2–20 тыс. т), 5 нечетных — 26 тыс. т (6–42 тыс. т). В заливах Корфа и Олюторском средний вылов за последние 5 четных поколений еще ниже — соответственно около 2 (0,5–5,0 тыс. т) и 9 тыс. т (2,0–17,0 тыс. т). В урожайной линии улов в этих заливах за последние 5 лет составлял 8 (2–16 тыс. т) и 12 тыс. т (4–19 тыс. т).

Анализируя частоту и уровень пиков уловов в подгруппах рек в современный период и сопоставляя их значения с ретроспективным периодом, приходим к заключению, что в южных подгруппах рек, в большей степени в подгруппе южной части Карагинского

залива, потенциал роста вылова (и воспроизводства) либо уже исчерпан, либо близок к этому. И если величина вылова (как производная подхода) и может нарастать, то только за счет развития промысла на севере региона. Причем из анализа рис. 14–17 становится понятно, что кратность интенсификации вылова в современный период по отношению к предшествующему периоду (максимальный вылов до и после 2000-х гг.), опять же через воспроизводство горбуши, растет в широтном отношении — с юга на север — и соотносится приблизительно как 1,8 : 2,3 : 2,7 : 2,6, т.е. процессы, обеспечивающие рост воспроизводства, на севере развиваются быстрее, чем на юге района, а это значит, что положительная динамика относительных показателей есть и воспроизводство в северных районах на перспективу может сдерживаться лишь факторами, физически лимитирующими воспроизводство, например площадями пригодных нерестилищ и т.д.

Заключение

На западном и северо-восточном побережьях Камчатки выделены совокупности рек, имеющих между собой наибольшую степень сходства в динамике репродуктивного запаса. В результате анализа реки кластеризовали по принципу географической близости, подразумевающей, по-видимому, определенную общность фоновых условий в периоды нереста, инкубации, пресноводного и раннего морского периодов жизни молоди. Стада горбуши, воспроизводящиеся в выделенных группах рек, представляют собой субпопуляционные формации со свойственной им динамикой численности в рамках единого регионального популяционного комплекса. Наиболее высокая степень структурированности и величины сходства динамики пропуска производителей на нерест характерна именно для неурожайных поколений, что может быть связано с минимальным уровнем стреинга производителей в такие годы.

Выделение в рамках макрокомплексов таких условно подчиненных структур, обладающих тем не менее собственной динамикой численности, позволяет рассматривать их как единицы запаса, в отличие от общепринятой концепции, согласно которой единицей прогнозирования может являться только популяция, и вполне согласуется с концепцией экогеографических единиц запаса лососевых рыб Дальнего Востока, сформулированной Л.А. Животовским [Животовский и др., 2022].

Для обоих побережий отмечена значимая роль северных группировок в период депрессии запасов либо для неурожайных линий. С ростом общей численности запасов их значимость как структурного компонента снижается, численность при этом остается неизменной или растет, но непропорционально медленнее. Кардинальное увеличение запасов второй половины 1980–1990-х гг. происходило почти исключительно за счет самых южных группировок на побережьях. Группировки более высоких широт либо никак не участвовали в формировании роста численности в рамках макрокомплекса региональных стад в этот период, либо их вклад был непропорционально мал. Второе увеличение запасов с начала 2000-х гг. также обеспечивалось южными группировками, при этом возрастал вклад относительно более северных группировок. При этом абсолютный вклад самых южных групп в общее воспроизводство и уловы на этом этапе не увеличился, что может означать достижение верхнего предела их репродуктивного потенциала. На современном этапе прирост вылова к предыдущему периоду осуществляется и возможен исключительно за счет увеличения воспроизводства в следующих по географической широте группах. Наиболее явно это проявляется на западном побережье в Воровской группе рек, в меньшей степени, но не менее поступательно, на восточном побережье в группах рек северной части Карагинского залива и Олюторском заливе. Не следует ожидать в ближайшей перспективе существенного роста запасов в наиболее северных районах, уровень воспроизводства которых растет, но общий потенциал не позволяет рассчитывать на значимую прибавку в вылове.

Последовательное вовлечение в расширенное и нарастающее воспроизводство группировок горбуши высоких широт, а также формирование поколений высокой и экс-

тремально высокой численности в относительно южных широтах, по нашему мнению, может осуществляться в контексте общего мирового тренда повышения температурного фона. Раннее развитие и интенсификация весенних процессов увеличения потока солнечной радиации и прогрева верхнего слоя водных масс обеспечивают практически гарантированное формирование стартовой кормовой базы к периоду массового ската молоди горбуши из рек и приводят в итоге к улучшению условий для ее выживания на ранних критических этапах жизненного цикла в морском прибрежье и более полной реализации репродуктивного потенциала поколений.

Поступательное и последовательное изменение вклада отдельных группировок в общее воспроизводство и уловы на примере двух региональных макрокомплексов горбуши, функционирующих на разных побережьях, омываемых разными морями, на наш взгляд, убедительно свидетельствует в пользу теории локальных стад в структуре вида. При этом в роли локального стада выступает горбуша, воспроизводящаяся не в одной, а в группе рек, объединенных общностью условий для ее воспроизводства. Стреинг в годы высокой численности — массовый, осуществляется в пределах этих групп рек, которые, по видимому, и формируют для горбуши определение «дома», или «хоминга».

Высокая степень сопряженности динамики популяций, воспроизводящихся в условиях разного набора природных факторов на разных побережьях полуострова, указывает на наличие единых для северо-восточного и западнокамчатского комплексов факторов глобального характера, вызывающих единые же последствия, несмотря на временной сдвиг, провинциальные условия и колоссальные географические дистанции.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Выражаем благодарность коллективу лаборатории лососевых рыб КамчатНИРО за ежегодные сбор и обработку огромных массивов данных по численности, биологической характеристике мигрирующих к рекам производителей, авианаблюдателям, специалистам и сотрудникам инженерно-технического состава за их труд в полевых и лабораторных условиях и, как следствие, за возможность работы с материалами высокого качества. Отдельную благодарность выражаем С.В. Шубкину за помощь в работе с картографическими материалами.

Authors are thankful to the staff of KamchatNIRO Salmonid Laboratory for their annual collection and processing of vast amounts of data on abundance and biological parameters of migrating pink salmon spawners, in particular to aerial observers and technicians for their hard work in field and laboratory conditions that provided us with scientific materials of high quality. We express our special gratitude to S.V. Shubkin for his help in our work with cartographic materials.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not sponsored.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

This article does not contain any research using animals as a subject.

The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Е.А. Шевляков — постановка задачи, анализ результатов и написание статьи; Н.А. Дедерер — обработка данных, иллюстрации, анализ результатов.

E.A. Shevlyakov — scope formulation, analysis of the results, text writing; N.A. Dederer — data processing, analysis of the results, illustrations.

Список литературы

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

Гриценко О.Ф. О дрифтерном промысле лососей без гнева и пристрастия // Рыб. хоз-во. — 2005. — № 1. — С. 38–42.

Ефремов В.В. Хоминг и популяционная организация горбуши // Биол. моря. — 1991. — № 1. — С. 3–12.

Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Шитова М.В. и др. Популяционная структура кеты Дальнего Востока России: биогеографическая классификация, генетическая дифференциация и экогеографические единицы вида // Генетика. — 2022. — Т. 58, № 4. — С. 438–449. DOI: 10.31857/S0016675822040154.

Ильин В.Е., Коновалов С.М., Шевляков А.Г. Пространственная структура изолята нерки Oncorhynchus nerka (Walb.) // Морфология и систематика лососевидных рыб. — Л. : Наука, 1985. — С. 103–109.

Каев А.М., Животовский Л.А. О вероятном перераспределении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* между районами воспроизводства разных стад в Сахалино-Курильском регионе // Вопр. ихтиол. — 2017. — Т. 57, № 3. — С. 264–274. DOI: 10.7868/S0042875217030080.

Казарновский М.Я. Японский промысел лососей в северо-западной части Тихого океана. — М. : ВНИРО, 1987. — 50 с.

Коваль М.В., Горин С.М., Козлов К.В. и др. Ихтиологические исследования эстуариев рек Хайрюзова, Белоголовая и Ковран (западная Камчатка) в июле-августе 2012 г. // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — С. 91–106.

Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей : моногр. — Л. : Наука, 1980. — 237 с.

Лагунов И.И. О рыболовстве японцев на северных Курильских островах // Вопросы истории рыбной промышленности Камчатки. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2004. — Вып. 7. — С. 124–136.

Омельченко В.Т., Вялова Г.П. Популяционная структура горбуши // Биол. моря. — 1990. — Т. 16, № 1. — С. 3–13.

Остроумов А.Г. Нерестовый фонд лососей рек западной Камчатки (от р. Удовы до р. Квачины) : отчет о НИР / КамчатНИРО. № ГР 01880073029. — Петропавловск-Камчатский, 1991. — 72 с.

Остроумов А.Г. Опыт применения аэрометодов для оценки заполнения нерестилищ лососями // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. — М. : Наука, 1964. — С. 90–99.

Семенченко Н.Н., Островский В.И. Эмиграция производителей нерки *Oncorhynchus nerka* из отдельных субизолятов озера Азабачье (Камчатка) в годы их высокой численности // Вопр. ихтиол. — 2001. — Т. 41, № 1. — С. 42–46.

Справочные материалы по дрифтерному лову тихоокеанских лососей / под ред. О.Ф. Гриценко. — М. : ВНИРО, 2010. — 196 с.

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

Шевляков Е.А., Дубынин В.А., Ерохин В.Г. и др. Характеристика прибрежного промысла лососей в Камчатском крае в 2014 г. // Бюл. № 9 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — С. 11–36.

Шевляков Е.А., Маслов А.В. Реки, определяющие воспроизводство тихоокеанских лососей на Камчатке, как реперы для оценки заполнения нерестового фонда // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 164. — С. 114–139.

Шевляков Е.А., Фельдман М.Г., Ерохин В.Г., Шубкин С.В. Итоги промысла западнокамчатской горбуши в 2018 г., перспективы дальнейшего состояния ее запаса и промысла // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 41–51.

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

McCart P.J. Polymorphic population of Oncorhynchus nerka at Babine Lake, B.C. involving anadromous (sockeye) and non-anadromous (kokanee) forms : *Ph. D. Thesis*. — University of BritGh Columbia, Vancouver, B.C., 1970.

References

Glubokovskii, M.K. and Zhivotovskii, L.A., Population structure of pink salmon: System of fluctuating stocks, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1986, vol. 12, no. 2, pp. 39–43.

Gritzenko, O.F., Unbiased thoughts about salmon drifting, *Rybn. Khoz.*, 2005, no. 1, pp. 38–42.

Efremov, V.V., Homing and population organization of pink salmon, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1991, vol. 17, no. 1, pp. 3–12.

Zhivotovsky, L.A., Rubtsova, G.A., Shitova, M.V., Malinina, T.V., Prokhorovskaya, V.D., Rakitskaya, T.A., and Afanasiev, K.I., Population structure of chum salmon of the Russian Far East: biogeographic classification, genetic differentiation, and ecogeographic units, *Russ. J. Genet.*, 2022, vol. 58, no. 4, pp. 438–449. doi 10.31857/S0016675822040154

Ilyin, V.E., Konovalov, S.M., and Shevlyakov, A.G., Spatial structure of the sockeye salmon Oncorhynchus nerka (Walb.) isolate, in *Morfologiya i sistematika lososevidnykh ryb* (Morphology and taxonomy of salmonids), Leningrad: Nauka, 1985, pp. 103–109.

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

Kazarnovskiy, M.Ya., *Yaponskiy promysel lososey v severo-zapadnoy chasti Tikhogo okeana* (Japanese salmon fishery in the northwestern part of the Pacific Ocean), M.: VNIRO, 1987.

Koval, M.V., Gorin, S.M., Kozlov, K.V., Nikulin, D.A., and Shtremel, M.N., Ichthyological studies of the estuaries of the Khairyuzova, Belogolovaya and Kovran rivers (western Kamchatka) in July-August 2012, in *Byull. N 7 izucheniya Tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 7 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2012, pp. 91–106.

Konovalov, S.M., *Populyatsionnaya biologiya tikhookeanskikh lososei* (Population Biology of Pacific Salmon), Leningrad: Nauka, 1980.

Lagunov, I.I., On the fishing of the Japanese in the northern Kuril Islands, in *Voprosy istorii rybnoy promyshlennosti Kamchatki* (Issues of the history of the fishing industry in Kamchatka), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatGTU, 2004, no. 7, pp. 124–136.

Omelchenko, V.T. and Vyalova, G.P., Pink salmon population structure, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1990, vol. 16, no. 1, pp. 3–13.

Ostroumov, A.G., *Nerestovyy fond lososey rek zapadnoy Kamchatki (ot r. Udovy do r. Kvachiny)* (Spawning stock of salmon in the rivers of western Kamchatka (from the Udova river to the Kvachina river)), Available from KamchatNIRO, Petropavlovsk-Kamchatsky, 1991, GR no. 01880073029.

Ostroumov, A.G., The experience of using aerial methods to assess the filling of spawning grounds with salmon, in *Lososevoye khozyaystvo Dal'nego Vostoka* (Salmon farming in the Far East), Moscow: Nauka, 1964, pp. 90–99.

Semenchenko, N.N.and Ostrovsky, V.I., Emigration of the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* spawners from some subisolates in the Lake Azabach'e (Kamchatka) during the years of their high abundance, *Vopr. Ikhtiol.*, 2001, vol. 41, no. 1, pp. 42–46.

Spravochnye materialy po drifternomu lovu tikhookeanskikh lososei (Reference Materials on Driftnet Fishing of Pacific salmons), Gritsenko, O.F., ed., Moscow: VNIRO, 2010.

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

Shevlyakov, E.A., Dubynin, V.A., Erokhin, V.G., Bugaev, V.F., Zorbidi, Zh.Kh., Zavarina, L.O., Shubkin, S.V., Zikunova, O.V., Popova, T.A., and Shpigalskaya, N.Yu., Characteristics of the coastal salmon fishery in the Kamchatka Territory in 2014, in *Byull. N 9 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 9 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014, pp. 11–36.

Shevlyakov, E.A. and Maslov, A.V., The rivers determining reproduction of pacific salmons in Kamchatka as indicators of spawning grounds filling, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 164, pp. 114–139.

Shevlyakov, E.A., Feldman, M.G., Erokhin, V.G., and Shubkin S.V., The results of the fishing of Western Kamchatka pink salmon in 2018, the prospects for the further state of its stock and fishing, in *Byull. N 13 izucheniya Tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 13 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018, pp. 41–51.

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

McCart, P.J., Polymorphic population of Oncorhynchus nerka at Babine Lake, B.C. involving anadromous (sockeye) and non-anadromous (kokanee) forms, *Ph. D. Thesis*, University of BritGh Columbia, Vancouver, B.C., 1970.

Ulovy tikhookeanskikh lososey, 1900–1986 gg. (Pacific salmon catches, 1900–1986), Moscow: VNIRO, 1989.

Поступила в редакцию 10.05.2022 г.

После доработки 20.05.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

The article was submitted 10.05.2022; approved after reviewing 20.05.2022; accepted for publication 20.05.2022