

Научная статья

УДК 597.552.511(282.257.41)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-321-338

EDN: KSARQY



**АНАЛИЗ ИЗМЕНЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК
И ЗАПАСОВ КИЖУЧА *ONCORHYNCHUS KISUTCH*
РЕКИ БОЛЬШОЙ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА) В 1941–2023 ГГ.**

О.М. Запорожец, Г.В. Запорожец, А.М. Бирюков*

Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),

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

Аннотация. Охарактеризованы изменения нерестовой части популяции больше-рецкого кижуча в 1941–2023 гг. Анализ собранных данных позволил оценить долго-временные тенденции важнейших биологических характеристик производителей: в частности, у возвращающихся рыб уменьшаются размеры, масса (за исключением массы самок поздней расы) и плодовитость. Проведены статистические сравнения биологических показателей рыб разных рас и пола за различные промежутки времени и между собой, а также их частотный анализ. Оценено влияние продолжительности пресноводного и морского нагула на размеры, массу и плодовитость особей. Доля кижуча в уловах лососей в бассейне р. Большой в 1941–2023 гг. достигала в среднем 19 %, что ставит его на второе место после горбуши. С 2007 по 2023 г. вылов и кратность воспроизводства кижуча превысили средние значения за предыдущий период (1972–2002 гг.) на порядок, а данные по пропуску в реку уменьшились в 3 раза (за счет недоучета заходов на нерест). Предложено повышение финансирования авиа-учетов кижуча для увеличения их обширности, детальности и продолжительности, а также реконструкция пропуска на нерестилища на основе показателя кратности воспроизводства.

Ключевые слова: кижуч, расы, биологические характеристики, динамика, нерест, учет численности

Для цитирования: Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Бирюков А.М. Анализ изменения биологических характеристик и запасов кижуча *Oncorhynchus kisutch* реки Большой (западная Камчатка) в 1941–2023 гг. // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 321–338. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-321-338. EDN: KSARQY.

* Запорожец Олег Михайлович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, katzarogozh@gmail.com, ORCID 0000-0001-7448-7817; Запорожец Галина Васильевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, g.zarogzhets@kamniro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-0364-9772; Бирюков Антон Михайлович, ведущий специалист, a.biryukov@kamniro.vniro.ru, ORCID 0009-0006-6653-9545.

© Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Бирюков А.М., 2024

Analysis of changes in biological parameters and stocks of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the Bolshaya River (western Kamchatka) in 1941–2023

Oleg M. Zaporozhets*, Galina V. Zaporozhets**, Anton M. Biryukov***

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

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

* D.Biol., leading researcher, kamzaporozh@gmail.com, ORCID 0000-0001-7448-7817

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

*** leading specialist, a.biryukov@kamniro.vniro.ru, ORCID 0009-0006-6653-9545

Abstract. Changes in the spawning part of the Bolshaya River population of coho salmon are considered for 1941–2023. Long-term trends are revealed for the most important biological parameters of adults, in particular, decreasing in size, weight (except of late-race females), and fecundity of returning fish. The parameters for different races and sexes in different periods of time are compared statistically, with frequency analysis. Influence of duration of freshwater and marine feeding on size, weight and fecundity of coho salmon is estimated. The portion of this species in salmon catches in the Bolshaya River basin was 19 %, on average, in 1941–2023, the second after pink salmon. In 2007–2023, the catch and reproduction rate of coho salmon exceeded the average values for 1972–2002 by an order, though their registered escapement to the river decreased in 3 times. Obviously, the spawning runs were underestimated. Increasing the funding of aerial surveys on coho salmon is proposed, to make them longer and more extended and detailed. Besides, the passing of salmon to the spawning grounds can be modeled on the data of reproduction multiplicity.

Keywords: coho salmon, coho races, biological parameter, spawning stock dynamics, spawning, salmon accounting

For citation: Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V., Biryukov A.M. Analysis of changes in biological parameters and stocks of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the Bolshaya River (western Kamchatka) in 1941–2023, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 321–338. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-321-338. EDN: KSARQY.

Введение

Кижуч *Oncorhynchus kisutch* — один из шести видов тихоокеанских лососей, воспроизводящихся на Камчатке. Наиболее многочисленны его подходы в реки западного побережья полуострова — Большую, Воровскую, Крутогорова, Пымту, Кихчик [Зорбиди, 2010].

Изучением состояния запасов этого вида в бассейне р. Большой в разные годы занимались И.И. Кузнецов [1928], И.Ф. Правдин [1928], П.А. Двинин [1934], Е.М. Крохин и Ф.В. Крогиус [1937], Р.С. Семко [1954], Ж.Х. Зорбиди [2010] и др. В 2000-е гг. сбор и анализ биологических характеристик большерецкого кижуча начали проводить и авторы этой работы [Запорожец, Запорожец, 2007, 2015; Запорожец и др., 2013, 2017].

За прошедшие годы накопилось достаточно много различных данных, в том числе неопубликованных, поэтому цель настоящей работы — проанализировать состояние запасов большерецкого кижуча, включая его биологию и численность, за период 1941–2023 гг.

Материалы и методы

Река Большая — самая протяженная на западном побережье Камчатки, образуется при слиянии двух главных притоков — рек Быстрой и Плотникова (рис. 1).

В работе использованы данные по биологическим характеристикам производителей кижуча, собранные сотрудниками КоТИНРО, КамчатНИРО и Севострыбвода (ранее — Камчатрыбвода): в р. Большой (1949–2023 гг.) — 24198 экз., в р. Быстрой (1977–2023 гг.) — 3685 экз., в р. Плотникова (2006–2023 гг.) — 356 экз., в оз. Начинском (2023 г.) — 1 экз. Данные по характеристикам позднего кижуча р. Большой начали собирать только с 1981 г.

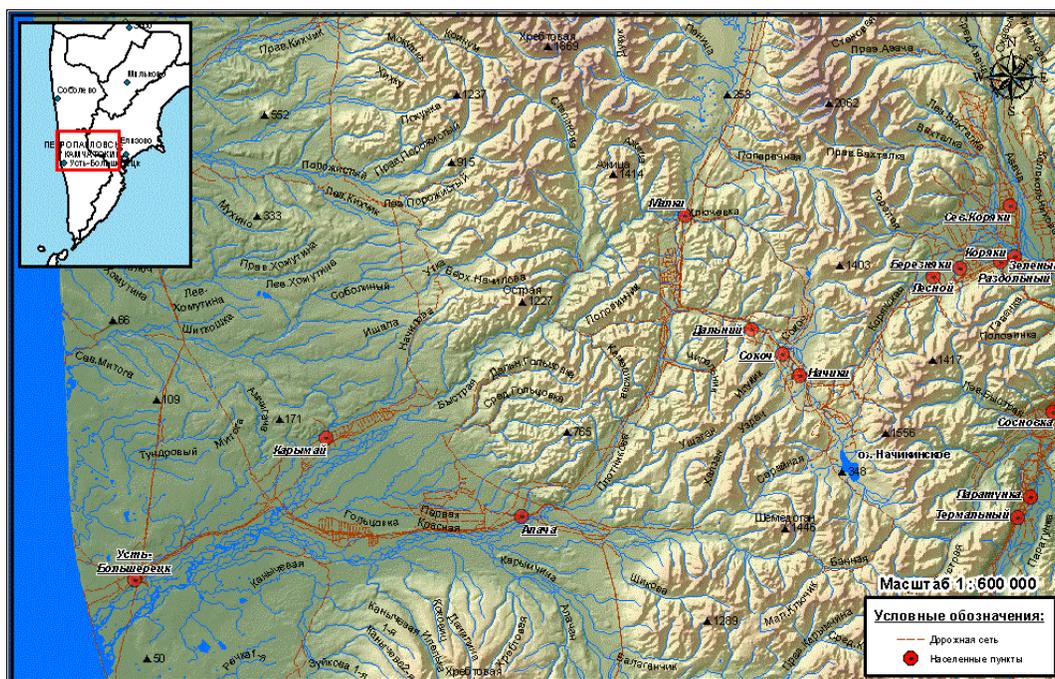


Рис. 1. Карта бассейна р. Большой (выполнена В.Е. Кириченко)
 Fig. 1. Scheme of the Bolshaya River basin (courtesy of V.E. Kirichenko)

Научно-исследовательский лов лососей (рыболовство в научно-исследовательских и контрольных целях) осуществляли в разных местах (рис. 1): в р. Большой — в основном на участке от пос. Октябрьского (~20 км от устья) до Усть-Большерецка (~40 км от моря); в р. Быстрой — у пос. Карымай (~70 км от моря), в устье р. Ключевка (~140 км от моря) и выше устья р. Пеница (~170 км от моря); в бассейне р. Плотникова — в устьях рек Данилина (~75 км от моря), Карымчина (~85 км от моря), Банной (~100 км от моря), Озерной (~170 км от моря) и в реках Банной (~115 км от моря) и Карымчина (~140 км от моря).

При биологическом анализе рыб определяли основную (стандартную) длину тела АС (по Смитту), массу тела и гонад, пол, плодовитость самок, отбирали чешую. Возраст большинства рыб в имеющихся выборках по 2015 г. включительно определен по чешуе Ж.Х. Зорбиди, позже — А.М. Бирюковым и частично О.М. Запорожцем; для его обозначения применяли систему классификации, при которой пресноводный возраст (гг.) отделяется точкой от морского, а общий возраст (возврата) получается суммированием пресноводного и морского [Кoo, 1962].

Для оценки заполнения нерестилищ с 1972 по 2023 г. использовали информацию, полученную в ходе авиаучетных работ КамчатНИРО (ранее — КоТИНРО). Данные по вылову кижуча основаны на материалах промысловой статистики Камчатрыбвода и Северо-восточного территориального Управления Росрыболовства (Севвострыбвода).

Результаты исследований обработаны с помощью программ Statistica и Excel. В ходе дисперсионного анализа биологических данных сравнивали основные характеристики (длину, массу, плодовитость, возраст) рыб разных темпоральных рас, пола и выловленных в разных притоках. При рассмотрении размерной и возрастной структуры субпопуляций использовали частотный анализ, взаимодействий факторов — корреляционный и множественный регрессионный анализы. Аппроксимировали данные линейными уравнениями и методом взвешенных относительно расстояния наименьших квадратов.

Результаты и их обсуждение

Заходы кижуча в р. Большую обычно регистрировали с конца июля до конца октября (рис. 2, сверху), хотя имеются данные о заходах отдельных производителей этого вида в конце ноября и даже в начале декабря (А.М. Бирюков, неопубликованные данные). Причем нерестовый ход кижуча зачастую делят на две неравные части — ранний (или летний) и поздний (или осенний и зимний) [Грибанов, 1948; Смирнов, 1975]. Сам же нерест продолжается с начала сентября до февраля [Грибанов, 1948].

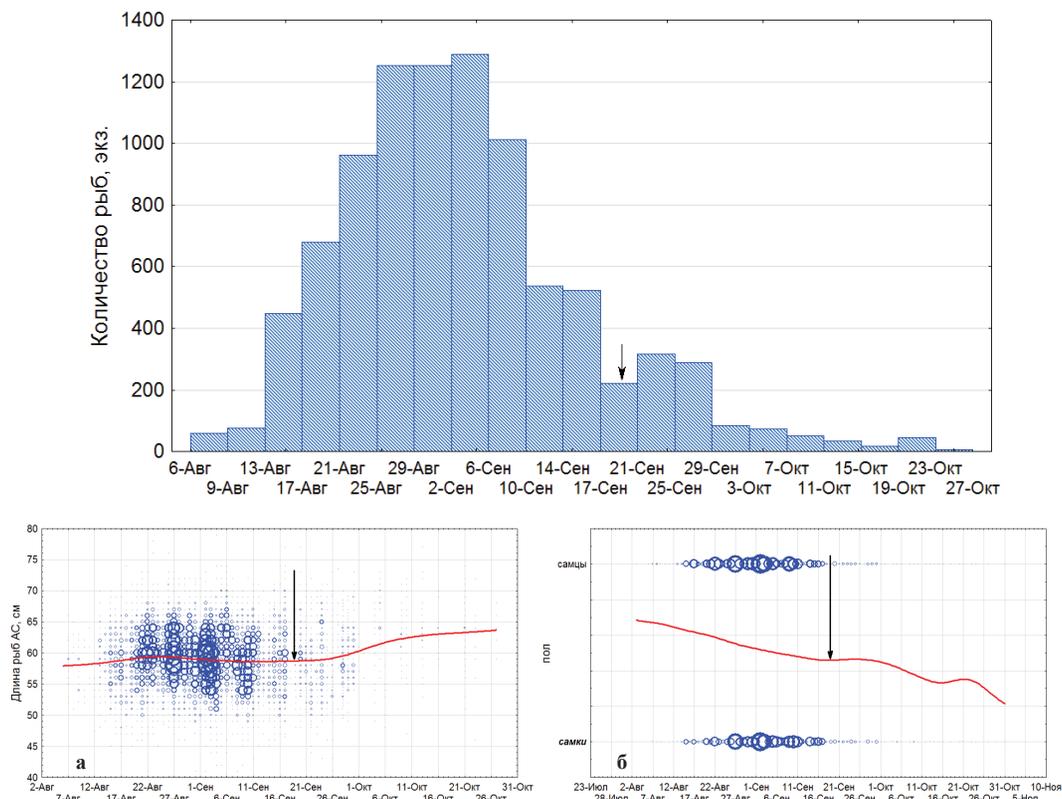


Рис. 2. Динамика встречаемости производителей большерецкого кижуча в научно-исследовательских уловах (**вверху**) и пузырьковые диаграммы рассеяния длины АС кижуча (**а**) и соотношения полов (**б**) в период нерестового хода в низовьях р. Большой в 2006–2023 гг. (**внизу**)

Fig. 2. Dynamics of coho salmon adults occurrence in research catches (**top panel**) and bubble scattering diagrams of the coho length AC (**a**) and sex ratio (**b**) during the spawning season in the lower reaches of the Bolshaya River in 2006–2023 (**bottom panel**)

Совокупности особей раннего и позднего хода относят соответственно к ранней и поздней расе [Зорбиди, 2010], некоторые исследователи выделяют различные эколого-темпоральные группировки (ТГ) [Иванков, Иванкова, 2013], представляющие отдельные единицы запаса. Границу между расами кижуча по дате хода в р. Большой проводили ранее в конце первой — начале второй декады сентября [Зорбиди, 2010; Запорожец и др., 2013], в том числе используя графики степени зрелости гонад [Запорожец и др., 2017]. В настоящей работе, взяв для анализа период 2006–2023 гг., мы решили уточнить эту границу для большерецкого кижуча еще двумя методами — по размерам рыб и соотношению полов (рис. 2, внизу).

На рис. 2 (внизу) видно (у стрелки) почти полное отсутствие точек (уловов) в конце второй декады сентября. Примерно в эти же дни меняются направления аппроксимирующих трендов: уменьшавшиеся перед этим размеры производителей снова начинают расти (**а**), как и доля самцов в уловах (**б**) (при этом вторую «волну» позднего

хода кижуча здесь мы не принимаем во внимание — ее доля ~0,5 % от всей выборки). Таким образом, оба эти метода подтверждают выявленную ранее по динамике коэффициентов зрелости гонад временную границу раздела темпоральных группировок в низовьях р. Большой [Запорожец и др., 2017]. Отметим, что у большеерецкого кижуча на раннюю расу приходится ~90 % особей и самцы почти ежегодно численно несколько преобладают над самками, в том числе в последние 20 лет (2004–2023 гг.): 47 % особей составляют самки, 53 % — самцы.

Хотя данные по вылову кижуча и его характеристикам в притоках р. Большой по сравнению с низовьями менее многочисленны, анализ динамики хода (по вылову) в верховьях речного бассейна, несомненно, представляет интерес. Для этого рассмотрим соответствующие диаграммы. На первой из них, относящейся к р. Быстрой (рис. 3), главный пик вылова приходится на самый конец сентября, т.е. смещен по сравнению с нижним течением р. Большой (см. рис. 2) примерно на 3 нед, а по условной дате времени раздела раннего и позднего хода — на две-три недели. Подробный анализ этих данных по годам показал, что такие тенденции наблюдаются, но это не всегда: в некоторые годы есть и обратный сдвиг. Поэтому в целом означенную информацию о различиях динамики научно-исследовательского лова кижуча в реках Большой и Быстрой следует воспринимать, скорее, как среднестатистическую картину за конкретный период. Однако следует иметь в виду, что кижуч, как правило, поднимается по рекам в течение длительного периода времени [Грибанов, 1948] и может задерживаться на месяц и более до нереста [Quinn, 2018].

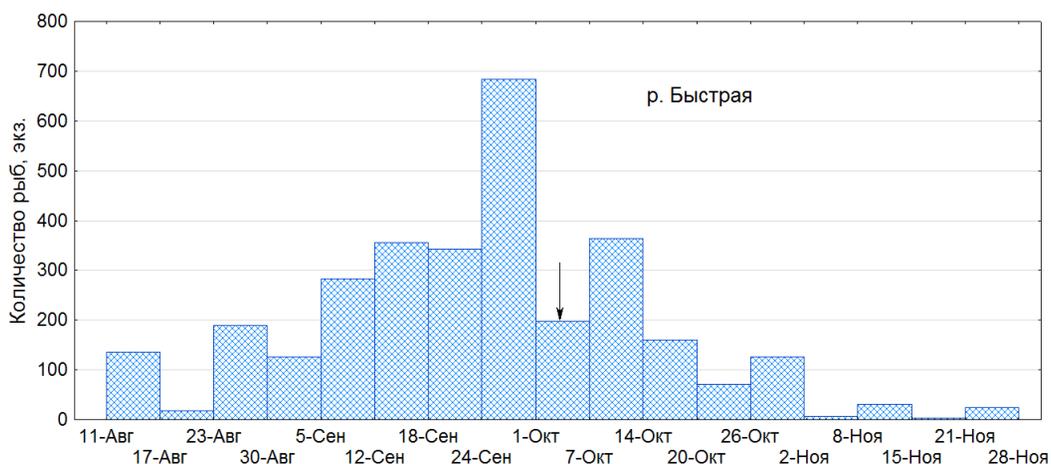


Рис. 3. Динамика встречаемости производителей кижуча в научно-исследовательских уловах в р. Быстрой

Fig. 3. Dynamics of coho salmon adults occurrence in research catches in the Bystraya River

По усредненным данным о вылове кижуча в другом притоке р. Большой — р. Плотникова — сдвиг максимума по сравнению с главной рекой бассейна меньше, чем на р. Быстрой, — примерно 2 нед, а по дате раздела раннего и позднего хода — три-четыре недели (рис. 4). Однако воспринимать особей кижуча, выловленных ранее 4 октября в р. Быстрой (см. рис. 3) и 16 октября в р. Плотникова (см. рис. 4), как представителей ранней ТГ, а после этих дат — поздней, *совпадающих* с таковыми в р. Большой, по-видимому, не следует, так как многомерный анализ на основе их биологических признаков (длины АС, массы, плодовитости, пресноводного и морского возраста) показал высоко достоверные различия ($p < 0,00001$) между «аналогичными» группами на разных реках (в р. Большой и в ее притоках).

Далее, перед тем как сравнить по основным биологическим характеристикам производителей кижуча раннего и позднего хода, пойманных в низовьях р. Большой,

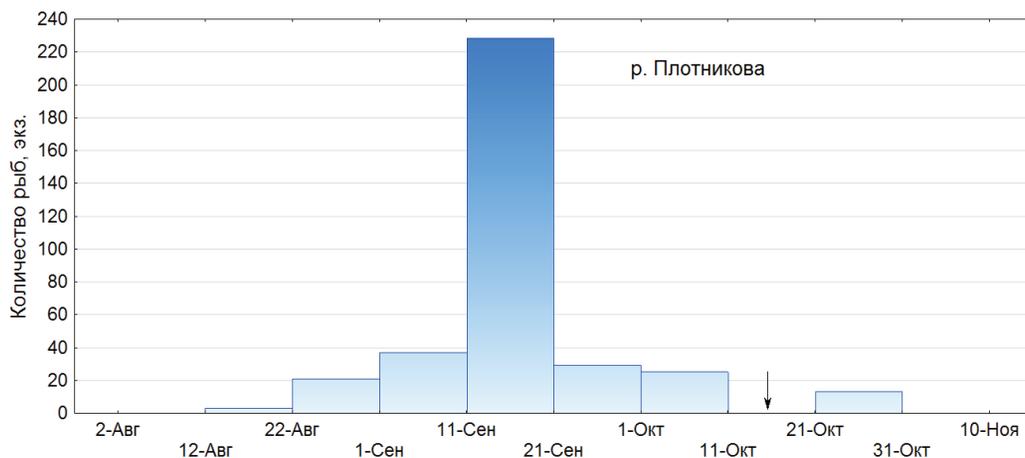


Рис. 4. Динамика встречаемости производителей кижуча в научно-исследовательских уловах в р. Плотникова

Fig. 4. Dynamics of coho salmon adults occurrence in research catches in the Plotnikova River

рассмотрим динамику этих признаков и их долговременные тренды в исследуемый период (рис. 5 и 6).

Обратим внимание, во-первых, на то, что, хотя средневзвешенные квадратичные тренды длины, массы и пресноводного возраста у особей обеих рас в целом близки, а годовые паттерны по каждому показателю у самцов и самок ранней расы почти совпадают (рис. 5), линейные тренды могут различаться углом наклона. Например, линейные тренды длины и массы рыб ранней расы отрицательны (см. коэффициенты при x), но если на одном временном промежутке эти параметры у самцов раннего хода убывают в 1,5 раза быстрее, чем у самок, то у позднего длина АС убывает еще быстрее, а масса самок увеличивается (т.е. меняются пропорции тела); у самцов же поздней расы масса убывает медленнее, чем у ранней. Пресноводный возраст самок кижуча очень медленно растет, а у самцов постепенно падает, но эти изменения статистически недостоверны из-за значительных вариаций параметра. Плодовитость самок обеих рас с начала 1980-х гг. заметно уменьшилась (рис. 6) ($p < 0,00001$).

Учитывая обозначенные выше вариации показателей (см. рис. 5 и 6), приведем сравнения между характеристиками особей разных рас за последние 10 лет (2014–2023 гг.) — на этапе относительной стабилизации (рис. 7).

Как видим на рис. 7, статистические различия между особями большерецкого кижуча каждого пола из разных рас в рассматриваемый период высоко достоверны (95 %-ные интервалы параметров не пересекаются) как по длине их тела АС ($p < 0,0001$), так и по массе ($p < 0,0001$). Кроме того, самки ранней расы крупнее ($p < 0,01$) и старше ($p < 0,02$) самцов. Различия между рыбами из разных рас по возрасту возврата и плодовитости недостоверны.

Теперь сравним эти же биологические характеристики у кижуча, пойманного в реках Большой, Быстрой и Плотникова в 2014–2023 гг. (рис. 8). В данном случае достоверно крупнее по длине АС ($p < 0,02$) и по массе ($p < 0,0002$) оказались самцы и самки, отловленные в низовьях р. Большой, по сравнению с производителями из р. Быстрой, а с кижучем из р. Плотникова — только самцы ($p < 0,0002$). Это, предположительно, можно объяснить тем, что в нижнем течении р. Большой в уловах заметно выше доля более крупных рыб ранней расы (см. рис. 2 и 7), чем в реках Быстрой и Плотникова. Кроме того, в низовьях еще не прошел селективный отбор рыб с помощью браконьерских и иных сетей [Запорожец, Запорожец, 2007]. Все различия по возрасту возврата между рыбами с разных участков речного бассейна были недостоверны. Плодовитость оказалась самой высокой у самок из р. Плотникова по сравнению с самками из р. Боль-

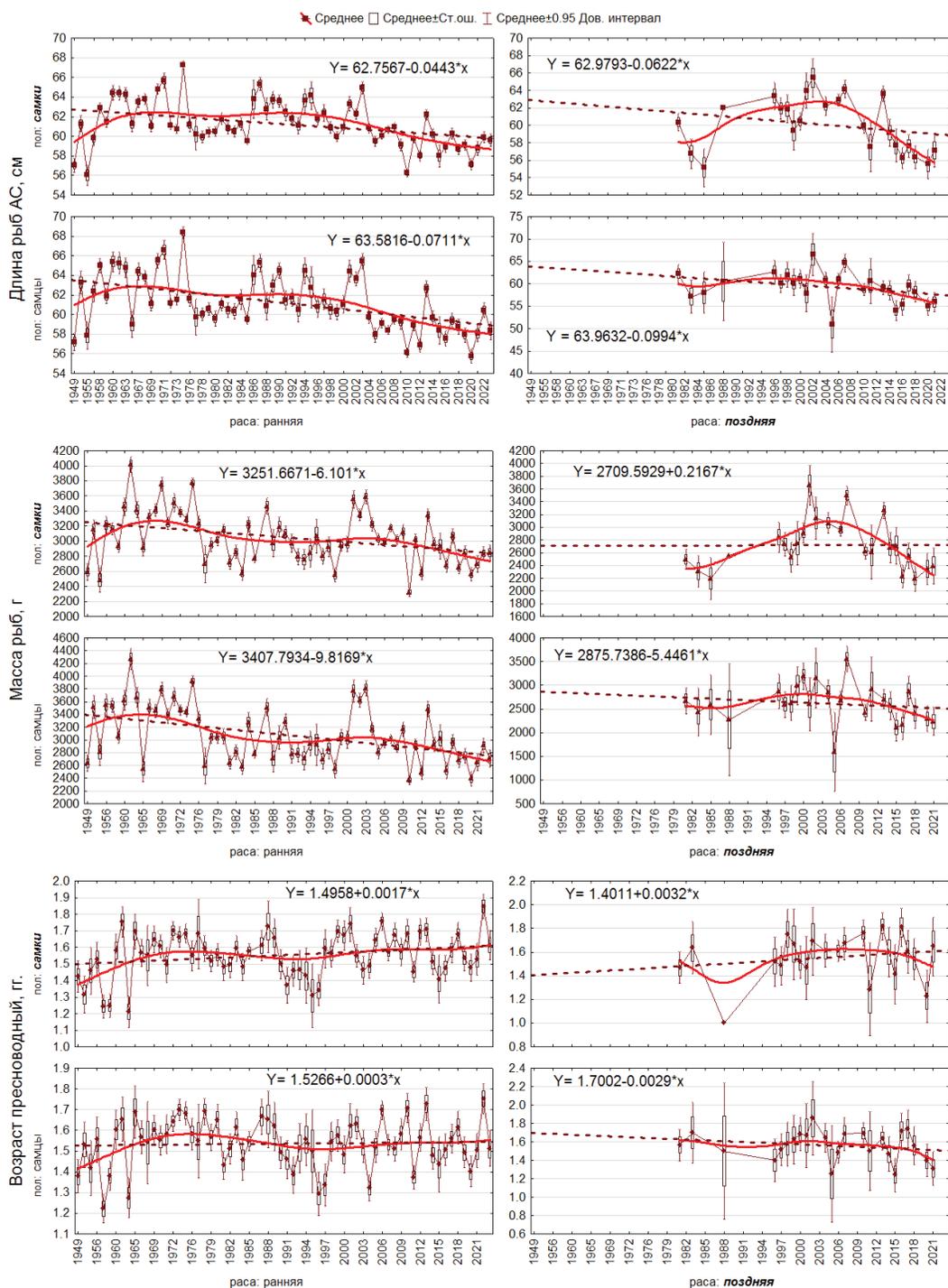


Рис. 5. Динамика длины тела АС, массы и пресноводного возраста у кижуча ранней и поздней рас, пойманного в низовьях р. Большой в 1949–2023 гг.

Fig. 5. Dynamics of AC body length, weight and freshwater age for coho salmon of the early and late races caught in the lower reaches of the Bolshaya River in 1949–2023

шой ($p < 0,0001$) и р. Быстрой ($p < 0,0002$). При этом самой мелкой была икра кижуча с низовьев р. Большой ($0,079 \pm 0,001$ г): из р. Быстрой — $0,104 \pm 0,002$ г ($p < 0,00003$), р. Плотникова — $0,092 \pm 0,003$ г ($p < 0,003$).

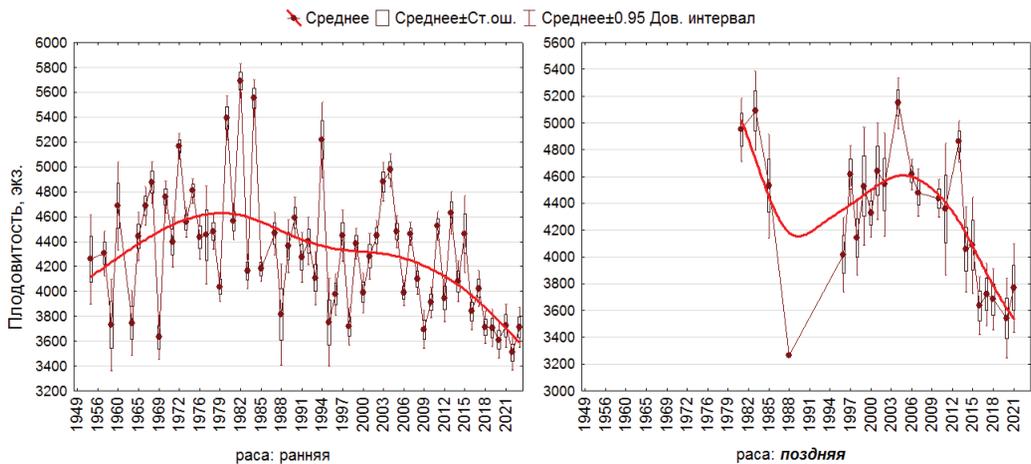


Рис. 6. Динамика плодовитости у кижуча ранней и поздней рас, пойманного в низовьях р. Большой в 1949–2023 гг.

Fig. 6. Fecundity dynamics for coho salmon of the early and late races caught in the lower reaches of the Bolshaya River in 1949–2023

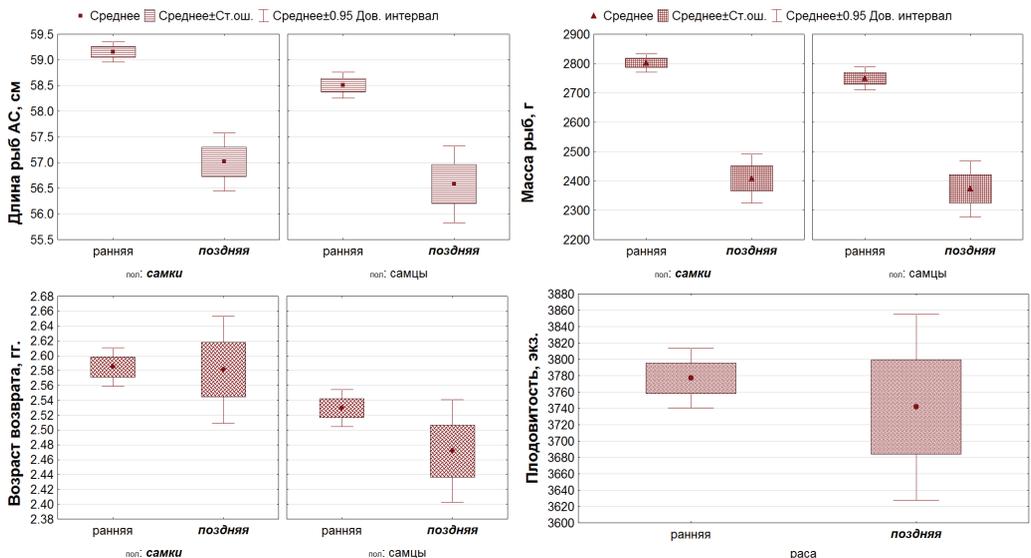


Рис. 7. Сравнение длины АС, массы тела, возраста возврата и плодовитости у производителей кижуча разных рас, пойманного в низовьях р. Большой в 2014–2023 гг.

Fig. 7. Comparison of size, body weight, age of return, and fecundity for coho salmon adults belonged to different races from the lower reaches of the Bolshaya River in 2014–2023

Поскольку структура показателей внутри групп производителей по рекам может сильно различаться, а ее изменения — свидетельствовать о долговременных процессах в популяциях [Запорожец, Запорожец, 2023], мы выполнили частотный анализ длины рыб АС (рис. 9) и возрастной структуры групп (табл. 1 и рис. 10) для двух периодов: последнего десятилетия (2014–2023 гг.) и предыдущего (2004–2013 гг.).

Изменения частотных распределений по длине тела АС у кижуча в рассматриваемых группах к концу исследованного периода (2014–2023 гг.) по сравнению с предыдущим (2004–2013 гг.) проявились по-разному: у рыб из р. Большой стало больше мелких рыб; у рыб из р. Быстрой не только произошел сдвиг моды на гистограммах размеров тела влево, но и правосторонняя асимметрия сменилась на левостороннюю (убавилось количество крупных особей); для кижуча из р. Плотникова проявилась

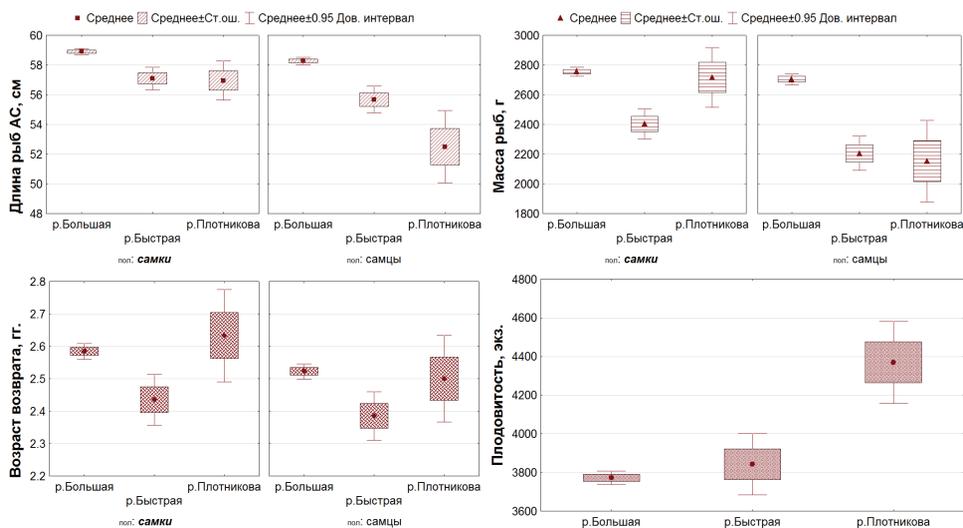


Рис. 8. Сравнение размеров, массы тела, возраста возврата и плодовитости у кижуча, пойманного в реках Большой, Быстрой и Плотникова в 2014–2023 гг.

Fig. 8. Comparison of size, body weight, age of return, and fecundity for coho caught in the Bolshaya, Bystraya and Plotnikova Rivers in 2014–2023

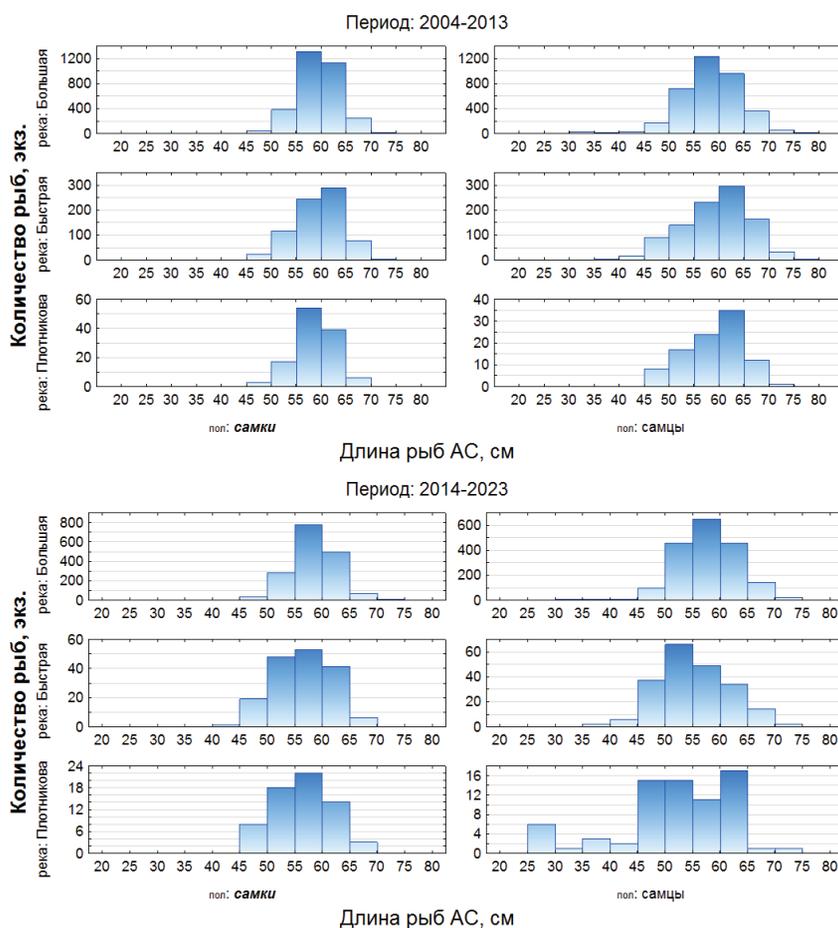


Рис. 9. Гистограммы длины АС кижуча, пойманного в реках Большой, Быстрой и Плотникова в 2004–2013 и 2014–2023 гг.

Fig. 9. Histograms of length AC for coho salmon caught in the Bolshaya, Bystraya and Plotnikova Rivers in 2004–2013 and 2014–2023

Таблица 1

Возрастная структура стада кижуча р. Большой в 1949–2023 гг., %

Table 1

Age structure of the coho herd in the Bolshaya River in 1949–2023, %

Пол	Возраст							
	1.0	1.1	1.2	2.0	2.1	2.2	3.0	3.1
Все	0,07	44,18	0,42	0,21	53,70	0,48	0,05	0,89
Самки	–	43,00	0,40	–	55,00	0,48	–	1,12
Самцы	0,13	45,23	0,44	0,41	52,53	0,48	0,09	0,69
N, экз.	17	11333	109	55	13776	123	12	229

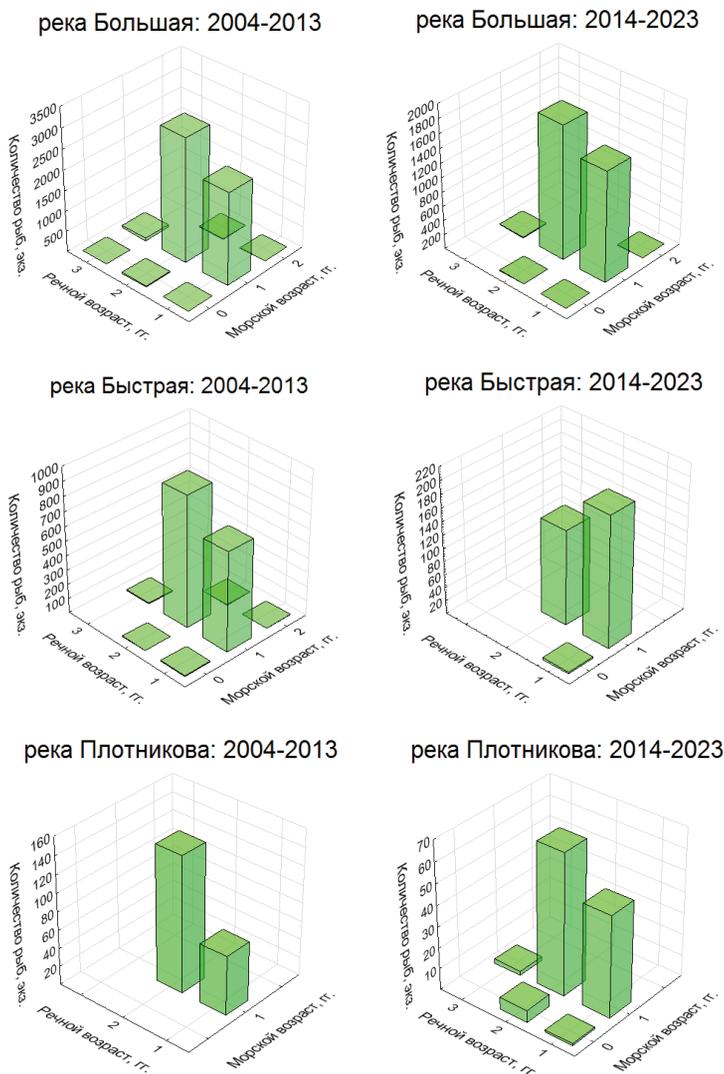


Рис. 10. Трехмерные гистограммы возрастной структуры у кижуча, пойманного в реках Большой, Быстрой и Плотникова в 2004–2013 гг. (слева) и 2014–2023 гг. (справа)

Fig. 10. Three-dimensional histograms of age structure for coho caught in the Bolshaya, Bystraya and Plotnikova Rivers in 2004–2013 (left panel) and 2014–2023 (right panel)

фрагментация распределения на группы «мелких», «средних» и «крупных», чего не было заметно ранее. Скорее всего, последнее обстоятельство связано с поимкой в 2023 г. небольшого количества каюрок (особей, проживших в море менее года) в верховьях этой реки, но не только с этим.

Далее рассмотрим возрастную структуру большерецкого кижуча. По имеющимся данным, у азиатского кижуча известно 10 возрастных групп, из них на Камчатке — 9: 1.0, 2.0, 3.0, 1.1, 2.1, 3.1, 1.2, 2.2 и 4.1 [Смирнов, 1975; Зорбиди, 2010]. В р. Большой к настоящему времени обнаружено 8 групп (табл. 1). Обратим внимание, что у самцов полный набор возрастных классов, а у самок отсутствуют каюрки (1.0, 2.0, 3.0). При этом и у самцов, и у самок доминирует возраст 2.1.

В целом возраст возврата большерецкого кижуча достаточно сложно осциллирует, (как, в частности, и пресноводный возраст — см. рис. 5), его общий линейный тренд начиная с 1973 г. у самок практически горизонтальный ($Y = 1,7442 + 0,0004 \cdot x$; $p < 0,3$), а у самцов — слабо отрицательный ($Y = 7,1454 - 0,0022 \cdot x$; $p < 0,000001$).

На рис. 10 отражены изменения возрастной структуры возврата, произошедшие за последние десятилетия, отдельно в главной реке бассейна и двух ее основных притоках. Происходит уменьшение количества возрастных классов у рыб в реках Большой и Быстрой (и, следовательно, снижение биологического разнообразия). Кроме того, молодь кижуча, нерестующего в р. Быстрой, в основном скатывается в море на год раньше — в возрасте 1+, а в р. Плотникова количество возрастных классов увеличилось с двух до пяти. Однако надо иметь в виду, что доля последних двух выборок от общей совокупности невелика: первой — 13 %, второй ~1 %, и это не оказывает значительного влияния на общую картину.

В принципе известно, что на размеры, массу и плодовитость лососей по-разному влияет их возраст — пресноводный и морской [Quinn, 2018], но публикации с расчетами и (или) представлением аналитических связей этих переменных крайне малочисленны. В результате множественного регрессионного анализа массива биологических данных кижуча р. Большой за последние 20 лет (2004–2023 гг.) нами были получены коэффициенты для уравнений зависимости длины АС, массы и плодовитости производителей от их пресноводного (AgF) и морского (AgS) возраста (табл. 2). Анализ этих данных показал, что продолжительность и пресноводного, и морского нагула достоверно положительно ($p < 0,00001$) влияет на размеры и массу самцов (пол=1) и самок (пол=0), причем воздействие второй переменной (морского возраста) в 4–7 раз больше, чем первой (особенно у самцов). Об этом свидетельствуют коэффициенты (В)

Таблица 2

Итоги множественного регрессионного анализа зависимости длины АС, массы и плодовитости производителей кижуча от их возраста — пресноводного (AgF) и морского (AgS) в период 2004–2023 гг.

Table 2

Results of a multiple regression analysis of the length AC, body weight and fecundity of coho adults dependence on their freshwater (AgF) and marine (AgS) age in 2004–2023

Длина АС	R= .45126007 R2= .20363565 Скоррект. R2= .20336611 F(2,5909)=755.49 p<0.0000 Станд. ошибка оценки: 5.4837 Условие включения: пол=1 & v2>2003						Длина АС	R= .20870259 R2= .04355677 Скоррект. R2= .04318670 F(2,5169)=117.70 p<0.0000 Станд. ошибка оценки: 4.1373 Условие включения: пол=0 & v2>2003					
	БЕТА	Ст.Ош. БЕТА	В	Ст.Ош. В	t(5909)	p-знач.		БЕТА	Ст.Ош. БЕТА	В	Ст.Ош. В	t(5169)	p-знач.
Св.член			33.32410	0.675690	49.31861	0.00	Св.член			49.44820	1.704209	29.01534	0.000000
AgF	0.264124	0.011633	3.17420	0.139808	22.70392	0.00	AgF	0.200175	0.013603	1.66782	0.113339	14.71537	0.000000
AgS	0.383343	0.011633	20.69974	0.628180	32.95194	0.00	AgS	0.060567	0.013603	7.52504	1.690087	4.45245	0.000009
Масса рыб	R= .34262693 R2= .11739321 Скоррект. R2= .11708913 F(2,5805)=386.05 p<0.0000 Станд. ошибка оценки: 833.81 Условие включения: пол=1 & v2>2003						Масса рыб	R= .17885821 R2= .03199026 Скоррект. R2= .03160719 F(2,5054)=83.511 p<0.0000 Станд. ошибка оценки: 645.48 Условие включения: пол=0 & v2>2003					
	БЕТА	Ст.Ош. БЕТА	В	Ст.Ош. В	t(5805)	p-знач.		БЕТА	Ст.Ош. БЕТА	В	Ст.Ош. В	t(5054)	p-знач.
Св.член			200.257	102.8518	1.94705	0.051577	Св.член			1467.875	265.9103	5.52019	0.000000
AgF	0.249531	0.012357	432.728	21.4293	20.19329	0.000000	AgF	0.170344	0.013840	219.576	17.8399	12.30816	0.000000
AgS	0.251716	0.012357	1945.880	95.5262	20.37012	0.000000	AgS	0.055788	0.013840	1062.880	263.6796	4.03095	0.000056
N=4612		R= .05414395 R2= .00293157 Скоррект. R2= .00249891 F(2,4609)=6.7757 p<0.0115 Станд. ошибка оценки: 902.85 Условие включения: пол=0 & v2>2003						Плодовитость					
Св.член													
AgF		0.017		0.015		29.956		26.113		1.147		0.251365	
AgS		0.052		0.015		1293.472		368.839		3.507		0.000458	

при соответствующих переменных (Ag^F и Ag^S). На плодовитость самок достоверно положительное влияние ($p < 0,0005$) оказывает только длительность морского нагула.

Положительное влияние длительности морского нагула на рост лососей не вызывает вопросов [Запорожец, Запорожец, 2008, 2023; Запорожец и др., 2013; Quinn, 2018]. Мы предполагаем, что аналогичное, хоть и более слабое, воздействие продолжительности пресноводного нагула у большерецкого кижуча вызвано в первую очередь опережающим ростом в море более крупной молодежи доминантной группы 2+ по сравнению с субдоминантной — 1+ (см. табл. 1 и рис. 10), что объяснимо возможностью первых питаться добычей большего размера и массы — в основном рыбами и кальмарами [Шунтов, Темных, 2011]. Во всяком случае выполненный нами регрессионный анализ неопубликованных данных производителей кижуча из рек Авачинского залива (Авачи, Паратунки, Налычева) выявил аналогичное воздействие длительности пресноводного (X) и морского (Y) нагула на длину АС производителей (L_{AC}): $L_{AC} = 40,1 + 2,8 \cdot X + 12,3 \cdot Y$, $N = 6894$; $p < 0,00001$. Полагаем, что это явление требует дальнейшего изучения и осмысления.

Установлена также достоверно отрицательная корреляция между средней массой кижуча в уловах и численностью подходов горбуши к устью р. Большой в 2008–2023 гг.:

$$M_{\text{кижуча}} = 2825 - 0,011 \cdot N_{\text{горбуши}}; R = -0,5247, p < 0,05.$$

Переходя к динамике численности исследуемого объекта, отметим, что доля кижуча в промысловых уловах тихоокеанских лососей р. Большой по данным Камчатрыбвода и Севвострыбвода, имеющих в КамчатНИРО, в период 1941–2023 гг. менялась от 0,2 % (2000 г.) до 76,0 % (1985 г.) (рис. 11), составляя в среднем 19 %, что ставит его по этому показателю на второе место после горбуши.

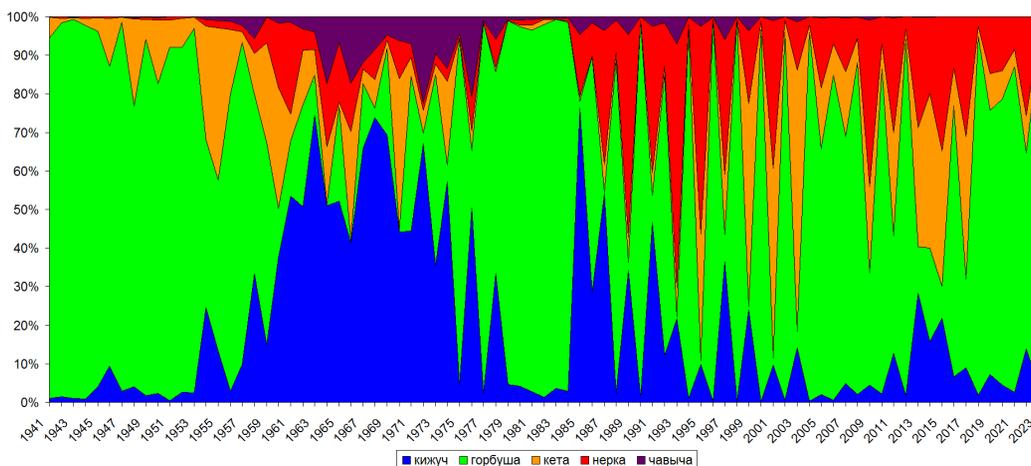


Рис. 11. Изменения доли видов в промысловых уловах тихоокеанских лососей р. Большой в 1941–2023 гг.

Fig. 11. Dynamics of salmon species ratio in commercial catches in Bolshaya River in 1941–2023

В свою очередь численность подходов кижуча (состоящих из уловов и пропуска) подвержена значительным колебаниям (рис. 12, сверху): можно условно отметить три большие «волны» увеличения уловов кижуча, первая заканчивается в конце 1970-х гг. (под давлением японского дрейфтерного промысла [Зорбиди, 2010; Куклина, 2017]), вторая — в начале 2000-х гг. (в связи с массовым браконьерством в конце 1990-х гг. [Запорожец, Запорожец, 2007]) и плавно переходит к подъему, продолжающемуся и в настоящее время. Последний подъем касается также и большерецкой кеты, как и в целом численности запасов горбуши, нерки и кеты в российских водах [Темных и др., 2019].

Привлекает внимание то, что на протяжении длительного периода времени (с 1972 по 2002 г.) пропуск кижуча на нерест был незначительно меньше вылова. С 2007 г. ситуация кардинально изменилась. Если средняя кратность воспроизводства кижуча р. Большой в период с 1972 по 2006 г. составляла 3,3, то в 2007–2019 гг. — 37,5, а за отдельные годы она

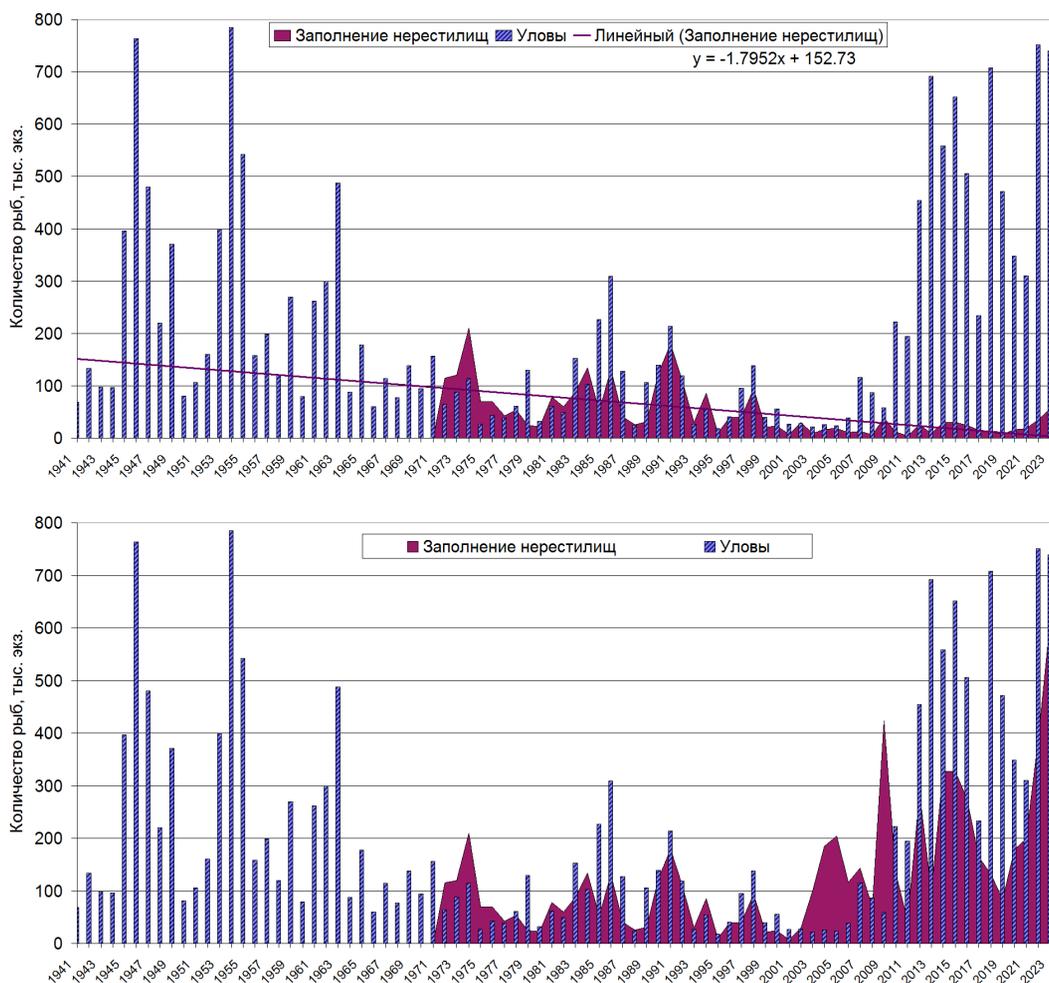


Рис. 12. Уловы кижуча в 1941–2023 гг. и его заходы на нерест в бассейн р. Большой в 1972–2023 гг. по данным авианаблюдений (**вверху**) и реконструированные за последние 20 лет с учетом кратности возврата в предыдущие годы (**внизу**)

Fig. 12. Dynamics of coho salmon annual catch in 1941–2023 and its escapement to the Bolshaya River basin on the data of aerial surveys in 1972–2023 (**top panel**) and the model based on multiplicity of returns in previous years for the last 20 years (**bottom panel**)

достигала значения 173,0. Анализ данных в целом по Камчатско-Курильской подзоне показал картину, аналогичную наблюдаемой в бассейне р. Большой: средняя кратность воспроизводства кижуча до 2006 г. близка к 4, а в последующем — на порядок больше, около 40. Ясно, что проявился явный недоучет заходящих на нерест производителей в последний период, связанный, в частности, с недостаточным финансированием авианаблюдений. Аналогичный вывод был сделан ранее М.Г. Фельдманом с соавторами [2014]. Понимая это, мы попытались реконструировать возможные значения пропуска кижуча на нерестилища в эти годы, используя кратность воспроизводства за предыдущий период (рис. 12, внизу).

Чтобы понять, почему авиаучеты кижуча, заходящего на нерестилища бассейна р. Большой (и не только) в последние десятилетия, дают неполную картину его распределения и тем более численности, рассмотрим этот аспект несколько подробнее.

По данным Е.М. Крохина и Ф.В. Крогиус [1937], нерестилища кижуча в бассейне р. Большой были расположены практически повсеместно, но в первую очередь — в верховьях притоков второго-третьего порядков: реках Банной, Карымчиной, Гольцов-

ка, Удошк, а также в ключах-лимнокренах вдоль центрального русла. Основное русло главной реки бассейна и притоков первого порядка (рек Плотниковой и Быстрой) кижуч для нереста выбирал в меньшей степени.

С начала учетов кижуча авианаблюдателями (1972 г.) динамика пропуска производителей на нерестилища в целом имела отрицательный линейный тренд (рис. 12, вверху). Возможных причин этому две: во-первых, собственно снижение численности производителей в реке на фоне интенсивного промышленного, любительского и незаконного лова, во-вторых, сокращение финансирования авиаучетных работ и, соответственно, уменьшение полетного времени, что ограничивает охват нерестилищ учетами (более характерно для периода с начала 2010-х гг.). Фактически специализированный учет кижуча с воздуха проводится обычно один раз в сезон, примерно в середине сентября (в зависимости от погоды), хотя нерест заканчивается гораздо позже.

По данным авиаучетов, производители после захода в лиман поднимаются вдоль берега, избегая глубины, и только ближе к выходу из лимана начинают идти по руслу реки более равномерно. Далее кижуч распределяется по многочисленным протокам (что усложняет его подсчет), а затем непосредственно для нереста — по притокам. В настоящее время нерест кижуча практически не наблюдают и в основном русле, и в системе проток нижней части главной реки бассейна, в отличие от р. Гольцовка. Реки Амчигача и Начилова обследованиями не охвачены из-за недостатка полетного времени.

В системе р. Быстрой кижуча фиксируют, как правило, в ее верхней части — на Ганальском участке, где рыба нерестится как в основном русле, так и в большом количестве ключей и проток, а также в реках Немтик, Дукук, Ключевка и Степанова (где численность производителей в отдельные годы достигала тысячи особей и более), но при единичных пролетах наблюдателей учеты не охватывают весь период нереста.

В бассейне р. Плотникова кижуча наблюдали чаще всего в левых притоках — в реках Карымчиной и Банной, где его численность в последние годы регистрировали от трех и более тысяч особей, а также в средней части основного русла реки (5–7 тыс. особей). В то же время в ряде притоков — рек Апачан, Толмачева — либо производителей не обнаруживали, либо они присутствовали в единичных экземплярах. Впрочем, стоит отметить, что в системе перечисленных рек есть большое количество ключей, которые учетами не охвачены за недостатком полетного времени.

Описанная ситуация показывает ограниченную возможность авиаучета заходящих на нерест производителей на современном этапе при текущих объемах оплаты этих работ. Поэтому считаем необходимым добиться увеличения финансирования полетов, необходимых для подготовки надежных прогнозов. А пока это не реализовано, стоит использовать реконструкцию пропуска на нерестилища на основе показателя кратности воспроизводства, близкого к реальности, опирающегося на данные, полученные в периоды предыдущих, более обширных авиаобследований.

Заключение

Проведенный анализ подтверждает, что в бассейне р. Большой кижуч представлен двумя расами (темпоральными группировками) — преобладающей ранней (90 % особей) и малочисленной поздней, временная граница между которыми обычно проходит в конце второй — начале третьей декады сентября, о чем свидетельствуют изменения не только степени зрелости гонад, но и размеров производителей и соотношения полов. Главный пик хода (вылова) в р. Большой приходится на начало сентября, в р. Плотникова — на середину сентября, а в Быстрой — на конец сентября. Нерест продолжается с сентября до февраля.

В период исследований линейные тренды динамики показателей длины и массы рыб ранней расы убывают у самцов быстрее, чем у самок, у самцов поздней расы длина АС снижается еще быстрее; масса последних с годами уменьшается медленнее, чем у «ранних», а масса «поздних» самок увеличивается. Плодовитость самок обеих рас с начала 1980-х гг. заметно уменьшилась.

У большерецкого кижуча самцы почти ежегодно численно преобладают над самками — 53 и 47 %. Статистические различия между особями большерецкого кижуча каждого пола из разных рас высоко достоверны как по длине их тела АС, так и по массе. Самки и самцы, отловленные в низовьях р. Большой, крупнее по длине АС и по массе по сравнению с производителями из р. Быстрой. Кроме того, у кижуча из последнего притока уменьшилось количество крупных рыб по сравнению с предыдущим десятилетием, а в р. Плотникова появилась фрагментация распределения на «мелких», «средних» и «крупных».

В р. Большой к настоящему времени обнаружено 8 возрастных групп кижуча: 1.0; 1.1; 1.2; 2.0; 2.1; 2.2; 3.0; 3.1; 3.2. При этом у самцов полный набор возрастных классов, а у самок отсутствуют каюрки (1.0, 2.0, 3.0); и у самцов, и у самок доминирует возраст 2.1. Возраст возврата большерецкого кижуча начиная с 1973 г. у самцов постепенно падает, у самок практически не меняется. За последние 20 лет уменьшилось количество возрастных классов у рыб в реках Большой и Быстрой, а в р. Плотникова, наоборот, увеличилось, но (как и в других группах) выросла доля рыб, скатывающихся в море после 1 года жизни в реке.

Продолжительность пресноводного и морского нагула достоверно положительно влияет на размеры и массу самцов и самок, причем влияние морского возраста в 4–7 раз больше, чем пресноводного, особенно у самцов. Эта тема требует дальнейших исследований.

Доля кижуча в уловах тихоокеанских лососей в бассейне р. Большой в 1941–2023 гг. изменялась от 0,2 до 76,0 %, составляя в среднем 19 %, что ставит его по этому показателю на второе место после горбуши. В динамике подходов кижуча можно отметить три большие «волны» увеличения уловов, первая закончилась в конце 1970-х гг., вторая — в начале 2000-х гг. и плавно перешла к подъему, продолжающемуся как минимум до 2023 г.

На протяжении длительного периода (с 1972 по 2002 г.) пропуск кижуча на нерест был незначительно меньше вылова. С 2007 г. соотношение родители-потомки увеличилось до неправдоподобно высоких значений: средняя кратность воспроизводства кижуча р. Большой в первый период составляла 3,3, а в последующий (2007–2019 гг.) — 37,5. Резкое и достаточно длительное увеличение уловов при непрерывном снижении пропуска находятся в явном противоречии и свидетельствует о недоучете заходящих на нерест производителей в последние десятилетия, что требует заметного повышения финансирования авиаучетных работ кижуча для увеличения их обширности, детальности и продолжительности. Пока это не реализовано, можно использовать реконструкцию пропуска на нерестилища на основе показателя кратности воспроизводства, близкого к реальности, опирающегося на данные, полученные в периоды предыдущих, более подробных авиаучетов.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Приносим благодарность Жанне Харитоновне Зорбиди за многолетнюю поддержку и методическую помощь, а также сотрудникам лаборатории динамики численности лососей КамчатНИРО (позже — лаборатории лососевых рыб) за сбор материалов и содействие при проведении полевых работ.

The authors are thankful to Zhanna Zorbidi for her long-term support and methodological assistance and to colleagues from Salmon Population Dynamics Laboratory (later the Salmon Fish Laboratory) of KamchatNIRO for data collection materials and assistance in field work.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена в рамках бюджетного финансирования.
The study was conducted within budget funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все национальные принципы использования животных (рыб) были соблюдены.
All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented.

Список литературы

- Грибанов В.И.** Кижуч (*Oncorhynchus kisutch* (Walb.)) (биологический очерк) // Изв. ТИНРО. — 1948. — Т. 28. — С. 43–101.
- Двинин П.А.** Отчет о работе экспедиции в нижнем течении бассейна реки Большой / Камчатское отделение ТИНРО. № 107. — Петропавловск-Камчатский, 1934. — 36 с.
- 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.
- 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.** Лососи реки Паратунки (Восточная Камчатка): история изучения и современное состояние : моногр. — Петропавловск-Камчатский : СЭТО-СТ Плюс, 2008. — 132 с.
- 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., Зорбиди Ж.Х.** Динамика численности и биологические характеристики тихоокеанских лососей реки Большой (западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 38–68.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Зорбиди Ж.Х.** Темпоральные группировки у производителей тихоокеанских лососей реки Большой (Западная Камчатка) // Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление : сб. мат-лов Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 85-летию Камчат. науч.-исслед. ин-та рыб. хоз-ва и океаногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2017. — С. 182–189.
- Зорбиди Ж.Х.** Кижуч азиатских стад : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2010. — 308 с.
- Иванков В.Н., Иванкова Е.В.** Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальное сходство и видовые различия) // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 103–118.
- 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. — 156 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.
- 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.
- Смирнов А.И.** Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : МГУ, 1975. — 335 с.
- 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.
- Фельдман М.Г., Шевляков Е.А., Зорбиди Ж.Х.** Прогнозирование подходов лососевых (на примере кижуча западной Камчатки) с использованием моделей экстраполяции временных рядов и моделей «запас-пополнение» // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2014. — Вып. 34. — С. 87–106.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.

Koo T.S.Y. Age designation in salmon // Studies of Alaska red salmon / T.S.Y. Koo (ed.). — Seattle : Univ. of Washington Press, 1962. — P. 37–48.

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

References

Gribanov, V.I., Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch* (Walb.)) (Biological essay), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1948, vol. 28, pp. 43–101.

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 Bolshoi River basin), Available from Kamchatka branch of TINRO, 1934, Petropavlovsk-Kamchatsky, no. 107.

Zaporozhets, O.M. and 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. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-281-301. EDN: XKHPDU.

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., *Lososi reki Paratunki (Vostochnaya Kamchatka): istoriya izucheniya i sovremennoye sostoyaniye* (Salmon of the Paratunka River (Eastern Kamchatka): history of study and current status), Petropavlovsk-Kamchatsky: SETO-ST Plyus, 2008.

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., 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.

Zaporozhets, O.M., Zaporozhets, G.V., and Zorbidi, Zh.Kh., Temporal groupings of Pacific salmon producers of the Bolshoi River (Western Kamchatka), in *Sb. mater. Vseross. nauchn. konf. mezhdunar. uchastiem, posvyashch. 85-letiyu Kamchatskogo nauchno-issled. inst. rybn. khoz. okeanogr. "Vodnye biologicheskie resursy Rossii: sostoyanie, monitoring, upravlenie"* (Proc. All-Russ. Sci. Conf. Int. Participation, Commem. 85th Anniv. Kamchatka Res. Inst. Fish. Oceanogr. "Aquatic Biological Resources of Russia: State, Monitoring, and Management"), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2017, pp. 182–189.

Zorbidi, J.H., *Kizhuch aziatskikh stad* (Coho salmon of Asian herds), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2010.

Ivankov, V.N. and Ivankova, E.V., Intraspecific reproductive strategies of Pacific salmon gen. *Oncorhynchus* (fundamental similarity and species differences), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 173, pp. 103–118.

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.

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.

Smirnov, A.I., *Biologiya, razmnozhenie i razvitie tikhookeanskikh lososei* (Biology, Reproduction, and Development of Pacific Salmon), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1975.

Temnykh, O.S., Shevlyakov, E.A., and Kanzeparova, 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.

Feldman, M.G., Shevlyakov, E.A., and Zorbidi, Zh.Kh., Forecasting the runs of Pacific salmon (for example — a coho salmon of the Western Kamchatka) on the base of “stock–recruitment” models and time series extrapolation simulations, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2014, vol. 34, pp. 87–106.

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

Koo, T.S.Y., Age designation in salmon, in *Studies of Alaska red salmon*, Seattle: Univ. of Washington Press, 1962, pp. 37–48.

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

Поступила в редакцию 3.05.2024 г.

После доработки 15.05.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

*The article was submitted 3.05.2024; approved after reviewing 15.05.2024;
accepted for publication 5.06.2024*