

УДК 597.553.2

Н.М. Вецлер, **В.Ф. Бугаев***Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18**ДОЛГОВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ
И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ НЕРКИ ОЗЕРА ДАЛЬНОГО
(ЮГО-ВОСТОК КАМЧАТКИ)**

На основе обобщения многолетнего ряда наблюдений, проведенных на оз. Дальнем в 1939–2020 гг., показано влияние долговременных колебаний величины нерестовых заходов нерки на динамику ее половой, возрастной и размерно-массовой структуры. Установлено, что оптимальное соотношение анадромных самцов и самок, близкое 1 : 1, отмечено только в годы максимальной численности нерестового стада. При сокращении возвратов половозрелых рыб в озеро наблюдается тенденция к снижению относительной численности проходных самцов, а половая структура нерестового стада сдвигается в сторону доминирования самок. В периоды депрессии дальнеозерской нерки в ее популяции преобладают мелкие самцы: карлики (созревающие в озере без ската в море) и каюрки (особи с кратковременным морским нагулом). Установлено, что в межгодовых колебаниях возраста половозрелых рыб прослеживается тенденция к его увеличению при снижении величины нерестовых заходов и, наоборот, рост численности нерки приводит к уменьшению возраста полового созревания рыб. Изменения возрастной структуры нерестового стада в основном связаны с продолжительностью пресноводного нагула нерки. Показано, что в результате многолетнего давления промысла, который отбирает наиболее крупных особей, происходит снижение длины и массы тела половозрелой нерки, сокращение длительности морского нагула и рост численности мелких самцов в ее популяции.

Ключевые слова: нерка, длина и масса тела половозрелых рыб, структура нерестового стада, многолетние исследования, озеро Дальнее, Камчатка.

DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-324-339.

Vetsler N.M., Bugaev V.F. Long-term changes of abundance and population structure for sockeye salmon in Lake Dalneye (southeastern Kamchatka) // *Izv. TINRO*. — 2021. — Vol. 201, Iss. 2. — P. 324–339.

Effects of interannual fluctuations of sockeye salmon escapement to the spawning grounds on dynamics of sexual, age and length-weight structure of the population are demonstrated on generalized data of long-term observations in Lake Dalneye in 1939–2020. Mature sockeye specimens were caught in the Dalnaya River during their anadromous migration to the lake and analyzed by the authors, personally; archive and earlier published data were used, as well. The

* Вецлер Наталья Михайловна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: vetsler@kamniro.ru; Бугаев Виктор Федорович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: bugaev.v.f@kamniro.ru.

Vetsler Natalya M., Ph.D., leading researcher, Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO), 18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia, e-mail: vetsler@kamniro.ru; Bugaev Victor F., D.Biol., leading researcher, Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO), 18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, e-mail: bugaev.v.f@kamniro.ru.

escapement was evaluated by visual assessment of the sockeye migrants entered to Lake Dalneye and confirmed by counting of mature individuals on the littoral spawning grounds in the lake. Number of dwarf sockeye salmon was estimated using the earlier found correlation between their stock and forage zooplankton biomass (Kurenkov, 1991; Pogodaev, Kurenkov, 2012). The zooplankton biomass was assessed on samples of zooplankton collected monthly at a stationary station in the central part of the lake (once a month during the ice period and up to three times per month during the ice-free period) from the layer 0–50/55 m by vertical towing of Juday plankton net (mouth diameter 18 cm). The numbers of anadromous sockeye males and females had ratio 1 : 1 in years with the maximum spawning stock, but < 1 : 1 when their returns to the lake decreased. Besides, the males were smaller in such years and the dwarfs (matured without migration to the sea) and jacks (matured with short marine period) were able to escape commercial fishing gears. Age of the spawners had a tendency to increase with decreasing of spawning runs and, conversely, more abundant runs were formed by younger spawners. Long-term pressure from fishery and selection of larger individuals caused the body length and weight decreasing for mature sockeye salmon, shortening of their period of marine feeding, and increasing of the small-sized males portion in the population.

Key words: sockeye salmon, spawning stock structure, fish body length, fish body weight, long-term research, Lake Dalneye, Kamchatka.

Введение

Озеро Дальнее — нерестово-нагульный водоем тихоокеанского лосося нерки *Oncorhynchus nerka* Walb., имеющий статус модельного для изучения динамики численности нерестового стада и условий пресноводного нагула молоди. Расположено озеро на юго-востоке Камчатского полуострова примерно в 20 км от краевого центра и относится к бассейну р. Паратунка, впадающей в Авачинскую губу. Водоем имеет небольшие размеры: его длина составляет 2,50 км, средняя ширина — 0,54 км. Площадь зеркала равна 1,36 км², средняя глубина — 31,5 м. Максимальная глубина достигает 60,5 м и находится в центральной части водоема.

Особая значимость и уникальность оз. Дальнего определяется многолетним рядом научных наблюдений, проводимых с 1930-х гг. по настоящее время. Результаты изучения дальнеозерской нерки и процессов, происходивших в водоеме в прошлом столетии, представлены в многочисленных публикациях Е.М. Крохина и Ф.В. Крогиус, последняя из которых [Крогиус и др., 1987] обобщает многолетние данные за 1934–1975 гг. Материалы по нерке за более поздние годы отражены в публикации А.В. Бугаева с соавторами [2015] и посвящены анализу межгодовых изменений возрастной и размерно-массовой структуры половозрелых особей за 1976–2013 гг. (исключая период 1981–1989 гг.).

Цель данной работы — на основе обобщения всего многолетнего ряда наблюдений проанализировать изменчивость размерно-массовых показателей, полового и возрастного состава производителей дальнеозерской нерки на фоне долговременных колебаний численности ее нерестовых заходов.

Материалы и методы

Материалом для настоящего исследования послужили первичные данные биологических анализов производителей нерки, проведенных на дальнеозерском наблюдательном пункте в 1939–2020 гг. В работе использованы архивы Паратунского наблюдательного пункта, результаты годовых отчетов КамчатНИРО, ранее опубликованные материалы и данные, непосредственно собранные и обработанные авторами. Последние включают определение возраста нерки для периода 2001–2019 гг., результаты биологических анализов производителей за 2014–2020 гг. и данные по биомассе кормового зоопланктона за 1981–2020 гг.

Сбор материала в течение всего исследуемого периода осуществляли по единой методике. Рыб отлавливали неводом или ставной сетью в истоке р. Дальней в июне-авгу-

сте во время ежегодного анадромного хода нерки. Биологический анализ половозрелых особей проводили по общепринятой методике [Правдин, 1966]. Возраст определяли по чешуе, собранной по методике Клаттера и Уайтсела [Clutter, Whitesel, 1956]. Для сравнительного анализа многолетнего материала возраст рыб в архивах 1939–1975 гг. (определение Ф.В. Крогиус) изменен на европейскую систему обозначений [Рикер и др., 2005].

В работе также использованы данные по пропуску рыб-производителей в оз. Дальнее в 1934–2013 гг., полученные по результатам их визуального подсчета на рыбоучетном заграждении, расположенном в р. Дальней на расстоянии 300 м от ее истока из озера [Крогиус и др., 1987; Погодаев, 1993; Вецлер, 2017]. В последние годы величину нерестовых заходов определяли как на основе подсчета нерки во время ее рунного хода в р. Дальней (вторая декада июля — начало августа), так и по результатам учета половозрелых рыб на нерестилищах на литорали озера (первая половина сентября). Количество нерки карликовой формы в 1981–2020 гг. рассчитывали, используя количественные данные по зоопланктону и ранее полученные зависимости численности карликов от биомассы кормовых организмов [Куренков, 1991; Погодаев, Куренков, 2012]. Пробы планктона отбирали круглогодично (один раз в месяц в период ледостава и до трех раз — в безледный период) в слое 0–50 (0–55) м методом вертикального лова сетью Джели с диаметром входного отверстия 18 см (газ № 64–70) на постоянной станции, расположенной в центральной части озера. Камеральную обработку зоопланктонных проб проводили по стандартным гидробиологическим методикам [Киселев, 1969; Методические рекомендации..., 1984]. Биомассу планктонных организмов рассчитывали по формулам связи индивидуальной массы с длиной тела [Балушкина, Винберг, 1979; Куренков, 2005].

Обобщение и обработка материалов выполнены в электронных таблицах MS Excel по общепринятым методикам [Плохинский, 1990].

Результаты и их обсуждение

Многолетний мониторинг оз. Дальнего показывает, что процессы глобального и регионального масштаба оказывают воздействие как на всю экосистему в целом, так и на отдельные ее компоненты и чаще всего коррелируют с таковыми в других лососевых водоемах Камчатки. Так, долговременная цикличность рыбопродуктивности озера с 1930 до 1990-х гг. соответствует глобальным трендам колебаний численности лососей в Северной Пацифике [Рикер и др., 2005], связанных с динамикой развития японского морского промысла и долгопериодными флюктуациями климата в Северном полушарии [Давыдов, 1986; Хен, 1991; Шунтов, 2000, 2001].

Нерестовые подходы дальнеозерской нерки характеризовались высокой численностью, достигавшей 20–150 тыс. шт. в 1930–1940-е гг. и во второй половине 1980-х гг., что позволяло в эти периоды вести промышленный лов рыбы в р. Дальней [Крогиус и др., 1987; Погодаев, 1993]. Максимальные возвраты производителей в озеро, превышавшие 100 тыс. рыб, были отмечены в 1936–1938 и 1944 гг. [Крогиус и др., 1969]. Период наиболее глубокой депрессии дальнеозерской нерки пришелся на 1972–1981 гг., когда подходы половозрелых рыб в среднем составляли всего 1,6 тыс. экз. (рис. 1).

За 82-летний период исследований (1939–2020 гг.) дальнеозерское стадо нерки большую часть времени подвергалось интенсивному облову в море. Оценить реальные объемы этого промысла не представляется возможным. По данным Ф.В. Крогиус [1979], основной причиной снижения численности нерестовых подходов нерки в 1950-е — начале 1980-х гг. стал японский сетной промысел лососей в Северной Пацифике. Дальнеозерская нерка в этот период очень интенсивно облавливалась в море, и до 40 % вернувшихся на нерест рыб имели следы дрейфтерных сетей [Крогиус и др., 1987]. По мнению Е.Г. Погодаева [2001], морской промысел изымал до 60 % нерестового стада, и чем он был интенсивнее, тем меньше половозрелых рыб

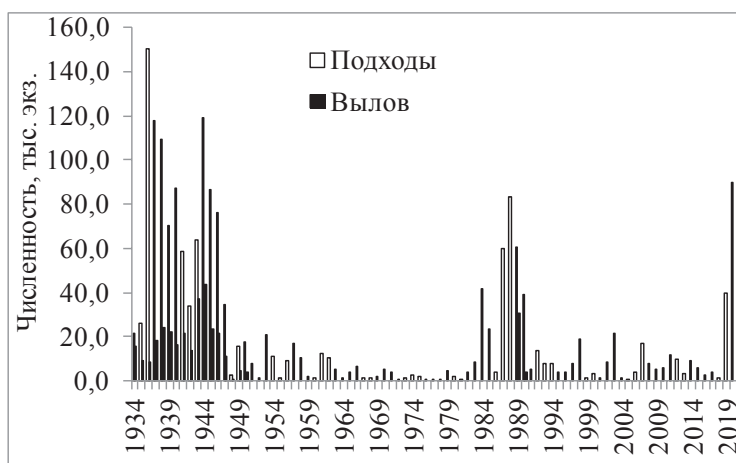


Рис. 1. Многолетняя динамика численности нерестовых подходов и вылова проходной нерки в оз. Дальнем в 1934–2020 гг.

Fig. 1. Long-term dynamics of the anadromous sockeye salmon spawning runs and their catches in Lake Dalneye in 1934–2020

возвращалось в озеро. Рост численности нерестовых подходов нерки происходил только в периоды ограничений или полного отсутствия морского промысла (рис. 1).

В 1990–2010-е гг. депрессивное состояние популяции также было связано в первую очередь с антропогенным фактором: усилением интенсивности российского и японского дрефтерного промысла в тихоокеанских водах и влиянием браконьерского вылова во время анадромной миграции нерки в Авачинской губе, в реках Паратунка, Быстрая и Дальняя [Погодаев, 2001; Запорожец и др., 2008]. В 1991–2018 гг. величина подходов половозрелых рыб на нерест в оз. Дальнее не превышала 20 тыс. экз. и в среднем составляла 7 тыс. рыб (рис. 1).

Введение в 2015 г. запрета на вылов нерки в Авачинской губе и в р. Паратунка для промышленного, любительского и традиционного рыболовства коренных малочисленных народов Севера*, а затем в 2016 г. — и на использование дрефтерных сетей для добычи лососей в море** положительно повлияло на состояние дальнеозерского стада. В 2019 г. возврат производителей в озеро составил около 40, а в 2020 г. — 90 тыс. экз. (рис. 1).

Популяция нерки оз. Дальнего представлена проходной (анадромной) и пресноводной карликовой (резидентной) формами [Крогиус и др., 1987]. Период пресноводного нагула молоди проходной формы зависит от кормовых условий в водоеме и может длиться от одного до четырех лет [Вецлер, 2009; Вецлер, Погодаев, 2011]. Карликовая форма созревает в озере, не мигрируя в море, и обладает более быстрым темпом роста, чем покатная молодь. Карлики в основном представлены самцами (95%), которые, достигая зрелости в возрасте 2+ и 3+, принимают активное участие в нересте проходной формы, что по мнению Ф.В. Крогиус с соавторами [1987] значительно повышает его эффективность. Способность дальнеозерской нерки к образованию резидентной формы является генетически обоснованной и реализуется при определенных экологических условиях [Крогиус, 1978; Погодаев, Куренков, 2012]. Рост численности карликов происходит при снижении плотности молоди проходной формы и повышении количества корма в водоеме [Крохин, 1967]. Карликовый тип развития с рыбохозяйственной точки

* Протоколы заседаний Комиссии по регулированию добычи (вылова) анадромных видов рыб в Камчатском крае (2015–2020 гг.).

** Закон от 29 июня 2015 г. № 208 «О внесении изменений в ФЗ «О рыболовстве и сохранении водных биоресурсов»».

зрения является нерациональным, но служит адаптивной реакцией, направленной на повышение урожайности поколений [Крогиус, 1981].

Долговременные изменения численности нерестовых заходов дальнеозерской нерки определяли колебания плотности ее молоди, нагуливающейся в пелагиали водоема, и тем самым влияли на соотношение проходной и резидентной форм в ее популяции. В годы многочисленных возвратов рыб-производителей и увеличения плотности нагуливающейся молоди проходной формы численность карликов в озере была минимальной и не превышала 7 тыс. экз. [Погодаев, Куренков, 2012]. При повышении концентрации корма вследствие снижения численности молоди количество карликов в водоеме возрастало (1956–1982 гг.). Максимальный рост их численности отмечен в годы наиболее глубокой депрессии дальнеозерской нерки и пришелся на период чрезмерной эксплуатации нерестового стада японским морским промыслом (1973–1981 гг.). В 2000–2018 гг. при снижении возвратов нерки на нерест и улучшении трофических условий в оз. Дальнем [Вецлер, 2008] вновь происходил рост численности карликов (рис. 2).

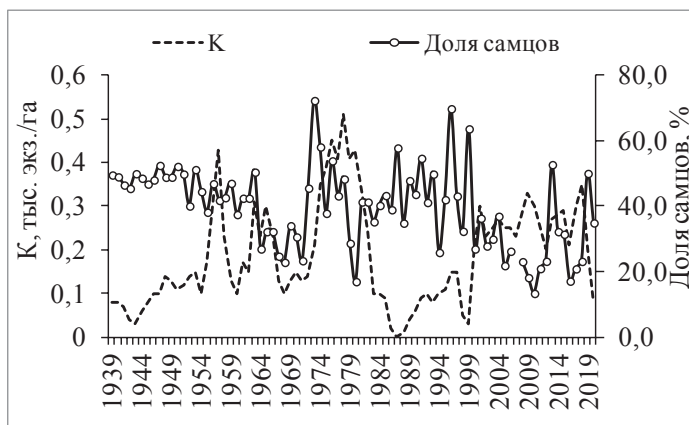


Рис. 2. Многолетние изменения плотности нерки карликовой формы (K) в оз. Дальнем и встречаемость анадромных самцов в нерестовом стаде в 1939–2020 гг.

Fig. 2. Long-term changes of distribution density (K) for dwarf sockeye salmon in Lake Dalneye and occurrence of anadromous males in the spawning stock in 1939–2020

Многолетние колебания соотношения проходной и карликовой форм нерки влияли на динамику половой структуры нерестового стада. Известно, что в норме доля анадромных самцов у лососевых рыб близка к 50 %, а сокращение их численности в нерестовых подходах является показателем неблагоприятного состояния стада [Крогиус и др., 1987]. Соотношение самцов и самок, близкое 1 : 1, у дальнеозерской нерки сохранялось только в 1939–1951 гг. При сокращении нерестовых возвратов прослеживалась тенденция к снижению относительной численности анадромных самцов. В 1952–1963 гг. их доля в среднем составляла 43,9 %, в 1964–1971 гг. этот показатель уменьшился до 28,5 % (рис. 2).

Следующий девятилетний период (1972–1980 гг.) характеризовался резкими изменениями половой структуры нерестового стада, а межгодовые колебания относительной численности анадромных самцов происходили в диапазоне 17,1–72,5 %. В эти годы был отмечен не только максимальный рост численности карликов, но и повышение количества каюрок — мелких проходных рыб с сокращенным морским периодом нагула (от 2 мес. до 1 года), половой состав которых, как и карликов, сдвинут в сторону доминирования самцов. В результате в период наиболее глубокой депрессии дальнеозерской нерки возрастала амплитуда межгодовых колебаний доли проходных самцов за счет периодического увеличения численности каюрок среди проходных рыб (рис. 2).

В 1980-е гг. прослеживалась тенденция к выравниванию половой структуры нерестового стада: соотношение анадромных самцов и самок приближалось к оптимальному уровню, равному 1 : 1. Кратковременное увеличение возвратов половозрелой нерки в оз. Дальнее в этот период привело к росту относительной численности анадромных самцов в 1984–1993 гг. в среднем до 45,4 % (рис. 2).

Со второй половины 1990-х по 2010-е гг. при депрессивном состоянии популяции в условиях чрезмерного воздействия морского и браконьерского промысла нерестовое стадо вновь в основном было представлено самками (рис. 3). Относительная численность анадромных самцов в среднем составляла 33,7 %, с минимальным значением в 2010 г. (13,5 %). Периодически резкое увеличение доли самцов в это время также было связано с эпизодическим повышением численности каюрок в нерестовом стаде. Максимум их встречаемости среди половозрелых рыб был отмечен в 1996 г. и достиг 70 % (см. рис. 2).

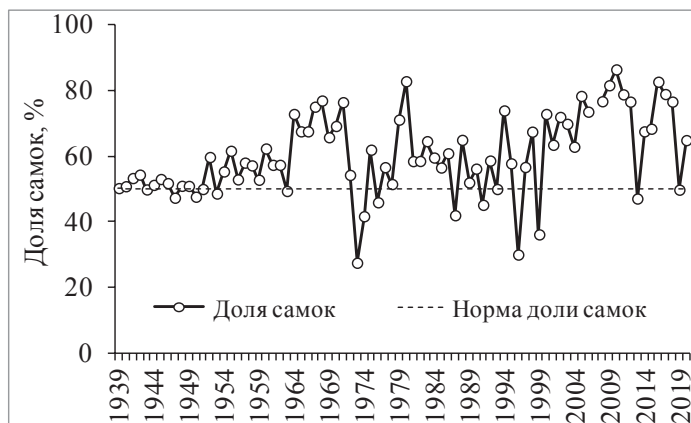


Рис. 3. Динамика относительной численности самок в нерестовом стаде в 1939–2020 гг.
Fig. 3. Dynamics of females portion in the spawning stock of sockeye salmon in 1939–2020

Таким образом, в условиях низкой численности в популяции начинают преобладать мелкие самцы как созревающие в озере без ската в море — карлики, так и короткоциклические — каюрки, с кратковременным морским нагулом, способные максимально избегать сетей. Половая структура нерестового стада, как правило, сдвигается в сторону доминирования самок, что также служит одним из способов выживания популяции в условиях чрезмерного промысла (рис. 3).

Различные комбинации продолжительности пресноводного и морского нагула нерки определяют ее сложный возрастной состав, включающий 15 категорий [Крогиус и др., 1987]. В 1939–2019 гг. нерестовое стадо чаще всего было представлено рыбами в возрасте 1.2, 2.2 и 3.2. Доминирующее значение занимала возрастная группа 2.2 (44,3 % от всех особей, зашедших в озеро на нерест). Относительная численность нерки в возрасте 1.2 и 3.2 была равна соответственно 18,1 и 12,6 %. Доли возрастных групп 1.3, 2.1 и 2.3 составляли менее 10 %, а рыб в возрасте 1.1, 3.1 и 3.3 — менее 3 %. Относительная численность остальных возрастных групп в среднем не превышала 1 % от всех рыб, зашедших в озеро на нерест в 1939–2019 гг. (рис. 4).

В многолетних колебаниях возраста половозрелых рыб прослеживается тенденция к его увеличению при снижении величины нерестовых заходов, и наоборот, рост численности нерестового стада приводит к уменьшению возраста производителей нерки. Изменения возрастной структуры нерестового стада в основном связаны с длительностью пресноводного нагула [Бугаев и др., 2015].

В периоды многочисленных заходов нерки на нерест и повышения плотности нагуливающейся молодежи преобладающей возрастной группой среди смолтов становятся годовики. Чем хуже складываются трофические условия для молодежи нерки перед

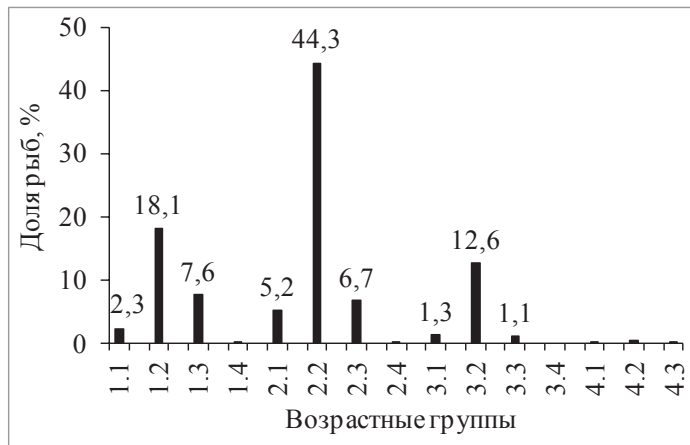


Рис. 4. Среднемноголетняя возрастная структура нерестового стада в 1939–2019 гг.
 Fig. 4. Average age structure of the spawning stock of sockeye salmon in 1939–2019

скатом, тем больше покатников в возрасте 1+ мигрирует из озера. При обратном процессе — снижении возвратов нерки, уменьшении количества нагуливающейся молоди и повышении концентрации корма — период пресноводного нагула удлиняется до двух, трех и даже до четырех лет [Вецлер, 2009; Вецлер, Погодаев, 2011].

В 1939–1949 гг. при многочисленных нерестовых подходах доля рыб с одним пресноводным годом нагула (1.1, 1.2, 1.3 и 1.4) варьировала от 27,5 до 83,2 % и в среднем составляла 53,4 %. При повышении возвратов нерки в 1980-е гг. относительная численность этих возрастных категорий среди половозрелых рыб увеличилась в 1987–1993 гг. до 68,3 %. В периоды депрессии дальнеозерского стада доля возрастных групп с одним пресноводным годом нагула снижалась: в 1950–1970-е гг. — в среднем до 20,9 %, а в 2000–2010-е гг. — до 10,7 % (рис. 5, А).

Противоположная динамика прослеживалась у нерки с длительным пресноводным нагулом. Суммарная доля рыб в возрасте 2.1, 2.2, 2.3 и 2.4 увеличивалась от 41,8 % в 1939–1949 гг. и от 44,9 % во второй половине 1980-х гг. до 53,9 % в 1950–1970-е гг. и до 72,3 % в 2000–2010-е гг. Относительная численность нерки с тремя годами пресноводного нагула в сумме составляла менее 10 % в периоды высокой численности дальнеозерского стада (4,8 % — в 1939–1949 гг. и 8,9 % — в 1980-е гг.). При снижении нерестовых подходов количество рыб в возрасте 3.1, 3.2, 3.3 и 3.4 значительно возросло (23,9 % в 1950–1970-е гг. и 16,8 % в 2000–2010-е гг.) (рис. 5, Б).

Наиболее продолжительным пресноводный период нагула у нерки оз. Дальнего был в 1960-е гг. В подходах проходных рыб доля особей с трехлетним нагулом возросла до 33,9 %, и были отмечены рыбы с четырехлетним пресноводным периодом (3,1 %) (рис. 5).

Анализ многолетних изменений возрастного состава дальнеозерской нерки показывает, что длительность ее морского нагула может варьировать от одного до четырех лет. Подавляющее большинство рыб обычно проводит в море два года (75,5 %). Среднемноголетняя доля нерки с трехлетним пребыванием в морских водах составляет всего 15,3 %, относительная численность каюрок — 8,9 %. Доля рыб, вернувшихся на нерест после четырех лет морского нагула, минимальна и в среднем составляет всего 0,2 % (рис. 6).

Долговременные изменения продолжительности морского нагула у дальнеозерской нерки имеют тенденцию к его сокращению. При отсутствии дрефтерного лова (до 1954 г.) относительная численность нерки с тремя морскими годами в среднем составляла 30,1 %. В последнее десятилетие (2010–2019 гг.) доля рыб, вернувшихся на нерест после трех лет морского нагула, не превышала 9,0 % и в среднем была равна 3,2 % (рис. 7).

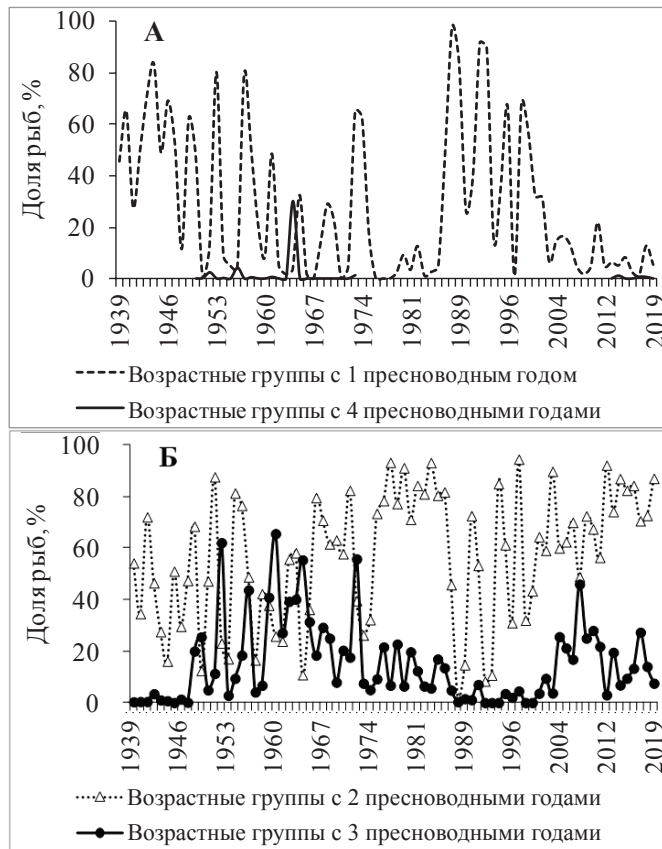


Рис. 5. Динамика пресноводного возраста у производителей нерки в 1939–2019 гг.: А — 1 и 4 пресноводных года; Б — 2 и 3 пресноводных года

Fig. 5. Dynamics of the freshwater age for sockeye spawners in 1939–2019: А — 1 and 4 freshwater years; Б — 2 and 3 freshwater years

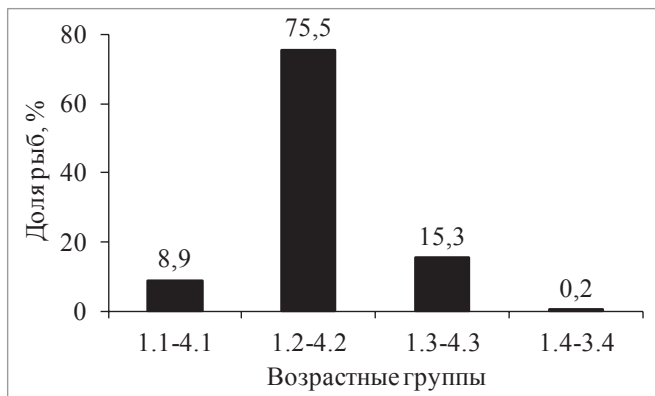


Рис. 6. Среднеголетняя доля рыб с разной продолжительностью морского нагула в нерестовом стаде нерки в 1939–2019 гг.

Fig. 6. Annual mean portions of fish with certain duration of marine feeding in the spawning stock of sockeye salmon in 1939–2019

Относительная численность нерки в возрасте 1.4, 2.4 и 3.4 еще до 1954 г. в сумме составляла всего 0,7 %. Рыбы с четырехлетним нагулом в море достигали наиболее крупных размеров тела. Средняя длина и масса нерки этих возрастных групп изменялась в пределах 57,1–59,0 см и 2,33–2,41 кг и значительно превышала среднего-

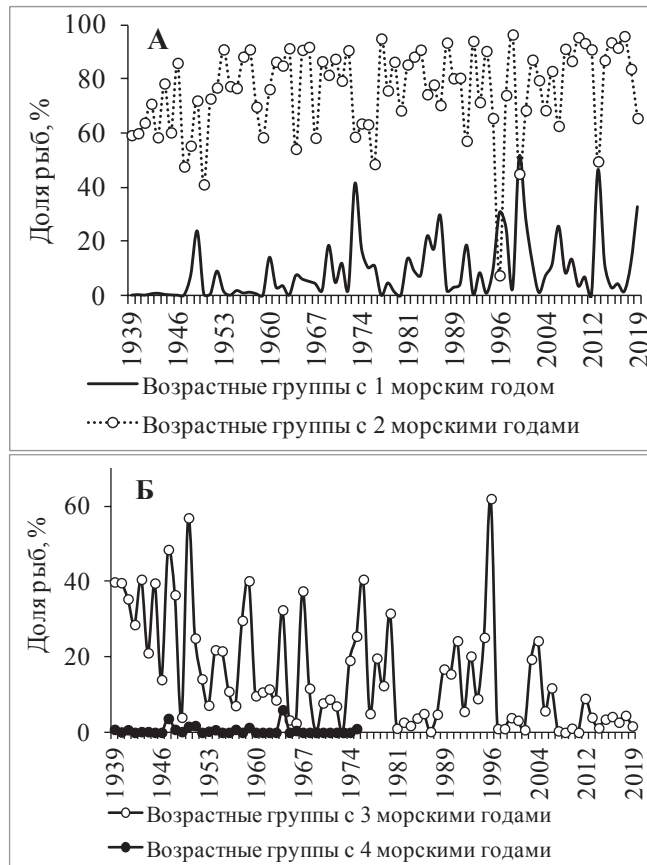


Рис. 7. Динамика морского возраста у производителей нерки в 1939–2019 гг.: А — 1 и 2 морских года; Б — 3 и 4 морских года

Fig. 7. Dynamics of the marine age for sockeye spawners in 1939–2019: А — 1 and 2 marine years; Б — 3 and 4 marine years

летние размерно-массовые параметры половозрелых особей за 1939–2020 гг., равные соответственно 51,8 см и 1,7 кг. В результате многолетнего воздействия дрейфтерного промысла и ежегодного изъятия им наиболее крупных особей произошло полное истребление нерки с четырьмя годами морского нагула. По данным Ф.В. Крогиус [1979], в результате промысла в первую очередь облову подвергались крупные рыбы, прожившие в море три и более лет. Кроме того, по ее мнению, эти рыбы облавливались дважды: неполовозрелыми в год, предшествующий ходу на нерест, и второй раз в период нерестовой миграции. Возрастная группа 1.4 встречалась в нерестовом стаде в основном только в годы многочисленных заходов (1939–1951 гг.). Рыбы в возрасте 2.4 и 3.4 эпизодически заходили на нерест в озеро до середины 1970-х гг. В 1976–2019 гг. нерка с четырехлетним нагулом в море среди производителей не встречалась (рис. 7).

Сокращение морского нагула нерки привело к ускорению оборачиваемости поколений и увеличению численности мелких короткоциклических рыб. До открытия морского промысла каюрки в нерестовых возвратах либо полностью отсутствовали, либо были представлены в небольшом количестве: их доля в 1939–1953 гг. в среднем составляла всего 2,9 %. При усилении промыслового пресса на дальнеозерскую нерку относительная численность каюрок увеличивалась и в отдельные годы превышала 40 %. Наибольшее количество рыб с одним годом морского нагула было отмечено в 1973, 1999 и 2013 гг. В 2010–2019 гг. доля каюрок варьировала от 1,4 до 46,4 % и в среднем была равна 12,1 % (рис. 7).

Основу дальнеозерского нерестового стада составляла нерка с двухлетним морским нагулом. В 1939–1949 гг. ее доля среди половозрелых рыб в среднем была равна 64,8 %, в 2010–2019 гг. этот показатель увеличился до 84,7 % (рис. 7, А).

К критериям состояния нерестовых стад лососей относят и изменчивость их размерно-массовых показателей. Эти биологические характеристики нередко связаны обратной зависимостью с численностью подходов половозрелых рыб [Зорбиди, 2010]. Большинство зарубежных и отечественных исследователей, отмечавших уменьшение длины и массы тела лососей с течением времени, в том числе и у многих популяций камчатской нерки, связывают снижение размерно-массовых показателей с ростом численности лососевых рыб в океанических водах (особенно горбуши) и вследствие этого возрастания конкуренции и ухудшения трофических условий [Helle et al., 2007; Fukuwaka et al., 2009; Ruggerone et al., 2009; Бугаев, 2011; Темных и др., 2011; Карпенко и др., 2013; McPhee и др., 2016]. Однако сотрудники ТИНРО-центра на основании количественных данных по кормовой базе, объемов потребления пищи не только лососями, но и другими видами nekтона, опровергают представления о дефиците пищи, жесткой внутри- и межвидовой конкуренции и ограниченности экологической емкости Северной Пацифики для лососей [Шунтов, Темных, 2008]. Доказательной основой для этой точки зрения служат материалы ежегодных комплексных экспедиций в дальневосточных морях и сопредельных океанических водах, проводившихся по программе экосистемного изучения биологических ресурсов этого региона в 1986–2016 гг. [Темных, 2017].

При анализе материалов за 1976–2013 гг. для производителей дальнеозерской нерки, как и для большинства камчатских популяций, отмечен отрицательный темпоральный тренд изменчивости длины и массы тела половозрелых особей [Бугаев, 2011; Бугаев и др., 2015].

Обобщение всего массива данных за 1939–2020 гг. показало, что до 1973 г. нерестовое стадо нерки оз. Дальнего в основном было представлено крупными рыбами, размеры и масса тела которых превышали среднемноголетние значения, равные 51,8 см и 1,7 кг (рис. 8, А). Для самок среднемноголетние параметры составляют 51,5 см и 1,6 кг (рис. 8, Б). Самцы крупнее самок: длина их тела в среднем достигает 52,1 см, масса — 1,8 кг (рис. 8, В).

Измельчание дальнеозерской нерки происходит в годы глубокой депрессии популяции при чрезмерной эксплуатации нерестового стада японским морским промыслом. Длина и масса рыб в этот период резко снижаются и до настоящего времени остаются преимущественно ниже среднемноголетних показателей (рис. 8).

Тенденция к снижению размерно-массовых параметров у нерки прослеживается с 1959 г. (через шесть лет после открытия морского промысла) (рис. 8). Отрицательные тренды в многолетних изменениях длины и массы тела рыб отмечены как для всей популяции (рис. 8, А), так и отдельно для обоих полов (рис. 8, Б, В). При уровне значений достоверных коэффициентов корреляции, варьирующих в пределах $r = -0,51-0,75$, наиболее статистически значимая по силе корреляция массы и длины с течением времени установлена для самцов (рис. 8, В), что связано с постепенным нарастанием численности каюрок в нерестовом стаде.

Заключение

Изменения в биологической структуре дальнеозерской нерки и динамика многих процессов, происходящих в экосистеме, тесно связаны с цикличностью рыбопродуктивности водоема. Долговременным колебаниям численности популяции соответствуют определенные изменения в половой, возрастной и размерно-массовой структуре нерестового стада. Соотношение анадромных самцов и самок, близкое 1 : 1, отмечено только в годы максимальных подходов дальнеозерской нерки на нерест. При сокращении возвратов половозрелых рыб в озеро прослеживается снижение относительной численности анадромных самцов и возрастает амплитуда ее межгодовых колебаний,

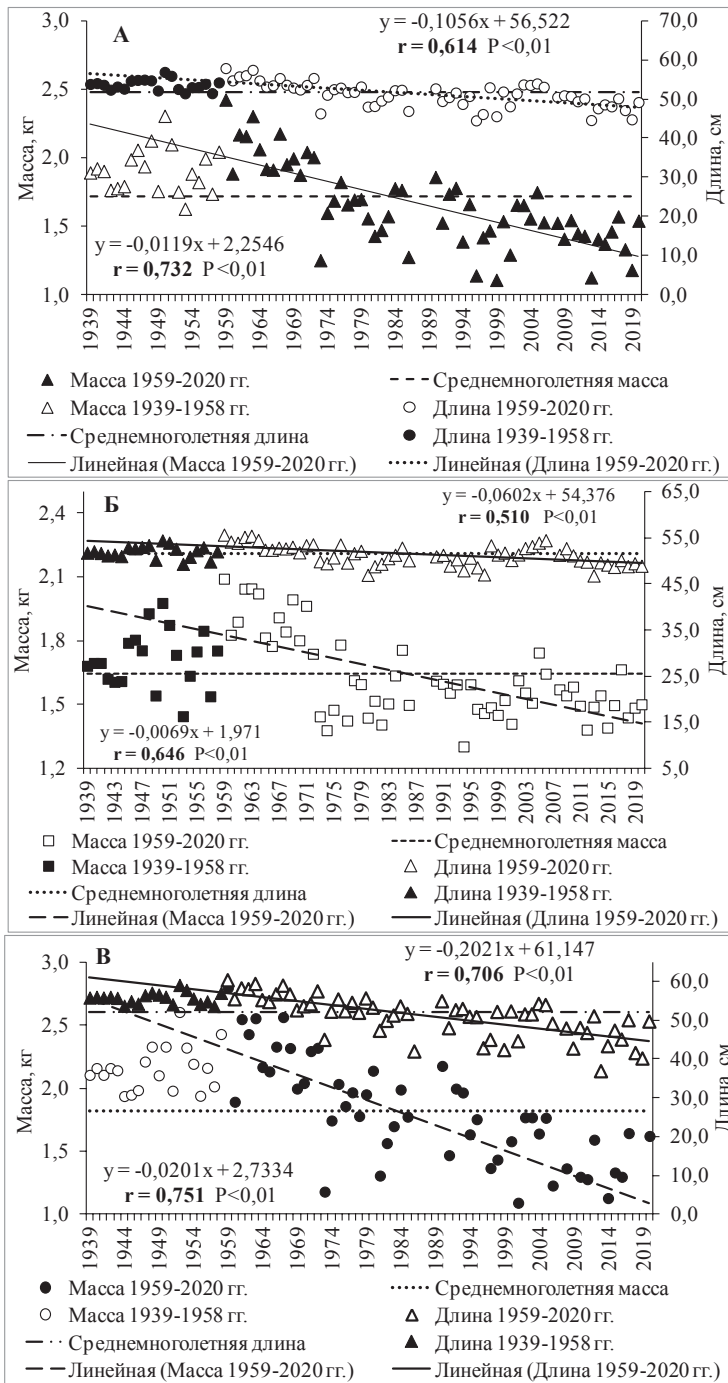


Рис. 8. Динамика, среднеголетние значения и темпоральные тренды длины и массы тела анадромной нерки оз. Дальнего: **А** — общая для обоих полов, **Б** — самки, **В** — самцы
 Fig. 8. Dynamics of body length and weight, average values of these parameters and their temporal trends for anadromous sockeye salmon in Lake Dalneye: **A** — both sexes, **B** — females, **V** — males

а половой состав нерестового стада сдвигается в сторону доминирования самок. В периоды депрессии дальнеозерской нерки в популяции преобладают мелкие самцы: карлики (созревающие в озере без ската в море) и кяурки (особи с кратковременным морским нагулом), способные максимально избегать сетей.

В межгодовых колебаниях возраста половозрелых рыб прослеживается тенденция к его увеличению при снижении величины нерестовых заходов, и наоборот, рост численности нерки приводит к уменьшению возраста полового созревания рыб. Тенденции в изменениях возрастной структуры нерестового стада в основном связаны с продолжительностью пресноводного нагула нерки.

За период многолетних исследований (1939–2020 гг.) отмечено сокращение длительности морского нагула дальнеозерской нерки и измельчание половозрелых особей, что, на наш взгляд, связано с многолетним чрезмерным давлением морского промысла на нерестовое стадо. Так, тенденция к снижению длины и массы тела производителей прослеживается уже через 6 лет после открытия японского морского промысла, а резкое измельчание нерки и исчезновение в нерестовом стаде рыб с четырехлетним морским нагулом приходится на период наибольшего усиления его интенсивности (1972–1981 гг.), приведшему к глубокой депрессии дальнеозерской нерки.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность И.И. Вецлеру — бессменному помощнику в сборе проб и проведении биологических анализов производителей нерки, а также всем сотрудникам КамчатНИРО, в разные годы участвовавшим в сборе материала.

Финансирование работы

Исследование выполнено на основе планового финансирования.

Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены. Информация обо всех пойманных рыбах была включена в статью. Библиографические ссылки на все использованные в работе данные других авторов оформлены в соответствии с правилами данного издания.

Информация о вкладе авторов

Н.М. Вецлер — разработка концепции исследования, создание и систематизация первичных данных в электронном виде, сбор и камеральная обработка зоопланктонных проб, проведение биологических анализов, участие в учетах производителей нерки, статистическая обработка данных и написание первой версии статьи, редактирование и подготовка окончательного варианта рукописи.

В.Ф. Бугаев — определение возраста половозрелых особей и смолтов нерки для периода 2001–2019 гг., участие в написании статьи, в ее критическом пересмотре и в редакции окончательного варианта рукописи.

Список литературы

Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. — Л. : Наука, 1979. — С. 169–172.

Бугаев А.В., Бугаев В.Ф., Погодаев Е.Г. Возрастная и размерно-массовая структура локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* некоторых нагульно-нерестовых озер Камчатского края // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 180. — С. 3–38.

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

Вецлер Н.М. Многолетняя динамика и современное состояние зоопланктонного сообщества озера Дальнее // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2017. — Вып. 46. — С. 42–50. DOI: 10.15853/2072-8212.2017.46.42-50.

Вецлер Н.М. Некоторые аспекты современного состояния экосистемы озера Дальнее // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2008. — Вып. 11. — С. 24–31.

Вецлер Н.М. Структурные особенности и динамика зоопланктонного сообщества в пелагиали озера Дальнее (Камчатка) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2009. — 25 с.

Вецлер Н.М., Погодаев Е.Г. Влияние трофических условий в озере Дальнем на массу тела и возрастную структуру смолтов нерки // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 165. — С. 272–282.

Давыдов И.В. О природе длительных изменений численности рыб и возможности их предвидения // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. — Владивосток : ТИНРО, 1986. — С. 5–16.

Запорожец О.М., Шевляков Е.А., Запорожец Г.В. Динамика численности камчатских лососей с учетом их легального и нелегального изъятия // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 153. — С. 109–134.

Зорбиди Ж.Х. Кижуч азиатских стад : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2010. — 308 с.

Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2013. — 303 с.

Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1: Вводные и общие вопросы планктологии : моногр. — Л. : Наука, 1969. — 658 с.

Крогиус Ф.В. О взаимосвязи пресноводного и морского периодов жизни красной нерки озера Дальнего // Биол. моря. — 1979. — Т. 5, № 3. — С. 24–29.

Крогиус Ф.В. О значении генетических и экологических факторов в динамике популяции нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) оз. Дальнего // Вопр. ихтиол. — 1978. — Т. 18, вып. 2(109). — С. 211–221.

Крогиус Ф.В. Роль карликовых форм в воспроизводстве проходной красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, вып. 6. — С. 976–984.

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. Сообщество пелагических рыб оз. Дальнего: опыт кибернетического моделирования : моногр. — Л. : Наука, 1969. — 86 с.

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. Тихоокеанский лосось — нерка (красная) в экологической системе оз. Дальнего (Камчатка) : моногр. — Л. : Наука, 1987. — 198 с.

Крохин Е.М. Материалы к познанию карликовой красной *Oncorhynchus nerka* Walb. в Дальнем озере (Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 1967. — Т. 7, вып. 3(44). — С. 433–445.

Куренков И.И. Зоопланктон озер Камчатки : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2005. — 178 с.

Куренков С.И. Возможная роль соматотропина и тестостерона в образовании карликовой формы нерки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский, 1991. — Вып. 1, ч. 2. — С. 54–66.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / ред. Г.Г. Винберг и Г.М. Лаврентьева. — Л. : ГосНИОРХ, 1984. — 33 с.

Плохинский Н.А. Биометрия : моногр. — М. : МГУ, 1990. — 365 с.

Погодаев Е.Г. Значение пресноводного периода в формировании цикличности поколений нерки озера Дальнего // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский, 1993. — Вып. 2. — С. 107–117.

Погодаев Е.Г. Пресноводная, морская выживаемость и урожайность поколений нерки озера Дальнего (Камчатка) // Прибрежное рыболовство — XXI век : тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф. — Южно-Сахалинск : Сахалин. обл. кн. изд-во, 2001. — С. 144–145.

Погодаев Е.Г., Куренков С.И. Состояние экосистемы озера Дальнего, реконструкция численности карликовой формы нерки за 60-летний период // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2012. — Вып. 27. — С. 33–40.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.

Рикер В.Е., Погодаев Е.Г., Бимиш Р.Дж., Карпенко В.И. Причины быстрых изменений темпа пресноводного роста, возраста смолтификации и созревания нерки в небольшом Камчатском озере // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 140. — С. 3–17.

Темных О.С. Контроль численности «сверху» и «снизу» как факторы смертности горбуши (*O. gorbusha*) в морской период жизни // Лососевые рыбы: биология, охрана и воспроизводство : мат-лы Междунар. конф. — Петрозаводск, 2017. — С. 136–137.

Темных О.С., Заволокин А.В., Шевляков Е.А. и др. Особенности межгодовой изменчивости средних размеров и возрастного состава кеты российских стад // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — С. 226–239.

Хен Г.В. Об аномальном потеплении Берингова и Охотского морей в 80-е годы // Мониторинг условий среды в районах морского рыбного промысла. — М. : ВНИРО, 1991. — С. 65–72.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.

Шунтов В.П. Результаты изучения макроэкосистем дальневосточных морей России: задачи, итоги, сомнения // Вестн. ДВО РАН. — 2000. — № 1. — С. 19–29.

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

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

Fukuwaka M., Davis N.D., Azumaya T., Nagasawa T. Bias-corrected size trends in chum salmon in the central Bering Sea and North Pacific Ocean // NPAFC Bull. — 2009. — № 5. — P. 173–176.

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

McPhee M.V., Leon J.M., Wilson L.I. et al. Changing growth and maturity in western Alaskan Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, brood years 1975–2005 // NPAFC Bull. — 2016. — № 6. — P. 307–327. DOI: 10.23849/npafcb6/307-327.

Ruggerone G.T., Nielsen J.L., Agler B.A. Climate, growth and population dynamics of Yukon River Chinook salmon // NPAFC Bull. — 2009. — № 5. — P. 279–285.

References

Balushkina, E.V. and Vinberg, G.G., The relationship between body weight and length in planktonic animals, in *Obshchiye osnovy izucheniya vodnykh ekosistem* (General foundations of the study of aquatic ecosystems), Leningrad: Nauka, 1979, pp. 169–172.

Bugaev, A.V., Bugaev, V.F., and Pogodaev, E.G., Age and length-weight structure of local stocks of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in some feeding-spawning lakes of Kamchatka Region, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 180, pp. 3–38.

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

Vetsler, N.M., Long term dynamics and modern state of zooplankton community in the Lake Dalneye, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2017, vol. 46, pp. 42–50. doi 10.15853/2072-8212.2017.46.42-50

Vetsler, N.M., Some aspects of the current state of the ecosystem of Dalneye Lake, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2008, vol. 11, pp. 24–31.

Vezler, N.M., Structural features and dynamics of the zooplankton community in the pelagic zone of Lake Dalneye (Kamchatka), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2009.

Vetsler, N.M. and Pogodaev, E.G., Effects of trophic conditions on body weight and age structure of sockeye salmon smolts in Dalneye Lake, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 165, pp. 272–282.

Davydov, I.V., On the nature of long-term changes in the number of fish and the possibility of their prediction, in *Dinamika chislennosti promyslovykh zhitovnykh dal'nevostochnykh morey* (Dynamics of the number of game animals in the Far Eastern seas), Vladivostok: TINRO, 1986, pp. 5–16.

Zaporozhets, O.M., Shevlyakov, E.A., and Zaporozhets, G.V., Dynamics of pacific salmon stocks in Kamchatka assessed with both legal and illegal removals considered, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 153, pp. 109–134.

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

Karpenko, V.I., Andrievskaya, L.D., and Koval', M.V., *Pitaniye i osobennosti rosta tikhookeanskikh lososei v morskikh vodakh* (Feeding Habits and Pattern of Growth of Pacific Salmon in Marine Waters), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2013.

Kiselev, I.A., *Plankton morey i kontinental'nykh vodoyemov. T. 1: Vvodnyye i obshchiye voprosy plankologii* (Plankton of seas and continental bodies of water. Vol. 1: Introductory and general questions of planktology, Leningrad: Nauka, 1969.

Krogius, F.V., On the interrelation between freshwater and marine life periods of the sockeye (*Oncorhynchus nerka* Walb.) in lake Dalneye, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1979, vol. 5, no. 3, pp. 24–29.

Krogius, F.V., On the significance of genetic and ecological factors in the dynamics of the Lake Dal'nee *Oncorhynchus nerka* (Walb.) population, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1978, vol. 18, no. 2(109), pp. 211–221.

Krogius, F.V., The role of dwarf forms in the reproduction of the migratory red *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), *Vopr. Ikhtiolog.*, 1981, vol. 21, no. 6, pp. 976–984.

Krogius, F.V., Krokhin, E.M., and Menshutkin, V.V., *Soobshchestvo pelagicheskikh ryb oz. Dal'nego: opyt kiberneticheskogo modelirovaniya* (Community of Pelagic Fishes in Lake Dal'nee: The Experience of Cybernetic Modeling), Leningrad: Nauka, 1969.

Krogius, F.V., Krokhin, E.M., and Menshutkin, V.V., *Tikhookeanskiy losos' — nerka (krasnaya) v ekologicheskoy sisteme oz. Dal'nego (Kamchatka)* (Pacific salmon — sockeye salmon (red) in the ecological system of Lake Far (Kamchatka)), Leningrad: Nauka, 1987.

Krokhin, E.M., A contribution to the study of *Oncorhynchus nerka* (Walb.) in Lake Daljnee (Kamchatka), *Vopr. Ikhtiolog.*, 1967, vol. 7, no. 3(44), pp. 433–445.

Kurenkov, I.I., *Zooplankton ozer Kamchatki* (Zooplankton of Kamchatka Lakes), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2005.

Kurenkov, S.I., Possible role of somatotropin and testosterone in the formation of the dwarf form of sockeye, in *Issledovaniya biologii i dinamiki chislennosti promyslovykh ryb Kamchatskogo shel'fa* (Research of biology and dynamics of the number of commercial fish on the Kamchatka shelf), Petropavlovsk-Kamchatsky, 1991, Iss. 1, part 2, pp. 54–66.

Metodicheskiye rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoyemakh. Zooplankton i yego produktsiya (Methodical recommendations for the collection and processing of materials for hydrobiological research in freshwater reservoirs. Zooplankton and its products), Vinberg, G.G., Lavrentieva, G.M., eds, Leningrad: GosNIORKh, 1984.

Plokhinsky, N.A., *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1990.

Pogodaev, E.G., The importance of the freshwater period in the formation of the cyclicity of generations of the sockeye salmon of Lake Dal'nee, in *Issledovaniya biologii i dinamiki chislennosti promyslovykh ryb Kamchatskogo shel'fa* (Studies of biology and dynamics of the number of commercial fish on the Kamchatka shelf), Petropavlovsk-Kamchatsky, 1993, Iss. 2, pp. 107–117.

Pogodaev, E.G., Freshwater, marine survival and productivity of generations of sockeye salmon of Lake Dalniy (Kamchatka), in *Pribrrechnoye rybolovstvo — XXI vek : tez. dokl. Mezhdunar. nauch.-prakt. konf.* (Int. Sci. Pract. Conf. “Coastal Fisheries — 21st Century”), Yuzhno-Sakhalinsk : Sakhalin. obl. kn. izd-vo, 2001, pp. 144–145.

Pogodaev, E.G. and Kurenkov, S.I., State of the Dalneye Lake ecosystem, reconstruction of stock abundance of dwarf sockeye salmon for 60 years, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2012, vol. 27, pp. 33–40.

Pravdin, I.F., *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* (Guide to the Study of Fish), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.

Ricker, W.E., Pogodaev, E.G., Beamish, R.J., and Karpenko, V.I., Causes of rapid changes in rate of freshwater growth and in ages of smolting and maturation among sockeye salmon of a small Kamchatka Lake, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 140, pp. 3–17.

Temnykh, O.S., “Top-down” and “bottom-up” abundance control as factors of Pink Salmon (*O. gorbusha*) mortality in the marine life period, in *Lososevyye ryby: biologiya, okhrana i vosproizvodstvo* (Proc. Intern. Conf. “Salmonids biology, conservation and restoration”), Petrozavodsk, 2017, pp. 136–137.

Temnykh, O.S., Zavolokin, A.V., Shevlyakov, E.A., Zavarina, L.O., Volobuev, V.V., Marchenko, S.L., Zolotukhin, S.F., Kaplanova, N.F., Podorozhnyuk, E.V., Goryainov, A.A., Lysenko, A.V., Kaev, A.M., Ignatiev, Yu.I., Denisenko, E.V., Khokhlov, Yu.N., and Rassadnikov, O.A., Features of interannual variability of average size and age composition of chum salmon in Russian stocks, in *Byull. N 6 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 6 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011, pp. 226–239.

Hen, G.V., On anomalous warming of the Bering and Okhotsk seas in the 80s, in *Monitoring usloviy sredy v rayonakh morskogo rybnogo promysla* (Monitoring of environmental conditions in the areas of marine fishing), Moscow: VNIRO, 1991, pp. 65–72.

Shuntov, V.P., *Biologiya dal'nevostochnykh morei Rossii* (Biology of the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2001, vol. 1.

Shuntov, V.P., Outcomes of the study of macroecosystems in the Far Eastern seas of Russia: objectives, results, doubts, *Vestn. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2000, no. 1, pp. 19–29.

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

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

Fukuwaka, M., Davis, N.D., Azumaya, T., and Nagasawa, T., Bias-corrected size trends in chum salmon in the central Bering Sea and North Pacific Ocean, *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, 2009, no. 5, pp. 173–176.

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

McPhee, M.V., Leon, J.M., Wilson, L.I., Siegel, J.E., and Agler, B.A., Changing growth and maturity in western Alaskan Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, brood years 1975–2005, *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, 2016, no. 6, pp. 307–327. doi 10.23849/npafcb6/307-327

Ruggerone, G.T., Nielsen, J.L., and Agler, B.A., Climate, growth and population dynamics of Yukon River Chinook salmon, *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, 2009, no. 5, pp. 279–285.

Поступила в редакцию 22.01.2021 г.

После доработки 25.03.2021 г.

Принята к публикации 21.05.2021 г.