

Научная статья

УДК 597.552.51(282.257.41)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-281-301

EDN: XKHPDU

**АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ ЗАПАСОВ НЕРКИ (*ONCORHYNCHUS NERKA*)
РЕКИ БОЛЬШОЙ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА) В ПЕРИОД 1929–2022 ГГ.****О.М. Запорожец, Г.В. Запорожец***

Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),

683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

Аннотация. Охарактеризовано состояние нерестовой части популяции большеречной нерки в 1929–2022 гг. Анализ собранных данных позволил оценить долговременные тенденции важнейших биологических характеристик производителей, в частности омоложение возвращающихся рыб и уменьшение их размеров, массы и плодовитости. Рассмотрены возможные причины этих процессов. Проведены статистические сравнения биологических показателей производителей разных рас, экологических форм, экотипов и пола, как за различные промежутки времени, так и между собой, а также их частотный анализ. Установлены изменения размерной и возрастной структур разных групп — уменьшение количества размерных и возрастных классов. Подтверждено несоответствие возрастной структуры нерки в морском прибрежье устья р. Большой гипотезе о наличии заметного количества нерки из оз. Курильского в прилове из неводов. В исследованный период численность нерки волнообразно менялась и к 2020 г. превысила среднее значение до 2000 г. в 6–7 раз, а в 2022 г. — более чем на порядок, причем средняя кратность воспроизводства к концу периода увеличилась в 9 раз (за счет недоучета заходов на нерест).

Ключевые слова: нерка, расы, экологические формы, биологические характеристики, нерест, динамика, учет численности

Для цитирования: Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Анализ состояния запасов нерки (*Oncorhynchus nerka*) реки Большой (западная Камчатка) в период 1929–2022 гг. // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 281–301. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-281-301. EDN: XKHPDU.

Original article

**Analysis of state for the stocks of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*)
from the Bolshaya River (western Kamchatka) in 1929–2022****Oleg M. Zaporozhets*, Galina V. Zaporozhets****

*, ** Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO),

18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia

* D.Biol., leading researcher, zaporozhets.o.m@kamniro.ru, ORCID 0000-0001-7448-7817

** Ph.D., leading researcher, zaporozhets.g.v@kamniro.ru, ORCID 0000-0003-0364-9772

* Запорожец Олег Михайлович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, zaporozhets.o.m@kamniro.ru, ORCID 0000-0001-7448-7817; Запорожец Галина Васильевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, zaporozhets.g.v@kamniro.ru, ORCID 0000-0003-0364-9772.

© Запорожец О.М., Запорожец Г.В., 2023

Abstract. The spawning stock of sockeye salmon in the Bolshaya River is evaluated for 1929–2022. Long-term tendencies are determined for their most important biological parameters, in particular, a juvenilization of returning spawners with decreasing of their body size, weight, and fecundity. Possible causes of these processes are considered. Biological indices of the sockeye salmon belonged to different races, ecological forms, ecotypes, and genders are compared statistically for different periods of time, with the frequency analysis. Changes in the size and age structure are revealed — range of the size and age variability has decreased. The age structure in the sea adjacent to the Bolshaya River mouth contradicts the hypothesis of a significant portion of sockeye salmon from Lake Kurilskoye in seine by-catch. The sockeye salmon abundance has changed periodically and recently is at the top of the wave. Compared to the 1929–2000 average, the stock has increased 6–7 times by 2020, and more than tenfold in 2022, whereas the average multiplicity of reproduction has increased 9 times (such a high value is obviously due to underestimation of spawning).

Keywords: sockeye salmon, race, ecological form, biological index, spawning, fish stock dynamics, fish stock account

For citation: Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Analysis of state for the stocks of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Bolshaya River (western Kamchatka) in 1929–2022, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 281–301. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-281-301. EDN: XKHPDU.

Введение

Нерка *Oncorhynchus nerka*, красная — один из ценных видов тихоокеанских лососей, воспроизводящихся на Камчатке. Наиболее многочисленны подходы ее производителей в реки Озерная (и далее в оз. Курильское), Большая, Камчатка и Палана. На западном побережье полуострова большещерецкая нерка в последние годы занимает второе место по численности после стада оз. Курильского.

Изучением состояния запасов этого вида в бассейне р. Большой в разные годы занимались И.И. Кузнецов [1928], И.Ф. Правдин [1928], А.С. Бараненкова [1932*, цит. по: Крохин, Крогиус, 1937], П.А. Двинин [1934**], Р.С. Семко [1935***], Е.М. Крохин и Ф.В. Крогиус [1937], В.Ф. Бугаев с соавторами [2002] и др. В 2000-е гг. сбор и анализ биологических характеристик большещерецкой нерки начали проводить и авторы этой работы [Запорожец, Запорожец, 2005, 2006, 2007, 2011, 2013, 2015, 2017, 2022; и др.]. На основе этих исследований сформировалась концепция, согласно которой большещерецкая нерка представлена двумя экологическими формами — озерной (преимущественно из оз. Начикинского и немного из оз. Сокоч) и речной (из отдельных притоков — рек Быстрая, Карымчина, Банная и др.), состоящими, в свою очередь, из ранней (весенней) и поздней (летней) рас.

За прошедшие годы накопилось достаточно много различных данных, поэтому цель настоящей работы — проанализировать состояние запасов большещерецкой нерки, включая ее биологию и численность, за весь период исследований.

Материалы и методы

Река Большая — самая протяженная на западном побережье Камчатки, образуется при слиянии двух главных притоков: рек Быстрая и Плотникова (рис. 1); последняя берет исток в верховьях оз. Начикинского, где нерестует большая часть озерной нерки.

В работе проанализированы данные по биологическим характеристикам производителей нерки бассейна р. Большой, собранные сотрудниками КоТИРХа, ВНИРО,

* Бараненкова А.С. Отчет о работе на Начикинском озере осенью 1932 г. Петропавловск-Камчатский: Камчатское отделение ТИРХ, 1932. 32 с.

** Двинин П.А. Отчет о работе экспедиции в нижнем течении бассейна реки Большой / Камчатское отделение ТИРХ. Инв. № 107. Петропавловск-Камчатский, 1934. 26 с.

*** Семко Р.С. Расовый состав красной Начикинского озера (бассейн р. Большой): отчет о НИР / Камчатское отделение ТИРХ. ГАКО № 480 3 89. Петропавловск-Камчатский, 1935. 100 с.

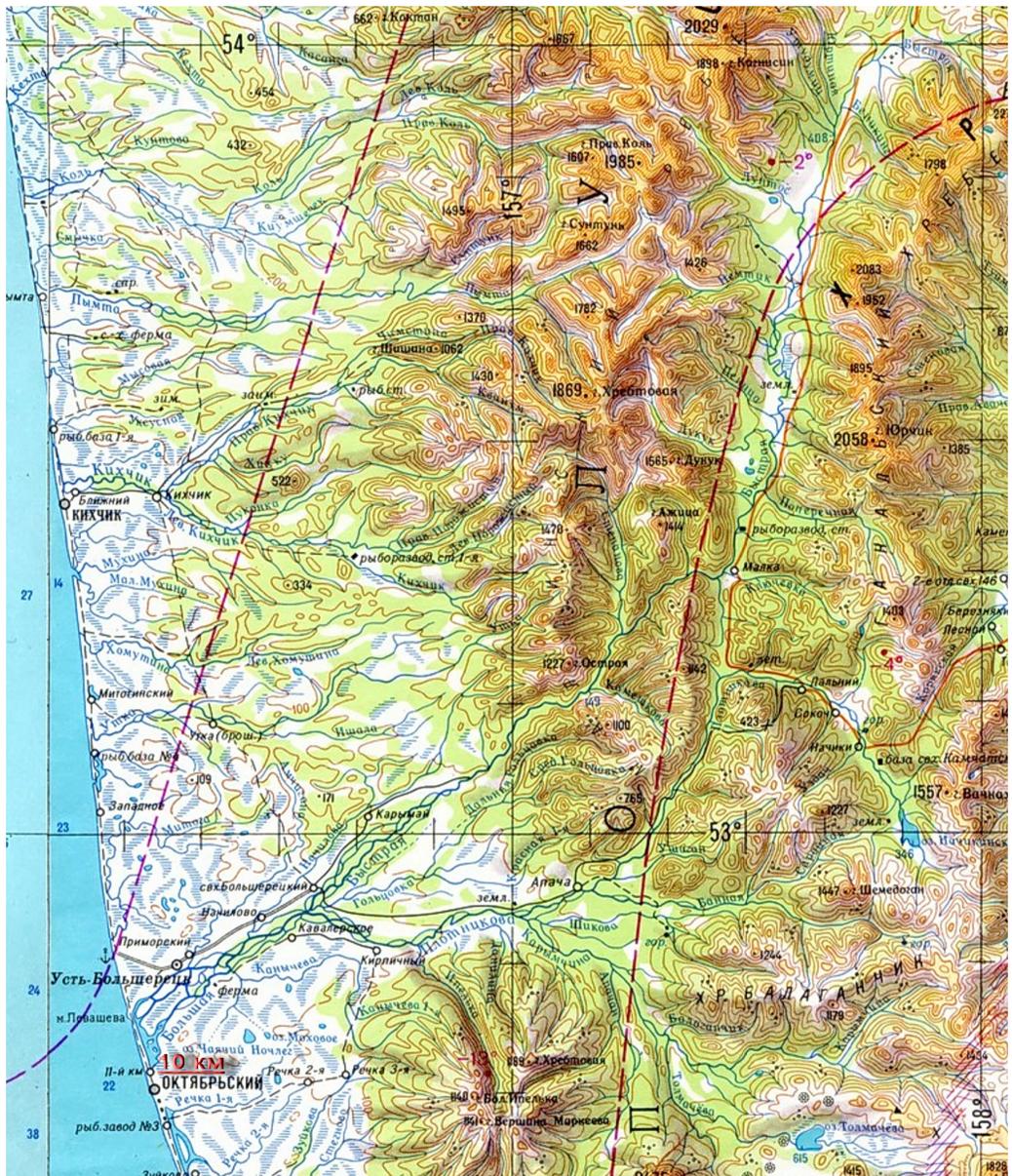


Рис. 1. Топографическая карта бассейна р. Большой (1 см = 10 км)
Fig. 1. Topographic map of the Bolshaya River basin (1 cm = 10 km)

КОТИНРО, КамчатНИРО и Севострыбвода (Камчатрыбвода) с 1929 по 2022 г. (табл. 1). К сожалению, не все первичные данные за эти годы сохранились, часть из них, собранная в первой половине XX в., по-видимому, утрачена. Возраст 68 % рыб в имеющихся выборках определен по чешуе О.М. Запорожцем; для его обозначения применяли систему классификации, при которой пресноводный возраст отделяется точкой от морского, а общий возраст возврата получается суммированием пресноводного и морского [Коо, 1962]. При измерении рыб определяли основную (стандартную) длину тела АС (по Смитту).

Результаты исследований обработаны с помощью программ Statistica и Excel. В ходе дисперсионного анализа биологических данных сравнивали основные характеристики (длину, массу, плодовитость, возраст) рыб разных экологических форм, рас и пола. При рассмотрении размерно-массовой и возрастной структуры субпопуляций

Количество рыб, отловленных в разных местах бассейна р. Большой в 1929–2022 гг.

Table 1

Number of fish caught in certain places of the Bolshaya River basin in 1929–2022

Место отлова	Кол-во, экз.	Место отлова	Кол-во, экз.
Море в устье р. Большой	2216	Озера Начикинское и Сокоч	2613
Р. Большая	17845	Малкинский ЛРЗ	6584
Р. Быстрая	2984	ЛРЗ «Озерки»	5211
Р. Плотникова	2843	Всего	40336

использовали частотный анализ, взаимодействий факторов — корреляционный и множественный регрессионный анализы.

Уловы большерецкой нерки за 1934–1939 гг. рассчитаны по данным Р.С. Семко [1954] и И.В. Сафронова [1965]*, за 1940–1961 гг. — взяты из отчета И.В. Сафронова [1965]*, за 1962–2022 гг. — из материалов промысловой статистики Камчатрыбвода и СВТУ ФАР РФ. Для оценки заполнения нерестилищ использовали данные авиаучетных работ КамчатНИРО (КоТИНРО) с 1957 г. и частично съемок с беспилотных летательных аппаратов (БПЛА) на оз. Начикинском в 2018–2022 гг. [Запорожец, Запорожец, 2022].

Результаты и их обсуждение

Достаточно давно известная общая информация о времени нерестовых миграций отдельных рас большерецкой нерки и их конечных локациях (см. Введение) в ходе наших исследований приобретала новые, более конкретные детали. Так, по собранным данным ранняя нерка подходит к устью р. Большой с начала мая и идет вверх до конца июня, а через короткое время производителей уже можно видеть на оз. Начикинском и единично в оз. Сокоч. Небольшая часть производителей ранней расы нерестится в реках Быстрая, Карымчина, Банная и верхнем левом притоке р. Плотникова — р. Озерной. Поздняя красная идет по рекам преимущественно с июля по сентябрь и нерестится до поздней осени (в оз. Начикинском — до декабря). Рис. 2 показывает динамику и соотношение рыб в уловах.

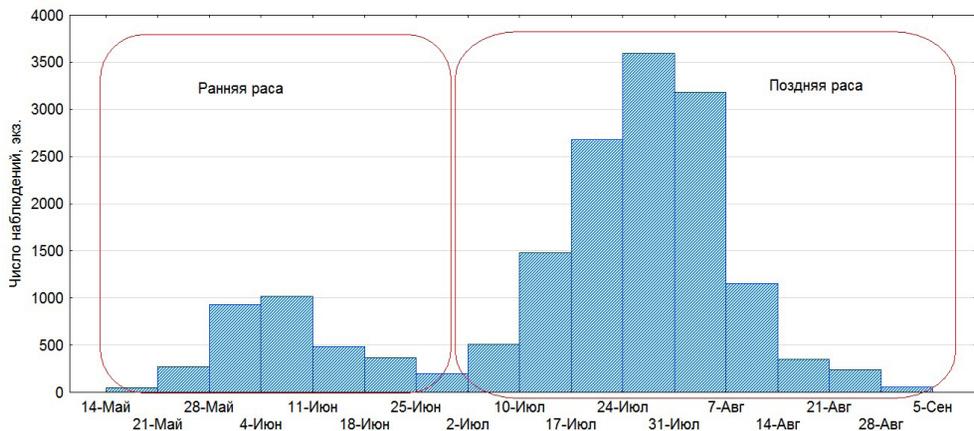


Рис. 2. Динамика встречаемости производителей большерецкой нерки в устьевых исследовательских уловах 1929–2022 гг.

Fig. 2. Dynamics of the sockeye spawners occurrence in the research catches obtained in the mouth of the Bolshaya River in 1929–2022

* Сафронов И.В. Биолого-промысловая характеристика сокращения запасов большерецких лососей и его основные причины (западное побережье Камчатки): отчет о НИР / КоТИНРО. Инв. № 1802. Петропавловск-Камчатский, 1965. 32 с.

На основе массива биологических данных, собранных в низовьях р. Большой за весь период, были построены графики изменения длины АС производителей нерки, их массы и возраста возврата для обеих рас (рис. 3), на которых хорошо заметны в целом отрицательные тренды всех показателей (особенно у ранней расы), в том числе омоложение возвращающихся рыб, что совпадает с общими тенденциями в Северной Пацифике [Quinn, 2018]. Однако при внимательном взгляде на динамику изменения длины АС и массы производителей можно интерпретировать ее не как постоянное снижение, а частично как переходы с одного уровня показателей на другой, при наличии околостационарных участков (это хорошо заметно на графиках показателей ранней нерки, рис. 3, слева). С чем это связано — попробуем разобраться в ходе анализа данных.

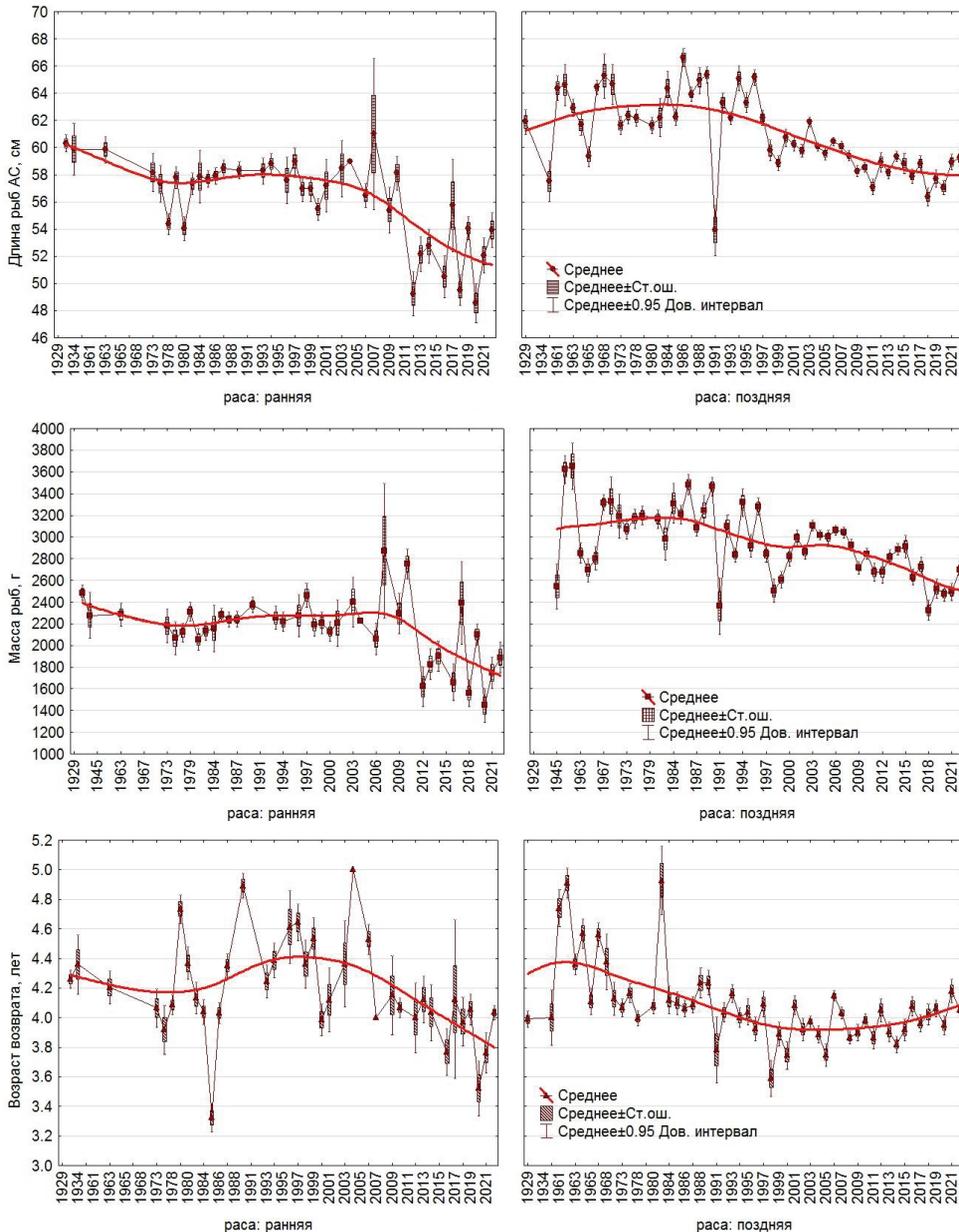


Рис. 3. Длина тела АС (17845 экз.), масса (17645 экз.) и возраст возврата (16652 экз.) ранней и поздней рас нерки р. Большой в 1929–2022 гг.

Fig. 3. Fork length (17845 ind.), weight (17645 ind.) and age of return (16652 ind.) for early and late races of sockeye salmon in the Bolshaya River in 1929–2022

Отметим, что в целом снижалась и плодовитость самок — уравнение линии аппроксимации ее тренда: $Y = 4693 - 15 \cdot X$ (отрицательный коэффициент при аргументе X свидетельствует об уменьшении функции Y). Однако не все оказалось столь однозначно и, чтобы понять происходившие на протяжении десятков лет изменения биологических характеристик, необходимо обсудить их взаимосвязи.

Известно, что размеры, массу и плодовитость производителей в заметной степени определяет их возраст, и пресноводный, и морской. В результате множественного регрессионного анализа массива биологических данных нерки р. Большой было получено следующее уравнение для зависимости длины АС производителей (L_{AC}) от их пресноводного возраста (X) и морского (Y): $L_{AC} = 42,55 - 0,68 \cdot X + 5,98 \cdot Y$, коэффициент детерминации (R^2) = 0,28 (показывает долю дисперсии, объясняемой этими переменными), критерий Фишера — $F(2,16623) = 3259$, $p < 0,0001$, стандартная ошибка оценки — 4,62. Из уравнения следует, что отрицательное влияние пресноводного возраста (коэффициент при X) на конечные размеры рыб на порядок меньше, чем положительное — морского (коэффициент при Y). Аналогичный анализ, выполненный для оценки влияния возраста (X — пресноводного, Y — морского) на массу (M) и плодовитость (Fec) производителей большерецкой нерки, дал несколько иные результаты: $M = 1632 - 193 \cdot X + 388 \cdot Y$, (R^2) = 0,16 ($p < 0,001$) и $Fec = 3055 - 346 \cdot X + 432 \cdot Y$, (R^2) = 0,06, ($p < 0,0001$), т.е. отрицательное воздействие продолжительности пресноводного возраста на конечную массу рыб лишь на 50 % меньше, чем морского, а на плодовитость самок — всего на 20 %.

Множественный регрессионный анализ отдельных выборок данных для самцов и самок ранней и поздней рас выявил, что наиболее высок коэффициент детерминации для зависимости длины АС от пресноводного и морского возраста у ранних озерных и поздних речных самцов нерки ($R^2 = 0,66$, $F(2,795) = 780,87$ $p < 0,00001$ и $R^2 = 0,51$, $F(2,773) = 409,73$ $p < 0,00001$).

Трехмерный графический анализ (методом наименьших квадратов) дал также вполне убедительные результаты, которые кратко можно обобщить и описать следующим образом: размеры производителей максимальны при их возврате после трех или четырех лет морского нагула, а минимальны у каюрок и особей, вернувшихся из океана через год (см. также ниже), практически независимо от их пресноводного возраста.

Численность особей в темпоральных и экологических группировках, по данным авиаучетов, из года в год заметно варьирует, как, впрочем, и их представительство в пробах, собираемых в ходе контрольных обловов (например, доля ранней нерки в ежегодных выборках колеблется от 0 до 100 %, в среднем ~ 22 %, а по данным авиаучетов ~ 36 %). Эти изменения наряду с вариациями представительства отдельных популяций производителей, идущих на нерест в разные локусы, а также ошибками измерений и определений являются источниками дисперсии исследуемых показателей.

Поскольку около половины рыб, данные которых использованы в этой работе, отловлено в устье и нижнем течении р. Большой, идентифицировать их происхождение (места нереста) или хотя бы экологическую форму (речную или озерную) можно только путем тщательного многомерного анализа структуры чешуи для тех особей, у которых она сохранилась на препаратах [Zaporozhets, Zaporozhets, 2000].

Приемлемым выходом в данном случае является статистический анализ биологических данных особей из так называемых «реперных» выборок, для которых известны не только раса и конкретный водоем в исследуемом речном бассейне, но и экологическая форма. Объем таких выборок, полученных в основном нами за последние ~ 20 лет, составляет около 6 тыс. экз., но, к сожалению, ранних речных особей среди всех речных всего ~ 1 %, а по данным авиаучетов их доля на речных нерестилищах ~ 23 %.

На следующем этапе анализа мы построили статистические графики (двумерные диаграммы размаха) длины АС производителей нерки, пойманных в реках Большая, Быстрая и Плотникова, а также для речной и озерной экологических форм (в бассейне в целом) в первой половине периода исследований — 1929–1968 гг. и во второй — 1969–2022 гг. (рис. 4).

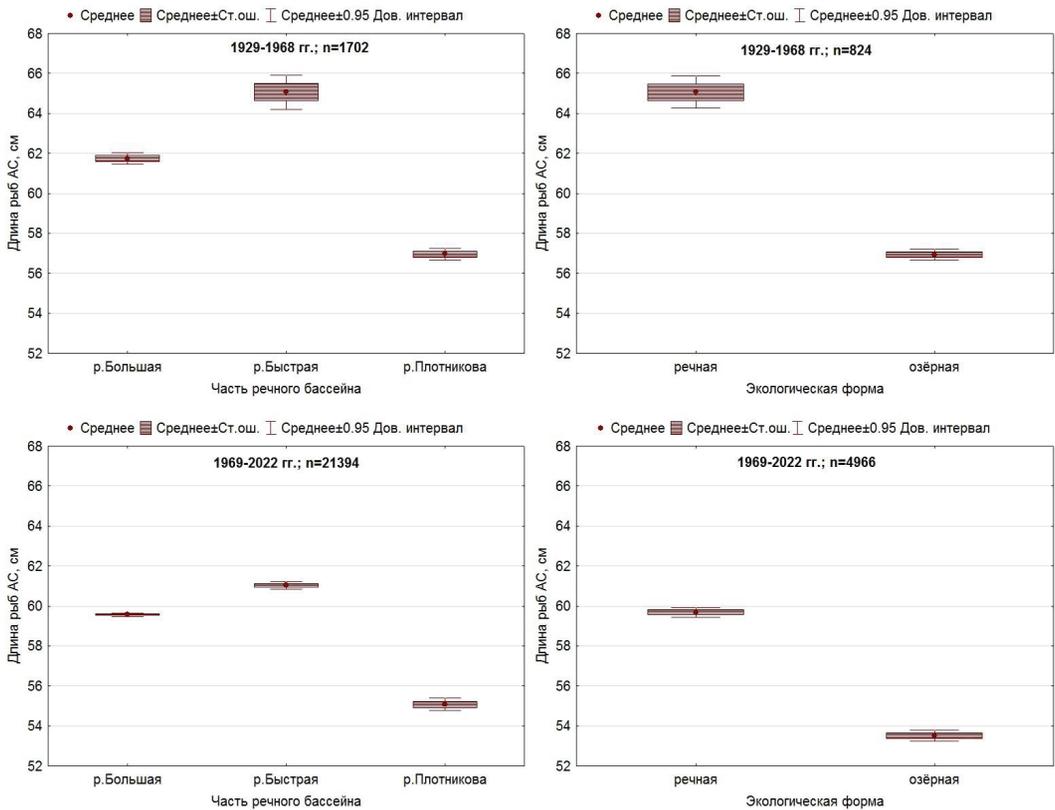


Рис. 4. Двумерные диаграммы размаха длины АС производителей нерки из рек Большая, Быстрая и Плотникова (слева), а также для речной и озерной экологических форм (справа) в начале периода исследований (вверху) и во второй половине (внизу)

Fig. 4. 2D categorized box plots for fork length of the sockeye salmon spawners from the Bolshaya, Bystraya and Plotnikova Rivers (left panels) and of the spawners belonged to the river and lake ecological forms (right panels) in the beginning of researched period (top panels) and in its second half (bottom panels)

Сравнение статистических графиков (рис. 4), во-первых, показывает, что рыбы, пойманные в р. Большой, как в начале, так и в конце периода исследований по длине тела заметно ближе к производителям речной формы, идущим на нерест в р. Быструю, чем в р. Плотникова, где большая часть нерки, особенно ранней расы, представлена озерной формой. Во-вторых, это может служить еще одним косвенным доказательством преобладания в выборках нерки из р. Большой рыб поздней речной расы. В-третьих, статистические различия по длине АС между производителями нерки из всех групп, представленных на рис. 4, и в начале, и в конце периода исследований высоко достоверны. В-четвертых, сравнение средних значений длины рыб, отловленных в первом и во втором периодах, подтверждает достоверность снижения этих показателей ($p < 0,01$) (см. также рис. 3), несмотря на то что доля наиболее крупной поздней речной нерки росла (за счет снижения подходов ранней озерной [Запорожец, Запорожец, 2022]).

Далее мы оценили степень различия основных биологических характеристик у нерки разных рас и экологических группировок в конце периода исследований (в 2013–2022 гг.) (рис. 5).

На рис. 5 можно увидеть, что длина рыб АС и масса тела у ранней озерной красной достоверно меньше ($p < 0,001$), чем у поздней озерной и речной (выборки ранней речной в этот период отсутствовали); самцы поздней озерной также мельче размером, чем поздней речной ($p < 0,001$); самцы поздней речной крупнее самок ($p < 0,0001$), а поздней озерной — мельче ($p < 0,0001$). Длительность пресноводного периода у речной

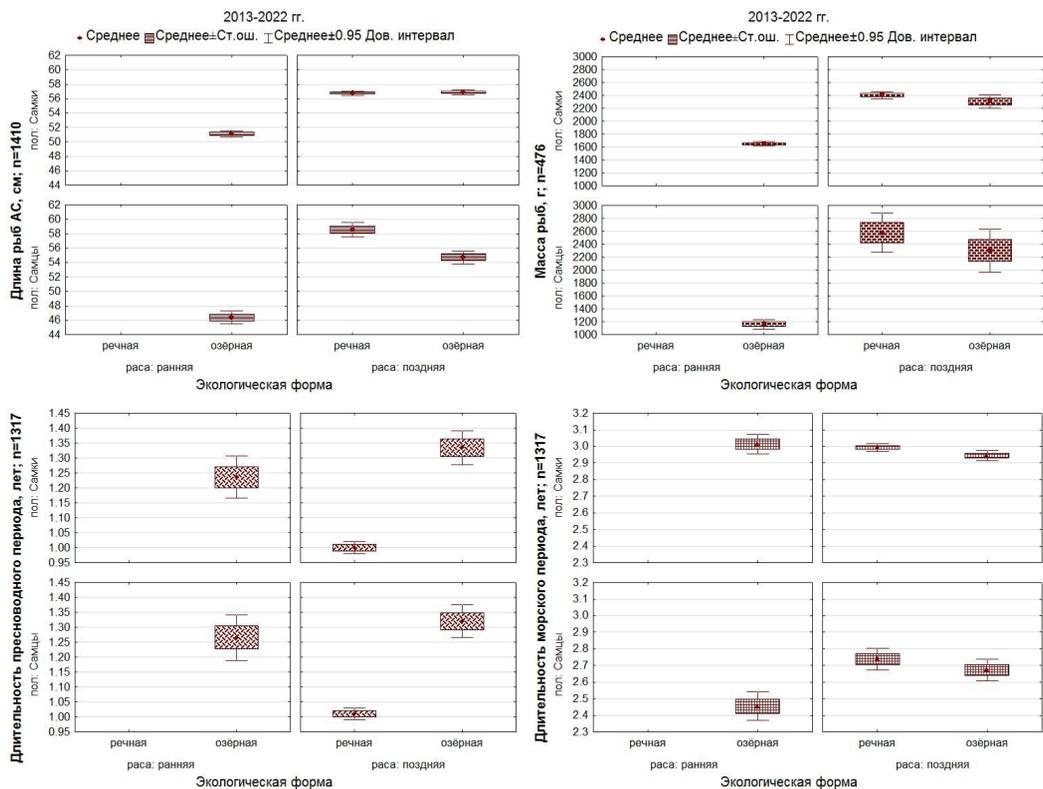


Рис. 5. Сравнение некоторых биологических характеристик у нерки разных рас и экологических группировок в конце периода исследований в 2013–2022 гг.

Fig. 5. Comparison of some biological indices for sockeye salmon of certain races and ecological groupings in the end of researched period (2013–2022)

формы заметно короче, чем у ранней и поздней озерных ($p < 0,001$), а морской нагул самый кратковременный у ранней озерной формы ($p = 0,001$) и у самцов по сравнению с самками ($p < 0,0001$); плодовитость ранних озерных самок (2714 ± 38 экз.) также минимальная ($p < 0,001$) по сравнению с поздними речными (4363 ± 58 экз.) и с поздними озерными (3945 ± 111 экз.).

Поскольку структура показателей внутри групп может сильно различаться, а ее динамика — свидетельствовать об определенных эволюционных процессах [Запорожец, Запорожец, 2022], мы выполнили частотный анализ длины рыб АС и возрастной структуры групп для двух периодов: последнего (2013–2022 гг.) и предыдущего (1929–2012 гг.).

Частотные распределения по длине тела АС в рассматриваемых группах к концу исследованного периода заметно изменились по сравнению с предыдущей его частью (рис. 6): на гистограммах размеров самок поздней речной и ранней озерной нерки правосторонняя асимметрия сменилась на левостороннюю (убавилось количество крупных рыб); диапазоны частот (а значит, и разнообразие) уменьшились у всех самок; увеличилась дистанция между модальными классами речных и озерных групп; у самцов ранней озерной формы исчезла бимодальность распределения за счет редукции его правой части — наиболее крупных особей; доля самцов также выросла.

Еще сильнее изменилась возрастная структура в группах разных рас и форм (рис. 7): у всех рыб, кроме поздних речных самцов, заметно уменьшилось количество возрастных классов (максимально — у поздних речных самок (с 11 до 5) и у ранних озерных самцов (с 8 до 4)), а следовательно, снизилась устойчивость этих

субпопуляций к элиминации по разным причинам, в том числе к антропогенному прессу; максимальным осталось разнообразие возрастных классов (7) у поздних речных и озерных самцов.

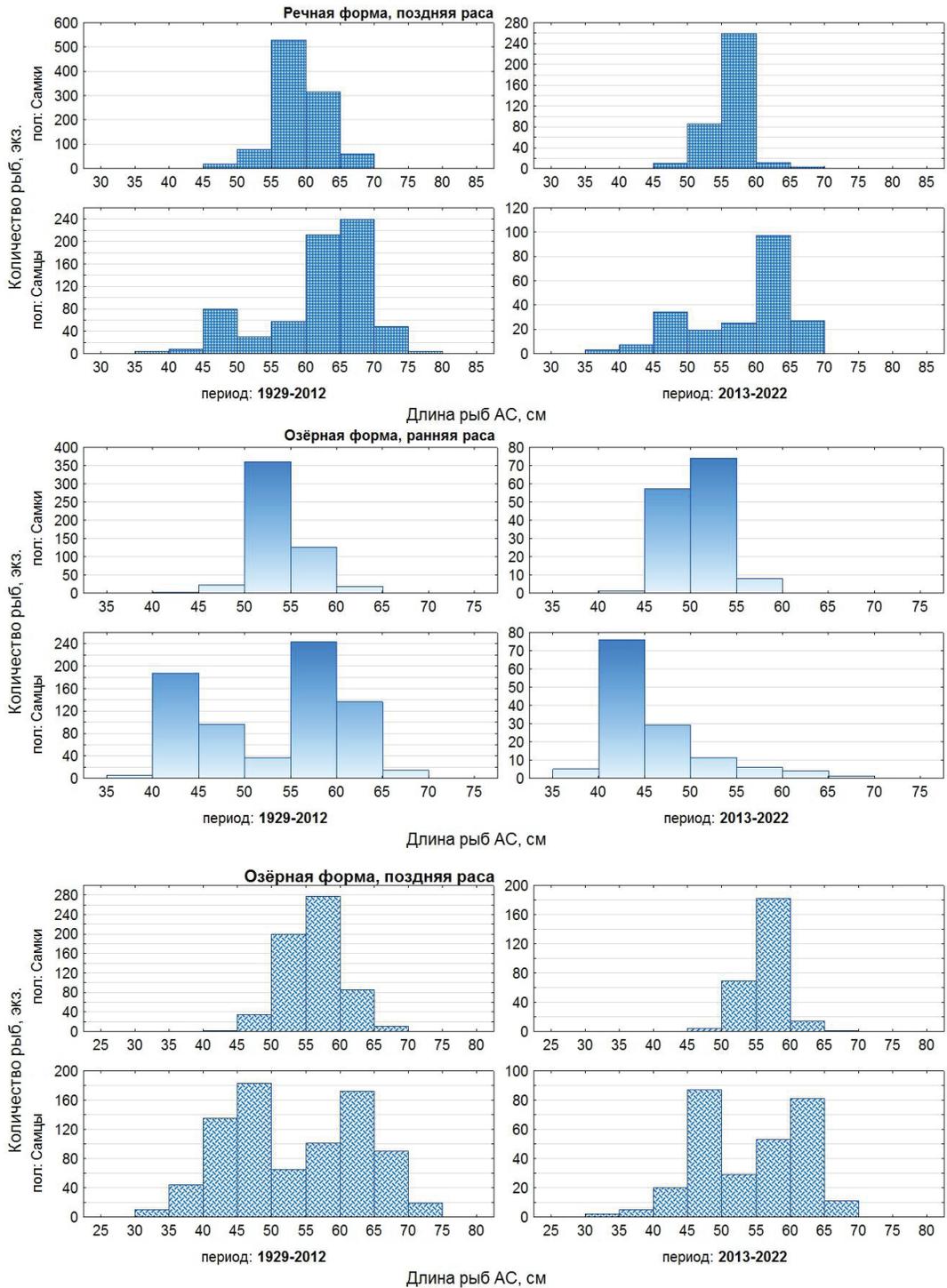


Рис. 6. Гистограммы распределения длины АС большерецкой нерки разных рас и экологических форм в 1929–2012 и 2013–2022 гг.

Fig. 6. Histograms of fork length distribution for certain races and ecological forms of sockeye salmon in the Bolshaya River for 1929–2012 and 2013–2022

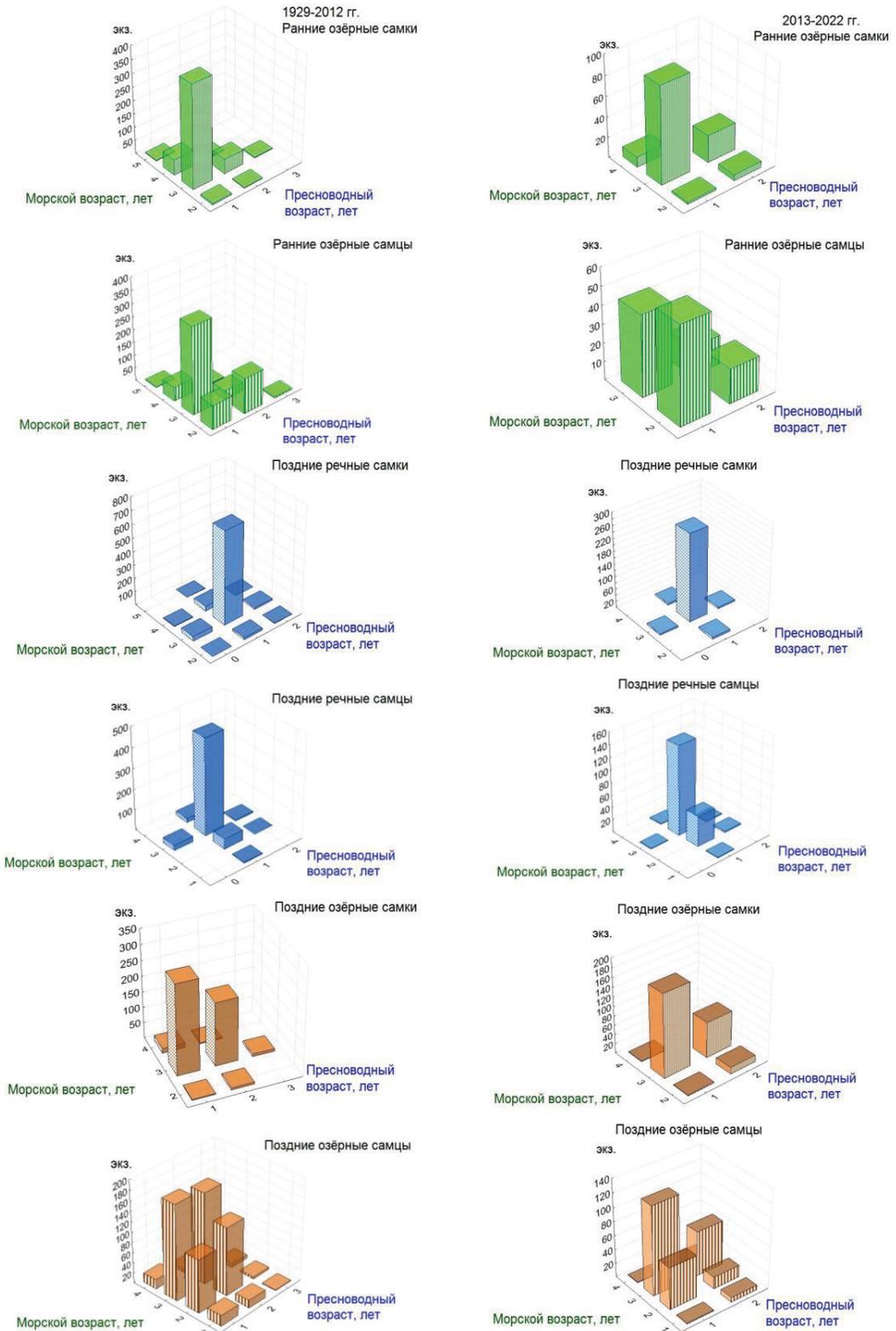


Рис. 7. Трехмерные гистограммы возрастной структуры большерецкой нерки разных рас и экологических форм в 1929–2012 гг. (слева) и 2013–2022 гг. (справа)

Fig. 7. 3D histograms of age structure for certain races and ecological forms of sockeye salmon in the Bolshaya River for 1929–2012 (left panel) and 2013–2022 (right panel)

Описанные нами ранее экотипы озерной формы нерки из оз. Начикинского (озерный, ключевой и ручьевой [Запорожец, Запорожец, 2022]) вместе с речной формой и соответствующим речным экотипом потребовали отдельного сравнения на уровне бассейна р. Большой, хотя бы по основным характеристикам: длине рыб АС, возрасту, плодовитости и полу (табл. 2). В результате выяснено, что ручьевые самцы ранней расы по длине АС меньше самок ($p < 0,0001$), дольше живут в пресной воде и меньше — в морской ($p < 0,0001$), а у рыб поздней расы самые крупные — речные самцы и самки, а самые мелкие — ручьевые, соответственно, плодовитость первых больше, чем вторых ($p < 0,01$); пресноводный возраст минимален у поздней речной нерки, а максимален — у ключевых самцов ($p < 0,01$); морской возраст поздних речных самцов больше, чем ручьевых ($p < 0,0001$), и всех самок — по сравнению с самцами ($p < 0,0001$), кроме ключевого экотипа (из-за небольших выборок).

Таблица 2

Статистические значения длины тела АС, пресноводного и морского возраста, плодовитости (среднее \pm ст. ош.; n, экз.) разных рас и экотипов большерецкой нерки в 2002–2022 гг.

Table 2

Statistic parameters (average value \pm standard error; n — number of specimens) of fork length, freshwater and marine age, and fecundity for certain races and ecotypes of sockeye salmon in the Bolshaya River in 2002–2022

Раса, пол, экотип	Длина АС, см	Пресноводный возраст, лет	Морской возраст, лет	Плодовитость, экз.
Ранняя, самки				
Озерный	55,8 \pm 0,9; 5	1,80 \pm 0,20; 5	3,00 \pm 0,00; 5	
Ручьевой	53,3 \pm 0,2; 277	1,34 \pm 0,03; 267	3,00 \pm 0,02; 267	2777 \pm 41; 134
Ключевой	51,0 \pm 0,0; 1	2,00 \pm 0,00; 1	3,00 \pm 0,00; 1	
Речной	52,3 \pm 0,6; 6	1,67 \pm 0,21; 6	3,00 \pm 0,00; 6	2751 \pm 110; 6
Ранняя, самцы				
Озерный	46,9 \pm 2,2; 10	1,10 \pm 0,10; 10	2,10 \pm 0,10; 10	
Ручьевой	47,8 \pm 0,3; 461	1,51 \pm 0,03; 414	2,33 \pm 0,02; 414	
Ключевой	44,5 \pm 0,5; 2	2,00 \pm 0,00; 2	2,00 \pm 0,00; 2	
Речной	45,0 \pm 0,6; 3	1,33 \pm 0,33; 3	2,33 \pm 0,33; 3	
Поздняя, самки				
Озерный	56,8 \pm 0,2; 255	1,33 \pm 0,03; 248	2,97 \pm 0,01; 248	3100 \pm 220; 4
Ручьевой	54,6 \pm 0,2; 190	1,36 \pm 0,04; 192	2,97 \pm 0,02; 192	3020 \pm 98; 54
Ключевой	55,4 \pm 0,6; 36	1,57 \pm 0,08; 35	3,00 \pm 0,00; 35	3695 \pm 604; 4
Речной	57,4 \pm 0,1; 927	1,00 \pm 0,01; 851	3,02 \pm 0,01; 851	4545 \pm 48; 266
Поздняя, самцы				
Озерный	52,7 \pm 0,5; 382	1,35 \pm 0,03; 325	2,54 \pm 0,04; 325	
Ручьевой	50,2 \pm 0,4; 277	1,54 \pm 0,03; 272	2,45 \pm 0,03; 272	
Ключевой	50,7 \pm 0,6; 55	1,96 \pm 0,04; 46	2,80 \pm 0,06; 46	
Речной	59,7 \pm 0,3; 628	1,00 \pm 0,01; 591	2,83 \pm 0,02; 591	

Возвращаясь к вопросу о причинах уменьшения размеров, массы, плодовитости и возраста возврата производителей в общем массиве биологических данных, собранных в низовьях р. Большой за весь период исследований, попробуем понять тенденции изменений показателей для отдельных групп, полученные на основе реперных выборок. Однако все же следует иметь в виду, что усредненные характеристики совокупности локальных групп лососей не идентичны тем, что определены в устье главной реки, где представлены все популяции и еще не прошел селективный отбор рыб с помощью браконьерских и иных сетей.

Поскольку выше было показано, что конечные значения важнейших характеристик идущих на нерест производителей заметно зависят от продолжительности морского

возраста, а возраст этот — величина дискретная, мы выполнили его частотный анализ по всем возрастным подгруппам за два периода — 1929–2012 и 2013–2022 гг. В результате было определено, что доля рыб с морским возрастом 1 и 2 во второй период увеличилась в 1,5–3,5 раза во всех группах (кроме поздних озерных самцов, у которых она уменьшилась), т.е. в основном происходило заметное омоложение возврата.

Затем в модуле «Внутригрупповые статистики и корреляции» программы Statistica были построены графические матрицы с диаграммами размаха длины АС рыб для каждой подгруппы морского возраста (AgS 1-4) в анализируемых группах (рис. 8).

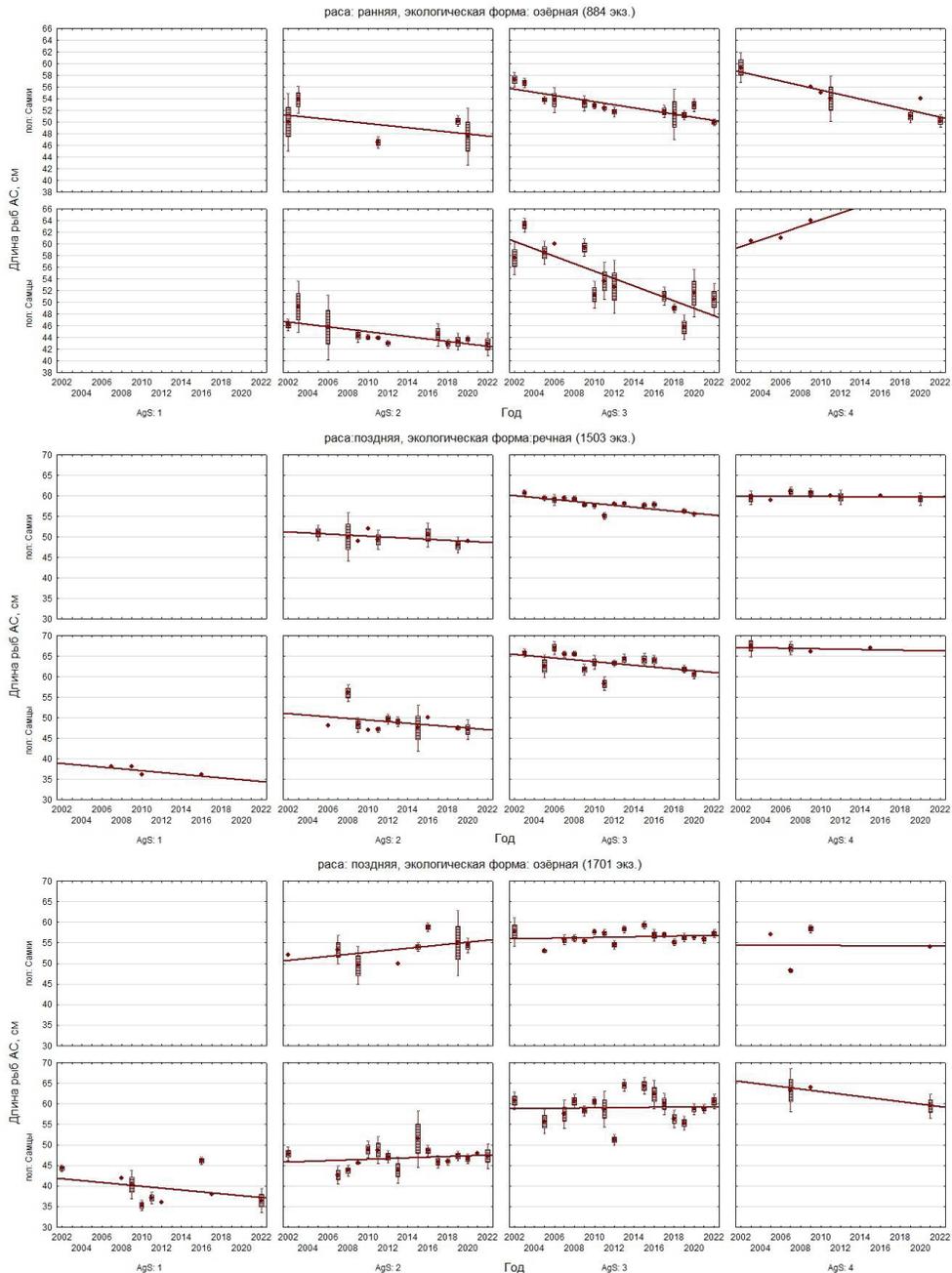


Рис. 8. Изменения длины тела АС большерецкой нерки разных рас и экологических форм в подгруппах морского возраста (AgS 1-4) в 2002–2022 гг.

Fig. 8. Dynamics of fork length for certain races and ecological forms in subgroups of marine age (AgS 1-4) of sockeye salmon in the Bolshaya River in 2002–2022

На рис. 8 можно увидеть, что размеры озерных самцов и самок ранней расы и речных поздней в основном по годам уменьшаются, а озерных поздней расы — растут либо мало меняются (за исключением поздних озерных самцов, возвращающихся после 1 и 4 лет морского нагула, у которых размеры тоже понижаются). Отсюда следует, что дрейф конечных размеров (и массы) может определяться не только возрастом созревания и возврата с моря, но и другими факторами. В их числе в первую очередь надо рассмотреть пресноводный возраст, который не только играет прямую негативную роль в определении конечной массы и плодовитости производителей (см. выше), но и косвенную, влияя на продолжительность морского периода ($R = -0,11$, $p < 0,001$): чем дольше нагуливается молодь в пресной воде, тем крупнее скатывающиеся в море смолты и тем скорее они созревают для возврата на нерест [Quinn, 2018]; мелкие же рано скатившиеся смолты быстро растут и дольше нагуливаются в море, возвращаясь более крупными, а самки — плодовитыми [Крогиус, 1960].

Ранее мы определили [Запорожец и др., 2013], что размеры возвращающихся в р. Большую производителей кеты, нерки, кижуча и чавычи в 1990–2012 гг. уменьшались (в последующий период тенденция не изменилась). При этом возраст возврата (и морского нагула) у кеты рос, у нерки — в основном уменьшался, у кижуча — мало менялся. Причем размеры производителей кеты и нерки уменьшались во всех возрастных группах, т.е. независимо от времени нахождения рыб в море. Похожие процессы происходили с размерами и массой рыб тех же видов на юго-востоке Камчатки, в реках Авача и Паратунка в 1993–2019 гг. [Запорожец, Запорожец, 2020]. Связать все это с долговременным уменьшением кормовых ресурсов в местах нагула лососей довольно трудно: по данным С.В. Найденко с соавторами [2022] обследования верхней эпипелагиали Командорской и западной части Алеутской котловин и наваринского района в 1986–2020 гг. свидетельствуют о значительных запасах кормовых планктонных ресурсов для рыб и кальмаров, а степень выедания продукции зоопланктона в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки в 2004–2018 гг. составила в среднем около 4 % [Найденко, 2022], т.е. запасы зоопланктона многократно превосходили потребности всего нектона (и лососей в том числе). Тем не менее корреляционный анализ межгодовой изменчивости подходов и массы тела производителей горбуши нечетного поколения, выполненный нами по данным, представленным С.В. Найденко и А.А. Сомовым [2022, рис. 7], показал достоверную отрицательную связь между ними в 2002–2020 гг.: $R = -0,81$, $p < 0,01$. Однако по мнению этих авторов «... в годы нагула высокочисленных поколений горбуши некормовые условия являются определяющими при формировании ее продукционных показателей» [Найденко, Сомов, 2022, с. 53].

Затем мы посчитали корреляции между численностью подходов нерки к устью р. Большой в 2002–2020 гг. и длиной рыб АС: $R = -0,83$, $p < 0,0001$, а также массой этих производителей: $R = -0,85$, $p < 0,0001$ (рис. 9), которые оказались еще выше и достовернее, чем для нечетного поколения горбуши за тот же период.

К возможным причинам, корректирующим эффективность потребления кормовых ресурсов и, соответственно, скорость роста лососей в морских водах при изменении численности нагуливающих рыб, можно отнести, например, резкие колебания температуры, солености, турбулентности океана в последние десятилетия [Хен, Заволокин, 2015]. В частности, авторы цитируемой работы сделали вывод, что в результате изменения циркуляции вод в Беринговом море в 2007–2011 гг. по сравнению с 2002–2006 гг. снизилась численность неполовозрелой кеты, нерки и чавычи в западной части моря, а в 2012 г. после обратной смены циркуляции обилие лососей вернулось к прежнему уровню. Эта ситуация может вполне адекватно объяснить резкое увеличение размеров и массы ранней большерецкой нерки в 2007–2011 гг., а затем их снижение в 2012 г. (см. рис. 3).

Кроме этого, вполне вероятно, что и уменьшение размеров производителей, и их омоложение явились последствием значительного браконьерского изъятия лососей в р. Большой, в первую очередь крупных особей, в 1990–2000-е гг. [Запорожец, Запорожец, 2005, 2007]. Подтверждением могут служить данные о том, что интенсивный

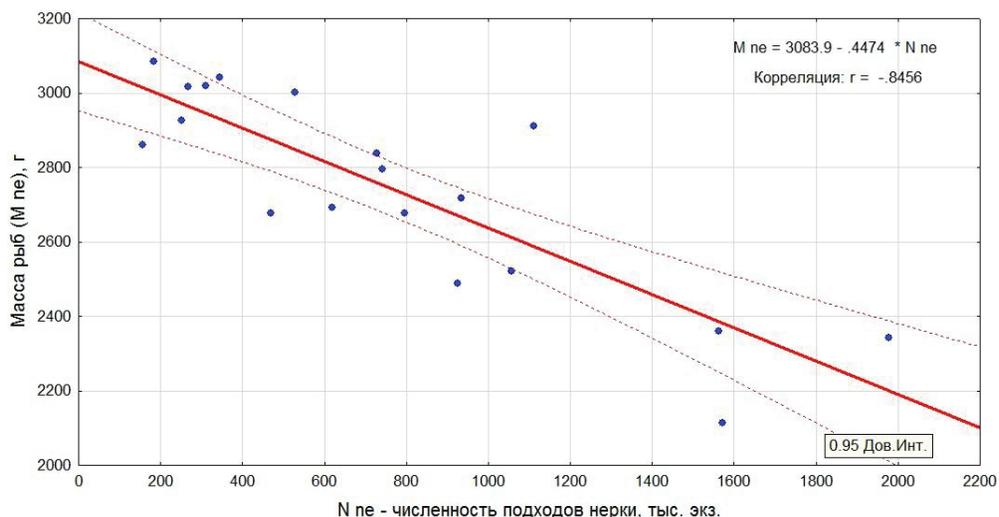


Рис. 9. Корреляция между численностью подходов нерки к устью р. Большой и массой этих производителей в 2002–2020 гг.

Fig. 9. Relationship between the number of sockeye spawners approaches to the mouth of the Bolshaya River and their weight in 2002–2020

промысел способствует не только уменьшению численности, но и смещению сроков нереста на более позднее время, измельчанию рыб и омоложению стад, при этом мелкие самцы имеют максимальный уровень гетерозиготности, а значит, и преимущества при выживании потомства [Алтухов, Варнавальская, 1983].

В бассейне р. Большой, кроме нерки естественного воспроизводства, есть и небольшая доля особей искусственного происхождения с двух лососевых рыбозаводов (ЛРЗ): Малкинского (МЛРЗ) — на р. Быстрой и «Озерки» (ОЛРЗ) — на р. Плотникова.

Тренды длины АС заводских рыб, возвращавшихся к обоим заводам в 1996–2022 гг., отрицательны (МЛРЗ: $Y = 63,9143 - 0,1688 \cdot X$, ОЛРЗ: $Y = 63,2715 - 0,0518 \cdot X$), подобно тому, что мы наблюдаем у дикой нерки в р. Быстрой ($Y = 64,2013 - 0,2845 \cdot X$), исходной популяции для обоих ЛРЗ, в отличие от поздней начикинской нерки, идущей в те же сроки в исток р. Плотникова, размеры которой в целом растут ($Y = 51,7338 + 0,1683 \cdot X$). Средний возраст возврата нерки Малкинского ЛРЗ — $3,12 \pm 0,01$ года, ЛРЗ «Озерки» — $3,95 \pm 0,01$ года (и те и другие проводят в море около трех лет).

Возрастная структура возврата заводской нерки включает 11 классов, в отличие от диких особей, у которых их 19, а значит, выше и устойчивость к антропогенным угрозам. Поэтому рыбы, выращенные в искусственных условиях, вносят негативный вклад в упрощение возрастной структуры возврата и снижение его продуктивных свойств.

Есть еще один важный аспект анализируемого массива данных, который касается как биологических характеристик, так и численности подходов нерки к устью р. Большой, в связи с существующей точкой зрения, что в уловах приустьевых морских неводов значительную долю составляет проходная нерка стада оз. Курильского [Коновалов, 1971; Антонов и др., 2007]. Этот тезис не поддержал А.В. Бугаев [2002], затем опровергли и мы на материалах 2000–2011 гг. [Запорожец, Запорожец, 2013]. Анализ данных возрастной структуры нерки р. Большой за 1932–2015 гг. дал еще более четкий ответ: если у нерки оз. Курильского пресноводный возраст представлен на 97 % группами 2+, 3+ [Дубынин, Травин, 2020*], то у большерецкой — на 87 % группами 0+ и 1+; а в морских уловах близ устья р. Большой последние две группы составляют ~ 91 % (рис. 10).

* Дубынин В.А., Травин С.А. Характеристика промысла и биологическая характеристика смолтов и половозрелой нерки стада р. Озерная в 2020 г.: отчет о НИР / КамчатНИРО. Инв. № 9055. Петропавловск-Камчатский, 2020. 37 с.

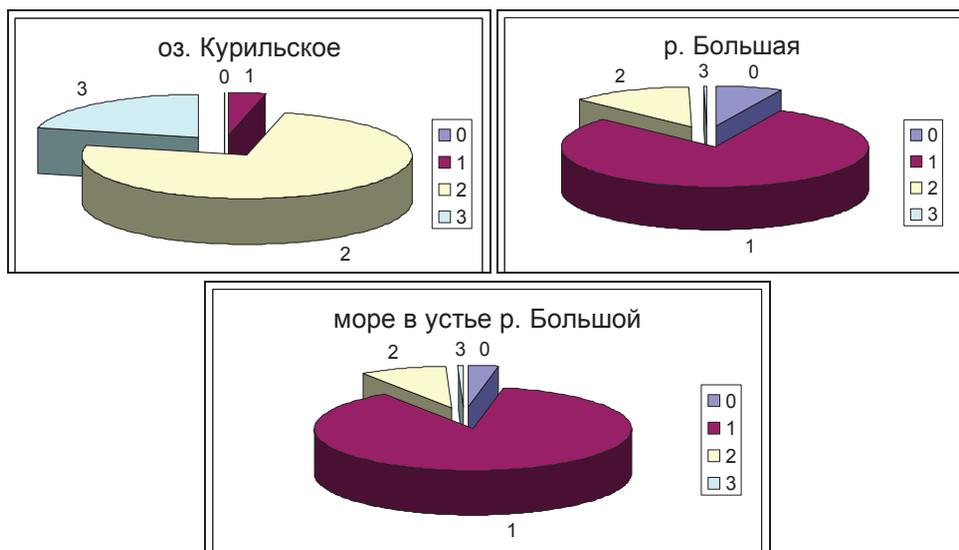


Рис. 10. Структура пресноводного возраста в выборках производителей нерки из оз. Курильского (3820 экз.) в 2011–2020 гг., р. Большой (14515 экз.) и морских неводов близ устья р. Большой (2183 экз.) в 1932–2015 гг.

Fig. 10. Structure of freshwater age in samples of sockeye salmon spawners from Lake Kuril'skoye (3820 ind. collected in 2011–2020), from the Bolshaya River (14515 ind.), and from the sea adjacent to the Bolshaya River mouth (2183 ind.) collected in 1932–2015

Структура пресноводного возраста красной в морских уловах близ устья р. Большой за весь период исследований содержит даже меньше рыб, скатившихся двух- и трехгодовиками (~ 9 %), чем в речных выборках (~ 13 %), что никак не подтверждает гипотезу о наличии заметного количества нерки оз. Курильского в приловах из неводов в морском прибрежье устья р. Большой: в соответствии с долевым критерием Фишера ее вероятность составляет $p < 0,00001$.

Численность нерки в бассейне р. Большой подвержена значительным колебаниям (рис. 11). По мнению Р.С. Семко [1954], флуктуации уловов нерки и кижуча находятся в противофазе с подходами более многочисленных видов — горбуши и кеты (по чисто техническим причинам), а изменения численности подходов нерки (как и других видов) во многом обусловлены выживаемостью конкретных поколений в локальных популяциях. Характерно, что в последние десятилетия был введен запрет на промышленный лов ранней нерки наряду с чавычей.

Отметим четыре больших «волны» увеличения уловов нерки (с периодом около 30 лет), первая из которых заканчивается в начале 1940-х гг., вторая — в начале 1970-х гг. (под давлением японского дрейфтерного промысла [Леванидов и др., 1970; Куклина, 2017]), третья — в начале 2000-х гг. (в связи с массовым браконьерством [Запорожец, Запорожец, 2007]) и резко переходит к невиданному доселе подъему, продолжающемуся и поныне (рис. 11). Последний подъем касается также и большерецкой кеты, как и в целом численности запасов горбуши, нерки и кеты в российских водах [Темных и др., 2019]. Стоит отметить тот факт, что на протяжении значительного периода времени (как минимум с 1958 по 2003 г.) пропуск нерки на нерест по большей части превышал вылов (обеспечивая возвраты). С 2004 г. ситуация кардинально поменялась. Средняя кратность воспроизводства нерки р. Большой с 1957 по 2001 г. составила 2,3, а в 2002–2016 гг. — 21,0 (в 9 раз больше). Лишь начиная с 2017 г. учетные авианаблюдателями заходы нерки на нерестилища стали расти, но не так быстро, как уловы. Промысловое изъятие особей поздней расы в последние двадцать лет составляет в среднем 89 %. Наблюдается явный недоучет заходящих на нерест производителей в последний период, связанный, в частности, с недостаточным финансированием авиаучетных работ.

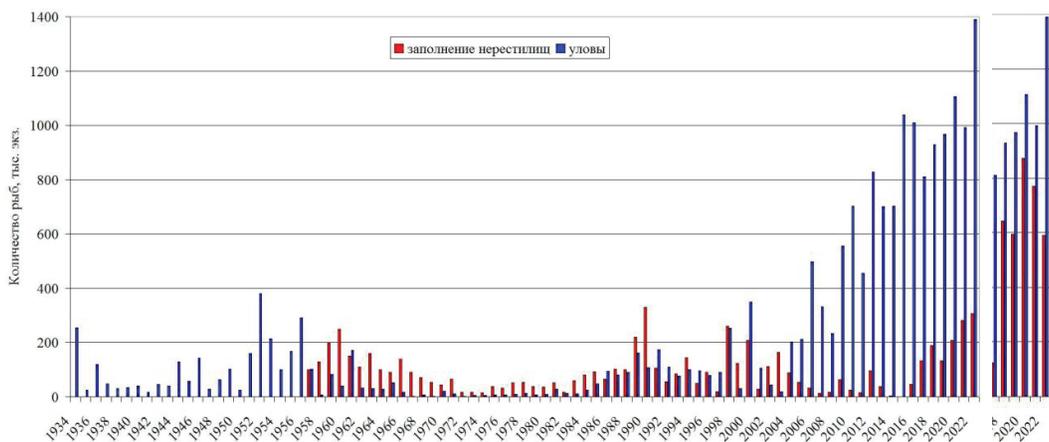


Рис. 11. Уловы нерки в 1934–2022 гг. и заходы ее на нерест в бассейн р. Большой (тыс. экз.) по данным авиаучетов в 1957–2022 гг. (слева) и в 2018–2022 гг. — по данным авиаучетов и съемок с БПЛА на оз. Начикинском (фрагмент справа)

Fig. 11. Catches of sockeye salmon in 1934–2022 and their escapement to the Bolshaya River basin in 1957–2022, by aerial counts (left panel) and summary to the Bolshaya River and Lake Nachikinskoye in 2018–2022, by aerial and UAV counts (right panel), 10^3 ind.

Доказательством тому служит правый фрагмент графика (рис. 11), при построении которого использованы данные относительно частых съемок с БПЛА [Запорожец, Запорожец, 2022] вместо редких авиаучетных данных по нерке оз. Начикинского. Ясно, что первые восполняют недостаток информации лишь на этом конкретном водоеме, хоть и весьма значимом.

В связи с вышесказанным стоило бы рекомендовать внедрение новых методов учета лососей на нерестилищах (с помощью БПЛА), соответствующего оборудования и программного обеспечения, а также поиск источников финансирования этих работ, очень важных и нужных в научном и практическом отношениях.

Есть еще одно соображение, связанное с анализом данных по численности вылова и пропуска нерки на нерест: ее уловы в 2022 г. достигли 1 млн 400 тыс. экз., заметно превысив средний уровень вылова за 2016–2021 гг. (~ 1 млн экз.). Однако количество поздней красной, нерестовавшей в Начикинском озере в том же 2022 г., уменьшилось почти в 7 раз по сравнению со средними подходами 2018–2021 гг. Можно предположить, что отчасти к таким последствиям привел повышенный вылов поздней начикинской нерки во время ее захода в р. Большую (и выше по течению), хотя нельзя исключить и другие причины, например, высокую температуру воды на озерных нерестилищах (16 °C) в период ее массового нереста в сентябре 2022 г. Для поиска ответов на эти и другие возникшие вопросы необходимы дальнейшие изыскания.

Выводы

Исследования подтверждают, что в бассейне р. Большой нерка представлена двумя экологическими формами — озерной (преимущественно из оз. Начикинского и немного из оз. Сокоч) и речной (из отдельных притоков — Быстрая, Карымчина, Банная и др.), состоящими, в свою очередь, из ранней и поздней рас. Ранняя нерка идет в реку с мая до июля, поздняя — в июле-августе и нерестится до зимы. В выборках из р. Большой преобладает поздняя речная нерка, нерестящаяся преимущественно в р. Быстрой, а в р. Плотникова доминирует озерная нерка.

Анализ данных, собранных в период 1929–2022 гг., позволил оценить некоторые долговременные тенденции важнейших биологических характеристик нерки, нерестующей в бассейне р. Большой. В частности, омоложение возвращающихся рыб, уменьшение их размеров, массы и плодовитости.

Сравнение ряда биологических характеристик у нерки разных рас и экологических группировок в конце периода исследований (в 2013–2022 гг.) показало, что длина рыб АС и масса тела ранней озерной красной достоверно меньше, чем поздней озерной и речной; самцы поздней озерной нерки мельче размером, чем поздней речной; самцы поздней речной крупнее самок, а поздней озерной — мельче; длительность пресноводного периода у речной формы заметно короче, чем у ранней и поздней озерных, а морской нагул самый кратковременный у ранней озерной формы и у самцов по сравнению с самками; плодовитость ранних озерных самок также минимальная по сравнению с поздними речными и с поздними озерными.

Частотные распределения по длине тела в рассматриваемых группах к концу исследованного периода (2013–2022 гг.) изменились по сравнению с предыдущей его частью (1929–2012 гг.): на гистограммах самок поздней речной и ранней озерной нерки правосторонняя асимметрия сменилась на левостороннюю; диапазоны частот уменьшились у всех самок; увеличилась дистанция между модальными классами речных и озерных групп; у самцов ранней озерной формы уменьшилось количество наиболее крупных особей; доля самцов также выросла.

Еще сильнее изменилась возрастная структура в группах разных рас и форм: у всех рыб, кроме поздних речных самцов, заметно уменьшилось количество возрастных классов и, следовательно, снизилась устойчивость этих субпопуляций к элиминации по разным причинам, в том числе к антропогенному прессу; максимальным осталось разнообразие возрастных классов у поздних речных и озерных самцов.

При сравнении основных характеристик нерки из разных экотипов было показано, что ручьевые самцы ранней расы по длине АС меньше самок, дольше живут в пресной воде и меньше в морской, а у рыб поздней расы самые крупные — речные самцы и самки, а самые мелкие — ручьевые, соответственно, плодовитость первых больше, чем вторых; пресноводный возраст минимален у поздней речной нерки, а максимален — у ключевых самцов; морской возраст поздних речных самцов больше, чем ручьевых и всех самок по сравнению с самцами.

Доля нерки, вернувшейся после одного и двух лет морского нагула, в 2013–2022 гг. по сравнению с предыдущим периодом увеличилась в разы во всех группах (кроме поздних озерных самцов, у которых она уменьшилась), т.е. в основном происходило заметное омоложение возврата.

Конечные размеры (масса и плодовитость) нерки существенно зависят как от продолжительности пресноводного и морского нагула (особенно у ранних озерных и поздних речных самцов), так и от других факторов, включая их обеспеченность пищей при увеличении плотности рыб, а также гидрологических и иных условий обитания в океане.

Размеры тела заводских производителей красной, возвращавшихся к обоим большерецким ЛРЗ в 1996–2022 гг., уменьшались, как и в исходной популяции (у дикой нерки в р. Быстрой), в отличие от начикинской поздней озерной нерки, идущей в те же сроки в исток р. Плотникова, размеры которой в целом росли. Средний возраст возврата нерки к Малкинскому ЛРЗ меньше, чем к ЛРЗ «Озерки».

Структура пресноводного возраста нерки в морских выборках близ устья р. Большой за весь период исследований близка к таковой из речных выборок и содержит ~ 9 % рыб, скатившихся двух- и трехгодовиками, что не соответствует гипотезе о наличии заметного количества нерки из оз. Курильского в прилове из неводов в морском прибрежье устья р. Большой.

В исследованный период численность подходов нерки волнообразно менялась и к его концу превысила среднее значение до 2000 г. в 6–7 раз, а в 2022 г. — более чем на порядок, причем средняя кратность воспроизводства в XXI в. по сравнению со второй половиной XX в. увеличилась в 9 раз (за счет недоучета заходов на нерест).

Рекомендуем наряду с оперативным регулированием промысла и увеличением количества авианаблюдений внедрение беспилотных методов учета лососей на нерестилищах со съемкой рыб в автоматическом режиме.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Приносим благодарность за помощь при проведении полевых работ сотрудникам лаборатории динамики численности лососей (позже — лаборатории лососевых рыб).

The authors are thankful to the staff of the Salmon Population Dynamics Laboratory (later the Salmon Fish Laboratory) for their assistance in field works.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и институциональные принципы использования животных (рыб) были соблюдены.

All applicable international, national and institutional principles for the use of animals (fish) have been observed.

Список литературы

Алтухов Ю.П., Варнавская И.В. Адаптивная генетическая структура и ее связь с внутривидовой дифференциацией по полу, возрасту и скорости роста у тихоокеанского лосося — нерки, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика. — 1983. — Т. 19, № 5. — С. 796–807.

Антонов Н.П., Бугаев В.Ф., Погодаев Е.Г. Биологическая структура и динамика численности двух стад нерки *Oncorhynchus nerka* западной Камчатки — рек Палана и Большая // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 150. — С. 137–154.

Бугаев А.В. К вопросу о возможном перехвате части стад нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum (Salmonidae) р. Озерной и р. Камчатки ставными неводами в некоторых районах прибрежной зоны восточной и западной Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тих. океана. — 2002. — Вып. 6. — С. 192–202.

Бугаев В.Ф., Остроумов А.Г., Непомнящий К.Ю., Маслов А.В. Некоторые особенности биологии нерки *Oncorhynchus nerka* р. Большой (западная Камчатка) и факторы, влияющие на ее биологические показатели // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 758–776.

Запорожец Г.В., Запорожец О.М. Лососевые рыбозаводы Дальнего Востока в экосистемах северной Пацифики: моногр. — Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2011. — 268 с.

Запорожец Г.В., Запорожец О.М. Состояние запасов тихоокеанских лососей в бассейнах рек Авачинской Губы (юго-восточная Камчатка) в 1985–2019 гг. // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 2. — С. 334–363. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-334-363.

Запорожец Г.В., Запорожец О.М. Характеристика производителей тихоокеанских лососей разного происхождения в бассейне р. Большой (западная Камчатка) // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток: ТИНРО-центр, 2006. — С. 187–191.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Браконьерский промысел лососей в водоемах Камчатки: учет и экологические последствия. — Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2007. — 60 с.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Использование фото- и видеосъемки для оценки количества производителей лососей на нерестилищах и путях их миграций: некоторые методические подходы // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2017. — Вып. 47. — С. 77–90.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Методика учета браконьерского изъятия лососей, входящих на нерест // Вопр. рыб-ва. — 2005. — Т. 6, № 4(24). — С. 791–796.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Оценка запасов кеты, нерки и кижуча в бассейне реки Большой (западная Камчатка) в 2015 г. // Бюл. № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток: ТИНРО-центр, 2015. — С. 62–66.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Производители нерки в бассейне Начикинского озера (юго-западная Камчатка): биология и численность // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 351–368. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-351-368. EDN: FCHNIW.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Структура запасов нерки бассейна р. Большой (Западная Камчатка) в период 1986–2012 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих

морей : докл. 12 и 13-й междунар. науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2013. — С. 107–116.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Зорбиди Ж.Х. Динамика численности и биологические характеристики тихоокеанских лососей реки Большой (западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 38–68.

Коновалов С.М. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) : моногр. — Л. : Наука, 1971. — 229 с.

Крогиус Ф.В. Темп роста и возрастные группировки красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в море // Вопр. ихтиол. — 1960. — № 16. — С. 67–88.

Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем (из работ Камчатского отделения ТИНРО) : Изв. ТИНРО. — 1937. — Т. 9. — 157 с.

Кузнецов И.И. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей : Изв. ТОНС. — 1928. — Т. 2, вып. 3. — 196 с.

Куклина А.С. Японский дрейфтерный промысел на Дальнем Востоке и российско-японские отношения в сфере рыболовства // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Серия: История. — 2017. — Т. 19. — С. 101–113.

Леванидов В.Я., Зорбиди Ж.Х., Николаева Е.Т. Современное состояние запасов тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 73. — С. 3–24.

Найденко С.В. Трофодинамика nektonных сообществ верхней эпипелагиали северо-западной части Тихого океана и западной части Берингова моря : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2022. — 47 с.

Найденко С.В., Сомов А.А. Многолетняя динамика кормовой базы и пищевой обеспеченности nekтона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря. Сообщение 2. Пищевая обеспеченность nekтона // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 1. — С. 34–60. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-34-60. EDN: HLBPEX.

Найденко С.В., Сомов А.А., Кузнецова Н.А., Шебанова М.А. Многолетняя динамика кормовой базы и пищевой обеспеченности nekтона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря. Сообщение 1. Состав и обилие зоопланктона и мелкоразмерного nekтона // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 1. — С. 3–33. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-3. EDN: QANQTX.

Правдин И.Ф. Очерк западнокамчатского рыболовства в связи с общими вопросами дальневосточной рыбопромышленности // Изв. ТОНС. — 1928. — Т. 1, вып. 1. — С. 169–266.

Семко Р.С. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 3–109.

Темных О.С., Шевляков Е.А., Канзепарова А.Н. Дальневосточная лососевая путина — 2019 // Бюл. № 14 изучения лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2019. — С. 3–22.

Хен Г.В., Заволокин А.В. Перемена в циркуляции вод и ее значение в распределении и обилии лососей в западной части Берингова моря в начале 21-го столетия // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 181. — С. 95–115.

Коо T.S.Y. Age and growth studies of red salmon scales by graphical means // Studies of Alaska red salmon. — Seattle : Univ. of Washington Press, 1962. — P. 53–121.

Quinn T.P. The Behavior and Ecology of Pacific Salmon and Trout. Second edition. — Seattle : Univ. of Washington Press, 2018. — 562 p.

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Using the Coordinates of some Character Points of Scales for Differentiation of Pacific Salmon Stocks // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. — 2000. — Vol. 2. — P. 325–329.

References

Altukhov, Yu.P. and Varnavskaya, I.V., Adaptive genetic structure and its relationship with intrapopulation differentiation by sex, age and growth rate in Pacific salmon — sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), *Russ. J. Genet.*, 1983, vol. 19, no. 5, pp. 796–807.

Antonov, N.P., Bugaev V.F., and Pogodaev, E.G., Biological structure and abundance dynamics of two west Kamchatka sockeye salmon stocks — of the rivers Palana and Bolshaya, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 150, pp. 137–154.

Bugaev, A.V., On possible partial interception of sockeye salmon *Onchorhynchus nerka* stocks of Ozernaya and Kamchatka rivers by stationary nets in coastal waters of Eastern and Western Kam-

chatka, *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean*, 2002, vol. 6, pp. 192–202.

Bugayev, V.F., Ostroumov, A.G., Nepomnyashchy K.U., and Maslov, A.V., Some peculiarities on biology of Bolshaya River (west Kamchatka) sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* and factors influencing on its biological properties, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 130, pp. 758–776.

Zaporozhets, G.V. and Zaporozhets, O.M., *Lososevye rybovodnye zavody Dal'nego Vostoka v ekosistemakh severnoi Patsifiki* (Salmon Hatcheries of the Far East in the Ecosystems of the North Pacific), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011.

Zaporozhets, G.V. and Zaporozhets, O.M., State of stocks of pacific salmon in the basin of Avacha Bay (southeastern Kamchatka) in 1985–2019, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 2, pp. 334–363. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-334-363

Zaporozhets, G.V. and Zaporozhets, O.M., Characteristics of spawners of Pacific salmon of different origin in the basin of the river. Bolshaya (western Kamchatka), *Byull. no. 1 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinnoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 1 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006, pp. 187–191.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., *Brakon'yerskiy promysel lososey v vodoyemakh Kamchatki: uchet i ekologicheskkiye posledstviya* (Salmon Poaching in the Streams and Water Bodies of the Kamchatka Peninsula), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Using the photo- and video records for assessment of pacific salmon escapement on migration routes and spawning grounds: some of methodical approaches, *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean*, 2017, no. 47, pp. 77–90.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Method of assessment of pouch harvest of Pacific Salmon coming to spawn, *Vopr. Rybolov.*, 2005, vol. 6, no. 4(24), pp. 791–796.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Assessment of stocks of chum salmon, sockeye salmon and coho salmon in the Bolshoi River basin (western Kamchatka) in 2015, in *Byull. N 10 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 10 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2015, pp. 62–66.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Sockeye salmon spawners in the basin of Nachikinskoye lake (South-Western Kamchatka): biology and abundance, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 351–368. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-351-368. EDN: FCHNIW.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Structure of sockeye salmon stocks in the basin of Bol'shaya River (Western Kamchatka) in 1986–2012, in *Mater. of 12 and 13 mezhdunar. nauchn. konf. "Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i privileyushchikh morei"* (Proc. 12th and 13th Int. Sci. Conf. "Conservation of Biodiversity of Kamchatka and coastal waters"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2013, pp. 107–116.

Zaporozhets, O.M., Zaporozhets, G.V., and Zorbidi, Zh.Kh., Stock dynamics and biological parameters of pacific salmon in the Bolshaya River (West Kamchatka), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 174, pp. 38–68.

Konovalov, S.M., *Differentsiatsiya lokal'nykh stad nerki Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Differentiation of Local Sockeye Salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) Stocks), Leningrad: Nauka, 1971.

Krogius, F.V., Growth rate and age groupings of red (*Oncorhynchus nerka* Walb.) in the sea, *Vopr. Ikhtiol.*, 1960, no. 16, pp. 67–88.

Krokhin, E.M. and Krogius, F.V., *Ocherk basseyna r. Bol'shoy i nerestilishch lososevykh, raspolozhennykh v nem (iz rabot Kamchatskogo otdeleniya TINRO)* (Sketch of the river basin Large and salmon spawning grounds located in it (from the works of the Kamchatka branch of TINRO)), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1937, vol. 9.

Kusnetzov, I.I., Some observations on the spawning of the Amur and Kamchatka salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, 1928, vol. 2, no. 3.

Kuklina, A.S., Japanese drift-net fishing in the Russian Far East and Russia-Japan fisheries relations, *Izv. Irkutsk. Gos. Univ., Ser.: Istoriya*, 2017, vol. 19, pp. 101–113.

Levanidov, V.Ya., Zorbidi, Zh.Kh., and Nikolaeva, E.T., Present state of Pacific Salmon Stocks, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 73, pp. 3–24.

Naidenko, S.V., Trophodynamics of nekton communities in the upper epipelagic zone of the northwestern part of the Pacific Ocean and the western part of the Bering Sea, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2022.

Naidenko, S.V. and Somov, A.A., Long-term dynamics of forage base and food supply for nekton in the upper epipelagic layer of the western Bering sea. Part 2. Food supply for nekton, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 1, pp. 34–60. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-34-60. EDN: HLBPEX.

Naidenko, S.V., Somov, A.A., Kuznetsova, N.A., and Shebanova, M.A., Long-term dynamics of forage base and food supply for nekton in the upper epipelagic layer of the western Bering sea. Part 1. Composition and abundance of zooplankton and small-sized nekton, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 1, pp. 34–60. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-3. EDN: QAHQTX.

Pravdin, I.F., Essay on Western Kamchatka fisheries in connection with general issues of the Far Eastern fishing industry, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, 1928, vol. 1, no. 1, pp. 169–266.

Semko, R.S., Stocks of West Kamchatka salmon and their commercial use, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1954, vol. 41, pp. 3–109.

Temnykh, O.S., Shevlyakov, E.A., and Kanzeperova, A.N., Far Eastern Salmon Fishing Season 2019, in *Byull. N 14 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 14 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2019, pp. 3–22.

Khen, G.V. and Zavolokin, A.V., Change in water circulation and its implication for distribution and abundance of salmon in the western Bering Sea in the early 21 century, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 181, pp. 95–115.

Koo, T.S.Y., Age and growth studies of red salmon scales by graphical means, *Studies of Alaska red salmon*, Seattle: Univ. of Washington Press, 1962, pp. 53–121.

Quinn, T.P., *The Behavior and Ecology of Pacific Salmon and Trout. Second edition*, Seattle: University of Washington Press, 2018.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Using the Coordinates of some Character Points of Scales for Differentiation of Pacific Salmon Stocks, *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, 2000, vol. 2, pp. 325–329.

Baranenkova A.S. *Otchet o rabote na Nachikinskom ozere osen'yu 1932 g.* (Report on the work on Lake Nachikinskoye in the autumn of 1932), Available from Kamchatskoye otdeleniye Tikhookean. Inst. Rybn. Khoz., 1932, Petropavlovsk-Kamchatskiy.

Dvinin, P.A., *Otchet o rabote ekspeditsii v nizhnem techenii basseyna reki Bol'shoy* (Report on the work of the expedition in the lower reaches of the Bolshaya River basin), Available from Kamchatskoye otdeleniye Tikhookean. Inst. Rybn. Khoz., 1934, Petropavlovsk-Kamchatskiy, no. 107.

Semko, R.S., *Otchet o NIR «Rasovyy sostav krasnoy Nachikinskogo ozera (basseyn r. Bol'shoy)»* (Res. Rep. «The racial composition of Red Lake Nachikinskoye (Bolshoi River basin)»), Available from Kamchatskoye otdeleniye Tikhookean. Inst. Rybn. Khoz., 1935, Petropavlovsk-Kamchatskiy, State Archives of the Kamchatka Region no. 480 3 89.

Safronov, I.V., *Otchet o NIR «Biologo-promyslovaya kharakteristika vosstanovleniya zapasov bol'sheretskikh lososey i yego osnovnyye prichiny (zapadnoye poberezh'ye Kamchatki)»* (Res. Rep. «Biological and commercial characteristics of the recovery of Bolsheretsky salmon stocks and its main causes (western coast of Kamchatka)»), Available from Kamchatskoye otdeleniye TINRO, 1965, Petropavlovsk-Kamchatskiy, no. 1802.

Dubynin, V.A. and Travin, S.A., *Otchet o NIR «Kharakteristika promysla i biologicheskaya kharakteristika smoltov i polovozreloy nerki stada r. Ozernaya v 2020 g.»* (Res. Rep. «Characteristics of the fishery and biological characteristics of smolts and mature sockeye salmon from the herd of the river. Ozernaya in 2020»), Available from KamchatNIRO, 2020, Petropavlovsk-Kamchatskiy, no. 9055.

Поступила в редакцию 7.04.2023 г.

После доработки 17.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

*The article was submitted 7.04.2023; approved after reviewing 17.05.2023;
accepted for publication 30.05.2023*