Камчатский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО)

В. Ф. Бугаев

АЗИАТСКАЯ НЕРКА–2

(биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX – начале XXI вв.)

Петропавловск-Камчатский
Издательство «Камчатпресс»
2011

УДК 338.24:330.15
ББК 28.693.32
Б90

В. Ф. Бугаев.

Б90 **Азиатская нерка–2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX – начале XXI вв.).** Петропавловск-Камчатский : Изд-во «Камчатпресс», 2011. – 380 с. – Цв. вкл. 20 с.

ISBN 978-5-9610-0176-1

Ключевые слова: нерка, горбуша, возраст, длина и масса тела, рост, структура чешуи, пресноводный период, пищевая конкуренция, зараженность, пищевая обеспеченность, динамика численности популяций, рыболовство.

В Азии нерка наиболее многочисленна на Камчатке, где в некоторые годы только в двух реках Озерная и Камчатка вылавливают до 90–95 % этого вида в Азии. В сводке подведены результаты исследований автора и его коллег за последние 20 лет. Проведено изучение биологических характеристик более 60 популяций нерки (от о-ва Хоккайдо до Восточной Чукотки). На многолетних материалах проведен анализ межгодовой изменчивости биологических показателей половозрелых рыб и роста молоди нерки рек Озерная и Камчатка. Рассмотрено влияние численности горбуши на рост нерки в течение морского периода жизни. Во всех популяциях нерки, по которым имеются многолетние материалы, отмечены отрицательные тренды – размерно-массовые показатели особей имеют тенденцию к снижению. Обсуждаются перспективы естественного и искусственного воспроизводства нерки в регионе. В книгу включено много справочной информации. Она адресована научным сотрудникам, занимающимся вопросами биологии и динамики численности тихоокеанских лососей, экологам, студентам высших и средних учебных заведений, работникам рыбохозяйственных предприятий и силовых структур, занимающимся охраной воспроизводства и контролирующих добычу тихоокеанских лососей.

Таблицы – 112 + 37 (приложение), иллюстрации – 272 + 39 цветных фотографий,
Библиография – 870 наименований

УДК 338.24:330.15
ББК 28.693.32

Рецензенты: д.б.н. Н. И. Науменко (КамчатНИРО), д.б.н. А. М. Токранов (КФ ТИГ ДВО РАН)

Книга напечатана по решению Ученого совета КамчатНИРО (протокол № 16, от 8 августа 2011 г.),

На первой странице обложки: вверху – нерка в нижнем течении р. Бушуева (бассейн оз. Азабачье) (5 июля 2010 г., фото М. Ю. Ковалева – Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН); внизу – нерест нерки в оз. Азабачье (14 июля 2010, фото Кентаро Морита – Hokkaido National Fisheries Research Institute, Japan).

На четвертой странице обложки: местоположение основных локальных стад нерки в Азии (Бугаев, Кириченко, 2008): 1– р. Охота (Уегинские озера), 2 – р. Кухтуй, 3 – р. Ола, 4 – р. Палана (оз. Паланское), 5 – р. Тигиль, 6 – р. Хайрюзова, 7 – р. Ича, 8 – р. Облуковина, 9 – р. Крутогорова, 10 – р. Воровская, 11 – р. Коль, 12 – р. Кихчик, 13 – р. Утка, 14 – р. Большая (оз. Начикинское), 15 – р. Опала, 16 – р. Озерная (оз. Курильское), 17 – р. Камбальная (оз. Камбальное), 18 – р. Лиственничная (оз. Лиственничное), 19 – р. Паратунка (оз. Дальнее, оз. Ближнее), 20 – р. Авача (оз. Верхне-Авачинское, оз. Медвежье), 21 – р. Жупанова, 22 – р. Тихая, 23 – р. Кроноцкая (оз. Кроноцкое), 24 – р. Камчатка (оз. Азабачье, оз. Двухюрточное, оз. Нерпичье и др.), 25 – р. Столбовая (оз. Столбовое), 26 – р. Хайлюля (оз. Крюминское), 27 – р. Русакова, 28 – р. Ивашка, 29 – р. Дранка, 30 – р. Карага, 31 – р. Тымлат, 32 – р. Кичига, 33 – р. Вывенка, 34 – р. Авьяваям, 35 – р. Култушная (оз. Илир-Гытхын), 36 – р. Пахача (оз. Потат-Гытхын, оз. Хай-Гытхын), 37 – р. Импука, 38 – р. Апука (оз. Ватыт-Гытхын), 39 – р. Ананапыльген (оз. Лагуна Анана), 40 – р. Северная (лим. Северный), 41– р. Таманваям (оз. Анана, бух. Шлюпочная), 42 – р. Мачевна (лаг. Мачевна), 43 – р. Ильпивеем (бух. Анастасия), 44 – р. Укэлаят (бух. Дежнева), 45 – р. Хатырка, 46 – оз.-реч. система Мейныпильгын (оз. Ваамочка, оз. Пекульнейское), 47 – р. Велькильвеем (оз. Кайпыльгин), 48 – лаг. Орианда, 49 – лаг. Амаам, 50 – р. Туманская (оз. Майниц), 51 – р. Сеутакан (оз. Сеутакан), 52 – р. Аччен (оз. Аччен), 53 – р. Саранная (оз. Саранное), 54 – р. Гаванка (оз. Гаванское), 55 – р. Ладыгинка (оз. Ладыгинское), 56 – оз.-реч. система р. Беттобу (о-в Шумшу), 57 – оз.-реч. система Зеркальное (о-в Парамушир), 58 – р. Сопочная (оз. Сопочное), 59 – р. Урумпет (оз. Красивое), 60 – оз. Шикотсу (о-в Хоккайдо), 61– р. Абира (о-в Хоккайдо).

ISBN 978-5-9610-0176-1

© Бугаев В. Ф., 2011
© КамчатНИРО, 2011

Kamchatka Research Institute of Fisheries & Oceanography
(KamchatNIRO)

Victor F. Bugaev

ASIAN SOCKEYE SALMON–2

(biological structure and abundance dynamics of local stocks in the late XX – early XXI century)

Petropavlovsk-Kamchatsky
Publishing House «Kamchatpress»
2011

Victor F. Bugaev. 2011. Asian Sockeye Salmon–2 (biological structure and abundance dynamics of local stocks in the late XX – early XXI century). Petropavlovsk-Kamchatsky : Publishing House «Kamchatpress»: 380 pp. – Color section 20 pp.

ISBN 978-5-9610-0176-1

Key words: sockeye, pink, age, length, weight, growth, scale structure, freshwater period, food competitors, infestation, food supply, population dynamics, fishing operations.

Asian sockeye salmon is the most abundant in Kamchatka, where in particular years the harvest from only two rivers – Ozernaya and Kamchatka – can make up to 90-95 % of the total catch of this species in Asia. In this report author has summarized results of his own researches and researches of his colleagues for recent 20 years. Biological characteristics of more than 60 populations of sockeye salmon (from Hokkaido to East Chukotka) have been studied. Interannual biological characteristics of mature fishes and growth of juvenile sockeye salmon in Ozernaya and Kamchatka Rivers have been analyzed on the long-term data. The effects of the abundance of pink salmon in the growth of sockeye salmon during the life in the ocean has been analyzed. All sockeye salmon populations, analyzed on the long-term data, demonstrated negative trends of size-weight reduction. Prospects of natural and artificial rearing of sockeye salmon in Kamchatka region have been discussed. The book contains a lot of background information. It is addressed to researches, concerned with the biology and population dynamics of Pacific salmon, environmentalists, students of high school and professional education institutes, employees of fishery enterprises, and law enforcement agencies, involved in protection and management of Pacific salmon.

Tables – 112 + 37 in appendix, Illustrations – 272 + 39 color photos, Bibliography – 870 titles.

Peer reviewed: A. M. Tockranov, Doctor of Biology Sciences, KB TIG DVO RAN
and N. I. Naumenko, Doctor of Biology Sciences, KamchatNIRO

This book approved for publication by the decision of Scientific Board of Kamchatka Research Institute of Fisheries & Oceanography (protocol No. 16, 8 August 2011), Petropavlvosk-Kamchatsky.

On front side of the cover: above – sockeye salmon in lower of Bushuyeva R. in Azabachye L. watershed (5 July 2010, Photo by Mikhail Kovalev; bellow – the the spawning sockeye salmon in Azabach Lake (14 July 2010, Photo by Kentaro Morita (Hokkaido National Fisheries Research Institute, Japan).

On back side of the cover: the location of principal stocks of sockeye salmon in Asia (Bugaev, Kirichenko, 2008): 1 – Okhota R., 2 – Kukhtuy R., 3 – Ola R., 4 – Palana R. (Palaskoye L.), 5 – Tigil R., 6 – Khairyuzova R., 7 – Icha R., 8 – Oblukovina R., 9 – Krutogorova R., 10 – Vorovskaya R., 11 – Kol R., 12 – Kikhchik R., 13 – Utka R., 14 – Bolshaya R. (Nachikinskoye L.), 15 – Opala R., 16 – Ozernaya R. (Kuril L.), 17 – Kambalnaya R. (Kambalnoye L.), 18 – Listvenichnaya R. (Listvenichnoye L.), 19 – Paratunka R. (Dalneye L., Blizhneye L.), 20 – Avacha R., 21 – Zhupanova R., 22 – Tikhaya R., 23 – Kronotskaya R. (Kronotskoye L.), 24 – Kamchatka R. (Azabash L., Dvukhyurtochnoye L., Nerpichye L.), 25 – Stolbovaya R., 26 – Khailyulya R., 27 – Rusakova R., 28 – Ivashka R., 29 – Dranka R., 30 – Karaga R., 31 – Tymlat R., 32 – Kichiga R., 33 – Vyvenka R., 34 – Avyavayam R., 35 – Kultushnaya R. (Ilir-Gythyn L.), 36 – Pakhacha R.(Potat-Gythyn L., Khai-Gythyn L.), 37 – Impuka R., 38 – Apuka R.(Vatyt-Gythyn L.), 39 – Ananapylgen R. (Anana Lagoon L.), 40 – Severnaya R., 41 – Tamanvayam R., 42 – Machevna R., 43 – Ilpiveem R., 44 – Ukalayat R., 45 – Khatyrka R., 46 – Meynypilgyn R. (Vaamochka L., Pekulneiskoye L.), 47 – Velkilveem R. (Kaipylgen L.), 48 – Orianda Lagoon, 49 – Amaam Lagoon, 50 – Tumanskaya R. (Mainitz L.), 51 – Seutakan R. (Seutakan L.), 52 – Achchen R. (Achchen L.), 53 – Sarannaya R. (Sarannoye L.), 54 – Gavanka R., 55 – Ladyginka R., 56 – Bettobu R., 57 – Zerkalnaya R., 58 – Sopochnaya R. (Sopochnoye L.), 59 – Urumpet R. (Krasivoye L.), 60 – Shikotzu R. (Shikotzu L.), 61 – Abira R.

ISBN 978-5-9610-0176-1

© Bugaev V. F., 2011
© KamchatNIRO, 2011

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 7
Глава 1. Изучение азиатской нерки в 1991–2010 гг. 9
Глава 2. Материалы и методы исследований 26
Глава 3. Периодичности в межгодовых изменениях размеров и численности тихоокеанских лососей 36
Глава 4. Темпоральные тренды межгодовых размерно-массовых показателей основных стад азиатской нерки – р. Озерная (1970–2010 гг.) и р. Камчатка (1985–2010 гг.) 41
Глава 5. Биология и структура стад азиатской нерки (на основе географической изменчивости показателей половозрелых рыб)
5.1. Возрастной состав 50
5.2. Длина и масса тела, плодовитость 51
Глава 6. Мониторинг и межгодовая изменчивость биологических показателей смолтов и половозрелых рыб основных стад азиатской нерки – р. Озерная и р. Камчатка
6.1. Нерка р. Озерная (оз. Курильское) 69
6.1.1. Популяционная структура 72
6.1.2. Анадромная миграция 73
6.1.3. Биологическая характеристика половозрелых рыб 75
6.1.4. Нерестовый фонд и размножение 80
6.1.5. Пресноводный период жизни 86
6.1.6. О влиянии численности камчатской горбуши на длину и массу тела нерки р. Озерная 102
6.2. Нерка р. Камчатка 106
6.2.1. Популяционная структура 108
6.2.2. Анадромная миграция 123
6.2.3. Биологическая характеристика половозрелых рыб 125
6.2.4. Нерестовый фонд и размножение 132
6.2.5. Пресноводный период жизни и комплексные исследования смолтов и половозрелых рыб, связанных с нагулом и воспроизводством нерки в бассейне оз. Азабачье 138
6.2.5.1. О связи зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов и половозрелой нерки с их численностью в море в год массового полового созревания 165
6.2.5.2. Связь между численностью и пресноводным и морским темпом роста нерки р. Камчатка в разные периоды динамики численности горбуши камчатских стад 174
Глава 7. Межгодовая изменчивость биологических показателей особей некоторых второстепенных стад азиатской нерки
7.1. Нерка охотоморского побережья 188
7.2. Нерка р. Палана 191
7.3. Нерка р. Большая 195
7.4. Нерка р. Хайлюля 206
7.5. Нерка рек Култушная (Илир-Гытхын), Пахача и Апука 212
7.6. Нерка р. Ананапыльген (оз. Лагуна Анана) 214
7.7. Нерка р. Саранная (оз. Саранное, о. Беринга) 218
7.8. Нерка Восточной Чукотки 223
7.9. Нерка Курильских островов 233
7.10. Нерка о-ва Хоккайдо (Япония) 237
Глава 8. Жилые формы азиатской нерки 237
8.1. Озеро Кроноцкое 241
8.2. Интродукции кокани в озера юга Камчатки 250
Глава 9. Промысел и динамика численности стад азиатской нерки 255
9.1. Нерка р. Озерная 255
9.2. Нерка р. Камчатка 259
9.2.1. Многовидовой промысел тихоокеанских лососей р. Камчатка 262
9.2.2. Популяционный фактор колебаний численности нерки р. Камчатка 266
9.2.2.1. Влияние метода оценки возрастного состава нерки р. Камчатка на результаты расчетов численности поколений 267
9.2.2.2. Вопросы динамика численности локальных стад и группировок нерки 2-го порядка в бассейне р. Камчатка 273

9.2.2.3. Популяционные и рациональные оптимумы заполнения нерестилищ нерки р. Камчатка 285
9.2.3. Сравнительная динамика межгодовых изменений численности нерки и других лососевых рыб р. Камчатка 288
9.3. Второстепенные стада нерки 296
9.3.1. Нерка р. Палана 296
9.3.2. Нерка р. Большая 298
9.3.3. Некоторые второстепенные водоемы Камчатского края 299
9.3.4. Водоемы Восточной Чукотки 302
9.3.5. Охотоморское побережье 303
Глава 10. Перспективы использования запасов азиатской нерки 304
10.1. Основные особенности условий воспроизводства нерки в Азии 306
10.2. Стратегия управления запасами нерки и перспективы природопользования в бассейне р. Озерная 307
10.3. Пути управления запасами нерки и перспективы природопользования в бассейне р. Камчатка 310
10.4. Пути сохранения и повышения запасов нерки во второстепенных водоемах 315
Заключение 318
Приложение 324
Литература 349

Моим старшим коллегам:
Льву Николаевичу Беседнову
Иосифу Бениционовичу Бирману,
Борису Борисовичу Вронскому,
Олегу Федоровичу Гриценко,
Леониду Борисовичу Кляшторину,
Игорю Ивановичу Куренкову,
Валерию Андреевичу Максимову
Михаилу Валентиновичу Мине,
Ксении Александровне Савваитовой,
Вячеславу Петровичу Шунтову
ПОСВЯЩАЕТСЯ

ВВЕДЕНИЕ

Тихоокеанские лососи являются доминирующей группой в поверхностных водах субарктической Пацифики. Уловы лососей разными странами имеют свои исторические уровни. Эти рыбы исключительно важны в коммерческом рыболовстве. Наивысшие уловы за почти 100-летнюю историю промысла наблюдались в 1995 г., а следующий максимум пришелся на 2005 г. (уловы были меньше) и третий – на 2003 г.

Тихоокеанские лососи являются точным индикатором здоровья экосистемы. Это контролируют многие организации, в том числе такие авторитетные, как North Pacific Marine Science Organisation (PICES) и North Pacific Anadromous Fish Commission (NPAFC). Большинство ученых едины во мнении, что низкие и высокие численности тихоокеанских лососей согласуются с неблагоприятными и благоприятными условиями жизни в океане и климатическими условиями (NPAFC Bull. No. 4, 2007), и все это происходит на фоне долгопериодных циклических колебаний (Klyashtorin, 2001; Кляшторин, Любушин, 2005).

В. П. Шунтов и О. С. Темных (2008, стр. 429) пишут: «Важно заметить, что исследования тихоокеанских лососей, в том числе и нерки, с середины XX столетия велись в условиях расширяющегося международного сотрудничества (главным образом США, Япония, Канада, СССР). Благодаря этому возникающие идеи и подходы, а также результаты изучения лососей, полученные в одной стране, сравнительно быстро становились известными лососевым специалистам других стран. Поэтому представления об экологии и лимитирующих численность факторов сближались, а зачастую оказывались и идентичными. Так, в большом количестве исследований было показано, что в пресноводный период численность поколений определяется тремя группами естественных факторов – климато-гидрологическими, трофическими и хищничеством (плюс различные формы антропогенного влияния)…

Заметим только, что содержащиеся во многих работах данные о сильном влиянии на формирование поколений отрицательных аномалий климатических показателей в зимние месяцы, а также водности на нерестилищах лососей представляются вполне убедительными. Наблюдающиеся временами ситуации с промерзанием или обсыханием нерестилищ демонстрируют возможность тотальной гибели поколений на разных стадиях жизни лососей в конкретных локальных районах. Не очень большая биопродуктивность многих пресных водоемов и ограниченная площадь большинства из них создают предпосылки для конкуренции за пищу и значительного пресса хищников.

Кажется, среди специалистов нет разночтения о том, что масштабы смертности в пресных водах (от количества отложенной икры до численности скатившейся молоди) наиболее значительны. Однако о конкретном вкладе каждого из абиотических и биотических факторов в формирование урожайности поколений на пресноводном этапе обычно говорить не приходится. Еще более сложной является оценка комплексного влияния разных факторов. Ведь итог такого воздействия не является простой суммой однофакторных влияний. Слабой стороной данных по пресноводному периоду жизни является и недостаточное совершенствование орудий и методов количественного учета как самих лососей, так и их пищевых конкурентов и хищников, а также объемов кормовой базы. Поэтому в большинстве случаев при различных экологических построениях по таким данным реально получение только вариантов схем, характеризующих состояние и функционирование популяций и сообществ. Что касается ранней молоди лососей, то накопленный опыт со всей очевидностью свидетельствует о том, что по ее учетам в пресных водах современными методами трудно судить о конкретной урожайности поколений. Тем более, что такие учеты выполняются только на отдельных реках с последующим перенесением данных на обширные районы. Наконец, хорошо известно, что элиминация численности поколений происходит и в морской среде.

В настоящее время среди лососевых специалистов, кажется, нет особых разногласий и в том, что период перехода в морскую среду (эстуарно-прибрежный этап) в целом является вторым после пресноводного по масштабам смертности в жизненном цикле тихоокеанских лососей (по соотношению вышедших в открытые воды от скатившихся в морское прибрежье особей). Отсев молоди при этом происходит в связи с воздействием все тех же групп факторов, что и на пресноводном этапе. Правда, в отношении биотических условий скатившаяся молодь получает дополнительный жизненный шанс, заключающийся в том, что у нее на более обширных морских пространствах появляется возможность для маневра как в горизонтальном (от берега и вдоль берега), так и в вертикальном направлениях» (*конец цитаты*).

Изучение биологии тихоокеанских лососей и управление их запасами неизбежно затрагивает вопрос конкуренции среди представителей этой группы рыб. Конкуренция широко описана на земле, пресной воде и в неко-

торых морских сообществах (Shoerner, 1983; Berthness et al., 2001). Одни ученые предполагают, что межвидовая конкуренция в открытом море может влиять на численность и биологические характеристики популяций морских рыб (Cushing, 1975; National Research Council, 1999; Lorenzen, Enberg, 2002), когда другие оспаривают ее важность в регуляции численности и показателей этих популяций (Sinclair, 1988; Шунтов, Темных, 2004b, 2008; Shuntov, Temnykh, 2005).

Азиатская часть ареала нерки почти полностью расположена на Северо-Востоке России, известны также популяции, размножающиеся в водоемах Командорских и Курильских островов, о-ва Хоккайдо. По североамериканскому побережью нерка особенно многочисленна и встречается к югу от Берингова пролива до р. Кламатч в южной Калифорнии (Берг, 1948; McPhail, Lindsey, 1970; Scott, Crossman, 1973; Смирнов, 1975; Forrester, 1987; Burgner, 1991; Wood, 1995; Черешнев и др., 2002; Quinn, 2005; Atlas of Pacific Salmon, 2005; Limeres, Pedersen, 2007; и др.).

На Северо-Востоке России нерка единично заходит в реки арктического побережья Восточной Чукотки (Чегутунь, Амгуэма), далее к югу от Берингова пролива она повсеместно распространена в водоемах Чукотки и Камчатки. На материковом побережье Охотского моря нерка встречается в небольшом количестве в реках Пенжина, Гижига, Наяхан, Яма, Ола и Тауй. В Охотской группе рек достаточно много нерки заходит в р. Охота, где она достигает промысловой численности (Берг, 1948; Правдин, 1940; Никулин, 1975; Смирнов, 1975; Бугаев, 1995a; Черешнев, 1996; Макоедов и др., 2000; Черешнев и др., 2002; Черешнев, 2008; и др.).

В целом, азиатская нерка многие годы составляла до 10–15 % от всей ее численности в Северной Пацифике (Forrester, 1987; Burgner, 1991). По современной статистике вылова, доля азиатской нерки в ее мировой добыче с начала XXI в. в отдельные годы, с учетом нелегальных уловов, достигала уже 20–25 %, что обнаруживает связь с улучшением условий нагула в морской период жизни. Не исключено, что последнее, в известной мере, связано с потеплением климата на планете (Бугаев и др., 2009; Бугаев, 2010a).

Ученые Института глобального климата и экологии Росгидромета и РАН проанализировали ряды пространственно осредненных средних годовых и сезонных аномалий температуры для России и для планеты Земля в целом за 1886–2006 гг. Оказалось, что 35 самых теплых из 120 лет в основном приходятся на последние годы, причем, как для России, так и для планеты в целом. В российском докладе об изменении климата дается следующий вывод: «Потепление климата на территории России оказалось заметно больше глобального. Размах аномалий (т. е. разность между максимумом и минимумом) среднегодовой температуры РФ [за 120 лет] достигает 3–4 °С, в то время как для земного шара он лишь несколько превосходит 1 °С» (Оценочный доклад…, 2008; Кокорин, 2010).

Организация в 1992 г. в Исключительной экономической зоне Российской Федерации (ИЭЗ РФ) японского дрифтерного промысла, а с 1993 г. и российского, потребовала определенного контроля за изъятием азиатских стад тихоокеанских лососей и, прежде всего, нерки. Следствием этого, с целью получения реперных данных, явилась активизация сборов материалов непосредственно из рек и близко расположенных к ним морских ставных неводов. В течение короткого периода произошло достаточно объемное поступление новых материалов, никогда не наблюдавшееся прежде. Последнее позволило в течение 3–4 лет существенно расширить имевшиеся ранее представления о биологии всех видов тихоокеанских лососей камчатского происхождения и, в первую очередь, нерки (Бугаев и др., 2002a-b, 2003a-b, 2004b, 2006, 2007b; и др.).

В предыдущую монографию «Азиатская нерка» (Бугаев, 1995a) вошли оригинальные материалы, в основном заканчивающиеся 1990–1991 гг., а опубликованные – 1993 г. В настоящей работе автор продолжает свои исследования (с учетом итогов ее изучения своими коллегами), некоторые из которых заканчиваются 2009–2010 гг.

Издание книги «Азиатская нерка-2» оказалось бы невозможным без поддержки директора КамчатНИРО д. б. н. С. Г. Коростелева и его заместителя – к. б. н. Е. А. Шевлякова, которые помогли создать и опубликовать ее в кратчайшие сроки. Идею публикации монографии поддержал и Ученый совет КамчатНИРО.

Содержание этой книги также было бы далеко неполным без первичных и обработанных научных материалов моих коллег, любезно мне предоставленных, и которые я использовал в своей монографии. Выражаю свою искреннюю благодарность за содействие и помощь в работе сотрудникам КамчатНИРО: к. б. н. А. В. Бугаеву, В. А. Дубынину, к. б. н. Л. А. Базаркиной, к. б. н. Е. Г. Погодаеву, Т. В. Бонк, к. б. н. Е. В. Лепской и сотруднику ЧукотТИНРО к. б. н. Е. В. Голубь.

Автор благодарен бывшим сотрудникам КамчатНИРО – А. Г. Остроумову, К. Ю. Непомнящему и А. В. Маслову, многолетние авиаучетные материалы которых по численности отнерестившихся производителей нерки и горбуши на Камчатке он использовал в настоящей работе.

Пользуясь случаем, хочется поблагодарить нынешних и бывших сотрудников КамчатНИРО, вместе с которыми автор участвовал в экспедициях и полевых работах, а также тех, кто собирал биостатистические материалы по нерке в труднодоступных и удаленных районах п-ва Камчатка – к. б. н. В. Н. Базаркина, Г. В. Базаркина, к. б. н. А. В. Бугаева, И. К. Малькову, К. Ю. Непомнящего, С. А. Петрова, В. А. Пешкурову, Е. Ю. Пешкурову, О. В. Тимофееву, д. б. н. А. М. Токранова, С. А. Травина, А. Н. Ходько, С. В. Шубкина и др.

И, наконец, я благодарен всем, кто предоставил мне цветные фотографии для настоящей книги: А. В. Маслову, С. В. Шубкину (КамчатНИРО), к. б. н. М. Ю. Ковалеву (ИБМ им. А. В. Жирмунского ДВО РАН), В. В. Лисовскому (Командорский государственный заповедник), к. б. н. Е. В. Голубь, Ю. Н. Хохлову (ЧукотТИНРО), жителю Москвы – А. А. Зенкову, жителю Северокурильска – Л. Котенко, жителю Петропавловска-Камчатского – П. Г. Панфилову, гражданам Японии – К. Морита (Kentaro Morita) и С. Каджии (Satoshi Kajii).

ГЛАВА 1
Изучение азиатской нерки в 1991–2010 гг.

Нерка относится к видам тихоокеанских лососей с длительным пресноводным и морским периодами жизни. Молодь ее обычно проводит в пресных водах от 1+ до 3+ лет, после чего скатывается в море, где живет 1–4 (максимально – 5), чаще – 2–3 года (Foerster, 1968; Коновалов, 1980; Burgner, 1991; Бугаев, 1995a; Wood, 1995; Черешнев и др., 2002; Quinn, 2005; Шунтов, Темных, 2008). Максимальная продолжительность жизни анадромной нерки в пресных водах вынужденно может составлять даже до 5+–6+ лет (Бугаев, 1995a; Бугаев и др., 2003a, 2004b). Из бассейнов ряда рек часть молоди скатывается в море сеголетками (в возрасте 0+).

В некоторых водоемах при снижении численности популяции часть поколений анадромной нерки развивается по карликовому типу (dwarf) и созревает в озерах без выхода в море; самки среди карликов встречаются достаточно редко (Крогиус и др., 1969; Никулин, 1975; Крогиус и др., 1987; Бугаев, Кириченко, 2008). В случаях, если анадромные особи нерки в популяциях в силу каких-то причин исчезают, доля самок в карликовых популяциях возрастает и в озерах стабилизируется жилая устойчивая остаточная форма анадромной нерки (residual, landlocked), характеризующаяся более высокой встречаемостью самок.

У нерки имеют место и случаи существования популяций самовоспроизводящейся жилой формы – кокани (kokanee) *Oncorhynchus nerka kennerlyi* (Sackley) (Foerster, 1968; Куренков С., 1977, 1979; Burgner, 1991; Iwata et al., 1991; Бугаев, 1995a; Quinn, 2005; и др.). Известны водоемы, где кокани и анадромная нерка сохраняют относительную репродуктивную изоляцию, и каждая имеет собственную динамику численности (McDonald, Hume 1984; Foot et al., 1989; Wood, Foot, 1990; Wood, 1995). Кокани – это, вероятно, следующий этап трансформации жилой остаточной формы анадромной нерки.

Как отечественными, так и зарубежными исследователями уже давно было подмечено (Крашенинников, 1755; Стеллер, 1774; Gilbert, 1916–1923; Крохин, Крогиус, 1956; Foerster, 1968; Burgner et al., 1969; и др.), что высокочисленные стада нерки воспроизводятся в бассейнах тех рек, где есть крупные озера. Поэтому все изучение нерки в мировой практике всегда сочеталось с исследованиями характеристик озер (где ее молодь проводит свой пресноводный период жизни до ската в море) и нерестилищ нерки в их бассейнах.

Но только в последние 20–30 лет пришло ясное понимание того (Куренков, 1967a-c, 1975, 1978a, 2005; Burgner, 1991; Бугаев, 1995a; Бугаев, Кириченко, 2008; Бугаев и др., 2007a, 2009; Бугаев, 2010a; и др.), что некоторые особые характеристики озерных водоемов, именно для нерки, чаще играют более важную роль, чем качество и площади нерестилищ (есть исключения из этого правила, но они не меняют общей картины).

В последнее 20-летие, в связи с необходимостью освоения ряда второстепенных стад тихоокеанских лососей, наблюдается повышенный интерес ученых к исследованию акваторий озер и их продукционных характеристик в аспекте воспроизводства нерки. Обычно в комплекс данных работ входит изучение гидрологического режима, содержания биогенов, газового режима, фито- и зоопланктона и ряда других характеристик. В итоге, все это трансформируется в кормовой базе, способной поддерживать характерную для каждого неркового водоема ихтиофауну, численность видов в которой в зависимости от условий нагула в разные периоды может существенно меняться (Foerster, 1968; Крогиус и др., 1969; Burgner et al., 1969; Крогиус и др., 1987; Burgner, 1991; Бугаев, 1995; и др.).

Наблюдается некоторая приуроченность отдельных стад нерки к определенным районам в морях и северной части Тихого океана во время ее морского нагула (Margolis, 1963, 1965; Foerster, 1968; Коновалов, 1971; Селифонов, 1975b; Бирман, 1985, 2004; Forrester, 1987; Harris, 1987; Selifonov, 1987b, 1989; Burgner, 1991; Myers, 1991; Gutrie et al., 2000; Атлас распространения…, 2002; Бугаев А., 2003a-e; Варнавская, 2006; Хрусталева, 2007; и др.).

Первая монография «Азиатская нерка» (Бугаев, 1995a) продемонстрировала биоразнообразие этого вида в северо-западной части Тихого океана. В своей основе публикация была направлена на изучение основ определения пресноводного возраста у нерки путем изучения сезонного и межгодового роста ее молоди в разных типах водоемов Камчатки. Кроме того, в ней сконцентрированы все имеющиеся (на то время) и не вошедшие ни в один отчет материалы из чешуйных книжек и неопубликованные архивные материалы КамчатНИРО и Камчатрыбвода, а также известные публикации по другим районам Дальнего Востока, характеризующие биологические показатели нерки отдельных водоемов.

До написания первой монографии доступная информация об азиатской нерке оставалась крайне скудной и ограничивалась небольшим списком водоемов (часто достаточно неплохо изученных): оз. Дальнее, оз. Курильское, р. Камчатка (оз. Азабачье) и несколькими другими второстепенными озерами, сведения о которых, как правило, основывались на разовых или эпизодических сборах.

В итоге, монография «Азиатская нерка» (Бугаев, 1995a) создала общую базовую картину изученности этого вида в Азии, что позволило другим специалистам, используя единый методический подход в определении возраста, планировать свои будущие исследования.

Надо особо отметить, что существенным стимулом для последующего написания монографии «Азиатская нерка» (1995) для автора послужила поездка на международное совещание «Нерка–1985», прошедшее в г. Нанаймо (Британская Колумбия, Канада), и поездка на Аляску в августе-сентябре 1989 г. по приглашению Вашингтонского университета (г. Сиэтл, США) и Департамента охоты и рыболовства штата Аляска (г. Анкоридж, США). В настоящее время монография «Азиатская нерка» (1995a) опубликована на английском языке (Bugaev, 2011).

В новую монографию «Азиатская нерка-2» вошла только часть списка литературы из предыдущей книги. В нее включена преимущественно новая литература, вышедшая за последние два десятилетия. Литературный обзор, приведенный ниже, в целом достаточно полно дополняет список публикаций первой монографии о нерке этого региона (Бугаев, 1995a). Анализ литературы проведен по основным районам приложения научных работ, рассмотренных последовательно в зависимости от изученности и промысловой важности стад нерки. В заключение обзора в данной главе рассмотрены современные достижения в изучении морского периода жизни азиатской нерки.

Наиболее важные и изученные стада нерки Камчатского края. К таким автор относит только те, где ежегодно собираются биостатистические материалы по половозрелой нерке и ее смолтам.

Озеро Дальнее (бассейн р. Паратунка). Это самый изученный в Азии небольшой модельный водоем, выбранный сотрудниками КоТИНРО Ф. В. Крогиус и Е. М. Крохиным для изучения общих и частных вопросов биологии и динамики численности нерки. Расположен в бассейне р. Паратунка.

В 1937 г. на оз. Дальнее построили первый стационарный пункт для наблюдения за воспроизводством нерки, где были организованы многолетние круглогодичные гидрологические, гидробиологические и ихтиологические работы, продолжающиеся многие годы (Крогиус и др., 1969, 1987; и др.). В 1969 г. за создание кибернетической модели «Сообщество пелагических рыб оз. Дальнего» ее разработчики – Ф. В. Крогиус, Е. М. Крохин и В. В. Меншуткин – стали лауреатами Государственной премии СССР.

В рассматриваемый сейчас период сотрудники КамчатНИРО Н. М. Вецлер и Е. Г. Погодаев сконцентрировали свои исследования на изучении гидрологических и гидробиологических характеристик этого водоема (Вецлер, Погодаев, 2004; Вецлер, 2006a-c; Вецлер и др., 2006; Вецлер, 2007; Вецлер и др., 2006, 2008; и др.).

Е. Г. Погодаев (1991, 1993, 1994, 1995a-b; и др.) многие годы последовательно проводит межгодовые и сезонные исследования роста сеголетков нерки оз. Дальнее в зависимости от численности рыб (плотностная регуляция роста), биотических и абиотических факторов среды. Помимо этого, он оценивает значение пресноводного периода в формировании цикличности поколений нерки и их возрастной структуры. Этот исследователь (Погодаев, 1995a, 2001, 2002) сравнил характеристики ихтиофаун Паратунских озер (Дальнее и Ближнее) и рассмотрел перспективы существования популяций нерки, воспроизводящихся в них; при этом он учитывал влияние неконтролируемого браконьерского промысла на нерку бассейна р. Паратунка (Погодаев, 1999).

Е. Г. Погодаев (2005a) провел сезонный анализ структуры чешуи нагуливающейся молоди и смолтов нерки в Паратунских озерах, что значительно упростило и уточнило определение возрастных характеристик особей нерки в названных водоемах. Помимо того, он проследил экологические закономерности роста молоди нерки в озерах Дальнее и Ближнее (Погодаев, 2005b). В последнее время Е. Г. Погодаев (2010) провел оценку запасов малых популяций нерки северной части Камчатского края.

Т. Л. Введенская (1991, 1993a-b, 1995) сконцентрировала свои исследования на изучении пищевого спектра, интенсивности питания и пищевых рационов молоди нерки (преимущественно сеголетков) и других рыб в оз. Дальнее.

К сожалению, несмотря на многолетний научный мониторинг в силу объективных и субъективных причин популяции нерки Паратунских озер находятся на очень низком уровне численности. Одной из причин сложившейся ситуации является значительное браконьерство в бассейне р. Паратунка и высокая интенсивность промышленного лова тихоокеанских лососей в Авачинской бухте (Запорожец, Запорожец, 2002, 2003, 2007).

Недавно в свет вышла коллективная монография, посвященная рыбам (в том числе и нерке) р. Паратунка (Запорожец, Запорожец, 2008). К сожалению, в данной книге приведены в основном только графики и фактически нет цифрового материала. Естественно, возникает вопрос: как другим специалистам практически использовать материалы этой публикации для сравнения с характеристиками нерки из других регионов. Последнее значительно снижает ее практическую ценность.

Буквально в последнее время исследователи Н. М. Вецлер и Е. Г. Погодаев (2011) провели изучение влияния трофических условий в оз. Дальнее на массу тела и возрастную структуру смолтов нерки этого водоема. Показано, что в оз. Дальнее покатная молодь имеет сложный возрастной состав, значительно варьирующий по годам. В период высоких заходов нерки на нерест преобладающей возрастной группой среди покатников являются го-

довики. При обратном процессе: снижении подходов нерки на нерест и уменьшении количества нагуливающейся молоди, период пресноводного нагула удлиняется до двух, трех и даже четырех лет. Установлено, что масса тела годовиков находится в прямой, а их количество в скате – в обратной зависимости от биомассы кормового зоопланктона перед миграцией. Чем напряженнее складываются трофические условия для молоди нерки перед скатом, тем больше покатников в возрасте 1+ мигрируют из озера. Масса тела двухгодовиков зависит от трофических условий за оба года нагула молоди нерки, причем определяющее влияние имеет биомасса в год миграции и, в меньшей степени, – в предшествующий год нагула.

При биомассе ракообразных, равной 0,3–0,7 г/м³, от 35 до 95 % молоди нерки мигрирует в возрасте 2+ (Вецлер, Погодаев, 2011). Рост биомассы свыше 0,7 г/м³ приводит к снижению количества двухгодовиков и появлению в скате рыб в возрасте 3+ и даже 4+. Количество трехгодовиков слабо зависит от биомассы зоопланктона перед скатом, так как смолты в возрасте 3+ преимущественно представлены самками (самцы этой возрастной группы развиваются по карликовому типу). На численность молоди нерки, скатывающейся в возрасте 3+, влияют кормовые условия в первый год нагула (за три года до ската), т. е. повышение биомассы более 0,7 г/м³ способствует образованию карликов и удлинению периода нагула молоди нерки в водоеме до трех лет. В период нагула многочисленных поколений молоди нерки масса тела трехгодовиков находится в прямой зависимости от биомассы ракообразных за два последних года нагула. При снижении количества нагуливающейся молоди масса тела смолтов возраста 3+ не зависит от трофических условий в водоеме (Вецлер, Погодаев, 2011).

Озеро Курильское (бассейн р. Озерная). Это самый важный в Азии водоем воспроизводства нерки. В нем нагуливается практически 100 % всей молоди нерки бассейна р. Озерная (Крогиус, Крохин, 1956; Егорова, 1968; Селифонов, 1970a-b, 1974, 1975a; Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2009; и др.). В конце 1980–2010-х гг. на оз. Курильское продолжались комплексные мониторинговые исследования, первые научные изыскания в котором были выполнены еще в начале 1930-х гг. (Крохин, Крогиус, 1937a).

С учетом результатов, полученных зарубежными учеными (Barraclough, 1972; Manzer, 1976; Stockner, Shortreed, 1985; Stockner, 1987; и др.), в начале 1970-х гг. сотрудниками КоТИНРО (и автором этой книги в том числе) с большим энтузиазмом была встречена идея искусственной фертилизации (удобрения) нерковых озер с целью повышения их продуктивности (Kurenkov, 1966; Куренков, 1975; Куренков, Тарасов, 1986; Проблемы фертилизации…, 1988; Куренков, Куренков С., 1988; и др.).

В апреле 1981 г. КоТИНРО провело первую ограниченную искусственную фертилизацию оз. Курильское, но неожиданно в конце апреля того же года над этим озером разгрузилась пепловая туча от извержения влк Алаид. Чистота первого эксперимента нарушилась. Впоследствии в оз. Курильское вносили еще удобрения в 1982, 1985, 1987 и 1989 гг. (Миловская, Уколова, 1993).

«Фертилизационная тема» на многие годы стала определяющей в исследованиях нерки стада оз. Курильское (Проблемы фертилизации…, 1988; Milovskaya et al., 1998; Миловская, 2007; и др.), что совпало с повышением численности этого стада в середине 1980-х гг. (Bugayev, 2002a; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев А., Бугаев, 2003; и др.). Как стало ясно много позднее, увеличение численности нерки оз. Курильское совпало с естественными причинами в морской период жизни, отразившимися положительно и на других азиатских стадах нерки (Bugaev, Dubynin, 2000; Bugayev, 2002a; Бугаев, Дубынин, 2002; Шевляков, Дубынин, 2004; Бугаев и др., 2007a, 2009; Бугаев, 2010a; и др.).

Многие годы Т. К. Уколова (1986, 1988, 1991) изучала влияние добавок минеральных веществ на интенсивность биологических процессов в водах оз. Курильское, его гидрохимический режим в связи с фертилизацией, а также динамику азота и фосфора в нем.

Т. К. Уколова и В. Д. Свириденко на многолетних материалах проследили межгодовую динамику кислорода в оз. Курильское в 1980–2000 гг. (Уколова, Свириденко, 2002), анализировали гидрохимический и биогенный режим этого водоема до, в период и после фертилизации (Уколова, Свириденко, 2004, 2009a).

Е. В. Лепская (1995) изучала физиологические группы бактериопланктона оз. Курильское; она же провела реконструкцию диатомовой составляющей фитопланктона озера по результатам изучения питания *Cyclops scutifer* (Лепская, 1998) и многие годы осуществляет мониторинг первичной продукции в этом водоеме, обнаруживая здесь все новые и новые виды фитопланктона (Лепская, 1986, 1988; Лепская, Маслов, 1998; Лепская, Рассел, 1999; Лепская и др., 2000; Лепская, 2002, 2003b; Лепская и др., 2003; Лепская, 2004, 2005; Лепская, Литовченко, 2006; Лепская и др., 2008; и др.).

Е. В. Лепская и А. В. Маслов (2009) совместно проанализировали долгосрочные изменения гидрометеорологической обстановки в бассейне оз. Курильское и особенности трансформации фосфора от сненки в озерной экосистеме. По данным, собранным на Озерновском наблюдательном пункте в 1975–2008 гг., показано, что со второй половины 1970-х и в начале 1980-х гг. в бассейне оз. Курильское происходило постепенное повышение среднегодовой температуры воздуха, обусловленное смягчением зим и в меньшей степени увеличением летнего прогрева. Отмечен рост годовой нормы осадков за счет большего выпадения их зимой. Показатель облачности в зависимости от периода с разной степенью интенсивности колебался около среднемноголетней величины. Установлена тенденция постепенного усиления ветра в летний период. Выявлено, что на структуру фитопланктона, которую оценивали по индексу доминирования (индекс Симпсона), влияют среднегодовая температура воды,

суммарное поступление фосфора от сненки и удобрительного фосфора за предыдущие три года или на третий год после их попадания в водоем. Высказано предположение (Лепская, Маслов, 2009), что минерализация фосфора от сненки происходит как в самом озере, так и в наземных прибрежных экосистемах и длится не менее трех лет.

И. А. Носова (1968, 1970, 1972a-b, 1988) многие годы контролировала численность зоопланктона оз. Курильское. После нее Л. В. Миловская (позже совместно с Т. В. Бонк) длительный период оценивала состояние пелагического зоопланктонного сообщества оз. Курильское до, в период и после фертилизации (Миловская, 1986, 1988; Бонк, 2001; Миловская, Бонк, 2004). Одновременно с этим Л. В. Миловская (1991, 2000, 2002, 2004; Миловская, Селифонов, 1993) многие годы анализировала гидрометеорологические условия, поступление фосфора в оз. Курильское, а также формирование его рыбопродуктивности.

Т. Л. Введенская с соавторами (цит. по: Бугаев, 1995a) в 1990–1992 гг. исследовала питание молоди нерки в пелагиали оз. Курильское. В эти же годы и позже она проводила изучение питания сеголетков нерки на нерестилищах и в литорали оз. Курильское (Введенская, 1995, 2009). Кроме того, в бассейне этого озера специалисты КамчатНИРО оценивали роль донных беспозвоночных в питании молоди нерки (Введенская, Травина, 2000).

В истоке р. Озерная, вытекающей из оз. Курильское (Бугаев, 2009d), продолжается ежегодный мониторинг за контролем качественных показателей смолтов нерки, мигрирующих из озера (Дубынин, Бугаев, 1988; Бугаев, 1995a; Дубынин, 2003; Дубынин, Бугаев, 2002, 2004, 2005; и др.). В 2003 г. С. А. Травиным начаты учетные работы ловушкой (вентерем) на Озерновском рыбоучетном заграждении по количественной оценке скатывающейся молоди.

На многолетних материалах по размерно-массовым показателям смолтов, мигрирующих из оз. Курильское, проведен анализ влияния численности, биотических и абиотических факторов среды на рост молоди нерки этого стада. Было выяснено, что улучшение кормовых условий и повышение температуры воды в озере приводит к увеличению размерно-массовых показателей, а увеличение численности нагуливающейся молоди – к их понижению (Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; Дубынин, Бугаев, 2002).

С. Б. Городовская (2000, 2002, 2008) изучала состояние яичников покатной молоди нерки оз. Курильское и его роль в формировании возрастной структуры стада, а также проводила сравнительный анализ состояния яичников в разные годы ската. Помимо этого, исследователи (Миловская и др., 2004, 2007) оценивали влияние численности отнерестившихся рыб и условий пресноводного нагула на соотношение и размер половых клеток самок покатников нерки оз. Курильское и предлагали методику определения оптимального количества производителей с учетом влияния условий пресноводного нагула на воспроизводительный потенциал данного стада нерки.

Для нерки оз. Курильское было убедительно показано (Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2009), что в данном случае связи, подобной той, что обнаружена у нерки оз. Азабачье (с увеличением размеров смолтов увеличиваются возвраты половозрелых рыб) у особей этого стада не наблюдается. В разные периоды численности между размерно-массовыми показателями смолтов нерки и численностью последующих возвратов нерки оз. Курильское может наблюдаться как слабый отрицательный тренд (Бугаев, Дубынин, 2002), так и достаточно значительный отрицательный тренд (Бугаев и др., 2009). То есть, **если высокие размерно-массовые характеристики смолтов нерки, скатывающихся из оз. Азабачье, свидетельствуют о высокой последующей численности созревших рыб, то в случае стада нерки оз. Курильское крупные размеры смолтов, наоборот, свидетельствуют о последующем снижении численности половозрелых рыб, возврат которых произойдет 2–3 года спустя.**

По нашему мнению, вышеназванные работы (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2009) достаточно убедительно опровергают точку зрения Л. В. Миловской с соавторами (Milovsklaya et al., 1998) о том, что увеличение размерно-массовых показателей смолтов нерки оз. Курильское ведет к последующему увеличению численности этого стада нерки. Названную статью (Milovsklaya et al., 1998) опубликовали с принципиальными ошибками в анализе материала (в качестве критерия численности принималась не абсолютная численность поколений, а кратность возврата: отношение численности поколений к численности отнерестившихся производителей-родителей). На эту **принципиальную ошибку** лично мне указал один из рецензентов статьи, известный американский ученый-лимнолог Г. Кайл (G. Kyle, персональное сообщение), и от него я впервые узнал о существовании самой статьи. Ведущих специалистов по нерке оз. Курильское с содержанием и самим фактом существования названной публикации Л. В. Миловская не посчитала нужным даже ознакомить. В конечном итоге, статью опубликовали в Бюллетене № 1 международной Комиссии по анадромным рыбам северной части Тихого океана (NPAFC Bull. No. 1, 1998).

Как мне кажется, в данном случае политические соображения редакционной коллегии (edited by: David W. Welch, Douglas M. Eggers, Kiyoshi Wakabayashi and Vladimir I. Karpenko) взяли верх над научными доводами рецензента. Последствия данной публикации до сих пор носят негативный характер потому, что несмотря на своевременно появившуюся критику (Бугаев, Дубынин, 2002) ряд исследователей КамчатНИРО продолжали и сейчас готовы разрабатывать явно тупиковое направление – увеличение численности стада нерки оз. Курильское путем фертилизации и повышение численности этого стада нерки путем низких пропусков производителей в бассейн озера на нерест, что ведет к увеличению размерно-массовых характеристик смолтов (Миловская, 1991; Миловская, Селифонов, 1993; Миловская, Уколова, 1993; Миловская, 2000, 2002; Milovskaya et al., 2002; Миловская, Бонк, 2004; Миловская, 2004, 2006, 2007; и др.). Более того, многие действительно необходимые продукционные и гидробиологические исследования в бассейне оз. Курильское обосновываются прежде всего будущей возмож-

ной искусственной фертилизацией оз. Курильское с целью увеличения численности стада нерки, воспроизводящегося в нем.

Против поспешной и теоретически неподготовленной искусственной фертилизации оз. Курильское возражает и Е. В. Лепская в своем кредо-монологе, призывая к многолетним комплексным исследованиям этого водоема (Бугаев, Кириченко, 2008, с. 235–238).

Как считает Е. В. Лепская (персональное сообщение для этой книги): «В холодноводных глубоких озерах с диатомовым типом фитопланктона видовая структура последнего, как правило, в значительной степени выровнена за счет доминирования одного или нескольких видов на протяжении всего года. В связи с этим многолетняя динамика численности и биомассы доминирующего таксона носит циклический характер, который не зависит от притока минерального фосфора (Лепская Маслов, 1998, Лепская, 2004; Lepskaya et al., 2010). В условиях нынешнего локального потепления в бассейне оз. Курильское (Лепская, Маслов, 2009) в планктоне, хоть и незначительно, увеличилась доля зеленых и синезеленых микроводорослей. При стабильном невысоком поступлении фосфора с телами отнерестовавших рыб формирование фитопланктонной биомассы происходит на фосфорном рециглинге и, несмотря на тенденции к потеплению, видовая структура фитопланктона сохраняется, а передача вещества и энергии от первичных продуцентов к молоди нерки осуществляется только через зоопланктонное звено (*Cyclops scutifer*) – пастбищный тип нагула. При дополнительном поступлении минерального фосфора существует риск замещения ныне доминирующих в планктоне озера диатомовых *Aulacoseira subarctica*, *Stephanodiscus alpinus*, *Cyclotella tripartita*, основных кормовых объектов копеподного зоопланктона (Lepskaya, Bonk, 2007) менее ценными в кормовом отношении таксонами зеленых и синезеленых водорослей, усвоение которых раковым планктоном (циклопами) будет проходить по детритному пути. Кроме того, такое изменение видовой структуры фитопланктона неизбежно ухудшит качество пищи циклопов в отношении содержания незаменимых аминокислот (Колмакова, 2010) и полиненасыщенных жирных кислот группы ω3 (Гладышев и др., 2010), что в лучшем случае приведет к снижению их численности и биомассы, а в худшем – к изменению видовой структуры зоопланктонного сообщества. Поэтому искусственную фертилизацию оз. Курильское проводить не следует» (*конец цитаты*).

КамчатНИРО проводит мониторинг гистологических и биохимических характеристик гонад неполовозрелых особей нерки оз. Курильское (и других стад) в период анадромных миграций (уточняются критерии неполовозрелости), а также в первое лето и осень жизни в море (Городовская, Шершнева, 2004, 2007; Городовская и др., 2007).

К сожалению, проводимые ранее гидроакустические работы по учету нагуливающейся в оз. Курильское молоди нерки (Николаев, 1988a-b; Николаев, Николаева, 1991; и др.) из-за ухода автора из института свернули, и только в 2010 г. в данном направлении вновь начаты экспериментальные работы.

В последние годы ряд исследований были направлены на изучение динамики численности стада нерки оз. Курильское и оптимизацию ее промысла (Bugaev, Dubynin, 2000; Шевляков, Дубынин, 2004; Дубынин и др., 2007a-b; Антонов и др., 2007a; Бугаев и др., 2009; Шевляков и др., 2010; и др.), а также на изъятие особей этого стада в море дрифтерными судами в Исключительной экономической зоне РФ (Бугаев А., 2002a-b, 2003a-e, 2005, 2007, 2011 и др.).

Бассейн р. Камчатка. Второй по значимости (только в отдельные годы первый) район воспроизводства нерки в Азии. Стадо нерки, воспроизводящееся в бассейне реки, имеет сложную популяционную структуру, что связано с разнообразием нагульно-нерестовых водоемов в бассейне р. Камчатка (Бугаев, 1978, 1983, 1994, 1995a; и др).

После выхода первой монографии по азиатской нерке (Бугаев, 1995a) и в период ее подготовки в научной литературе опубликовали большое число работ, посвященных нерке этой реки и субпопуляциям, воспроизводящимся в ее бассейне, – ранжирование приведено по фамилии первого автора (Антонов и др., 2007a; Базаркина, 1991, 1993, 2001a, 2002, 2004a-b, 2007; Базаркина, Травина, 1994; Базаркина и др., 2006; Бонк, Базаркин, 2008; Бугаев А., 2002b, 2003a-e, 2005, 2007; Бугаев А., Бугаев, 2003; Бугаев, 1995b, 2000, 2001a, 2002a-b. 2003a-d, 2004a-c, 2005a-b, 2006, 2007a-b, 2008a-b, 2009a-c, 2010a-b; Бугаев, Базаркин, 2006a-b; Бугаев, Базаркина, 2007; Бугаев, Бугаев А., 2000; Бугаев, Дубынин, 1999, 2000, 2002; Бугаев, Кириченко, 2008; Бугаев, Остроумов, 2004; Бугаев, Токранов, 2006; Бугаев, Толстяк, 1995; Бугаев и др., 2000, 2004a, 2007a, 2007c; Варнавская и др., 1988a-b, 1996, 2005a-b; Варнавская, Бичем, 2005; Варнавская, 2006; Введенская, 1995; Введенская, Бугаев, 2010; Дубынин, Бугаев, 2002; Карпенко, 1998; Карпенко, Рассадников, 2004; Ковалев, 1995a-c; Ковалев и др., 1999, 2000; Ковалев, Максимов, 1994; Куренков, 2005; Лепская, 2000; Николаев, Николаева, 1995, 1998; Островский, 1994a-b, 1995a-b, 1997a-c; Паренский, 2005a-b; Паренский, Подлесных, 1994; Паренский, Шевляков, 1997, 2001; Подлесных, 1995, 1997, 2000a-b; Подлесных, Пащенко, 1997; Пустовойт, 1991, 1992, 1993, 1994, 1995, 2003; Пустовойт, Макоедов, 1992; Романов, 1995, 2000; Романов, Паренский, 1997; Рудакова, 2003, 2004; Семенченко, 1993, 1994, 1997; Семенченко, Островский, 1998, 2000; Шевляков, 2001; Шевляков, Паренский, 1999; Шевляков и др., 2006; и многие другие).

Наиболее интенсивные комплексные исследования уже многие годы ведутся в бассейне оз. Азабачье, расположенном в нижнем течении р. Камчатка. Поэтому научные публикации по нерке этого водоема мы рассмотрим более подробно.

Озеро Азабачье (бассейн р. Камчатка). Второй по значимости водоем воспроизводства нерки в Азии, где нагуливается до 70 % всей молоди нерки р. Камчатка (Бугаев, 1995a).

В свое время в оз. Азабачье исследователи проводили серьезные гидрологические и продукционные исследования (Леванидов, Леванидова, 1972; Крохин, 1972; Куренков, 1972; Белоусова, 1972; Куренков, 1975, 2005; и др.), которые в середине 1970-х гг. полностью прекратили.

Благодаря инициативе Л. А. Базаркиной прерванные работы в 1979–1980 гг. были частично возобновлены, а с 1981 г. и по настоящее время здесь осуществляется полноценный гидрологический и гидробиологический продукционный мониторинг (Базаркина, 1983, 1986, 1989, 1991, 1993; Базаркина, Травина, 1994; Bazarkina, 1997; Bazarkina, Travina, 1994; Базаркина, 2001a-b, 2002, 2004a-b; Базаркина и др., 2006; Базаркина, 2007; и др.). К исследованиям фитопланктона оз. Азабачье подключалась и Е. В. Лепская (2000).

Многократно демонстрировали (Бугаев, 2004a; Бугаев и др., 2004a; Бугаев, 2007a; Бугаев и др., 2007a; Бугаев, 2010a; и др.), что размерно-массовые характеристики смолтов нерки стада оз. Азабачье находятся в положительной связи с численностью последующих возвратов половозрелых рыб не только оз. Азабачье, но и всей р. Камчатка.

В 1991 г. исследователи (Бугаев и др., 1991) рассмотрели изменения в составе ихтиофауны пелагиали оз. Азабачье. Т. Н. Травина и С. А. Травин (1995) проводили исследования питания и пищевых взаимоотношений молоди нерки и трехиглой колюшки в пелагиали оз. Азабачье. Т. Л. Введенская также эпизодически изучала питание сеголетков нерки в литорали оз. Азабачье (Введенская, 1995). Более подробно результаты работ вышеназванных авторов приведены в монографии В. Ф. Бугаева (1995a).

В начале 2000-х гг. в бассейне оз. Азабачье был начат мониторинг размеров и питания годовиков жилой формы трехиглой колюшки, являющейся важным пищевым конкурентом молоди нерки (Бугаев и др., 2004a; Бугаев, Базаркин, 2006a-b; Введенская, Бугаев, 2010; Бугаев, 2010a; и др.).

Периодически у нерки, нагуливающейся в оз. Азабачье (аборигенное стадо «А» и группировка локальных стад 2-го порядка, мигрирующих в оз. Азабачье на нагул до ската в море – группировка «Е»), анализируется изменчивость структуры чешуи (Бугаев, 2005b, 2006, 2008a, 2010b) и сезонные ритмы роста (Бугаев, 2007b). Рассматриваются вопросы динамики численности стада нерки оз. Азабачье (Бугаев, 2002a; Bugayev, 2003a-b) и биологические характеристики половозрелых рыб (Бугаев, 1995b; Bugayev, 2000).

Озеро Паланское (бассейн р. Палана). Третий по значимости водоем воспроизводства нерки в Азии. В связи с предполагавшейся последующей искусственной фертилизацией (удобрением) этого водоема в 1990–1994 гг. был начат комплексный мониторинг в бассейне оз. Паланское (Лепская и др., 1998; Бугаев и др., 2001a, 2002b; Bugayev, 2002b; Миловская и др., 2006; Лепская, 2007; Антонов и др., 2007b). В 2001 г. В. Ф. Бугаев (Bugayev, 2002b) разработал методику прогнозирования численности паланской нерки, которая сейчас используется в практической деятельности КамчатНИРО (Антонов и др., 2007b).

В настоящее время Е. Г. Погодаевым с соавторами (2009) с применением современных технических средств дана физико-географическая характеристика бассейна, морфология котловины и термического режима поверхностных вод оз. Паланское. Так, на основании первичных гидроакустических данных, полученных с помощью однолучевого эхолота (BioSonics DT4000), составлена трехмерная карта котловины озера и уточнены ее морфометрические характеристики. Привязка к координатной сетке позволила существенно детализировать батиметрию озерного ложа, рассчитать площадь дна по различным зонам и изобатам, а также вычислить объем воды отдельных слоев всей толщи воды. Впервые нанесены контуры всех островов и рассчитана их общая площадь. Обобщены многолетние гидрометеорологические материалы и представлены сезонная динамика уровня озера, а также температура воздуха и воды. Описаны особенности пространственно-временного распределения температуры поверхностных вод в зависимости от ветрового режима и специфики водосбора. Отмечается большое влияние стоковых вод на термическую структуру отдельных участков акватории озера (Погодаев и др., 2009).

Малоизученные нерковые водоемы Камчатского края. За исключением четырех озер – Курильское, Азабачье, Паланское и Дальнее, а также бассейна р. Камчатка в целом, все остальные водоемы воспроизводства нерки в Азии по своим гидрологическим и гидробиологическим характеристикам на сегодня относятся к малоизученным, т. к. в них до настоящего времени осуществляются в основном эпизодические сборы материалов и не имеется достаточно полных и непрерывных рядов наблюдений по половозрелым рыбам, а материалы по смолтам отсутствуют вообще.

Страстными исследователями малоизученных и второстепенных водоемов в свое время были Е. М. Крохин, И. И. Куренков и А. Г. Остроумов (Крохин, Крогиус, 1937a-b; Крохин, 1972; Крохин, Куренков, 1964, 1967; Куренков, 1964, 1967a-b, 1972, 1978a-b, 2005; Остроумов, 1970a-c, 1972, 1975a-c, 1977, 1982, 1985b, 2007; и др.). После них исследования второстепенных водоемов нерки долго не возобновляли.

Ситуация изменилась в лучшую сторону только в середине 1990-х гг., когда рыбная промышленность стала готова осваивать небольшие стада нерки, прежде недостаточно или совсем не облавливаемые. Активизации исследований второстепенных стад способствовало и то, что с 1995 г. и по настоящее время КамчатНИРО начал проводить идентификацию стад тихоокеанских лососей в море по чешуе (и, прежде всего, нерки – Бугаев А., 2003a-e, 2005, 2007, 2011 и др.) с использованием современных методов, применяемых странами-участницами NPAFC. Для проведения таких работ потребовались реперные чешуйные материалы по лососям из отдельных рек. Рыбаки облавливали малоисследованные реки, а на их судах в течение лососевой путины находились наблюдатели-сборщики. В данном случае интересы науки и промышленности совпали, что позволило в течение нескольких лет наладить биостатистические сборы по лососям прежде не доступных для ученых рек.

Прекрасным примером такого научно-промышленного альянса может служить ликвидация дефицита информации по р. Ананапыльген, в бассейне которой расположено оз. Лагуна Анана, которое многие годы являлось озером-загадкой и в таком статусе просуществовало почти 10 лет. В этом водоеме были обнаружены (Бугаев, 1991b; 1992a, 1995a) особи анадромной нерки, собранные экспедицией Камчатрыбвода в 1980 г., с продолжительностью пресноводного периода жизни 5+–6+ лет. В мировой истории исследований нерки таких случаев прежде не отмечали.

На материалах 1980 и 1997–2002 гг. провели специальное изучение биологической структуры и возраста половозрелой нерки р. Ананапыльген. Оказалось, что для этой популяции наиболее характерны особи, прожившие в пресной воде 2 года. Отмеченная ранее (Бугаев, 1991b; 1992a, 1995a) задержка в пресной воде на такой длительный срок, вероятно, была связана с замывом в течение нескольких лет устья р. Ананапыльген, что совпадало с периодом, когда у молоди нерки открывалось «окно смолтификации». В результате этого смолты оказались на несколько лет отрезаны от моря (Бугаев и др., 2003a, 2004b).

Другим примером альянса промышленности и науки может служить неоднократный сбор материалов по нерке из ряда рек и озер Корякского нагорья в конце 1990 – начале 2000-х гг. (Бугаев и др., 2006, 2007b; и др.).

Активизация исследований второстепенных водоемов в 1990–2000-х гг. в значительной степени связана и с интродукцией в 1970–1980-х гг. кокани оз. Кроноцкое в ряд небольших (часто безрыбных) озер южной и центральной Камчатки, а также с последствиями искусственной фертилизации озер на Камчатке в 1970-х гг. Все это происходило при активном участии И. И. Куренкова и С. И. Куренкова (Куренков, Куренков, С., 1988; Куренков С., 1998, 1999, 2000; Погодаев, Куренков С., 2007; и др.). Свой вклад внесла также постройка Толмачевской ГЭС и образование Толмачевского водохранилища. Часто вопросы изучения интродукции кокани, фертилизации нерковых озер и постройки Толмачевской ГЭС были неразрывно переплетены между собой (Базаркина, 2001b; Маркевич, 2007, 2008a-d; Базаркина, 2008; Погодаев и др., 2010).

В конце 1970-х гг. идея фертилизации лососевых озер Камчатки стала широко известна на Дальнем Востоке. Все началось с экспериментального удобрения небольшого оз. Лиственничное, расположенного южнее г. Петропавловск-Камчатский на восточном побережье Камчатки (Куренков, Куренков С., 1988). Начатый здесь в 1973 г. мониторинг продолжается и по настоящее время (Лепская, 2006; Лепская и др., 2007). Но, к сожалению, о каких-то значительных успехах в увеличении численности нерки стада оз. Лиственничное пока говорить не приходится.

В начале-середине 2000-х гг. активные исследования вели опытные и молодые специалисты КамчатНИРО – Е. Г. Погодаев, С. В. Шубкин, Н. Ю. Воронин, Г. В. Базаркин и другие. Вскоре здоровую конкуренцию в сборе материалов по нерке сотрудникам КамчатНИРО составил и молодой исследователь из МГУ им. М. В. Ломоносова Г. Н. Маркевич. Собранные вышеназванными сотрудниками гидрологические, гидробиологические, ихтиологические и другие материалы стали активно анализироваться специалистами разных направлений, что привело к большому количеству новых интересных публикаций, расширяющих представление о биоразнообразии фито-, зоопланктона и нерки в озерных водоемах Азии.

Так, Т. В. Бонк с соавторами провела анализ видового состава зоопланктона ряда озер юга Камчатки (Курильское, Камбальное, Этамынк, Державина, Ульяновское) и Корякского нагорья (Илир-Гытхын, Потат-Гытхын, Ватыт-Гытхын, Лагуна Анана), бассейна р. Камчатка (Курсин, Низовцево) и оз. Пекульнейское, расположенного на Восточной Чукотке (Бонк, 2001, 2003; Бонк, Голубь, 2006; Бонк, Базаркин, 2008; и др.).

Были проведены рекогносцировочные работы по изучению кормовой базы для молоди нерки и других лососей на небольших озерах восточного побережья Камчатки – Лебединое, Столбовое, Оленье (Введенская и др., 2004).

С. В. Шубкин (2006) охарактеризовал абиотические и биотические условия в ряде нерковых нерестово-выростных водоемах Корякского нагорья (оз. Потат-Гытхын, Илир-Гытхын, Ватыт-Гытхын и др.).

Изучались биологические характеристики и питание молоди нерки и других лососей в реках Хайлюля (Введенская, Заварина, 2009) и Кихчик (Введенская, Боднева, 2009).

Оценивались условия обитания и кормовые условия для молоди нерки и других лососей в оз. Большой Вилюй (Введенская, Лепская, 2001; Введенская и др., 2004).

Сотрудники МГУ им. М. В. Ломоносова на базе международного стационара на р. Коль организовали комплексные исследования ихтиофауны этой реки, где объектом исследований являлась и нерка (Павлов и др., 2008, 2009; и др.).

В последние годы активизировались и исследования нерки в водоемах о-ва Беринга (Бугаев и др., 2006, 2007b; Е. Г. Погодаев, персональное сообщение; и др.).

Г. В. Запорожец и О. М. Запорожец (1998, 2004, 2006a-b, 2010, 2011; и др.) многие годы занимались изучением влияния искусственного воспроизводства некоторых популяций тихоокеанских лососей на Камчатке (в том числе и нерки) на биологические характеристики возвращающихся производителей и оценкой эффективности работы рыбоводных заводов на Дальнем Востоке и по американскому побережью Северной Пацифики. Помимо этого, названные исследователи на примере ряда камчатских рек разработали стандартные методы оценки браконьерского и нелегального вылова лососей (Запорожец, Запорожец, 2007; Запорожец и др., 2007a-b), что нашло свое применение в практике прогнозирования.

Отдельным и вполне самостоятельным разделом изучения второстепенных популяций нерки Камчатского края может служить обзор литературы о результатах интродукции кокани (жилой формы нерки) в озерах Камчатки и Японии.

Вопросы интродукции кокани оз. Кроноцкое в озера Камчатки и Японии. В результате интродукции кокани в ряд безрыбных (и с наличием ихтиофауны) озер Камчатки (Карымское, Ключевое, Толмачева, Сево, Демидовское) и Японии (оз. Чизени на о-ве Хонсю, в местечке Никко – недалеко от Токио), в них сформировались самостоятельные популяции кокани (Iwata et al., 1991; Куренков, 1999, 2000; Погодаев, Куренков, 2007; Бугаев, Кириченко, 2008; Маркевич, 2007, 2008a-d; и др.). В оз. Тихое интродукция кокани прошла неудачно, а о судьбе особей, вселенных в оз. Халактырское и Хангар, данных пока нет. Формирование новых популяций кокани инициировало ряд исследований, некоторые из которых необычно интересны адаптациями интродуцированных популяций кокани к новым условиям среды.

По архивным материалам, исследователями (Введенская, Куренков, 2006) было рассмотрено питание жилой формы нерки (кокани), вселенной в 1976 г. в безрыбное оз. Карымское, популяция которой перестала там существовать после подводного извержения в этом водоеме в начале января 1996 г. (Куренков, 1998).

Многие годы ученые контролируют интродуцированную в 1985–1988 гг. в оз. Толмачева популяцию кокани. Создание Толмачевского водохранилища (его начали заполнять в 1997 г.) на базе оз. Толмачева с течением времени привело к организации комплексного мониторинга, который продолжается по настоящее время. Л. А. Базаркина (2001b, 2008) начала сразу же изучать изменения в зоопланктоноценозе оз. Толмачева в связи со строительством ГЭС, а Е. В. Лепская (2003a) стала анализировать фитопланктон Толмачевского водохранилища в начальной стадии его существования. Позже рассмотрели особенности фитопланктонного сообщества Толмачевского водохранилища за период 1999–2007 гг. (Лепская и др., 2008) и его биогенный режим за 1998–2006 гг. (Уколова, Свириденко, 2008). И, наконец, Е. В. Лепская с соавторами (2009) подвела итоги развития гидробиологических процессов в Толмачевском водохранилище в период становления его экосистемы.

Как показано Г. Н. Маркевичем (2007, 2008a-d) и Е. Г. Погодаевым с соавторами (2010), в результате интродукции в оз. Толмачева кокани, которую по всем показателям можно считать успешной, в 1998–2002 гг. нерка достигла численности и биомассы, допускающей, после проведения мелиоративных мероприятий, ее промысловое использование. Но в связи с прекращением в 2003 г. ее промысла началось ежегодное последовательное падение ее размеров. Нехватка пищевых ресурсов привела к тому, что нерка, являясь потенциальным планктофагом, в связи с депрессией кормового зоопланктона перешла на питание бентосными организмами и воздушными насекомыми.

Как свидетельствует проведенный краткий обзор исследований второстепенных стад нерки в Камчатском крае, за последние 10–15 лет произошли существенные подвижки в изучении биоразнообразия анадромной и жилых форм нерки этого региона. Но, как будет показано ниже, активное накопление информации о второстепенных стадах нерки в эти годы произошло и на Чукотке и, в меньшей степени, на материковом побережье Охотского моря.

Нерка Восточной Чукотки. Первые данные о нерке Анадырского лимана появились в работе И. Д. Агапова (1941). Тем не менее, многие годы этот район Дальнего Востока в отношении нерки был «белым пятном» для исследователей нерки всего мира, т. к. большинство немногочисленных имевшихся публикаций являлись тезисами докладов (их издавали небольшими тиражами), и многих из них не было даже в библиотеках системы институтов ТИНРО (Черешнев, 1981, 1982, 1990; Черешнев, Агапов, 1992a-b; Путивкин, 1994). Имевшиеся единичные статьи по озерам Сеутакан и Аччен (Черешнев, 1981, 1982, 1990; и др.) по существу не отражали реальную ситуацию, сложившуюся в регионе, хотя имелись некоторые сведения (Burgner, 1991; Бугаев, 1995a) о существовании там довольно крупного стада нерки, воспроизводящегося в Мейныпильгынской озерно-речной системе, а также в р. Туманская (в оз. Майниц).

Только с выходом книги А. Н. Макоедова и др. «Промысловые рыбы внутренних водоемов Чукотки» (2000) дефицит информации о нерке Восточной Чукотки значительно понизился, а с появлением серии публикаций Е. В. Голубь (Голубь, 2001a-b; 2002, 2003a-g; 2007a-b; Голубь, Голубь, 2001, 2002, 2005, 2008, 2009a-b, 2010a-b; Брыков и др., 2005; Бонк, Голубь, 2006; и др.) и И. А. Черешнева с соавторами (2002) ситуация нормализовалась. Более того, сейчас нерка Восточной Чукотки в очень короткий срок стала относиться к «удовлетворительно изученным» (Голубь, 2007a-b), уступая по этому критерию только нерке оз. Дальнее, р. Озерная (оз. Курильское), р. Камчатка и р. Палана. Существенным недостатком имеющихся материалов по нерке Восточной Чукотки является отсутствие систематических сборов молоди и смолтов нерки в этом районе.

Нерка материкового побережья Охотского моря. Многие годы сведения о нерке этого региона были крайне немногочисленны (Никулин, 1970, 1975). И только сравнительно недавно в работах ряда магаданских ученых появились новые данные о нерке рр. Охота, Кухтуй, Иня, Ола, Наяхан и Гижига (Пузиков, 1998; Волобуев, Голованов, 2001; Черешнев и др., 2002; Волобуев, Марченко, 2004; и др.).

В заключение обзора литературы по азиатской нерке рассмотрим современное состояние и перспективы исследований морского периода жизни этого вида.

Изучение морского периода жизни азиатской нерки. Многие годы для выяснения мест нагула тихоокеанских лососей в море применяли и до сих пор применяют мечение. Это массовый общедоступный метод для выяснения районов происхождения помеченных рыб. Последующий возврат меток из районов воспроизводства позволял выяснять координаты расположения родительских водоемов (Hartt, 1962, 1966; Kondo et al., 1965; и др.).

Несмотря на большой размах исследовательских работ по мечению в 1960-х гг. знания о распределении и миграциях локальных стад нерки оставались скудными. Мечение не позволяло изучать распределение нерки различных локальных стад, выяснить их состав и взаимоотношения в районах нагула и зимовки. Активный морской промысел также представлял серьезное затруднение для применения метода из-за того, что многих меченых рыб повторно вылавливали в море, и оставалось неясным, к какому нерестовому водоему они принадлежат (Коновалов, 1971).

Одновременно с мечением развивался и паразитологический метод идентификации комплексов стад тихоокеанских лососей в морской период жизни, который имеет ряд преимуществ перед мечением. Таким способом Л. Марголису (Margolis, 1963, 1965) удалось получить более полные сведения по распределению камчатской и бристольской нерки в северной части Тихого океана и Беринговом море. Что особенно важно, примененный им метод позволил получить первые данные о распределении неполовозрелых рыб, проживших менее двух лет в море, поскольку мечение рыб этих возрастов почти не дает положительных результатов из-за их поголовной гибели. Однако паразитологический метод не позволяет дифференцировать рыб отдельных стад нерки.

Комплексный чешуе-паразитологический метод представляет собой дальнейшее совершенствование паразитологического метода. Единственным недостатком чешуе-паразитологического метода является его высокая трудоемкость, что не позволяет использовать его в качестве экспресс-метода. Но именно благодаря ему в свое время был сделан большой научный прорыв в изучении биологии азиатской нерки в морской период жизни (Коновалов, 1971), а полученные результаты актуальны и по настоящее время.

Впервые апробирование комплексного метода идентификации удалось провести в 1961–1966 гг. при изучении морского периода жизни крупнейшей популяции азиатской нерки – стада р. Озерная. При этом исследования охватили районы зимовки и нагула. В результате, нерка р. Озерная, в силу ее относительной однородности и достаточно высокой численности, была изучена лучше всех остальных стад этого вида, нагуливающихся в северо-западной части Тихого океана (Коновалов, 1971).

Выполненные С. М. Коноваловым (1971) чешуе-паразитологические работы по идентификации стад нерки в море до сих пор можно считать эталонными для азиатских стад нерки, т. к. с тех пор и по настоящее время подобного уровня исследований лососей этого региона никто не проводил. Итоговые результаты работ С. М. Коновалова (1971) представлены в генеральной схеме распределения различных возрастных групп нерки р. Озерная (оз. Курильское) в северной части Тихого океана, которая понятна любому, даже неискушенному, читателю (рис. 1).

Молодь нерки р. Озерная около 2–3 месяцев пребывает в море недалеко от родной реки (рис. 1). Далее в Тихом океане молодь мигрирует в юго-восточном направлении в район зимовки. Весной с прогревом воды полярный фронт перемещается на север. Одновременно озерновская нерка с одним морским годом жизни (.1) покидает места первой зимовки и в течение лета мигрирует довольно широким фронтом на северо-запад в прикомандорский район Тихого океана и Берингова моря. Исключение составляет небольшая часть этой возрастной группы (.1), которая летом созревает и мигрирует на север. Общая протяженность районов нагула озерновской нерки, прожившей одну зиму в море, равняется примерно 760 км с севера на юг и 1100 км с востока на запад (Коновалов, 1971).

Зимовальная миграция проходит в юго-восточном направлении, и вторую зиму озерновская нерка проводит примерно в том же районе, что и первую (рис. 1). Протяженность зимовальной миграции приблизительно соответствует таковой нагульной, и к началу второй нагульной миграции рыбы проходят путь (с момента выхода в эстуарий) около 2600–3700 км. Весной районы концентрации нерки этой возрастной группы (.2) занимают акваторию, несколько большую по сравнению с акваторией, на которой обитают рыбы, проводящие первую зиму в океане.

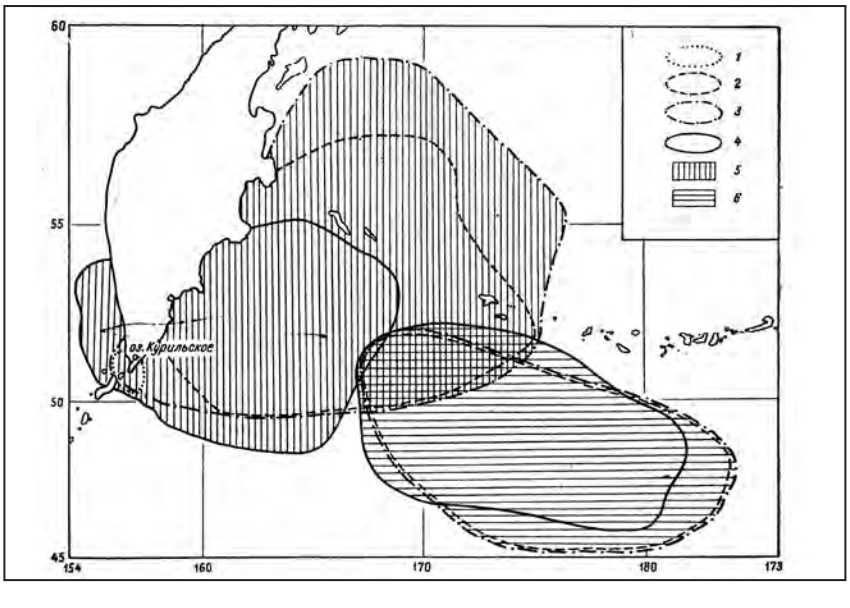


Рис. 1. *Распределение различных возрастных групп нерки р. Озерная в северной части Тихого океана (по: Коновалов, 1971): 1 – распределение молоди осенью в год катадромной миграции; 2 – распределение нерки после первой зимовки в океане; 3 – после второй зимовки в океане; 4 – после третьей зимовки в океане; 5 – распределение нерки осенью; 6 – зимой*

Весной озерновская нерка в возрасте (.2) разделяется на две группы: одна идет на нерест в этом же году, вторая остается в море до следующего года. Обе совокупности рыб мигрируют на запад и северо-запад к берегам Камчатки приблизительно одними и теми же путями. По всей вероятности, половозрелые рыбы начинают нерестовую миграцию несколько раньше нагульной неполовозрелых. Неполовозрелые рыбы начинают миграцию вслед за половозрелыми и уже в июле встречаются у берегов Камчатки. Озерновская нерка возраста (.2) остается в районе нагула до поздней осени. Расстояние, проходимое рыбами в течение нагульной миграции, равно приблизительно 1000 км и, следовательно, за два года жизни в море озерновская нерка совершает путь в 3600–4700 км (Коновалов, 1971).

Половозрелая нерка в возрасте 2.2 и 2.3 быстро мигрирует к Камчатке, и в начале июля уже в большом числе представлена в районе р. Озерная. В это время и даже в первой декаде августа нерка р. Озерная довольно часто ловится в прикомандорском районе Тихого океана вплоть до 56° с. ш. и на восток примерно до 168° в. д.

В течение нерестовой миграции нерка этого стада, прожившая три года в море (.3), проходит расстояние в 600–1600 км. Следует отметить, что не все рыбы, которые заходят в Охотское море, сразу совершают анадромную миграцию. Какая-то часть из них проделывает сравнительно протяженные миграции на север вдоль западного побережья Камчатки на расстояние до 2000 км от устья родной реки и возвращается обратно.

Таков в общих чертах трехлетний цикл морских миграций каждого поколения озерновской нерки, протяженность которых в общей сложности составляет 5200–7300 км (Коновалов, 1971).

Очевидно, возможность совершения столь далеких миграций и распределение в течение каждого года на большой акватории обусловливают достаточную обеспеченность популяций пищей и свойственный нерке быстрый темп роста.

Нагульные и зимовальные миграции, совершаемые каждой возрастной группой озерновской нерки, соизмеримы по протяженности и происходят примерно в одном и том же направлении. Однако направление первой зимовальной миграции обратно нерестовой, тогда как вторая и третья зимовальные миграции противоположны по направлению нагульным миграциям.

В мористых районах, повсеместно, основной пищей нерки разных возрастов являются эвфаузииды, гипереиды, мелкие рыбы и молодь головоногих моллюсков (Foerster, 1968; Favorite, 1970; Андриевская, 1975; French et. al., 1976; Карпенко, 1998).

Следует отметить, что исследователи (Семко, 1954; Крогиус, 1960, 1965; Бирман, 1985; Welch, Parsons, 1993; Ricker, 1995; Бугаев, 1995a; Bigler et. al., 1996; Карпенко, 1998; Ерохин, 1998; Бугаев, 2000; Bugaev et al., 1996, 2001; Bugayev, Dubynin, 2000; Bugayev, 2001, 2002a; Ruggerone et al., 2003; Ruggerone, Goetz, 2004; Ruggerone, Nielsen, 2004, 2009; Бугаев и др., 2007a; Антонов и др., 2007a-b; Бугаев и др., 2009; Бугаев, 2010a; и др.) уже давно сходятся во мнении, что горбуша, как наиболее массовый и короткоцикловый вид, может оказывать в море определенное влияние на рост и динамику численности других видов лососей – прежде всего кеты и нерки, а также, в некоторых случаях, чавычи и, вероятно, в меньшей степени – кижуча. Динамика численности и рост лососей в море тесно взаимосвязаны.

Как и при изучении береговых исследований тихоокеанских лососей, в 1990–2010-х гг., в силу удачного совпадения ряда объективных и субъективных обстоятельств, образованием в 1992 г. международной Комиссии по анадромным рыбам северной части Тихого океана (NPAFC), российскими рыбохозяйственными институтами (ТИНРО, КамчатНИРО, СахНИРО, ВНИРО и др.) значительно активизировались морские исследования тихоокеанских лососей (в том числе и нерки) азиатского происхождения. Первые итоги и результаты этих работ приведены в недавно опубликованной обстоятельной сводке В. П. Шунтова и О. С. Темных «Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах» (2008).

Авторы констатируют (Шунтов, Темных, 2008), что на современном этапе данных по раннему морскому периоду жизни азиатской нерки по-прежнему мало. В связи с растянутым скатом и сравнительно быстрым рассредоточением части особей по прибрежной зоне, как и по другим видам лососей, трудно получить адекватные данные по суммарному размерному и возрастному составу ее молоди, попавшей в прибрежную зону. По абсолютному большинству азиатских районов подобные сведения отсутствуют. Относительно протяженный ряд таких, хотя и неполных, наблюдений получен только В. И. Карпенко (1998) по Карагинскому заливу, который не входит в число самых главных районов воспроизводства нерки.

По материалам исследований (Карпенко, 1998; Карпенко и др., 2002; Максименков, 2007) видно, что в самом начале обитания в море, как перед этим в озерах, в питании молоди нерки важное место занимают сходные по размерам насекомые на разных возрастных стадиях и мелкий зоопланктон. В некоторые годы значительная и даже основная часть рациона приходится на личинок рыб, при этом не только пелагических, но и донных видов (сельдь, песчанка, камбалы, корюшки, мойва). Вообще же состав пищи подвержен значительной межгодовой изменчивости. Кроме отмеченных выше групп и видов, могут быть заметны в питании личинки креветок, гаммариды, а кроме мелкого неритического планктона, более крупные морские виды и группы (N. plumchrus, молодь эвфаузиид). Преобладание в питании тех или иных компонентов, судя по всему, зависит от их доступности и обилия. Из общих закономерностей в питании, отмеченных В. И. Карпенко (1998), следует также назвать уменьшение интенсивности питания по мере роста молоди, а также во второй половине лета и при удалении от берегов. Правда, последнее скорее всего связано с более крупными размерами особей, уходящими первыми в открытое море (Шунтов, Темных, 2008).

На основании анализа материалов В. И. Карпенко (1998), В. П. Шунтов и О. С. Темных (2008) отмечают ряд несоответствий возрастного состава молоди нерки в пробах раннего морского периода (в основном особи были представлены сеголетками) и фактической продолжительностью пресноводного периода жизни нерки камчатских стад, равной 1+–2+ годам. Более того, эти авторы даже допускают, что за молодь нерки в ряде случаев могли быть приняты многочисленные сеголетки горбуши и кеты.

Резюмируя состояние изученности экологических связей молоди нерки, как и других видов лососей, во время пребывания в прибрежной зоне, с сожалением нужно признать, что этот период ее жизни по-прежнему слабо изучен. В связи с ограниченностью и неизвестной достоверностью данных как по объему кормовой базы нерки и продукции слагающих ее компонентов, так и по питанию потребляющих ее других рыб и беспозвоночных в настоящее время нет возможности делать адекватные выводы о конкретных факторах, определяющих формирование численности нерки на этом этапе жизни (Шунтов, Темных, 2008).

По мнению исследователей (Шунтов, Темных, 2008), **более надежную картину по размеру, массе тела и возрастному составу дают макросъемки открытых вод морей, т. е. за пределами внутренней части шельфа**.

По среднемноголетним данным, до середины сентября скатившаяся молодь нерки за пределами шельфа встречается эпизодически. В открытых водах Тихого океана она в это время наиболее редка, изредка встречается в Охотском море и немного чаще в Беринговом море (Шунтов, Темных, 2008).

Следует подчеркнуть, что здесь в первой половине лета не все особи нерки диапазона 20–30 см (обычно 25–30 см) являются покатниками. В первую очередь это относится к молоди, пойманной в южной глубоководной котловине Охотского моря и юго-западной части Берингова моря (Шунтов и др., 2006; Шунтов, Темных, 2008).

Осенью, особенно с октября, большая часть скатившейся молоди нерки уже находится в водах над глубоководными котловинами. В это время все, или практически все, покатники прошлого года уже бывают крупнее 30 см. По осредненным многолетним данным можно сделать несколько общих выводов.

Так, в Охотском море четко выделяется основной район концентрации нерки у юго-западного побережья Камчатки и перед проливами северной Курильской гряды, через которые молодь выходит в океан. В прикурильских океанических водах очень слабо выражен южный тренд при расширении океанской области распространения. Основная масса молоди от северной половины Курильской гряды и тихоокеанского побережья Камчатки широким фронтом рассеивается на восток и юго-восток (Шунтов, Темных, 2008).

Привлекают внимание значительные по площади акватории с повышенной концентрацией молоди нерки в Беринговом море, на азиатских побережьях которого нет очень крупных нерестилищ нерки. Поэтому можно уверенно говорить, что сюда и особенно в Командорскую котловину моря вдоль шельфа через Камчатский пролив проникает многочисленная молодь нерки бассейна р. Камчатка. Следует подчеркнуть, что именно вдоль шельфа, т. к. южнее Командорских островов в значительном количестве она не отмечалась (Шунтов и др., 2006; Шунтов, Темных, 2008). Трудно сказать что-либо определенное о том, проникает ли в Берингово море в первую морскую осень молодь нерки оз. Курильское. Нерка Карагинского и Олюторского заливов, несомненно, сначала распространяется в Командорскую котловину, но многочисленность молоди в водах западной части Алеутской котловины является сильным доводом для выводов о том, что сюда, помимо нерки анадырско-наваринского района, проникают также рыбы из Командорской котловины (Шунтов, Темных, 2008).

По осеннему периоду наиболее представленные материалы по рассредоточивающейся из прибрежья нерки в открытые воды Охотского моря собраны во время многочисленных стандартных съемок КамчатНИРО на большом полигоне от побережья Камчатки на запад до 148° в.д. (Ерохин, 1998, 2002a-b; Karpenko et al., 1998; Ерохин и др., 2004). К сожалению, результаты этих съемок не были включены при подготовке карт последнего атласа (Атлас количественного распространения…, 2003). Полигон КамчатНИРО охватывает бóльшую часть акватории основных концентраций покатников нерки в Охотском море во время рассредоточения их из прибрежных районов, кроме вод перед северокурильскими проливами, через которые молодь уходит в океан (Шунтов, Темных, 2008).

Их данных В. Г. Ерохина (2002a) наглядно видно, что скатившаяся молодь из рек северо-восточной части Охотского моря осваивает только ограниченную часть открытых вод моря, в основном на запад не далее 152° в. д. Во всех случаях не вызывает сомнения, откуда и куда идет ее рассредоточение. Наиболее значительные концентрации наблюдаются у юго-западного побережья Камчатки, т. е. там, куда скатывается молодь самого крупного азиатского стада – нерки оз. Курильское. Рассредоточение происходит на запад в глубоководные районы и на север вдоль шельфа. О северном тренде в миграциях говорит и увеличение размеров с юга на север, впрочем, как и от берега на запад. По данным В. Г. Ерохина (2002a), размеры молоди с востока на запад увеличиваются на 0,30–2,00 мм на милю, а с юга на север – на 0,06–0,20 мм на милю. Все это вполне соответствует тому, что первой скатывается и отходит из прибрежья или перераспределяется вдоль побережья именно более крупная молодь. Линейный рост молоди в сентябре–октябре по В. Г. Ерохину составляет 0,123–0,200 см/сут по непосредственным наблюдениям и 0,105–0,206 см/сут – по обратным расчислениям (Шунтов, Темных, 2008).

Весьма характерным также является формирование «пятна» повышенных концентраций молоди нерки у северо-западного побережья Камчатки. Здесь, кроме местной нерки (в основном из р. Палана), концентрируется молодь из более южных районов. Привлекает внимание имевшая место аномалия в распределении нерки в 2003 г. Концентрация большей части учтенного поголовья ее молоди на значительном удалении от мест выхода в море покатников нерки оз. Курильское, по-видимому, может быть связана только с исключительно сильным

переносом молоди течениями вдоль шельфа. Действительно, в середине лета и в сентябре-октябре на западнокамчатском шельфе преобладает северный перенос и наблюдались значительные положительные аномалии температуры воды в верхнем 50-метровом слое. Последнее явилось следствием ограниченного влияния морских вод при одновременном увеличении влияния теплых опресненных прибрежных вод (Ерохин и др., 2004; Шунтов, Темных, 2008).

По материалам 1986–2005 гг. (Ерохин, 2002а; Шунтов, Темных, 2008), межгодовая изменчивость размеров посткатадромной молоди нерки в северо-восточной части Охотского моря в сентябре-октябре в разные годы составляла 20,5–23,6 см (средняя – 22,3 см), по массе тела – 99,2–164,4 (средняя – 131,1) г.

Данные В. Г. Ерохина (2002а) относятся к сентябрю – началу октября. По осенним съемкам ТИНРО-центра, которые проводились в аналогичные сроки, но охватывали более южные участки Охотского моря (в том числе район у северных Курильских островов), размеры молоди нерки были незначительно крупнее: 16,0–30,0 см при средней 22,5 см (от 20,5 до 23, 6 см в разные годы). При съемке ТИНРО-центра в южной части Охотского моря 13.10–02.11.2006 г. посткатадромная молодь нерки традиционно для этого времени была встречена только у юго-западного побережья Камчатки и перед северокурильскими проливами. Ее размеры находились в пределах 21,0–29,0 (среднее 25,2 см) (Шунтов, Темных, 2008).

В ноябре в Охотском море экспедициями ТИНРО-центра было поймано всего несколько экземпляров молоди нерки южнее 51° с.ш. длиной 22–31 см. По более ранним наблюдениям И. Б. Бирмана (1985, 2004), значительные концентрации уходящей в океан молоди нерки были отмечены 28–29.10.1967 г. перед Четвертым Курильским проливом. Через месяц единично она встречалась с океанской стороны северных Курильских островов. На этом основании И. Б. Бирман (1985, 2004) сделал вывод о том, что молодь нерки уходит из Охотского моря в основном в конце октября – начале ноября. Данные В. П. Шунтова и О. С. Темных (2008) в целом подтверждают эти выводы. Но при этом не исключается возможность встречи отдельных особей перед Курильскими проливами со стороны Охотского моря и в декабре.

В прикурильских океанских водах, по данным десяти экспедиций ТИНРО в 1980–1990-е гг., в ноябре и начале декабря молодь нерки обычна, но на юг только до 44° с. ш. Длина пойманных в это время особей составляла 17,0–32,0 см при средней 25,6 см (от 21,1 до 26,8 см в разные годы), т. е. по сравнению с размерами в сентябре – первой половине октября больше примерно на 3,0 см. Отдельные особи эпизодически отмечались в конце декабря и январе, но на удалении от Курильских островов около 100 миль. По-видимому, случайные особи нерки встречались зимой в уловах на промысле минтая в южнокурильском районе (Багинский, 2002; Шунтов, Темных, 2008).

Из приведенных данных по размерам молоди нерки в Охотском море и прикурильских океанских водах видно, **что до ноября у нерки сохраняется довольно интенсивный рост**. Но затем он почти приостанавливается или резко замедляется. Об этом можно судить по размерам молоди в западной части зоны Субарктического фронта (150–172° в.д.), где в феврале-марте 1987–1992 гг. проводили исследования шесть экспедиций ТИНРО. В разгар зимы данный район является западной периферией области распространения нерки в этот сезон, и обычно она встречается здесь в небольшом количестве. В связи с этим, пойманные рыбы могут не отражать размерный состав основной совокупности охотоморской нерки. В 1987–1991 гг. размеры молоди нерки первого морского года находились в пределах 25–34 см. В 1992 г. наблюдалась совсем иная картина: ловилась молодь длиной 21,0–30,0 см при средней 26,6 см. Ясно, что в предыдущие годы средняя длина была на 1–2 см больше (Шунтов, Темных, 2008).

Известно (Шунтов, Темных, 2008), что в открытых водах Берингова моря летом мелкой нерки намного больше, чем во всех других районах российских вод вместе взятых. Однако значительная ее часть уже прожила в море год и вернулась на очередной нагул. В июне-июле нерка длиной 25–30 см относительно нередка в юго-западной части Берингова моря, в основном над Командорской котловиной. Примерно такой же длины (24–31 см) отмечалась молодь и южнее Командорских островов. Все без исключения такие особи в море прожили год, но заметно отстали в росте от основной массы молоди этого возраста. В одной из пяти экспедиций, а именно в начале июля, в Командорской котловине было поймано несколько экземпляров нерки длиной 21–23 см. Скорее всего (но не обязательно!) это также могли быть сильно отставшие в росте покатники прошлого года. Особенно следует отметить один улов в 120 милях на восток от о-ва Карагинский (17.07.1992). В улове из 104 нерок 16–48 см длиной 4 экз. имели длину 16–21 см, а остальные – от 25 см и выше. В данном случае наиболее вероятно, что особи длиной 16–21 см – это рано скатившиеся покатники текущего года. Такая уверенность основана на том, что в апреле-мае 1988–1991 гг., по данным экспедиций ТИНРО, в районе центральной части Субарктического фронта (40–45° с. ш., 174° в. д. – 170° з. д.) минимальный размер нерки в разные годы находился в пределах 19–27 см (Шунтов, Темных, 2008).

В августе ситуация начинает меняться. Участки попаданий в тралы мелкой молоди нерки в анадырском и наваринском районах характеризуют исключительно августовское распределение, при этом именно покатников текущего года. Данный район обитания в открытых водах скатившейся в текущем году молоди в конце лета разделен обширным пространством вод от Командорской котловины, где такая молодь отсутствует. В этом видится серьезный довод того, что эта молодь относится к местным стадам и, в первую очередь, Мейныпильгынской озерно-речной системы. Ее длина в августе составляет 14,0–22,0 см, в среднем 16,5 см (Шунтов, Темных, 2008).

Характер рассредоточения покатников в открытых водах Берингова моря хорошо прослеживается по данным осенних съемок ТИНРО-центра в 2002–2006 гг. На этих материалах В. Н. Шунтов и О. С. Темных (2008) еще раз подчеркивают, что отсутствие молоди нерки в сентябре в открытых водах океанского побережья Камчатки говорит в пользу высказанного выше утверждения об их миграции из Камчатского залива вдоль шельфа в Командорскую котловину Берингова моря.

В течение большей части сентября абсолютно преобладающая часть восточнокамчатской молоди нерки, впервые осваивающей открытые воды, держится в западной половине российской части Берингова моря. В конце этого месяца и в октябре она начинает заселять и более восточные районы. По размерному составу и средним размерам, кроме того, можно сделать вывод о продолжении ее расселения в северном направлении (Шунтов, Темных, 2008).

Северный тренд молоди нерки после ската вдоль побережий четко (даже более четко) выражен и у американской нерки. При этом замечено, что в районах с более широким шельфом она быстрее удаляется от побережья. У океанского побережья Северной Америки, где шельф узкий, молодь, мигрируя на север, до осени прижимается к берегам (Burgner, 1991; Brouder et. al., 2003; Шунтов, Темных, 2008).

Привлекает внимание осеннее распределение молоди нерки в Анадырском заливе. Во всех случаях область распространения как бы искусственно обрывается на восточной периферии российских вод. Данные американских экспедиций по программе BASIS (2002–2006 гг.) показывают, что многочисленные покатники нерки из рек Аляски широко рассеиваются по восточному шельфу Берингова моря, а в некоторые годы (и в частности в 2004 г.) область их распространения простирается до Анадырского залива. В настоящее время можно уверенно говорить о возможности взаимного проникновения на данном этапе небольшого количества особей из северных стад обоих материков (Шунтов, Темных, 2008).

Восточный тренд (в глубоководные котловины) в рассредоточении покатников азиатской нерки в Беринговом море и тем более их миграции вдоль шельфа из Камчатского залива в Командорскую котловину отрицают правдоподобность генерализованного направления их осенних миграций вдоль побережий с севера на юг к Камчатскому проливу на схемах в американских сводках (French et al., 1976; Burgner, 1991). Кстати, в этих обзорах не показаны миграции в первую осень и по северному шельфу Берингова моря аляскинской нерки (Шунтов, Темных, 2008).

Так получилось, что в процессе работ экспедиций ТИНРО-центра недостаточно охваченными наблюдениями во второй половине осени оказались океанские воды камчатско-командорского района, а также восточная часть российской зоны в Беринговом море и треугольник нейтральных вод в центральной части моря. Тем не менее, судя по количественному распределению молоди, можно говорить, во-первых, о наиболее выраженных ее миграциях из западной части моря в восточную (откуда затем в океан через Алеутские проливы), во-вторых, – через проливы Камчатский и Ближний в океан и затем на юго-восток. Юго-восточное направление позднеосенних миграций молоди первого морского года жизни было выявлено в четырех экспедициях ТИНРО в конце октября – ноябре, декабре – начале января (в 1986, 1987, и 1991–1993 гг.). В конце октября единично такая молодь еще отмечалась в водах шельфа и свала глубин Восточной Камчатки. Но в ноябре и особенно в декабре все случаи поимки (обычно не более нескольких экземпляров на траление) приходились на внешнюю часть российской экономической зоны. Аналогичная картина наблюдается в западной части Берингова моря. Ноябрьские и декабрьские поимки (единичные экземпляры) посткатадромной молоди нерки пришлись на восточную часть российской зоны от присваловой части наваринского района до восточной части командорского. Таким образом, в Беринговом море молодь нерки задерживается несколько дольше, чем в Охотском море. Если в последнем откочевка завершается в ноябре, то из западной части Берингова моря – в начале декабря. В центральной части Берингова моря, особенно в приалеутских районах, мелкая нерка, судя по всему, в небольших количествах может встречаться в середине зимы (Шунтов, Темных, 2008).

Как пишут ниже В. П. Шунтов и О. С. Темных (2008, стр. 376): «Описанному выше осеннему перераспределению посткатадромной молоди нерки в российских водах совершенно не соответствуют (как и по другим видам лососей) недавние построения Н. В. Варнавской (2006), основанные на генетической идентификации и произвольном толковании результатов мечения. Цитируемый автор, исходя из версии о миграциях лососей только по течению, и по этому виду лососей представила схему миграционных путей, не имеющую или мало имеющую отношение к уже известной реальной картине сезонных перемещений этого вида. Так, посткатадромная молодь нерки в Охотском море, по Н. В. Варнавской, от Камчатки огибает глубоководную часть моря и выходит в океан через южнокурильские проливы. В действительности же основная масса ее из северо-восточной части моря сразу уходит в океан через северокурильские проливы. В Беринговом море показываются, как основные миграции американской молоди направлены в Анадырский залив, откуда рисуется дальнейший путь вдоль азиатского побережья в океан вместе с российской неркой. На представленных выше схемах, основанных на детальных съемках, невозможно найти признаков магистральных путей многочисленной посткатадромной молоди аляскинской нерки через анадырско-корякские воды, также как и через командорский район. Наиболее выраженным осенью в западной части моря является постепенное распространение молоди широким фронтом на юго-восток и восток» (*конец цитаты*).

В августе, по данным экспедиций ТИНРО-центра, в открытых водах анадырско-наваринского района длина рассеивающейся из прибрежья молоди нерки составляет 14,0–22,0 см, в среднем 16,5 см. По данным В. Е. Ерохина, в Карагинском районе за пределами прибрежных вод в 1984 г. ловилась молодь длиной 12,0–24,5 см, в сред-

нем 18,4 см. Но во всех случаях она была крупнее приводимой В. И. Карпенко (1998) для августа молоди из прибрежья Карагинского залива: 4,0–17,0 см (средняя длина сеголетков – 6,2 см; годовиков – 11,6; двухгодовиков – 14,2 см). По открытым водам Карагинского залива В. И. Карпенко (1998) для сентября указывает (по ограниченному количеству данных) размеры от 14,0 до 29,0 см (0+ – 18,4; 1+ – 18,2; 3+ – 24,7 см), т. е. значительно превосходящие августовские размеры. Всецело это объясняется тем, что это был авангард рассеивающихся в открытых водах более крупных особей (Шунтов, Темных, 2008).

Но в 1980–1990-е гг. в экспедициях КамчатНИРО только отрабатывались методики облова рассредоточивавшейся из прибрежья молоди лососей. По нерке в этот период вообще было собрано мало данных. В последние годы количество информации несколько увеличилось в связи с началом регулярных съемок в юго-западной части моря в сентябре-октябре. По данным В. Е. Ерохина и В. П. Смородина (2005 – цит. по: Шунтов, Темных, 2008), посткатадромная молодь нерки в юго-западной части Берингова моря в сентябре по материалам 1981–2005 гг. имела среднюю длину 20,6 см (в отдельные годы средние значения находились в пределах 18,0–24,0 см); по массе тела, соответственно, – 110,6 г (50,0–153,0 г).

В 1986 г. и в 2000–2004 гг. в западной части Берингова моря также выполнялись съемки эпипелагиали экспедициями ТИНРО-центра, при этом наблюдения пришлись также на сентябрь-октябрь. В отличие от съемок КамчатНИРО, они охватывали не только юго-западную часть моря, но и акваторию к северу от м. Олюторский. Поэтому размеры посткатадромной молоди были в среднем примерно на 1,5 см больше: средняя длина составила 22,0 см (пределы средних значений в отдельные годы 19,6–23,9 см) (Шунтов, Темных, 2008).

Более крупная молодь нерки из прибрежной зоны в открытые воды мигрирует первой, при осенней откочевке в океан она также первой покидает море. Несмотря на резкое замедление роста в конце осени, ноябрьская молодь в среднем была более чем на 3 см крупнее октябрьской. По данным четырех экспедиций ТИНРО-центра, размеры пойманных в ноябре в Беринговом море особей находились в пределах 15,0–35,0 см при средней 25,6 см. Почти аналогичные размеры (17–32 см) имела в это время молодь первого морского года жизни и южнее Командорских о-вов (Шунтов, Темных, 2008).

Вышедшая в океан нерка из Берингова моря проводит первый зимний сезон южнее Алеутских о-вов. Здесь области распространения азиатских и американских стад налегают. В конце марта – апреле 1988–1991 гг., по данным экспедиций ТИНРО, ее размеры здесь (район Б: 40–45 ° с. ш. 174 ° в. д. – 170 ° з. д.) составляли 19–34 см при средней 27–28 см, что лишь слегка крупнее, чем в западной части Субарктического фронта. Крайние размеры в приалеутских водах (19,0–34,0 см) мало отличались от ноябрьских в Беринговом море и южнее Командорских о-вов (15,0–35,0 и 17,0–32,0 см), а средние отличались на 1,6 см в пользу молоди из приалеутских стад. Эта разница всецело была связана с ростом, хотя и медленным, с декабря* по апрель (Шунтов, Темных, 2008).

Накопленные в последние годы данные по динамике размерных показателей нерки в первый летне-осенний морской сезон позволяют провести достоверное сравнение между Охотским и Беринговым морями (рис. 2). По данным как КамчатНИРО, так и ТИНРО-центра, охотоморская молодь немного крупнее. Однако в данном случае соотносить это с условиями нагула вряд ли оправданно. Скорее всего, это связано с тем, что в Охотском море выше доля особей с двумя пресноводными годами (результат абсолютного преобладания молоди популяции нерки оз. Курильское), а в Беринговом море – доля особей с одним пресноводным годом (*это спорный вопрос, т. к. в наиболее многочисленных стадах Восточной Камчатки преобладают смолты-двухгодовики (Бугаев и др., 2006, 2007b). – Курсив В. Ф. Бугаева*). При этом нельзя не заметить, что разница в целом небольшая. Как показывают расчеты В. Г. Ерохина (2002а), при нагуле в море различия в размерах, характерные для смолтов разного возраста (старшевозрастные в целом крупнее), заметно нивелируются в связи с компенсационным ростом более молодых особей. Существенно, что компенсационный рост, по данным цитируемого автора, вполне выражен и у одновозрастной молоди, начавшей нагул в море (Шунтов, Темных, 2008).

Многолетние данные свидетельствуют, что в период освоения молодью открытых вод Охотского и Берингова морей ее размерный состав и средние размеры по годам заметно различаются – на 3 см и более. Эти различия, на которые уже обращалось внимание, могут быть связаны с расхождениями до 2–3 недель в сроках стандартных съемок (это существенно для периода интенсивного роста), различным соотношением в разные годы сеголетков, годовиков и двухгодовиков, а также с условиями нагула. Для выяснения влияния последнего фактора необходим анализ особенностей роста от численности самой нерки и ее конкурентов, состояния кормовой базы и гидрологических условий, но не вообще, а по конкретным поколениям. Детально этот вопрос для представительного ряда лет наблюдений пока не разрабатывался (Шунтов, Темных, 2008).

Во время многочисленных учетных осенних съемок молоди лососей материалы по питанию посткатадромной молоди нерки в открытых водах регулярно собирались (Шунтов, Темных, 2008). В количественном отношении эти сборы многократно уступают информации по более крупной нерке. Поэтому в имеющихся публикациях (Волков, 1996а; Ефимкин, 2003; Ефимкин и др., 2004; Кузнецова, 2005; Шунтов, Свиридов, 2005; Чучукало, 2006) питание молоди длиной до 30 см рассматривается в самых общих чертах. В частности, выявлены основные кормовые объекты с учетом сезонной, региональной и межгодовой изменчивости для посткатадромной молоди

* По данным И. Б. Бирмана (1968, 1972), возобновление сезонного роста после первого года жизни в море у тихоокеанских лососей происходит в конце января – середине февраля, когда начинает увеличиваться продолжительность светового дня. У лососей старших возрастных групп возобновление сезонного роста происходит позже.

длиной до 20 см и более. Установлено, что у более крупных особей интенсивность питания заметно ниже. Показано также, что наиболее интенсивно молодь нерки, как и других лососей, питается во второй половине дня и вечером (Шунтов, Темных, 2008).

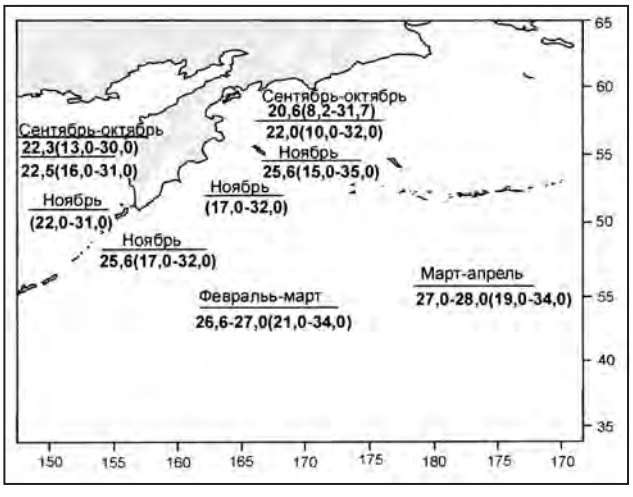


Рис. 2. *Длина тела (см) посткатадромной молоди нерки и ее сезонная динамика в Охотском и Беринговом морях и СЗТО: в скобках – крайние значения длины; в сентябре-октябре – данные КамчатНИРО (над чертой) и ТИНРО-центра (под чертой), в остальные месяцы – ТИНРО-центра (по: Шунтов, Темных, 2008)*

В настоящее время проанализирована информация по питанию посткатадромной нерки по биостатистическим районам, собранная в экспедициях ТИНРО-центра во время освоения ею открытых вод Охотского и Берингова морей и последующей откочевки в океан. В общей сложности за все годы исследований собрано и обработано значительное количество желудков мелкой нерки. Однако на конкретные биостатистические районы по годам нередко приходится ограниченное количество желудков, что неизбежно привносит в базу данных элемент случайности как по составу пищи, так и по интенсивности питания. Во многом именно поэтому состав рационов и наполнение желудков по отдельным биостатистическим районам значительно различаются. Хотя, конечно, нет оснований в этих различиях не видеть и отражение состава доступного корма в участках поимки молоди. Это замечание можно отнести и к цитируемым выше публикациям, в которых характеристика питания дается по данным отдельных экспедиций (Шунтов, Темных, 2008).

Более наглядно кормовые объекты, на которые замыкаются пищевые связи молоди, обозначаются при выделении первых 5 групп по вкладу в рацион за весь период наблюдений (рис. 3). В Охотском море (прикамчатские воды) в первую очередь это гипереиды (*T. japonica*, *T. pacifica*, *P. macropa*), на втором-третьем местах находятся эвфаузииды *(Th. raschii*, *Th. longipes*, *E. pacifica*) и рыбы (молодь минтая, мойвы), затем в порядке убывания значимости идут копеподы (*N. plumchurus*, *N. cristatus*), птероподы (*L. helicina*), мегалопы декапод и сагитты. Осредненные данные подтверждают более ранние выводы о более интенсивном питании молоди нерки длиной до 20 см (Шунтов, Темных, 2008).

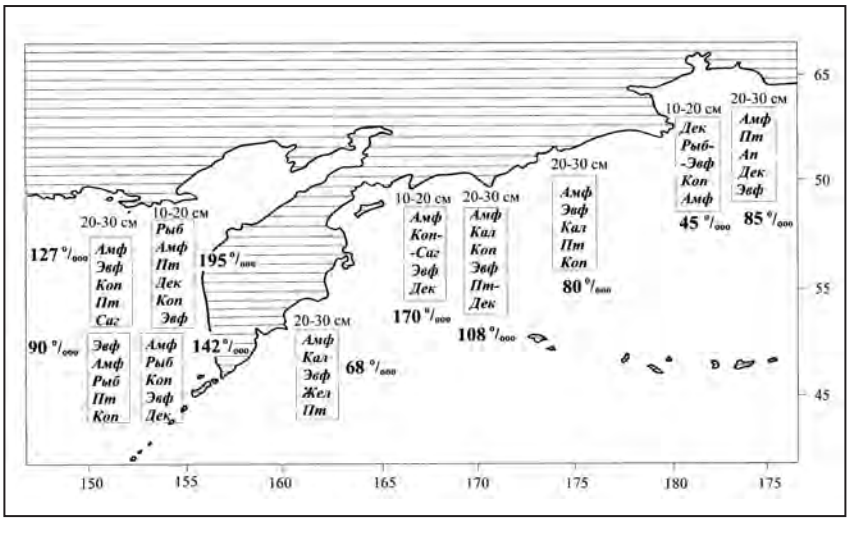


Рис. 3. *Первые пять компонентов питания мелкой (до 30 см) нерки и интенсивность ее питания в летне-осенний период в различных районах Охотского и Берингова морей, определяемых суммой мест по доле в рационе: Амф – амфиподы, Пт – птероподы, Эвф – эвфаузииды, Коп – копеподы, Саг – сагитты, Дек – декаподы, Ап – аппендикулярии, Жел – желетелые, Рыб – рыбы, Кал – кальмары (по: Шунтов, Темных, 2008)*

При откочевке в океан интенсивность питания нерки существенно снижается. В Охотском море в сентябре – начале октября в среднем она составила 158 о/ооо, в октябре – начале ноября – 94 $^{o}/_{ooo}$, а в прикурильских водах в ноябре – 60 $^{o}/_{ooo}$.

В Беринговом море основные материалы по питанию посткатадромной молоди нерки были собраны в водах глубоководных Командорской и Алеутской котловин. По Анадырско-Наваринскому району информация ограничена, и именно в связи с этим, судя по всему, интенсивность питания молоди длиной до 20 см в среднем оказалась ниже, чем у более крупных особей (рис. 3). И вообще, замечания, сделанные относительно имеющихся материалов по питанию молоди нерки в Охотском море, можно отнести и к Берингову морю (Шунтов, Темных, 2008).

Первой группой по доле в рационе нерки в Беринговом море также являются гипереиды (*T. pacifica*, *T. libellula*). Затем в порядке убывания значения идут эвфаузииды (*Th. longipes*), копеподы (*N. cristatus*, *N. plumchurus*, *E. bungii*), мегалопы декапод, кальмары, птероподы (*L. helicina*), рыбы, аппендикулярии (*Oicopleura* spp.) и сагитты. По сравнению с Охотским, в Беринговом море несколько большую долю в рационе имеют копеподы, декаподы и кальмары. В Охотском море большее значение имеют мелкая рыба и птероподы (Шунтов, Темных, 2008).

Как и в Охотском море, наибольшая интенсивность питания молоди в Беринговом море бывает при заселении открытых вод. По осредненным данным, в это время (сентябрь – первая половина октября) индекс наполнения составляет 155 $^{o}/_{ooo}$ (в Охотском море 158 $^{o}/_{ooo}$), а во время откочевки в океан – в Беринговом море 115 $^{o}/_{ooo}$ (в Охотском море – 94 $^{o}/_{ooo}$), а южнее Командорских островов – 68 $^{o}/_{ooo}$, (в прикурильских водах – 60 $^{o}/_{ooo}$), т. е. по этому показателю, а он может рассматриваться как один из индикаторов условий нагула, две совокупности стад нерки по существу не различаются. Правда, пока трудно сказать, насколько однозначным этот вывод окажется в конкретные годы (Шунтов, Темных, 2008).

Несмотря на значительную межгодовую изменчивость в численности нерки, а также в составе и биомассе планктона, очень значительных различий в величине осенних суточных рационов пока не отмечено. Для нерки Берингова моря длиной 20–30 см указывались средние величины: 1992 г. – 4,1, 2002 г. – 4,7, 2003 г. – 6,0, 2004 г. – 6,0 % (Ефимкин и др., 2004; Шунтов, Темных, 2008).

Относительная стабильность показателей, характеризующих меняющиеся условия нагула, свидетельствует о значительной пластичности молоди нерки при сохранении определенной избирательности к кормовым объектам. Весьма интересные данные такого плана получены по восточной части Берингова моря в экспедициях по программе «BASIS».

На обширном восточном мелководье моря при этом отмечались пониженные биомассы макропланктона. Однако многочисленная здесь посткатадромная нерка осенью имела наполнение желудков, сопоставимое с неркой из западной части моря (рис. 3). Рацион ее в основном состоял из молоди рыб – минтая, мойвы, песчанки (Ефимкин и др., 2004; Farley et al., 2004, 2005; Волков и др., 2005; Шунтов, Свиридов, 2005; Шунтов, Темных, 2008).

Для сравнения приводятся данные о питании нерки длиной до 30 см (главным образом 25–30 см) в Беринговом море, которая прожила год в море, т. е. до выхода в открытые воды основной массы посткатадромной молоди текущего года. В основном в ее рационе фигурируют те же группы и даже виды кормовых объектов. Это гипереиды, эвфаузииды, мегалопы декапод, копеподы, кальмары, птероподы и рыбы. Соотношение этих групп, помимо пищевых предпочтений нерки, зависит от состава кормовой базы в конкретных биостатистических районах. Например, кальмары многочисленны только в водах глубоководных котловин, а декаподы – на шельфе и окраинах котловин.

В целом, как видно из изложенного по питанию молоди нерки (Шунтов, Темных, 2008), начинающей жить в открытых морских и океанических водах, ее пищевые связи во многом замыкаются на те же группы кормовых организмов, что и у других видов лососей, а также планктоноядных рыб из других таксономических групп. Поэтому, как ранее, так и в последующие годы, тема пищевых отношений нерки в пелагических сообществах обязательно присутствует при изучении ее морской экологии и особенно динамики численности (Шунтов, Темных, 2008).

Попытки идентификации стад нерки р. Озерная (оз. Курильское) и р. Камчатка (оз. Азабачье) в морских уловах по структуре чешуи предпринимались уже давно (Крогиус, 1958; Коновалов, 1971; Селифонов, 1975a-b,). Продолжить эти исследования предполагал и автор настоящей книги – В. Ф. Бугаев (Bugaev, 1989), но выбор администрации КамчатНИРО остановился на другом претенденте – А. Б. Декштейне. Но только с приходом в институт А. В. Бугаева с 1995 г. это направление исследований получило свое практическое стабильное развитие (Бугаев А., 2003a-e, 2005, 2007, 2011; и др.).

Анализ структуры чешуи нерки локальных стад Азии и Северной Америки показал (Бугаев А., 2003a-e, 2005, 2007; и др.), что невозможно достоверное разделение стад Восточной Камчатки и Бристольского залива. Поэтому реперные базы данных были ориентированы на идентификацию нерки Западной и Восточной Камчатки. Их разрешающая способность позволяет с точностью 92–98 % выделить эти группировки стад.

В комплексе стад нерки Восточной Камчатки нерка р. Камчатка составляет до 70–90 % (Бугаев А., 2003a-e, 2005, 2007; и др.).

В юго-западной части Берингова моря в мае–июле доминируют стада Восточной Камчатки, составляя около 86 %. Южнее, в тихоокеанских водах Камчатки, доли восточнокамчатских и западнокамчатских стад в среднем достаточно близки к соотношению 1 : 1. Здесь происходит наиболее активное смешивание данных стад. В мае–июне доминируют первые, а в июле–августе – вторые. В водах юго-восточной Камчатки и Северных Курил в июне–июле доля стад Западной Камчатки по среднемноголетним данным достигает приблизительно 83 % (Бугаев А., 2003, 2005, 2007; и др.).

В табл. 1 представлены результаты идентификации локальных стад нерки рр. Озерная и Камчатка по данным исследований А. В. Бугаева (2003а-е, 2005, 2007, 2011). В дрифтерных уловах заметно доминирует половозрелая нерка – 82–97 % (по численности) и 90–98 % (по биомассе). В основном это связано с размерами ячеи сетей, которые не позволяют облавливать малоразмерных незрелых особей.

Таблица 1. *Численность зрелой части стад (ЗЧС) нерки рек Камчатка и Озерная в море и вылов их особей дрифтерным промыслом в 1995–2010 гг. (по: Бугаев А., 2003а-е, 2005, 2007, 2011)*

Год	Река Озерная			Река Камчатка		
	ЗЧС, тыс. шт.	Вылов дрифтерами, тыс. шт.	Вылов дрифтерами, %	ЗЧС, тыс. шт.	Вылов дрифтерами, тыс. шт.	Вылов дрифтерами, %
1995	5286	1638	31,0	4634	1329	28,7
1996	6413	1655	25,8	3802	917	24,1
1997**	4937	3067	62,1	3674	1170	31,8
1998	3547	705	19,9	2738	507	18,5
1999	4068	932	22,9	3970	888	22,4
2000	5180	730	14,1	2995	708	23,6
2001	7644	1223	16,0	2641	760	28,8
2002	10598	948	8,9	2015	652	32,4
2003	7542	782	10,4	2413	528	21,9
2004	6810	790	11,6	1486	472	31,8
2005	8726	1206	13,8	1485	449	30,2
2006	10111	1023	10,1	2948	757	25,7
2007	14667	1594	10,9	3604	678	18,8
2008	9229	1596	17,3	4287	1025	23,9
2009	7862	165*	2,1	4395	510*	11,6
2010	9418	1519	16,1	5392	1063	19,7
1995–2010	7627	1223	18,3	3280	776	24,6
1995–2010***	7807	988	15,4	3254	645	24,1

Примечание. * – Экспертные данные А. В. Бугаева (в 2009 г. не было российского дрифтерного промысла); ** – В 1997 г. резко нарушили стандартную схему дислокации дрифтерного промысла, когда значительную часть квоты японские дрифтера добыли в районе № 2 (рис. 194b), что привело к перелову стада нерки р. Озерная (Бугаев А., 2003с); *** – среднее значение без уловов 1997 г.

Однако далеко не всегда биологические маркеры, к которым относится и структура чешуи, позволяют установить принадлежность нерки к той или иной популяции (Бугаев А., 2003а-е, 2005, 2007, 2011). В ряде случаев малоэффективными оказываются и методы биохимической генетики, имеющие ряд ограничений, связанных с низкой аллозимной изменчивостью, свойственной данному виду, вследствие стабилизирующего отбора по ряду ферментативных генов (Varnavskaya, 1994; Шпигальская и др., 2005; Варнавская, 2006). Кроме того, последовательности ДНК, кодирующие белки, составляют лишь небольшую часть генома, а методом электрофореза выявляется не более 30 % аминокислотных замещений в составе белковых молекул (Hallerman, Beckman, 1988). Поэтому в последние годы в России, США и Канаде наряду с изучением белкового полиморфизма в популяциях нерки активно проводятся молекулярно-генетические исследования (Bickham et al., 1995; Taylor et al., 1996; Nelson et al., 1998; Брыков, 2003, 2005; Beacham et al., 1995, 2006; Хрусталева, 2007; Хрусталева и др., 2006, 2009; и др.).

В последнее время уже разработан комплексный подход к дифференциации стад азиатской нерки с использованием биологических и молекулярно-генетических маркеров (Хрусталева, 2007; Хрусталева и др., 2006, 2009). Использование микросателлитных маркеров ДНК позволяет с высокой точностью определять принадлежность нерки, облавливаемой в период преднерестовых миграций у Тихоокеанского побережья Камчатки, к популяциям различных районов воспроизводства.

Исследования А. М. Хрусталевой (2007) показали, что межпопуляционные различия нерки рр. Большая и Озерная, определяемые по частотам аллелей микросателлитных локусов, соответственно в 7 и 15 раз превышают межгодовые различия между поколениями нерки р. Большая. Строгой изоляции между сезонными расами нерки р. Камчатка не выявлено, что предполагали и ранее (Бугаев, 1986а, 1995а). Уровень попарной межвыборочной дифференциации для сезонных рас нерки бассейна р. Камчатка оказался в 4 раза ниже наименьшего межпопуляционного значения. Различий по частотам генотипов между выборками смежных лет, поколениями и сезонными расами азиатской нерки также не выявлено (Хрусталева, 2007).

Тем не менее, несмотря на достоверные и точные результаты работ А. М. Хрусталевой (2007), с учетом высокой стоимости микросателлитных исследований ДНК ежегодные расчеты изъятия стад азиатской нерки дрифтерным промыслом, вероятно, еще много лет будут проводиться по чешуйным критериям, которые используют сотрудники КамчатНИРО.

ГЛАВА 2
Материалы и методы исследований

Основным материалом для настоящего исследования послужили сборы чешуи и данные биологических анализов половозрелой нерки, выполненных сотрудниками КамчатНИРО и Севвострыбвода в 1990–2010 гг., а также опубликованные в 2000-х гг. данные сотрудников других научно-исследовательских институтов (Макоедов и др., 2000; Черешнев и др., 2002; Голубь, 2003a-b; Волобуев, Марченко, 2004; Голубь, Голубь, 2005, 2010a; и др.). Помимо этого, в работе применили биостатистические данные по нерке, приведенные в монографии В. Ф. Бугаева «Азиатская нерка» (1995a).

Местоположения устьев рек основных водоемов воспроизводства азиатской нерки, рассмотренных в данной работе, демонстрирует рис. 4. Сведения о широте расположения устьев нерестовых рек, использованные при оценке географической изменчивости стад азиатской нерки, для этой работы взяты из публикации Р. Бергнера (Burgner, 1991) и морских географических карт.

До подхода к рекам воспроизводства лососи в море в местах нагула и миграций подвергаются морскому дрифтерному промыслу (Селифонов, 1975a-b; Бугаев А., 2003a-e, 2005, 2007; и др.). В настоящей работе вылов дрифтерными судами нерки р. Камчатка и р. Озерная за 1957–1976 гг. был оценен по данным М. М. Селифонова (Селифонов, 1975a-b; Бугаев, 1995a); 1977–1994 гг. – стандартным экспертным методом (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, 2004a); 1995–2010 гг. – непосредственно идентификацией стад по чешуйным критериям (Бугаев А., 2003a-b, 2005, 2007; и др.). Учет добытых рыб в море ведется в весовом и штучном эквивалентах.

Во время прибрежного и речного промысла лососей ведется строгая статистика вылова, что по средней навеске рыб (самцов + самок) также позволяет оценивать вылов особей в штуках.

Оценка численности нерки (в штуках) на нерестилищах Камчатского края с 1957 г. и по настоящее время производится аэровизуальным методом (Остроумов, 1964, 1975a-b; Бугаев и др., 2000; Маслов, Бугаев, 2009; Шевляков, Маслов, 2011; и др.).

При анализе динамики численности камчатских стад азиатской нерки в настоящей работе использованы многолетние авиаучетные материалы за 1957–2010 гг. по численности отнерестившихся производителей нерки и горбуши на Камчатке, полученные сотрудниками КамчатНИРО – А. Г. Остроумовым, К. Ю. Непомнящим и А. В. Масловым. В бассейне оз. Курильское производителей нерки учитывают с помощью рыбоучетного заграждения (Егорова, 1968; Остроумов, 1970c; Селифонов, 1975a; Бугаев, 1995a; Бугаев и др., 2009; и др.).

Суммирование вылова (дрифтерного, речного, прибрежного) и пропуска на нерестилища позволяет рассчитать численность зрелой части стад (ЗЧС) нерки в море до начала дрифтерного промысла и использовать этот показатель для расчета численности поколений анализируемых лет воспроизводства.

Многие годы (до 1985 г. включительно) в научно-исследовательских институтах системы ВНИРО и ТИНРО чешую у тихоокеанских лососей брали несколько выше боковой линии, под спинным плавником (Правдин, 1966). Начиная с 1986 г. и по настоящее время, у тихоокеанских лососей чешую в названных институтах (и КамчатНИРО) стали брать несколько выше боковой линии, между спинным и жировым плавником (Clutter, Whuitesel, 1956; Бугаев, 1995a).

При определении возраста лососей для просмотра выбирают чешую правильной формы с наиболее четко выраженными зонами сближенных склеритов (ЗСС) и максимальным числом склеритов в первой зоне роста или в целом на чешуе (у сеголетков). Подсчет склеритов и измерение различных зон чешуи проводят по переднезадней оси в зоне, ограниченной линиями, отходящими не более чем на 20 ° от оси (Clutter, Whitesel, 1956).

Как показал тест по определению возраста нерки (Myers, 1998), проведенный в 9 лабораториях Канады, России, США и Японии, только в 4 из них были получены сходные результаты – на Тихоокеанской биологической станции (г. Нанаймо, Канада), в КамчатНИРО (Петропавловск-Камчатский, Россия), в Вашингтонском университете (г. Сиэттл, США), в Национальном исследовательском институте рыб дальневосточных морей (г. Шимидзу, Япония); в остальных случаях результаты имели очень сильные отклонения.

На рис. 5 представлена схема структуры центральной части чешуи тихоокеанского лосося (нерки), что облегчит читателям восприятие материалов и применяемой терминологии, когда речь будет идти о структуре чешуи тихоокеанских лососей.

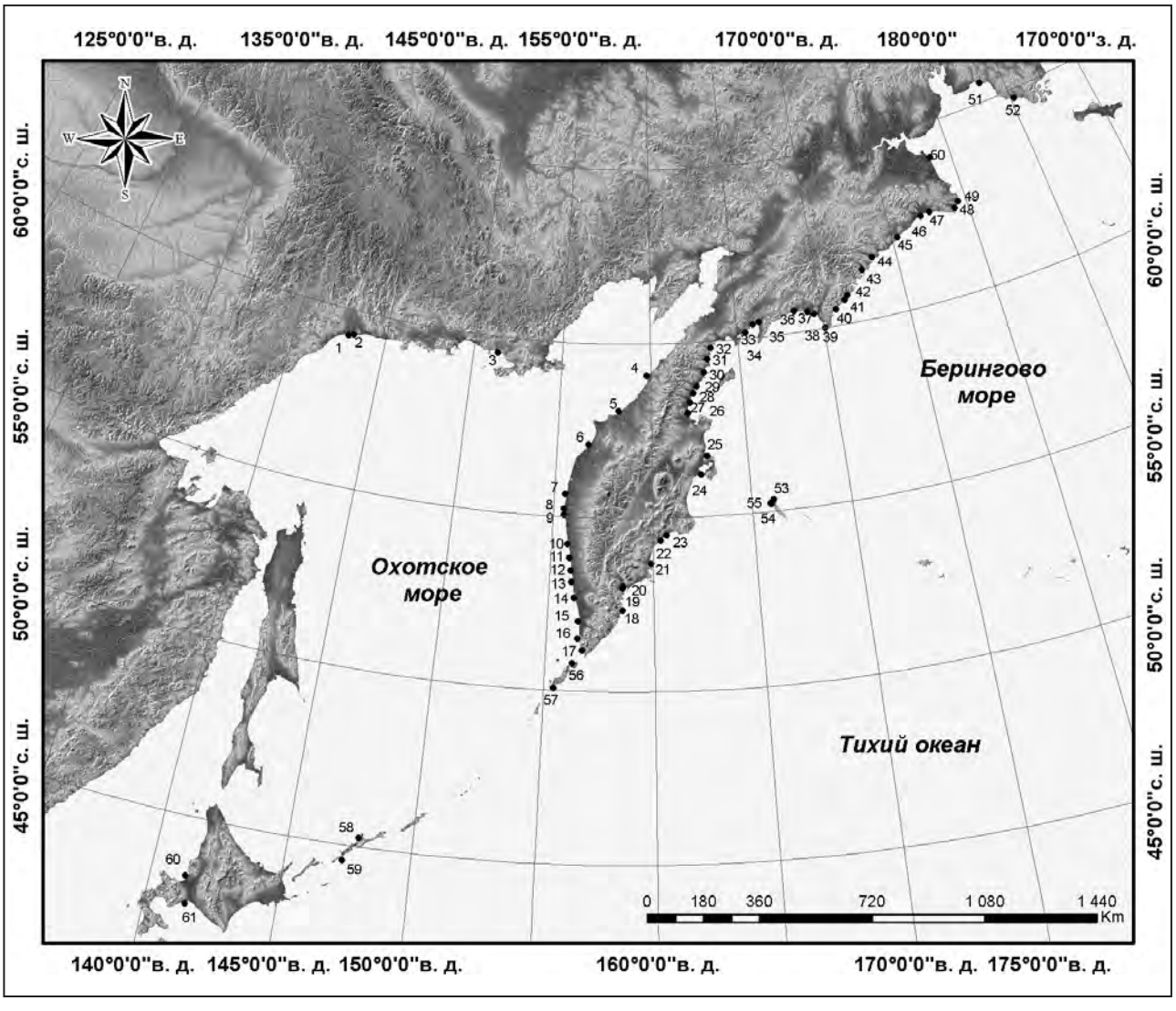


Рис. 4. *Карта-схема местоположения устьев рек основных водоемов воспроизводства азиатской нерки (Бугаев, Кириченко, 2008): 1– р. Охота (Уегинские озера), 2 – р. Кухтуй, 3 – р. Ола, 4 – р. Палана (оз. Паланское), 5 – р. Тигиль, 6 – р. Хайрюзова, 7 – р. Ича, 8 – р. Облуковина, 9 – р. Крутогорова, 10 – р. Воровская, 11 – р. Коль, 12 – р. Кихчик, 13 – р. Утка, 14 – р. Большая (оз. Начикинское), 15 – р. Опала, 16 – р. Озерная (оз. Курильское), 17 – р. Камбальная (оз. Камбальное), 18 – р. Лиственничная (оз. Лиственничное), 19 – р. Паратунка (оз. Дальнее, оз. Ближнее), 20 – р. Авача (оз. Верхне-Авачинское, Медвежье), 21 – р. Жупанова, 22 – р. Тихая, 23 – р. Кроноцкая (оз. Кроноцкое), 24 – р. Камчатка (оз. Азабачье, Двухюрточное, Нерпичье и др.), 25 – р. Столбовая (оз. Столбовое), 26 – р. Хайлюля (оз. Крюминское), 27 – р. Русакова, 28 – р. Ивашка, 29 – р. Дранка, 30 – р. Карага, 31 – р. Тымлат, 32 – р. Кичига, 33 – р. Вывенка, 34 – р. Авьяваям, 35 – р. Култушная (оз. Илир-Гытхын), 36 – р. Пахача (оз. Потат-Гытхын, Хай-Гытхын), 37 – р. Импука, 38 – р. Апука (оз. Ватыт-Гытхын), 39 – р. Ананапыльген (оз. Лагуна Анана), 40 – р. Северная (лим. Северный), 41– р. Таманваям (оз. Анана, бух. Шлюпочная), 42 – р. Мачевна (лаг. Мачевна), 43 – р. Ильпивеем (бух. Анастасия), 44 – р. Укэлаят (бух. Дежнева), 45 – р. Хатырка, 46 – оз.-реч. система Мейныпильгын (оз. Ваамочка, Пекульнейское), 47 – р. Велькильвеем (оз. Кайпыльгин), 48 – лаг. Орианда, 49 – лаг. Амаам, 50 – р. Туманская (оз. Майниц), 51 – р. Сеутакан (оз. Сеутакан), 52 – р. Аччен (оз. Аччен), 53 – р. Саранная (оз. Саранное), 54 – р. Гаванка (оз. Гаванское), 55 – р. Ладыгинка (оз. Ладыгинское), 56 – оз.-реч. система р. Беттобу (о. Шумшу), 57 – оз.-реч. система Зеркальное (о. Парамушир), 58 – р. Сопочная (оз. Сопочное), 59 – р. Урумпет (оз. Красивое), 60 – оз. Шикотсу (о. Хоккайдо), 61– р. Абира (о. Хоккайдо)*

Сотрудники КамчатНИРО (и других научных учреждений нашей страны) определение возраста нерки (лососевых рыб) обычно проводят по чешуе под микроскопом МБС-1 или МБС-2.

Запись возраста тихоокеанских лососей в настоящей работе приведена по европейской системе: первая цифра указывает продолжительность пресноводного периода жизни, вторая – морского. Например, 1.2 (продолжительность пресноводного периода 1 год, морского – 2 года), 2.3 (продолжительность пресноводного периода 2 года, морского – 3 года) и т. д.

Биологические материалы по нерке рр. Озерная и Камчатка (в современном промысле они составляют до 90 % от всего вылова азиатской нерки) собираются ежегодно, т. к. сотрудники КамчатНИРО (ранее – КоТИРХ, КоТИНРО) уже многие годы проводят научный мониторинг этих стад нерки (Крогиус, Крохин, 1956; Егорова и др., 1961, 1968; Селифонов, 1975а; Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев А., Бугаев, 2003; Антонов и др., 2007а; Бугаев и др. 2009; Бугаев, 2010а; и др.).

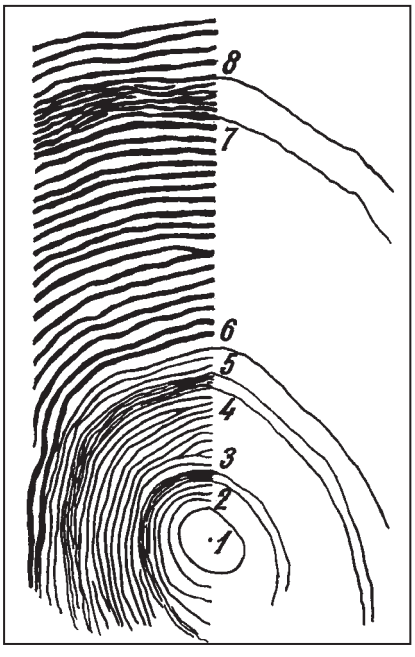


Рис. 5. *Схема чешуи нерки с двумя зонами сближенных склеритов (ЗСС) в пресноводной части чешуи (рисунок с фотографии) (по: Бугаев, 1995а): 1–3 – первая зона роста; 3–5 – вторая зона роста; 5–6 – краевая зона пресноводной части чешуи; 6–8 – зона первого морского года; 2–3 – первая и 4–5 – вторая зоны сближенных склеритов; 7–8 – первая морская зона сближенных склеритов; 1–3 – радиус первой и 1–5 – радиус второй зоны сближенных склеритов; 1–7 – радиус широких склеритов первого морского года*

Материалы по нерке р. Озерная. Сборы материалов по половозрелой нерке р. Озерная осуществляются с середины июля по начало сентября на Озерновском наблюдательном пункте КамчатНИРО, расположенном в 40 км от Западного побережья Камчатки (ежегодно в течение нерестового хода здесь проводится биологический анализ 500–600 шт.). Рыб собирают закидным неводом. Имеющийся ряд наблюдений начат в 1940 г. Традиционно данные из промысловых уловов здесь не используют. Озерновскую нерку промысел добывает неселективными орудиями лова: ставными неводами в Охотском море, выставленными вдоль Западной Камчатки, и закидными неводами в самой р. Озерная. Поэтому промысел, несмотря на его высокую интенсивность, достоверно не влияет на биологические показатели рыб этого стада нерки, воспроизводящегося практически полностью в бассейне оз. Курильское (Бугаев, 1995а; Бугаев и др., 2009).

Динамику ската смолтов нерки из оз. Курильское изучают с помощью ловушки (вентеря) с входным отверстием 1,7 * 1,5 м, устанавливаемой на время миграции в истоке р. Озерная на рыбоучетном заграждении. С уловов смолтов берутся выборки для изучения их качественных характеристик (ежегодно около 500 шт.).

Материалы по нерке р. Камчатка. Нерку р. Камчатка усть-камчатские рыбаки добывает как ставными неводами в Камчатском заливе, так и плавными сетями (чавычными, нерковыми, кетовыми) в основном русле р. Камчатка. Рыбы раннего хода (конец мая – июнь) по биологическим показателям значительно отличаются от таковых позднего хода (июль – начало августа) (Бугаев, 1995а).

Первые биологические анализы нерки р. Камчатка были начаты сотрудниками КоТИРХ (КоТИНРО) в 1927–1928 гг., но в архивах КамчатНИРО сохранились сборы только, в основном, после 1956 г.

Как показал ретроспективный анализ сохранившихся архивных материалов (Бугаев, 1995а), сборы по нерке этой реки за 1957–1977 гг. оказались некачественными: сборщики очень редко указывали орудия лова, а биологические анализы начинали делать, как правило, уже только после окончания рунного хода этого вида. В результате, отвечающий всем требованиям ряд наблюдений по нерке этой реки существует, только начиная с 1978 г. (Бугаев, 1995а).

Исследования 1975–1978 гг. показали, что нерка р. Камчатка имеет сложную популяционную структуру, включая темпоральные (сезонные) расы: раннюю (весеннюю) и позднюю (летнюю) (Бугаев, 1978, 1983, 1986а, 1995а; и др.).

Данные о размерах тела производителей нерки р. Камчатка очень сильно зависят от орудий лова (Бугаев, 1995а). Характеристики длины тела, получаемые из проб, взятых из плавных сетей, почти всегда выше, чем из морских ставных неводов. Это объясняется тем, что на обрабатывающие предприятия Усть-Камчатска многие годы (ранее и в настоящее время) в ряде случаев поступает рыба из прилова чавычных сетей с более крупной ячеей, чем при вылове нерки сетями, предназначенными только для лова нерки. Систематическое разделение рыб на обрабатывающих предприятиях, взятых из чавычных и нерковых сетей, невозможно. Если бы нерку вылавливали только нерковыми сетями, то совместное использование данных из сетей и уловов морских ставных неводов было бы, вероятно, приемлемым. Об этом свидетельствуют материалы о сходных размерах кеты р. Камчатка из плавных сетей и морских ставных неводов (пойманной в августе), когда лов чавычными сетями уже прекращают (Николаева, Заварина,1991).

Начиная с 1978 г., в качестве стандартных для изучения межгодовой изменчивости роста нерки р. Камчатка приняты биостатистические материалы, взятые из морских неводов. Ежегодно собирают порядка 900–1000 шт. половозрелой нерки. Данные за 1990–1991 гг. в связи с невыставлением в эти годы ставных неводов из-за низкой численности нерки р. Камчатка отсутствуют (Бугаев, 1995а).

Все материалы о средних размерах тела нерки р. Камчатка до 1978 г. (Симонова, 1978) несопоставимы с данными В. Ф. Бугаева (1995а) из-за того, что предыдущими исследователями они приведены без учета орудий лова и сроков вылова.

Стадо нерки р. Камчатка (в отличие от нерки р. Озерная, все воспроизводство которой сосредоточено практически в бассейне оз. Курильское) имеет более сложную популяционную структуру. В свое время Ф. В. Крогиус (1970) сделала предположение о сложной популяционной подразделенности нерки этой реки. Позднее на основании анализа структуры чешуи молоди и производителей нерки, зараженности особей плероцеркоидами паразита-индикатора *Diphyllobothrium* sp., изучения роста и миграций молоди в бассейне р. Камчатка были выделены локальные стада и группировки локальных стад 2-го порядка и разработана методика их идентификации в промысловых уловах (Бугаев, 1978, 1983; 1986а, Bugaev, 1987a-b; Бугаев, 1995а; и др.) (более подробно см. раздел 6.1.1).

Для характеристики темпа роста нерки р. Камчатка (возвратов 1978–2010 гг.) за каждый год анализировали 25 самцов и 25 самок стада «А» (возраста 2.3) и такое же количество группировки «Е» (возраста 1.3). Рыб для анализа отбирали из промысловых уловов в течение массового хода – с 10-11 по 30 июня и потом по структуре чешуи и зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. с помощью разработанной методики (Бугаев, 1986а) идентифицировали по стадам и группировкам нерки 2-го порядка.

Темп роста нерки оценивали по методу обратных расчислений (Правдин, 1966). Расчеты проведены по формуле Ферстера (Крогиус, 1957); при этом исходили из того, что центральная площадка, оконтуренная одним склеритом, у сеголетков нерки р. Камчатка закладывается при длине тела, равной 40 мм (Бугаев, 1995а). Для расчетов использовали длину тела рыб по Смитту (Правдин, 1966). Просмотр и измерения чешуи вели под микроскопом МБС-1 (объектив – 4, окуляр – 8).

Исследования в бассейне оз. Азабачье. Озеро Азабачье – самый важный нагульно-нерестовый водоем бассейна р. Камчатка, где нагуливается до 70 % всей молоди нерки этой реки. Здесь воспроизводится аборигенное стадо нерки (стадо «А») и нагуливается молодь из притоков соредненго и нижнего течения р. Камчатка, мигрирующая в оз. Азабачье сеголетками на нагул и зимовку (группировка «Е») (Бугаев, 1983, 1994, 1995а).

В 1979–1982 гг. сотрудниками КамчатНИРО были начаты стандартные комплексные исследования смолтов (покатников), мигрирующих из озера, и половозрелой нерки оз. Азабачье. Регулярно смолтов нерки, мигрирующих из оз. Азабачье, начали собирать только в 1979 г., и эти работы (с перерывами в отдельные годы) продолжаются по настоящее время. Смолтов нерки отлавливают в конце июня – июле в истоке протоки Азабачья мальковым тралом.

Молодь нерки стада «А» скатывается в море преимущественно в возрасте 2+, группировки «Е» – 1+ (Бугаев, 1995а). Смолтов нерки стада «А» и группировки «Е», скатывающихся из оз. Азабачье совместно, по специальной методике идентификации (Бугаев, Базаркин, 1987; Бугаев, 1995а) подразделяют и в дальнейшем при статистической обработке рассматривают отдельно.

В наших материалах половозрелая нерка стада «А» представлена только особями ранней сезонной расы (у нее краевая часть чешуи почти не повреждена), что позволяет по ней определять возраст рыб.

К сожалению, края чешуи поздней нерки, собранной в бассейне озера, сильно повреждены, что не позволяет по ней определять продолжительность морского периода жизни. Поэтому сборы поздней нерки в оз. Азабачье проводятся только эпизодически. Заход поздней нерки в оз. Азабачье очень растянут, и собирать рыб-серебрянок в количестве, достаточном для биологического анализа, ежегодно довольно сложно (большие ресурсные затраты) из-за удаленности протоки Азабачья от Азабачинского наблюдательного пункта КамчатНИРО.

В дальнейшем размерно-массовые характеристики смолтов стада «А» и структура их чешуи сопоставляется со структурой пресноводной зоны чешуи производителей ранней нерки стада «А» (соответствующих поколений). Производителей нерки отлавливают в стандартные сроки (в конце июня – начале июля) ставной полимерной лососевой сетью у р. Бушуева (70 %) и рр. Пономарка, Лотная, Култушная (30 %) (Бугаев, 1995а).

При биологическом анализе, помимо определения длины, массы тела, взятия чешуи и др. стандартных характеристик, молодь стада «А» и группировки «Е» и производителей стада «А» просматривают на зараженность плероцеркоидами паразита-индикатора *Diphyllobothriun* sp. Существующие сезонные расы стада «А» и группировки «Е» по структуре чешуи и зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothriun* sp. не идентифицируются (Бугаев, 1995а, 2009с, 2010b). В работе исследованы характеристики зараженности половозрелых рыб стада «А» возраста 2.3 (самой массовой возрастной группы, ежегодно составляющей в среднем около 70 % всех особей данной популяции) (Бугаев, 1995b; Bugayev, 2000).

Оценку численности зрелой части стада нерки р. Камчатка, по которой уже потом стандартным методом (Бугаев, 1986а, 2005b; и др.) рассчитывают численности субпопуляций 2-го порядка (стада «А» и группировки «Е») получают путем суммирования количества рыб на нерестилищах + выловленных береговым и речным промыслом + выловленных дрифтерным промыслом в море.

Другие водоемы. С 1933 г. и по настоящее время биостатические материалы по половозрелой нерке оз. Дальнее (бассейн р. Паратунка) собираются на наблюдательном пункте КамчатНИРО, расположенном на оз. Дальнее (Крогиус и др., 1969, 1987; Погодаев, 2002; и др.). Но (из-за крайне низкой численности нерки этого стада) собираемые здесь материалы используются только для моделирования процессов, происходящих в названном озерном водоеме. Последнее когда-то имело значение для последующего планирования исследований по круп-

ным стадам нерки, но в настоящее время (и это стало сейчас окончательно ясно) с практической точки зрения не рационально, т. к. выводы, сделанные на каком-то конкретном стаде нерки, фактически можно применить только для этого стада (Бугаев, 1995а, 2010а; Бугаев и др., 2009). К сожалению, многолетнее изучение нерки оз. Дальнее не привело к восстановлению численности данного стада (Погодаев, 2002), что связано с сильным браконьерским прессом в бассейне р. Паратунка и чрезмерным выловом тихоокеанских лососей в Авачинской бухте.

Приведенный пример очень показателен, т. к. он демонстрирует ситуацию, когда Человек не может восстановить численность стада нерки, подвергшегося депрессии. Поэтому сохранение стад нерки (даже небольших), не подвергшихся депрессии, очень важно для повышения биоразнообразия данного вида в пределах ареала. Гарантий, что потерянное биоразнообразие может быть легко восстановлено, нет никаких.

Систематические наблюдения за ростом азиатской нерки и размерно-массовыми показателями смолтов проводятся многие годы только в оз. Курильское (р. Озерная), Азабачье (р. Камчатка) и Дальнее (р. Паратунка). По остальным районам воспроизводства данных практически нет, что связано с рядом объективных и субъективных причин (Бугаев, 1995а). С 1995 г. начаты достаточно регулярные сборы смолтов нерки в оз. Паланское (Антонов и др., 2007а), но каких-то значительных выводов пока еще не сделано: идет накопление материалов.

Анализ влияния факторов среды и численности молоди нерки на ее рост в пресноводный период жизни. Этот вопрос исследуется непосредственно на размерно-массовых характеристиках смолтов, их чешуе и чешуе половозрелых особей нерки.

В качестве показателя межгодовых колебаний численности молоди нерки в оз. Курильское (р. Озерная) и оз. Азабачье (р. Камчатка) использовали численность отнерестившихся производителей. Такой подход широко применяется исследователями при анализе межгодовой изменчивости роста нерки (Burgner, 1964, 1991; Burgner et. al., 1969; Goodlad et. al., 1974; Rogers, 1980; Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; Бугаев, 1995а; и др.).

Для нерки оз. Азабачье оценку численности особей (фактор – **N**), от которых происходит одновременно нагуливающаяся в озере молодь нерки, получали по предложенной ранее формуле (Бугаев и др., 1993; Бугаев, 1995а): **N = Na + Ne + Na1**; для нерки оз. Курильское аналогично: **N = Nk + Nk1**, где:

N – общая суммарная численность производителей, потомство которых в исследуемый год одновременно нагуливается в озере, тыс. шт.;

Na(Nk) – численность производителей, отнерестившихся в бассейне оз. Азабачье (оз. Курильское) в год, предшествующий исследуемому году нагула (от которых сеголетки нерки стад «А» и «К» нагуливаются в озере), тыс. шт.;

Ne – численность производителей, отнерестившихся в районе воспроизводства группировки «Е» в год, предшествующий исследуемому году нагула, потомки которых (сеголетки группировки «Е») нагуливаются в оз. Азабачье, тыс. шт.;

Na1(Nk1) – численность производителей нерки, отнерестившихся в бассейне оз. Азабачье (оз. Курильское) за два года, предшествующих исследуемому году нагула (от которых годовики нерки стада «А» и «К» нагуливаются в озере), тыс. шт.

Гидробиологические материалы в оз. Курильское собирали на центральной станции, оз. Азабачье – станции № 5; одновременно на этих же станциях проводили и измерения температуры воды. Имеющиеся материалы в разные годы обрабатывали сотрудники Озерновского и Азабачинского наблюдательных пунктов КамчатНИРО и сотрудники КамчатНИРО – И. А. Носова, В. А. Дубынин, Л. В. Миловская, Е. В. Лепская, А. В. Маслов, Ю. И. Вторушин, Т. В. Бонк, Л. А. Базаркина, В. Н. Базаркин, Г. В. Базаркин, С. А. Петров и др. (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007а).

Как основной показатель состояния кормовой базы для нерки оз. Курильское использовали среднюю численность *Cyclops scutifer* I–VI стадий (экз./м³) в августе–сентябре – фактор **Cag-sp** (стадо «К»); оз. Азабачье: в сентябре – фактор **Csp**, октябре – фактор **Coc** (стадо «А», группировка «Е»). Эти периоды были выбраны ранее как стандартные для характеристики ежегодно изменяющихся условий нагула молоди нерки в названных озерах (Бугаев и др., 1989, 1993, 1995; Бугаев, 1995а).

В качестве дополняющего показателя состояния кормовой базы для нерки оз. Курильское использовали среднюю абсолютную численность *Daphnia longiremis* в октябре – фактор **Doc**; оз. Азабачье (стада «А» и группировки «Е»): *Daphnia galeata* в августе – фактор **Dag** и сентябре – фактор **Dsp**, экз./м³. Эти периоды в названных озерах для особей стад «К», «А» и группировки «Е» выбрали как стандартные при характеристике ежегодных условий нагула молоди нерки (Бугаев и др., 1993, 1995; Бугаев, 1995а).

Основываясь на результатах предыдущих исследований (Бугаев и др., 1989, 1993, 1995; Бугаев, 1995а), в качестве показателя, характеризующего температурный режим в оз. Курильское, выбрана средняя температура воды в сентябре на глубине 20 м – фактор **Tsp(20)**; для оз. Азабачье (стадо «А» и группировка «Е») – средняя температура в августе на глубине 10 м – фактор **Tag(10)**, для группировки «Е» – июне на глубине 30 м и в октябре на глубине 5 м, соответственно, факторы **Tjn(30)** и **Toc(5)**. Именно с температурами на данных глубинах в названные периоды были отмечены наиболее значимые или высокие связи между температурой воды и структурой чешуи молоди нерки стад «К», «А» и группировки «Е» (Бугаев, 1995а).

Как показали результаты предыдущих исследований (Бугаев и др., 1989; Бугаев, 1995а), на рост молоди нерки в оз. Курильское, помимо температуры воды, значительное влияние оказывают вертикальные градиенты температуры воды в озере. В настоящей работе для нерки стада «К» использовали сведения о градиентах температуры

воды в сентябре между глубинами 20 и 50 м – фактор **Gsp(20–50)**. Для нерки стада «А» и группировки «Е» на основании результатов предыдущих исследований (Бугаев и др., 1993; Бугаев, 1995) выбрали и использовали вертикальные градиенты температуры воды в оз. Азабачье в августе между глубинами 0–10 м – фактор **Gag(0–10)** и 10–30 м – фактор **Gag(10–30)**.

Кроме этого, в работе применили коэффициент **K = C/N**, характеризующий условную кормовую обеспеченность молоди нерки циклопами – основным ее кормом в оз. Курильское и Азабачье (фактор – **К**), где **C** – численность циклопов, экз./м^3; **N** – суммарная численность производителей, потомство которых в исследуемый год одновременно нагуливается в озере, тыс. шт. Для нерки стада «К» рассчитывали кормовую обеспеченность в августе–сентябре – **Kag-sp**, стада «А» и группировки «Е» – в сентябре (**Ksp**) и октябре (**Koc**).

Особенности анализа материала по нерке в зависимости от интенсивности и дислокации дрифтерного промысла и других факторов. Начиная с середины 1930-х гг. и по настоящее время, азиатская нерка (вместе с другими видами тихоокеанских лососей) подвергается японскому дрифтерному промыслу, к которому в 1993–1994 гг. подключились и российские рыбаки. Дрифтерный сетной промысел всегда был и остается селективным (Harris, 1987, Pacific salmon…, 1991; и др.). Его влияние отражается на биологических показателях всех видов лососей во всех регионах.

При анализе биологических характеристик стад нерки, по которым имеются достаточно длинные ряды наблюдений, предложено все накопленные материалы по половозрелым рыбам подразделять на известные периоды дислокации и объемов вылова дрифтерным промыслом (Бугаев и др., 2007а; Антонов и др., 2007а; Бугаев и др., 2009; Бугаев и др., 2010а).

Уже давно показано (Крогиус, 1960, 1965; Бирман, 1985; Бугаев, 1995а; и др.), что численность горбуши может оказывать влияние на биологические показатели нерки на Камчатке. Последнее, по предположению названных авторов, может оказывать влияние на динамику численности камчатских стад нерки. Действительно, такие сведения появились (Бугаев, 2000; Bugaev, 2002a; Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, 2006; Бугаев и др., 2007а, Антонов и др., 2007а; Бугаев, 2008а, 2010а). Почти одновременно опубликован вывод (Ruggerone et al., 2003), что численность камчатской горбуши может оказывать свое влияние даже на американские стада нерки.

Из-за сбоя в организации промысла в 1983 г. массовый подход горбуши к западному побережью Камчатки привел к сильнейшему переполнению нерестилищ ее производителями в этом районе. Почти все поколение горбуши Западной Камчатки 1983 г. погибло, что с 1985 г. привело к смене возврата доминантных (высокочисленных) поколений с нечетных на четные годы (рис. 6) (Бугаев, 1995а).

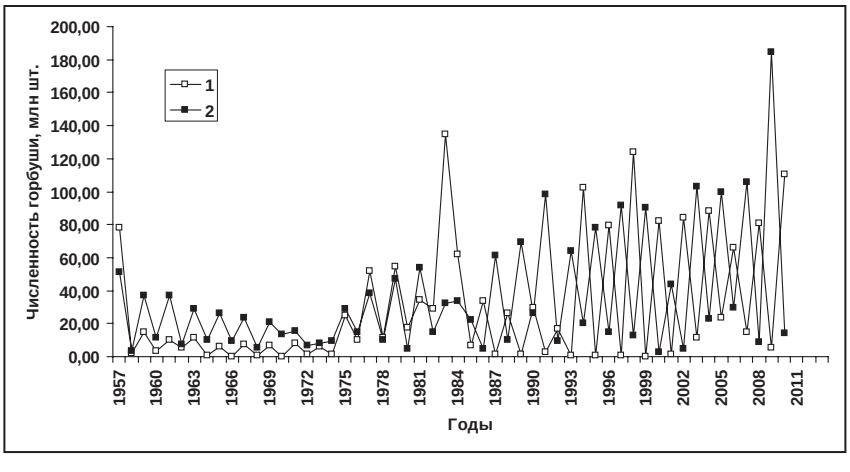


Рис. 6. *Подходы горбуши к рекам западного (1) и восточного (2) побережий Камчатки в 1957–2010 гг. после прохождения зоны дрифтерного промысла в море (по данным КамчатНИРО), млн шт.*

Как было показано ранее (Бугаев, 2000, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2002b-c, 2003b; Антонов и др., 2007a-b; и др.), изучение биологических характеристик нерки на Камчатке в настоящее время имеет резон вести по двум периодам: до 1984 г. включительно и с 1985 г. и по настоящее время, т. к. западнокамчатская горбуша, начиная с 1985 г., изменила год возврата многочисленных (доминантных) поколений с нечетных лет на четные.

По предположению (Бугаев, 2000; Bugaev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2007а; и др.), от поколений горбуши по 1982 г. включительно в результате одновременного ската в море с западного и восточного побережий Камчатки многочисленных сеголетков горбуши доминантных поколений (нечетных лет) и их дальнейшего нагула в море регулярно через год происходило сильное выедание кормовой базы. Последнее отрицательно сказывалось прежде всего на молоди горбуши, нерки и кеты. Начиная с поколения 1985 г. (возврат от поколения 1983 г.), из-за несовпадения по годам на обоих побережьях ската доминантных поколений горбуши могло происходить улучшение условий нагула у нерки камчатских стад и выживаемости горбуши, нерки и кеты в морской период жизни.

Последнее частично нашло свое подтверждение в работах японских ученых, которые продемонстрировали, что биомасса зоопланктона в центральной части Тихого океана уменьшается в июне и июле в нечетные годы (Sugimoto, Tadokoro, 1997; Shiomoto et al., 1997). Эти исследователи сделали заключение, что азиатская горбуша,

которая имеет высокую численность в нечетные годы, уменьшает численность зоопланктона в этом большом регионе. Таким образом, **есть основания считать, что многие годы (до 1984 г. включительно), т. е. до коллапса 1983 г., происшедшего с горбушей Западной Камчатки (ее доминантные поколения приходились на нечетные годы), азиатская горбуша еще сильнее уменьшала численность зоопланктона в центральной части Тихого океана, чем наблюдали это, уже после смены доминант у горбуши Западной Камчатки японские исследователи** (Sugimoto, Tadokoro, 1997; Shiomoto et al., 1997).

Давно показано (Крогиус, 1960, 1965; Бирман, 1985; Бугаев, 1995a; и др.), что численность горбуши может оказывать влияние на биологические показатели нерки на Камчатке. Последнее, по предположению названных авторов, может оказывать влияние на динамику численности камчатских стад нерки. Действительно, такие сведения появились (Бугаев, 2000; Bugaev, 2002a; Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, 2006; Бугаев и др., 2007a, Антонов и др., 2007a; Бугаев, 2008a, 2010a). Почти одновременно опубликован вывод (Ruggerone et al., 2003), что численность камчатской горбуши может оказывать свое влияние на американские стада нерки.

В результате, после смены доминант численности у западнокамчатской горбуши, в период 1985–2010 гг. и последующие годы значительно выросла численность нерки. Не исключено, что такое стало возможно за счет более равномерного (в межгодовом аспекте) поступления сеголетков горбуши в океан и снижения межгодовой пищевой конкуренции по сравнению с периодом до 1983 г. нереста. После чего с 1985 г. произошла смена лет возврата доминантных высокочисленных поколений у горбуши Западной Камчатки (Бугаев, 2000; Bugaev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2007a; и др.).

В конце минувшего столетия начались заблаговременно предсказанные глобальные изменения в экосистеме дальневосточных морей (Шунтов, 1986; Davydov, 1989; Шунтов, Темных, 2004b). На начало-середину 1990-х гг. приходится снижение численности минтая, а с 1994 г. и по настоящее время – значительное увеличение численности западнокамчатской горбуши четной линии воспроизводства. В 2000–2010 гг. наблюдается еще более масштабное, чем в предыдущие 1985–1999 гг. (Бугаев, Дубынин, 2002), достаточно стабильное увеличение численности западнокамчатской нерки (преимущественно – р. Озерная) (Бугаев и др., 2007a, 2009; Бугаев, 2010a).

В итоге вышеупомянутых перестроек (Шунтов, 1986; Davydov, 1989; Шунтов, Темных, 2004b) численность минтая в Охотском море сократилась приблизительно в 6–8 раз по сравнению с высокоурожайным периодом первой половины 1990-х гг. (Варкентин, Сергеева, 2002). Естественно предположить, что снижение численности минтая могло, во-первых, освободить значительную часть кормовых ресурсов для молоди лососей, а во-вторых, – снять напряженность межвидовых отношений, выражающуюся ранее в вытеснении особей других видов с мест нагула более высоким по численности видом, в данном случае минтаем (Шевляков, Дубынин, 2004). По предположению последних исследователей, увеличение численности нерки р. Озерной в конце 1990 – начале 2000-х гг. прежде всего связано со снижением численности минтая.

Этот вопрос может получить некоторую ясность только после смены доминант высокочисленных поколений западнокамчатской горбуши (с четных на нечетные). Если после этого произойдет снижение численности нерки р. Озерная, то получит свое подтверждение гипотеза о влиянии численности горбуши (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002), а если нет – то здесь получает преимущество предположение о влиянии численности минтая (Шевляков, Дубынин, 2004).

Есть основания считать, что два вышеназванных фактора действуют на численность нерки с одним вектором направленности. Более того, можно предполагать, что увеличение численности горбуши с середины 1990-х гг. и по настоящее время связано со снижением численности минтая, а та уже, через кормовые условия и распределение рыб в море, вторично может воздействовать на численность нерки. Но не стоит забывать, что все события происходят на фоне глобального потепления и изменения климата на планете (Suplee, 1998; Climate variability, 2006; Кокорин и др., 2004; Грицевич и др., 2007; и др.), а также на фоне циклических изменений климата и рыбопродуктивности (Кляшторин, Любушин, 2005). В настоящее время 2006 и 2008 и 2010 гг. признаны самыми теплыми годами за последние более чем 210 лет. Но, не исключено, что 2012 г. станет еще более теплым. Поэтому не так все просто и однозначно.

В последние годы рассматриваемые материалы по численности и биологические показатели нерки рр. Озерная и Камчатка исследователи стали подразделять на следующие периоды (Бугаев и др., 2007a, 2009; Бугаев, 2010a):

1945–1951 гг. – полное отсутствие японского промысла у берегов Камчатки; доминантные поколения западнокамчатской и восточнокамчатской горбуши приходятся на нечетные годы;

1952–1969 гг. – организация и резкая эскалация широкомасштабного японского дрифтерного промысла тихоокеанских лососей в море; доминантные поколения западнокамчатской и восточнокамчатской горбуши приходятся на нечетные годы;

1970–1976 гг. – существует широкомасштабный японский дрифтерный промысел тихоокеанских лососей в море, но объемы его вылова значительно ниже, чем в 1952–1969 гг.; доминантные поколения западнокамчатской и восточнокамчатской горбуши приходятся на нечетные годы;

1977–1984 гг. – по сравнению с 1970–1976 гг. произошло значительное ограничение дрифтерного промысла тихоокеанских лососей в море (промысел переместился за пределы ИЭЗ РФ), доминантные поколения западнокамчатской и восточнокамчатской горбуши приходятся на нечетные годы;

1985–1991 гг. – по сравнению с 1970–1976 гг. сохраняются ограничения промысла тихоокеанских лососей в море (промысел находится за пределами ИЭЗ РФ); произошли изменения в динамике численности западнокамчатской горбуши (произошла смена доминант): ее доминантные поколения стали приходиться на четные годы (у восточнокамчатской горбуши они по-прежнему приходятся на нечетные годы);

1992–1999 гг. – по сравнению с 1970–1976 гг. сохраняются ограничения промысла тихоокеанских лососей в море (промысел перемещается в ИЭЗ РФ); доминантные поколения западнокамчатской горбуши приходятся на четные, восточнокамчатской горбуши – на нечетные годы;

2000–2010 гг. – по сравнению с 1970–1976 гг. сохраняются ограничения промысла тихоокеанских лососей в море (он находится в ИЭЗ РФ); доминантные поколения западнокамчатской горбуши приходятся на четные, восточнокамчатской горбуши – на нечетные годы; с 2000 г. появился новый фактор – по сравнению с 1970–1999 гг. значительно возросла численность нерки р. Озерная.

К сожалению, необходимо отметить, что ряд наблюдений за численностью пропущенных на нерест производителей и биологическими показателями нерки р. Камчатка значительно короче, чем по р. Озерная. Так, данные о численности и биологическим показателям нерки р. Озерная имеются с 1940 г., а нерки р. Камчатка по численности – начиная только с 1957 г. и по настоящее время, а по биологическим показателям – с 1978 г. и по настоящее время.

Примечательно то, что в результате вышеизложенный подход В. Ф. Бугаева и В. А. Дубынина (Бугаев, 2000; Bugayev, Dubynin, 2000; Bugayev, 2001, 2002a; Бугаев, Дубынин, 2002) чисто формально (были использованы разные предикторы) вполне согласуется с данными и мнением ряда ученых (Волков, 1996; Дулепова, 1998a-b; Найденко, 2002, 2003; Найденко, Кузнецова, 2002; Старовойтов, 2003; Кузнецова, 2004; Темных, 2004; Темных и др., 2004; Шунтов, Темных, 2004b; и др.) о хорошей обеспеченности кормом лососевых рыб в северо-западной части Пацифики в 1984–2004 гг., т. к. в предыдущие годы таких детальных работ ученые не проводили. Как уже указывали выше, В. Ф. Бугаев и В. А. Дубынин **считают целесообразным отнести период, начиная с 1985 г. и по настоящее время, – условно к периоду «хороших» кормовых условий**.

По данным исследователей (Шунтов и др., 1993; Темных и др., 2004; Шунтов, Темных, 2004b), в эпипелагиали северобореальных районов из потребляемых рыбами планктона на долю минтая (*Theragra chalkogramma*) обычно приходилось 80–90 %. В южнобореальных районах, где в это время было много сардины иваси (*Sardinops melanostictus*), доля минтая в потреблении планктона была ниже – 40–45 %. При включении в расчеты мезопелагических рыб и кальмаров доля минтая уменьшается в 1,5–2,0 раза. При всей масштабности потребления планктона нектоном в экосистеме в целом оно не выглядит очень большим и, по-видимому, не превышает 10 % продукции планктона. Доля лососей в 1980-е гг. в общем потреблении пищи нектоном в целом не превышала 1–2 %.

В 1990-е гг. после значительного снижения количества минтая и сардины иваси, несмотря на компенсационный рост численности целого ряда видов рыб и кальмаров, суммарная биомасса нектона уменьшилась. При одновременном росте численности лососей их доля в нектонных сообществах и потребление ими планктона и мелкого нектона увеличилось. В Беринговом море в первой половине 1990-х гг. в абсолютном выражении потребление пищи лососями увеличилось незначительно, но доля в общем рационе возросла в несколько раз (до 9 %). На таком же уровне (8 %) она сохранилась и в последние годы, хотя в абсолютном выражении увеличилась примерно в три раза (Шунтов, Темных, 2004b). В Охотском море объемы потребления пищи лососями в 1990-е гг. возросли значительно, особенно к концу десятилетия (результат роста численности горбуши и, в меньшей степени, кеты). Доля же потребляемой пищи лососями оставалась крайне низкой (около 1 %), хотя фактически она увеличилась в два раза (с 0,7 до 1,5 %) (Шунтов, Темных, 2004b).

Исследования (Волков, 1996; Дулепова, 1998a-b; Найденко, 2002, 2003; Найденко, Кузнецова, 2002; Старовойтов, 2003; Кузнецова, 2004; Темных и др., 2004; Шунтов, Темных, 2004b; и др.), проводимые с середины 1980-х гг. и по настоящее время, точнее – с 1984 г. (начиная с 1985 г. все они относятся к одному периоду) **однозначно свидетельствуют, что современный высокий уровень численности лососей не изменил сложившуюся трофическую структуру пелагических сообществ субтропической Пацифики и не нарушил функционирование лососевых стад. Действие фактора плотности на базе межвидовой и внутривидовой конкуренции за пищу в ряде случаев не является жестко лимитирующим численность и биологические показатели популяции лососей. И с этим в общем можно согласиться**.

Но наличие связей между численностью популяций лососей и их размерно-массовыми характеристиками в ряде районов и у разных видов лососей, безусловно, существуют (Крогиус, 1960, 1965; Бугаев, 1995a; Bigler et al., 1996; Волобуев В., Волобуев М., 2000; Azumaya, Ishida, 2000; Bugayev, Dubynin, 2000; Bugayev, 2001, 2002a; Бугаев, Дубынин, 2002; Кловач, 2003; Kareiyama, 2003; Ruggerone et al., 2003; и др.), и эти факты нельзя игнорировать.

Основной причинный лейтмотив многолетних изменений в биоте Северной Пацифики и ее морей (лосось также), как, впрочем, и в других районах Мирового океана, обусловлен глобальными космофизическими и климато-океанологическими изменениями, носящими циклический характер (Шунтов, 1986, 2001; Bimish, Bouillon, 1993; Klyashtorin, 2001; Кляшторин, Любушин, 2005; и др.).

Вопрос о росте и динамике численности тихоокеанских лососей в зависимости от их условий нагула не так прост, и это понимают и подчеркивают В. П. Шунтов и О. С. Темных (2004b). В чем причина, ответить пока однозначно невозможно, т. к. общая ситуация на уровне эпипелагиали свидетельствует определенно об отсутствии

напряженности в кормовых условиях у тихоокеанских лососей в море, а ряд частных примеров на уровне ряда популяций – о ее наличии. Как и в случае с глобальными факторами, механизм влияния региональных условий зачастую остается недостаточно ясным (Шунтов, Темных, 2004b).

Статистический анализ. В настоящей книге статистический анализ и обработка данных проведены на персональном компьютере «Pentium-3» в программе «Statistica» в среде Windows (Боровиков, Боровиков, 1998; Боровиков, 2003).

При проведении регрессионного анализа нами уже многие годы используются коэффициент корреляции рангов Спирмена – r_s, и коэффициент корреляции Пирсона – r (Лакин, 1990). Эти показатели применены и в данной работе.

В своем исследовании автор значительное внимание уделяет многофакторному регрессионному анализу. Пошаговым регрессионным методом включения (Forward stepwise) были рассчитаны коэффициенты множественной регрессии – R (Боровиков, Боровиков, 1998). Метод пошаговой регрессии состоит в том, что на каждом шаге в модель включается какая-то независимая переменная. Таким образом, выделяется множество наиболее «значимых» переменных. Это позволяет сократить число переменных, которые описывает зависимость. При использовании пошагового метода включения в уравнение регрессии последовательно включаются независимые переменные, пока уравнение не станет удовлетворительно описывать исходные данные. Включение переменных определяется при помощи F-критерия (Боровиков, Боровиков, 1998).

Многофакторный регрессионный анализ совокупного воздействия рассматриваемых факторов предполагает между зависимыми переменными линейную зависимость. Чтобы получить более устойчивые оценки параметров моделей и снизить стандартную ошибку оценки, в статистике применяют логарифмирование переменных (Боровиков, Боровиков, 1998).

В данной работе, где это необходимо, проведено преобразование почти всех исходных показателей в натуральные логарифмы, как рекомендуют авторы (Боровиков, Боровиков, 1998). Исключение составили только те факторы (встречаемость некоторых стад и группировок 2-го порядка в уловах нерки р. Камчатка, %), которые в отдельные периоды имели значения, равные нулю.

В табл. 1 (приложение) приведены некоторые независимые факторы, влияющие на биологические показатели и динамику численности нерки из ряда рек п-ва Камчатка (Бугаев, Дубынин, 2002).

В качестве показателя межгодовой изменчивости климатических условий на Камчатке при изучении биологических показателей и динамики численности рассмотренных в данной работе стад нерки нами взята средняя температура воздуха в июне–августе в пос. Усть-Камчатск (расположенном на берегу северо-западной части Тихого океана, где происходит нагул азиатских стад нерки). Этот показатель хорошо зарекомендовал себя в предыдущих исследованиях (Бугаев, Остроумов, 1986; Bugaev, 1987b; Бугаев, 1995a; Bugayev, Dubyniv, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; и др.).

К вопросу об оптимальной численности производителей на нерестилищах. Как пишет В. И. Островский (2007): «В теории рыболовства оптимальным считается такое количество производителей, при котором достигается максимум прибавочного воспроизводства (Рикер, 1979) или, в других терминах, максимум прибавочной продукции запаса (Бабаян, 2000)…

Если судить по заключениям российских специалистов, через руки которых проходят все лососевые прогнозы (Котенев и др., 2006), отечественные прогнозисты пошли своим путем – сложные расчеты точки оптимума пропуска подменили элементарной оценкой точки максимума. Проблема заключается даже не в подмене понятий, а в том, что этого не осознали даже ведущие специалисты.

Нам неизвестно, на каком этапе разработки стратегии эксплуатации запаса стали рассчитывать не то, что требуется, а то, что умеем, но то, что возврат к основам теории рыболовства необходим, совершенно очевидно. Дело в том, что точка оптимума пропуска лежит левее точки максимума и, рекомендуя пропускать на нерестилища число рыб, соответствующее точке максимума, мы всегда будем рекомендовать к вылову заниженное число рыб» (*конец цитаты*). Конечно, В. И. Островский (2007) здесь совершенно прав и трудно с ним в этом не согласиться.

Дело в том, что «теория рыболовства» создана человечеством, чтобы получать максимум прибавочного воспроизводства, и понятие «оптимум» отражает желание потребителей получать максимумы продукции ежегодно.

Но в сравнительных исследованиях динамики численности лососей исследователям на этапе, пока они не связаны с промыслом, необходимо знание точек равновесных максимумов в рассматриваемых популяциях и в разные периоды динамики их численности. С «точки зрения лососей», точка устойчивого равновесного максимума – это и есть тот «оптимум», когда популяция находится в ситуации на достаточно высоком уровне воспроизводства. Все живое, адаптируясь к условиям среды, стремится поддерживать свою высокую численность, т. к. это один из основных аспектов устойчивого существования видов (Риклефс, 1979).

Поэтому в настоящем исследовании автор вводит новые термины и предлагает разделять «оптимумы» на две категории: 1 – «популяционный оптимум» (П-оптимум, англ. – P-optimum), выделяемый в каждой популяции различных видов лососей и соответствующий точке устойчивого равновесного максимума; 2 – «рациональный оптимум» (Р-оптимум, англ. – R-optimum), показатель, необходимый рациональному рыболовству.

Р-оптимум – это тот оптимум, при котором достигается максимум прибавочного воспроизводства, т. е. оно соответствует тому понятию, которое предложил В. Рикер (Ricker, 1954). Данный показатель всегда меньше

П-оптимума на 10–50 (обычно – 30–40) %, и на графике он всегда располагается левее точки популяционного оптимума. По логике, данные показатели находятся между собой в корреляционной зависимости, но это не является сейчас предметом наших исследований.

Заключая главу «Материалы и методы исследований», отметим, что некоторые частные методические детали будут представлены ниже по мере изложения имеющихся материалов.

При составлении списка цитируемой литературы использованы аннотированные библиографические указатели А. М. Токранова (2002, 2004b, 2007).

ГЛАВА 3
Периодичности в межгодовых изменениях размеров и численности тихоокеанских лососей

Уменьшение размеров тела североамериканских и азиатских популяций тихоокеанских лососей отмечали с середины 1970-х до середины 1990-х гг. (Ishida et al., 1993; Helle, Hoffman, 1995, 1998; Bigler et al., 1996). Исследователи предполагали, что уменьшение размеров тела может быть следствием увеличения численности лососей в океане, что в свою очередь привело к возникновению плотностных зависимостей за счет возрастания конкурентных взаимоотношений за пищу. Доказано, что одновременное увеличение численности лососей в северной части Тихого океана с середины 1970-х и до середины 1990-х гг. явилось следствием повышения пищевой продуктивности **в результате потеплений в прибрежьях северо-восточной части Тихого океана**, последовавшей за климатическими изменениями в 1976–1977 гг. (McLain, 1984; Beamish, Bouillon, 1993; Miller et al., 1994; Hare, Francis, 1995).

Хелли и Хоффман (Helle, Hoffman, 1995) описали последовательное, невероятно сильное уменьшение размеров тела у двух североамериканских популяций кеты с начала 1970-х до начала 1990-х гг., сопровождающееся увеличением популяционной плотности в этот период. Однако с середины 1990-х гг. вновь стали отмечать увеличение размеров рыб, хотя численность этих популяций продолжала оставаться на высоком уровне (Helle, Hoffman, 1995, 1998). Авторы предположили, что увеличение размеров тела кеты при наблюдающейся высокой популяционной численности является сигналом о климатических изменениях, происходящих в северной части Тихого океана.

Изменения в размерах тела, установленные для двух популяций кеты Хелли и Хоффманом (Helle, Hoffman, 1995, 1998), были высоко достоверны. Наибольшие колебания в размерах тела наблюдались лучше при анализе материалов за 24-летний период. В дополнение, **эти изменения размеров кеты носили строго возрастной характер и не наблюдались при анализе по смешанным возрастным группам**.

Тотальный единообразный комплексный анализ всех популяций кеты в северной части Тихого океана – в южной части Берингова моря показал увеличение в размерах тела кеты после 1993 г. (до этого рыбы были мелкими). В свою очередь, кета Берингова моря, с середины 1970-х гг. демонстрировавшая уменьшение размеров, показала увеличение длины тела после середины 1990-х гг., но годы этих изменений несколько отличались от лет наблюдающихся изменений в популяциях южной части Берингова моря (Helle et. al., 2007).

Размеры тела горбуши Аляски показали тенденцию в уменьшении размеров после середины 1970-х гг., где выделялась сильно отклоняющаяся нижняя точка 1991 г., а затем последовало резкое увеличение в размерах. Эта точка 1991 г. повлияла на размеры горбуши, вернувшейся двумя годами позже – перед 1993 г., в который были отмечены минимальные размеры кеты. Горбуша достигает половой зрелости на втором году (1+), кета – 3+, 4+ и 5+, однако созревание кеты в возрасте 4+ наиболее типично во всей Северной Америке (Salo, 1991). Четырехгодовалая кета, вернувшаяся в 1993 г., и горбуша, вернувшаяся в 1991 г., принадлежат к одному поколению 1989 г. нереста. Связь между размерами половозрелой горбуши и кеты от одного года нереста не ясна, т. к. Хелли (Helle, 1979) ранее показал, что кета различных возрастов демонстрирует сходство в размерах в год возврата, а не в годы нереста родителей.

Как считает ряд исследователей (Helle et al., 2007; Ruggerone, Nielsen, 2009; и др.), рост в последний полный год в океане (penultimate year), предшествующий году анадромной миграции, является очень важным в формировании финальных размеров при достижении половой зрелости. В целом, в северной части Тихого океана большинство горбуши в 1991 г. имело низкие размеры, что можно объяснить очень высокой ее численностью в этом году. Причины низких размеров тела кеты в 1993 г. ассоциируются с большой популяционной численностью, но не так четко, как это наблюдается у горбуши.

Популяционная плотность оказала большое влияние на долговременное снижение размеров у тихоокеанских лососей в середине 1970-х – начале 1990-х гг. Влияние меж- или внутривидовой популяционной плотности на изменение размеров половозрелых особей кеты после середины 1990-х гг. не отмечено, потому что популяционная численность этого вида в целом оставалась высокой после 1990-х г.

Известно, что североамериканские и азиатские популяции тихоокеанских лососей, особенно кеты, в период морского периода жизни смешиваются и нагуливаются совместно в северной части Тихого океана (Salo, 1991;

Myers et al., 1996; Ruggerone et al., 2003; Urawa et al., 2005; Habicht et al., 2005; и др.). Предполагают, что размеры в год наступления половой зрелости рыб очень значительно зависят от условий нагула в последний полный год жизни в океане (предпоследний год жизни).

Исключением из этого аргумента могут служить популяции кеты и чавычи, входящих на нерест в реки, что не впадают в Берингово море. Например, много половозрелой кеты и чавычи входит в р. Юкон в июне – начале июля, тем самым укорачивая результаты прошлого (последнего) летнего сезона роста.

Год, предшествующий созреванию, может быть важным для определения финальных размеров северных популяций (например, кеты и чавычи р. Юкон). У всех видов, исключая кижуча, наблюдавшиеся достоверные корреляции между размерами тела и численностью лососей в течение 1977–1994 гг. были более частыми, чем в течение 1960–1976 или 1995–2005 гг. (Helle et al., 2007).

После 1976–1977 гг. популяционная численность кеты, горбуши и нерки сильно возросла в 1977–1994 гг. Во время следующего периода 1995–2005 гг. численность кеты и горбуши в основном увеличилась, но численность североамериканской нерки начала уменьшаться. Кета не проявляет отчетливых трендов в отношении между размерами и численностью в течение этих трех периодов (Helle et al., 2007).

Во время 1977–1994 гг. в северной части Тихого океана размеры кеты имеют негативный тренд во многих случаях с уловами кеты, горбуши и нерки, положительный с уловами многих популяций чавычи и неопределенный в отношении кижуча. Размеры кеты негативно коррелировали с численностью горбуши Северной Америки (исключая летнюю кету р. Юкон). В целом, тихоокеанские уловы горбуши негативно соотносятся с размерами тела всех популяций кеты (исключая летнюю и осеннюю кету р. Юкон и кету зал. Коцебу). Размеры особей разных популяций кеты от Бристольского залива до штата Вашингтон на юге негативно коррелируют с численностью нерки Северной Америки и общих тихоокеанских уловов этого вида (Helle et al., 2007). Длина тела кеты р. Кускоквим также негативно коррелирует с общими тихоокеанскими уловами нерки, хотя в течение 1960–1976 и 1995–2005 гг. наблюдались только отдельные спорадические положительные и негативные корреляции. В результате можно предположить, что кета, горбуша и нерка являются пищевыми конкурентами за ресурсы и что конкуренция имела место в течение последующих 18 лет после изменений, происшедших в океанском режиме северной части Тихого океана в 1977–1994 гг. (Helle et al., 2007).

Размеры кеты более отчетливо коррелируют негативно с общими тихоокеанскими уловами лососей, чем с североамериканскими уловами кеты. В 1977–1994 гг., когда сравнивали размеры кеты во всей северной части Тихого океана, только юконская кета не показала достоверных негативных корреляций. Однако проведенный анализ в 6 из 10 популяций кеты в этот же период не показал достоверных корреляций с численностью североамериканских популяций. Становится очевидным, что существует конкуренция за пищевые ресурсы среди большинства североамериканских и азиатских стад кеты (Helle et al., 2007).

Размеры тела горбуши в сравнении с численностью в течение некоторых периодов и в некоторых локальных уловах показали частичное сходство с тем, что было описано для кеты и что у горбуши имеются более достоверные зависимости в течение 1977–1994 гг., чем в предыдущий (1960–1976 гг.) и последующий (1995–2005 гг.) периоды. Тем не менее, как и у кеты, у горбуши размеры негативно соотносятся с численностью кеты и нерки, но позитивно с численностью чавычи. А также имеется несколько достоверных негативных корреляций с численностью кижуча. В течение 1960–1977 гг. размеры тела горбуши северной части Британской Колумбии (Канада) негативно соотносятся с численностью североамериканских уловов кеты и общего улова кеты в северной части Тихого океана.

В 1960–1977 гг. размеры горбуши Бристольского залива и центральной Аляски негативно коррелировали с численностью горбуши североамериканских уловов, но позитивно с общими уловами горбуши всей северной части Тихого океана. Во время 1995–2005 гг. наблюдалась только одна достоверная корреляция между размерами тела горбуши в североамериканских уловах и ее уловах во всей северной части Тихого океана. Существовало только одно небольшое исключение у горбуши штата Вашингтон, у которой размеры достаточно удовлетворительно коррелировали с североамериканскими уловами, чем с общими ее уловами в северной части Тихого океана. Этот результат показательный потому, что океаническое распределение азиатской и северотихоокеанской горбуши в большинстве случаев, демонстрирует только невысокое перекрывание (minor ovelap) (Myers et al., 1996).

Достоверное соотношение между размерами нерки и численностью более характерны в течение 1977–1994 гг., чем в более ранний и более поздний рассматриваемые периоды с общими уловами в северной части Тихого океана и североамериканскими уловами. Подобно размерам тела кеты и горбуши, размеры нерки негативно коррелировали с численностью кеты, горбуши и с численностью самой нерки и положительно коррелировали с численностью чавычи. Из пяти популяций Северной Америки только нерка Бристольского залива не показала достоверных корреляций с численностью в северной части Тихого океана и Северной Америке (Helle et al., 2007).

Кижуч показывает несколько достоверных соотношений между размерами и численностью с другими видами. Этот вид не так многочислен, как кета, горбуша и нерка, и не может быть пищевым конкурентом за пищевые ресурсы у этих видов. Численность кижуча стремительно упала в 1977 г. и остается на низком уровне в настоящее время. Размеры тела кижуча увеличились в 2000-е гг. в Британской Колумбии, Вашингтоне и Орегоне; однако размеры кижуча в юго-восточной Аляске и центральной Аляске проявляют тенденцию к уменьшению. Связь между размерами тела и численностью кижуча проявляется чаще в локальных условиях, чем с численностью

у других видов лососей потому, что он проводит короткое время в море (одна зима и два лета). Продолжительность морского периода его жизни подобна таковой у горбуши (Helle et al., 2007).

Чавыча в целом более малочисленный вид, чем кета, горбуша, нерка и кижуч. Однако у чавычи достоверных корреляций с численностью других видов лососей больше, чем у кижуча. **Чавыча в море проводит больше лет, чем кижуч, что и может определять различия**. В дополнение, уменьшение уловов чавычи с начала 1970-х гг. может влиять на наличие положительных корреляций между размерами кеты, горбуши и нерки и численностью самой чавычи (Helle et al., 2007).

В итоге, Хелли с соавторами (Helle et al., 2007) идентифицирует три временных периода в северной части Тихого океана в 1960–2006 гг. по различиям в численности тихоокеанских лососей и наличию плотностных зависимостей. Первый период относится к 1960–1976 гг. Численность тихоокеанских лососей находилась на низком уровне и эффект плотностной зависимости на рыб был минимальным. В следующий период 1977–1994 гг. лососи значительно увеличили свою численность, и эффект ее влияния на размеры тела оказался достоверным во многих случаях. Третий период относится к 1995–2006 гг. Численность лососей оставалась высокой, однако влияние ее эффекта на размеры тела лососей не всегда соответствовали популяционной плотности. Этот период признан наиболее благоприятным для лососей. Океанические кормовые ресурсы и другие внешние факторы в это время поддерживали у лососей крупные размеры тела и высокую популяционную численность. В заключение можно сказать, что продуктивность северной части Тихого океана по лососям не является постоянной величиной. Продуктивность варьирует от внешних условий и биологических факторов (Helle et al., 2007).

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

Однако некоторые исследователи рассматривают конкуренцию между видами только тогда, когда у ряда видов показано значительное пространственное и пищевое сходство, что является основой для конкуренции.

С увеличением численности горбуши одни авторы показали уменьшение численности корма и изменение пищевых спектров у ряда видов тихоокеанских лососей. Другие показали, что конкуренция влияет на рост во время позднего отрезка морского периода жизни, когда смертность от характера роста (размеров) зависит меньше (и он более заметен) и конкурентные нормы выше; третьи поддерживают точку зрения, что конкуренция может быть особенно сильной, когда многочисленные смолты скатываются из рек и мигрируют в океан (Peterman, 1982; Helle et al., 2007; Mathisen et al., 2007; Ruggerone, Nielsen, 2009; Kaeriama et al., 2009; и др.).

Уменьшение размеров взрослых рыб является ответом на конкуренцию и ведет к понижению репродуктивного потенциала и уменьшению последующей популяционной численности, хотя параметры этого эффекта неизвестны. Исследования показали, что многочисленная горбуша может влиять на распределение кеты в море, но этот эффект на распределение нерки неизвестен. Немногочисленные исследования роста показали, что конкуренция может влиять на рост и выживаемость лососей в море. Эффект влияния конкуренции на нерку Бристольского залива наиболее сильно проявляется во время второго года жизни в море, когда уже произошла основная смертность (Ruggerone, Nielsen, 2009).

Изучение чавычи показало, что конкуренция наиболее сильна, когда океанические условия лимитируют численность корма. Но изучение нерки на Аляске показало продолжение конкуренции и после 1976–1977 гг., когда произошло существенное улучшение океанского режима для нагула лососей, что увеличило их численность во всех северных зонах Тихого океана (Ruggerone, Nielsen, 2009).

Влияние конкуренции на рост и выживаемость лососей в некоторых случаях оценивали по эффектам улучшения роста чешуи и региональным океаническим условиям, что определяется численностью корма и численностью потребителей. Например, судя по структуре чешуи, темп роста чешуи аляскинской нерки в течение первых двух лет жизни в море стал выше только после происшедших улучшений в океане в 1977 г., что в свою очередь привело к увеличению численности нерки на Аляске (Ruggerone et al., 2007; Martinson et al., 2008). После возрастания численности нерки рост чешуи в морской период жизни стал замедляться; особенно уменьшились размеры рыб, рассмотренных по отдельным возрастным группам.

Конкуренция к концу жизни (во второй половине) может сильно влиять на размеры лососей. В свою очередь, последнее может воздействовать на последующую (будущую) продуктивность. Эффект воздействия изменения размеров лососей на плодовитость и размеры икры в общем известен, и имеется некоторая информация о влиянии конкуренции на качество икры в зависимости от ухудшения роста и неблагоприятных океанических условий нагула.

Во время первых нескольких месяцев в море, что достоверно известно, лососи быстро набирают массу тела и трансформируют много энергии на формирование икры. Последнее демонстрирует, что конкуренция во время нерестовой миграции может влиять на будущую лососевую продуктивность. Влияние конкуренции может быть особенно заметным и определяющим, когда продуктивность диких лососей находится на низком уровне, океаническая продуктивность, что определяется кормовыми условиями, – низка, а продуктивность рыбоводных заводов высока (Ruggerone, Nielsen, 2009).

Ряд исследований показал, что плотностной рост у тихоокеанских лососей может иметь место в течение морского периода жизни в океане. Важность плотностной регуляции роста и ее эффект на выживаемость лососей был широко сравнен с другими факторами (Wertheimer et al., 2004; Orsi et al., 2004).

Исследователи (Темных, 2004; Шунтов, Темных, 2004b, 2008) отметили наличие обратной связи между биомассой горбуши в Охотском море и средней массой тела горбуши, но они не нашли плотностной зависимости у взрослой горбуши вернувшейся к берегам Восточной Камчатки, где численность подходов выше, особенно в нечетные годы. Тем не менее, используя материалы О. С. Темных (2004), В. Ф. Бугаев и др. (2007a, с. 21) показал, что в 1971–1984 гг. у восточнокамчатской горбуши четных и нечетных поколений все-таки имела место плотностная зависимость между численностью подходов и массой тела рыб. В последующий период 1985–2002 гг. подобной зависимости не наблюдалось.

Существуют примеры, что средняя масса тела горбуши снижается в четные годы, когда численность низка, но это связывают с генетическим влиянием на рост (Heard, 1991) или расценивают как ответ на конкуренцию с кетой (Morita et al., 2006).

Многолетние исследования показали, что тихоокеанские лососи занимают небольшую долю в нектоне открытых океанских вод и составляют менее 10 % от всей пелагической продукции (Шунтов, Темных, 2004b; Shuntov, Temnykh, 2005, 2009; Шунтов, Темных, 2008; и др.). На основании того, что доля от общего зоопланктона, потребляемого лососями, сравнительно невелика, В. П. Шунтов и О. В. Темных в своих работах делают заключение, что плотностные эффекты влияния на рост и выживаемость лососей минимальны. Но кормовые условия могут зависеть и от высоких плотностей «агрегаций корма», которые специалисты неадекватно могут измерять (Ruggerone, Nielsen, 2009).

После проведенной дискуссии, организованной В. П. Шунтовым и О. В. Темных (Шунтов, Темных, 2004b; Shuntov, Temnykh, 2005), специалистам, изучающим лососей, необходимы дальнейшие исследования для понимания межвидовых отношений между лососями и их кормовыми организмами. Например, после описания специфического сезонного роста чешуи нерки Бристольского залива исследователи (Ruggerone et al., 2005) предположили, что взаимовлияние между кормовыми организмами в зависимости от особенностей биологии горбуши (существования 2-летних циклов) и **интенсивным ее питанием в море в нечетные годы может быть определяющим и распространяться на рост и численность в нечетные годы нагула лососей** (Ruggerone, Nielsen, 2009). Это вполне согласуется с гипотезой В. Ф. Бугаева и В. А. Дубынина (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; и др.), которую поддерживает Г. Руджерони с соавторами (Ruggerone et al., 2004, 2005; Ruggerone, Nielsen, 2009; Ruggerone et al., 2010).

Проверка конкуренции с использованием рядов наблюдений может усложняться изменением океанических условий, численности стад, распространением и пространственным наложением мест нагула лососей в море. Тем не менее, чередование роста, продемонстрированное бристольской неркой, было значительным и приводило к изменению границ ее распространения в Беринговом море и северной части Тихого океана, а обитатели различных регионов потребляют несколько различную пищу. Эти наблюдения и чередования характерных лет имеют место среди чавычи, кижуча и кеты в Арктическо-Юконско-Кускоквимском регионе (AYK – Arctic-Yukon-Kuskokwim region). Подобные примеры очень важны для понимания биологии и популяционной динамики ключевых кормов, таких, как кальмары, обитающие на громадных океанских просторах (Ruggerone, Nielsen, 2009).

Некоторые недавние исследования показали, что высокая продуктивность может влиять на выживаемость лососей в море, но степень этого влияния остается пока спорной и недоказанной. Дискуссионная основа части доказательств базируется на факте, что крупномасштабные контролируемые эксперименты не проводятся на рыбоводных заводах с целью проверки плотностных гипотез (Peterman, 1978, 1991). Но следует напомнить, что продукция сеголетков кеты с японских рыбоводных заводов стабилизировалась только после того, как ученые подняли вопрос о том, что продукция заводов может быть лимитирующим фактором, влияющим на рост и выживаемость лососей в море (Kaeriama, 1989; Ishida et al., 1993). Удачные контролируемые эксперименты помогут проверить плотностную гипотезу, являющуюся ключевой во многих исследованиях, посвященных чередованиям численности дикой горбуши и проверке таких гипотез.

Хотя проверка плотностного роста и выживаемости всегда, интересовала ученых, они не знали, почему лососи умирают в море. Хищничество является наиболее общим источником смертности и обычно интерпретируется следующим образом: чем мельче лососи, тем они слабее и более уязвимы для хищников. Однако небольшая достоверная информация о хищниках имеется (Pearcy, 1992; Nagasawa, 1998; Urawa et al., 2000).

Лососи обычно составляют небольшую часть в диете хищников в океане, таким образом количество потребляемых лососей хищниками находится в определенных рамках. Например, недавние полевые исследования в восточной части Берингова моря (исключая Арктическо-Юконско-Кускоквимский регион) показали, что мелкая нерка в первый год жизни в океане не выживает (Farley et al., 2007). Действительно, некоторые виды хищников, пойманные в дневное время, содержали в желудках экземпляры нерки, но основной источник смертности оставшихся в воде рыб пока неизвестен (E. V. Farley – цит. по: Ruggerone, Nielsen, 2009). Существует ключевой вопрос: когда ухудшение роста и кондиций тела тихоокеанских лососей в море приводит к увеличению риска возрастания смертности без участия хищников (Urawa, 2007)?

Ранее существовала гипотеза, что огромные просторы северной части Тихого океана, в дополнение к диким популяциям лососей, могут успешно поддерживать рост многочисленных заводских лососей (MacLeod, 1977; Mahnken et al., 1998). Однако исследования в последнее время показали реальность того, что морской рост лососей в море является ключевым для выживаемости и поздний морской рост важен для поддержки репродукци-

онного потенциала. Появляется все больше фактов, приближающих проверку гипотезы. Рост тела рыб наглядно демонстрирует результаты внутри- и межвидовой конкуренции и является важным, но часто неуловимым механизмом, который определяет динамику численности популяций.

Конкуренция в море может влиять на рост и динамику популяций лососей, имеющих происхождение из Арктическо-Юконско-Кускоквимского региона. Пространственное распределение японской кеты и анализ спектров ее питания в северной части Тихого океана и Беринговом море показали значительную потенциальную возможность для конкуренции (Myers et al., 2004; Devis et al., 2004). Известно (Ruggerone, Nielsen, 2009), что рост и возраст мигрирующей кеты является показателем численности обоих видов – горбуши и кеты. Это свидетельствует, что кета Арктическо-Юконско-Кускоквимского региона может также участвовать в конкурентных взаимоотношениях. Недавно показано (Ruggerone, Agler, 2008), что кета Нортон Саунд может быть подвержена воздействию высокой численности кеты Берингова моря. Горбуша обычно имеет невысокую численность на западной Аляске, но численность горбуши увеличивает драматическую ситуацию в районе Нортон Саунд. В последние годы в ранний морской период численность и рост кеты в районе Нортон Саунд (Kwiniuk stock) хорошо коррелирует с численностью горбуши.

Для рыбоводных заводов Арктическо-Юконско-Кускоквимского региона характерна небольшая продуктивность. Но отчетливое уменьшение численности чавычи и кеты в последние годы способствовало тому, что некоторые пользователи желают увеличить численность в районе путем постройки рыбоводных заводов. Это неправильно, потому что Hatchery Scientic Rewiew Group (2004), которая инспектировала северо-западную часть Тихого океана, рекомендовала выпускать лососей с заводов во время периодов низкой численности диких лососей для того, чтобы минимизировать конкуренцию за кормовые ресурсы и переловы диких лососей рыбаками. Таким образом, недавний период низкой лососевой продуктивности в Арктическо-Юконско-Кускоквимском регионе является тем самым периодом, когда крупномасштабные выпуски молоди с заводов были желательны (Ruggerone, Nielsen, 2009).

Дополнительно Г. Руджерони и Дж. Ниельсен (Ruggerone, Nielsen, 2009) проанализировали недавние исследования, посвященные взаимоотношениям между поколениями лососей и конкуренции между дикой и заводской молодью в морских водах. Несмотря на то, что взаимодействие было слабое, эти авторы предполагают, что точка отсчета периодов возврата нерки оказывает более значительный эффект на массу тела особей, чем у горбуши; но горбуша в конечном итоге оказывает большее воздействие на нерку потому, что она более многочисленна.

ГЛАВА 4
Темпоральные тренды межгодовых размерно-массовых показателей основных стад азиатской нерки – р. Озерная (1970–2010 гг.) и р. Камчатка (1985–2010 гг.)

Несмотря на то, что некоторые исследователи оспаривают важность конкуренции в регуляции численности тихоокеанских лососей в морской период жизни (Шунтов, Темных, 2004b, 2008; Shuntov, Temnykh, 2005, 2009), огромное число научных публикаций показывает, что меж- и внутривидовая конкуренция в море может влиять на размеры тела и формирование численности этой группы рыб (Крогиус, 1960, 1965; Peterman, 1978, 1984; Rogers, 1980; Бирман, 1985; Welch, Parsons, 1993; Ishida et al., 1993, 2002; Rogers, Ruggerone, 1993; Бугаев, 1995a; Bugaev et al., 1996; Pyper, Peterman, 1999; Azumaya, Ishida, 2000; Bugaev, 2000; Bugaev, Dubynin, 2000; Bugaev et al., 2001; Кловач, 2003; Ruggerone et al., 2003; Ruggerone, Nielsen, 2004; Kaeriyama, 2005; Helle et al., 2007; Mathisen et al., 2007; Бугаев и др., 2007a; Martinson et al., 2008; Ruggerone, Nielsen, 2009; и др.).

Прежде всего возникает вопрос: каким образом межвидовая и/или внутривидовая конкуренция может влиять на выживаемость и численность рыб (Pearcy et al., 1999; Cooney, Brodeur, 1998; Heard, 1998; Brouder et al., 2003; Ruggerone, Nielsen, 2009; и др.). На этот вопрос трудно получить однозначный ответ, потому что высокая численность лососей, которая может сопровождаться уменьшением размеров тела, как правило, является следствием высокой выживаемости. Таким образом, даже хорошо налаженный контроль может привести к противоречивым выводам в интерпретации результатов исследований: все-таки как и когда конкуренция влияет на выживаемость лососей и их численность?

Тем не менее, важность конкуренции в регуляции роста лососей и популяционной численности очень важна потому, что ежегодно на рыбоводных заводах, расположенных по обеим сторонам северной части Тихого океана, выпускают более 5 млрд особей молоди лососей (Mahnken et al., 1998), не считаясь с эффектами влияния климата, океанских условий и наличия хищников.

Как отмечают Руджерони и Ниельсен (Ruggerone, Nielsen, 2009), число исследований, в которых показаны эффекты конкуренции среди лососей в Беринговом море и северной части Тихого океана, появляется все больше и непрерывно растет. Ранее эти авторы опубликовали данные о межвидовой конкуренции (Ruggerone, Nielsen, 2004) с новой информацией, включающей свои исследования в Арктическо-Юконско-Кускоквимском регионе (AYK – Arctic-Yukon-Kuskokwim region). В своей последней работе авторы (Ruggerone, Nielsen, 2009) сконцентрировали свое внимание на конкурентных межвидовых взаимоотношениях тихоокеанских лососей, включая горбушу. Этот вид наиболее многочислен, быстро растет и часто использует общую пищу с другими видами лососей. Для горбуши характерен двухлетний жизненный цикл, и она может иметь большие различия в численности четных и нечетных поколений. **Короткий жизненный цикл горбуши, по-существу, позволяет проводить природный эксперимент по контролю за состоянием условий для жизни лососей в океане**, что может отражаться в некоторых случаях на численности популяций лососей (Rogers, 1984; Beamish, Bouillon, 1993; Mantua et al., 1997; Pyper et al., 2005).

В своем обзоре мы остановимся только на конкурентных взаимоотношениях нерки и горбуши, т. к. они являются главными конкурентами в питании, потому что имеют сходные спектры питания в открытых морских водах (Андриевская, 1975; Бирман, 1985, 2004; Davis et al., 2000, 2005; Kaeriyama et al, 2000, 2004). Эти спектры содержат организмы из нескольких трофических уровней, включая зоопланктон и микронектон, такой, как кальмары и небольшие рыбы.

Исследования в центральной части Тихого океана продемонстрировали, что в нечетные (odd) годы в июне и июле там уменьшается биомасса зоопланктона (Sugimoto, Tadokoro, 1997; Shiomoto et al., 1997). Названные исследователи сделали заключение, что **азиатская горбуша, имеющая высокую численность в нечетные годы, уменьшает численность зоопланктона в этом большом регионе**.

Плотностная зависимость в паре горбуша и нерка проявляется в ответе би-ежегодного (двухгодового) цикла и его влияния на кормовую базу (Sano, 1963; Ito, 1964; Davis et al., 2003; Myers et al., 2009). В период 1991–2000 гг., в четные годы содержимое желудков горбуши и нерки в центральной части Берингова моря уменьшалось на 24 % и 36 % соответственно (по сравнению с нечетными годами – годами высокой численности горбуши) (Davis, 2003). Однако две ключевых группы корма (кальмары и рыбы) уменьшились сильнее у нерки (27 %), чем у горбуши (7 %). Данный факт позволяет предполагать, что **горбуша более эффективно потребляет ключевой корм,**

чем нерка. В период 1991–2000 гг. улов на усилие (catch-per-unit-effort – CPUE) горбуши в центральной части Берингова моря был приблизительно на 2500 % больше в нечетные, чем в четные годы (Davis et al., 2005). Численность улова горбуши на усилие составляла приблизительно 580 %, считая от численности нерки (Ruggerone, Nielsen, 2009).

Г. Руджероне с соавторами (Ruggerone et al., 2003) наглядно показал, что азиатская горбуша (в основном Восточной Камчатки) уменьшает рост и выживаемость бристольской нерки. Ежегодный анализ структуры чешуи нерки на материалах 1955–2000 гг. продемонстрировал (Ruggerone, Nielsen, 2004), что во второй и третий годы жизни в море у нерки приросты уменьшаются в годы, когда азиатская горбуша многочисленна. Рост нерки в первый год жизни в море не уменьшается потому, что пересечение бристольской нерки с азиатской горбушей начинается во второй год жизни в море, но рост в первый год роста у нерки немного зависит от численности горбуши Бристольского залива (Ruggerone, Nielsen, 2004, 2009). Основываясь на результатах множественного регрессионного анализа, рост чешуи бристольской нерки во время второго года морского роста в период (1966–2000) достоверно негативно коррелировал с численностью восточнокамчатской горбуши ($P < 0{,}001$), но положительно коррелировал с зимними поверхностными температурами в северной части Тихого океана ($P < 0{,}002$; Ruggerone, Nielsen, 2004, 2009).

Длина особей половозрелой нерки (по возрастным группам), вернувшейся в Бристольский залив в 1958–2002 гг., являлась полным негативным отражением численности азиатской горбуши в год, предшествующий году анадромной миграции (Ruggerone et al., 2003, 2007). Образцы чешуи последовательно согласовались во всех четырех основных возрастных группах и на обоих полах нерки.

Горбуша имеет тенденцию сильнее влиять на возрастные группы, созревающие раньше (1.2 и 1.3), и самок лососей. Множественный корреляционный анализ показал, что внутривидовая конкуренция у нерки в год миграции к родным берегам оказывает большее влияние на конечные размеры особей, чем конкуренция с горбушей в предыдущий год. Однако эффект влияния горбуши на рост нерки может быть больше, чем показали эти расчеты, потому что медленный рост нерки во второй год жизни в море увеличивает ее смертность в этот второй год (как будет показано ниже). Проведенные расчеты продемонстрировали, что увеличение размеров нерки связано с 1976–1977 гг. и 1989 г. климатическими перестройками (темп роста увеличился после 1976–1977 гг. и его высокий уровень продолжался до 1989 г. включительно, но снизился после 1989 г.

Г. Руджерони с соавторами (Ruggerone et al., 2005) изучал сезонный рост чешуи бристольской нерки в зависимости от численности горбуши в течение 1955–2000 гг. Исследования показали, что уменьшение роста лососей, наблюдаемое в течение второго и третьего годов в море, начинается немедленно после прохождения пика численности корма, приходящегося на весну и продолжающегося до конца сезона роста после того как горбуша достигнет открытых морских вод. Популяционная динамика численности кормовых ресурсов, что повлияла на соответствующие годы роста нерки, пока недостаточно ясна.

Г. Руджерони с соавторами (Ruggerone et al., 2005) предполагает, что уменьшение роста бристольской нерки от весны до осени в нечетные годы является причиной высокой интенсивности питания горбуши, уменьшающей численность зоопланктона во время лета и, потенциально, циклической численности ключевого корма, что может быть объяснено его жизненным циклом и выедаемостью горбушей. Влияние жизненных циклов кормовых организмов в годы, соответствующие росту лососей в море, является потенциально важным фактором и требует еще изучения. Нечетные годы сезонного роста (versus even-year pattern – по образцам четных лет) согласовывались со сдвигом климата до и после 1976–1977 гг. Рост после первого и второго года жизни в море был больше в недавний период как в четные, так и в нечетные годы (Ruggerone et al., 2005; Ruggerone, Nielsen, 2009).

Принципиально новая информация в анализе недавних взаимосвязей между горбушей и неркой показала, что наблюдающееся уменьшение роста бристольской нерки во время нечетных годов происходило одновременно с достоверным уменьшением выживаемости особей от смолтов до взрослых рыб в 1977–1997 гг. Эти заключения базировались на ежегодной оценке численности смолтов, что мигрировали в море во время нечетных лет (по образцам четных лет) и последующих возвратов рыб, созревших в разном возрасте. В среднем выживаемость смолтов уменьшилась на 35 % (от $18{,}6 \pm 3{,}1$ % до $12{,}1 \pm 2{,}5$ % выживших), когда они скатывались в Бристольский залив в четные годы и полностью перемешивались, встретившись с азиатской горбушей во время второго года их жизни в море (Ruggerone et al., 2003).

Нерка, прожившая в пресной воде и море меньшее время (возраста 1.2), по наблюдениям, сильнее снизила выживаемость (на 59 %), тогда как особи промежуточных морских возрастов (1.3 и 2.2), по наблюдениям, снизили выживаемость на 30 %; нерка возраста 2.3 снизила выживаемость на 19 %, когда встретилась с азиатской горбушей во время их второго года жизни в море. Это предполагает, что уменьшение роста от весны к осени во второй год жизни в море вызывает большую смертность во время зимы, когда требуется много корма, но его численность снижается (Nagasawa, 2000; Beamish, Mahnken, 2001).

Анализ связи «размеры смолтов – возврат» в дальнейшем был подтвержден анализом нерки по отдельным возрастным группам, вернувшимся в Бристольский залив. Сравнивали чешую смолтов нерки и взрослых рыб, когда они, будучи смолтами, скатывались в Бристольский залив в нечетные годы (оценка по возвратам четных лет). Возврат взрослых рыб уменьшился в среднем на 22 % в 1977–1997 гг., когда они соприкоснулись с многочисленной горбушей (нечетного поколения) во время второго года жизни в море (Ruggerone et al., 2003). Этот

эффект за 20-летний период снизил численность нерки на 91,8 млн взрослых рыб и понизил прибыль от нерки на 482 млн долларов США (Ruggerone, Nielson, 2004). Таким образом, численность азиатской горбуши, при том, что восточнокамчатская горбуша увеличила свою численность на 380 % (считая четные и нечетные годы), уменьшила выживаемость нерки на 35 % (на этапе «от смолтов к взрослым») и в целом на 22 % уменьшила возврат взрослых рыб. Хотя основная смертность в море происходит во время первого года жизни, приведенные цифры свидетельствуют, что достаточно большая смертность у нерки может наблюдаться и во второй год жизни в море (Ruggerone, Nielson, 2004, 2009).

Нерка р. Квичак, исторически составляющая более 50 % мировых запасов нерки в пиковые годы своей численности, показала четкое уменьшение численности взрослых рыб в поколениях 1991–1999 гг. – в среднем 0,79 взрослых на каждую пару (Ruggerone, Link, 2006). Этот анализ динамики численности нерки на 45-летних материалах показал уменьшение численности нерки, связанное со снижением выживаемости на этапе «размеры смолтов – возврат» для нерки рр. Квичак, Эгегик и Угашик. Уменьшение выживаемости в море было связано с увеличением обилия камчатской горбуши в начале 1990-х гг., **включая сильный рост численности горбуши в нечетные годы на Восточной Камчатке**.

Исследователи предположили, что стада нерки рр. Квичак, Эгегик и Угашик сильно уменьшили численность в сравнении с западной стороной Бристольского залива (район р. Нушегак) потому, что они распространились дальше чем обычно на запад в Беринговом море и северной части Тихого океана (Rogers, 1987; Myers, 1997) и таким образом сильнее перекрывались с азиатской горбушей. Эти стада продуцируют большое количество рыб, созревающих после двух лет жизни в море, которые сильнее конкурируют с горбушей, в сравнении с неркой, прожившей три года в море (Ruggerone et al., 2003). Уменьшение продуктивности находилось во взаимосвязи с уменьшением длины одновозрастных особей (производителей-родителей), что из-за внутривидовой конкуренции повлияло на размеры вернувшейся нерки, а также конкуренцией с камчатской горбушей в последний год нагула в море, предшествующий году возврата, а также ухудшение океанского режима нагула, начавшееся после 1989 г. (Ruggerone et al., 2007a). Исследователи предполагают, что уменьшение размеров одновозрастных лососей и ухудшение океанских условий нагула во время анадромной миграции уменьшает плодовитость и качество икры рыб, созревших в более молодом возрасте (с морским возрастом .2) в период 1991–1999 гг. Исследования бристольской нерки и азиатской горбуши показали, что лососевые популяции, имеющие происхождение из отдаленных рек, могут реально влиять на рост и выживаемость друг друга.

С. Мак-Киннел (McKinnell, 1995) изучал тренды роста чешуи нерки Британской Колумбии (Канада) и предположил, что многочисленные поколения бристольской нерки уменьшают рост лососей Британской Колумбии.

Азиатская горбуша оказывает неблагоприятное воздействие на рост российской нерки (Крогиус, 1960, 1965; Бугаев, 1995a; Bugaev et al., 1996, 2001; и др.). Так, Ф. В. Крогиус (1965) по чешуе оценивала ежегодный прирост нерки р. Озерная на материалах 1945–1957 гг. и показала, что рост нерки в море находится в обратной связи с численностью горбуши. Она предположила, что конкуренция за пищу выше в середине лета и тогда, когда численность корма становится ниже. Это предположение полностью подтвердилось недавними исследованиями трендов роста чешуи (Ruggerone et al., 2005).

На основании всех приведенных выше сведений исследователи (Бугаев, 2000; Bugayev, Dubynin, 2000; Bugaev, 2002; Бугаев и др., 2007a) предположили, что увеличение численности горбуши негативно влияет на численность нерки камчатских стад. Но после смены доминантных поколений горбуши на западном побережье Камчатки с нечетных лет на четные (с 1985 г.), что привело к неодновременному поступлению сеголетков доминантных поколений горбуши западного и восточного побережий Камчатки в северную часть Тихого океана, условия нагула камчатских стад (и всей азиатской нерки) в морской период жизни улучшились. Последнее привело к увеличению общей численности азиатской нерки (Бугаев, 2000; Bugayev, Dubynin, 2000; Bugaev, 2002a; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев А., Бугаев, 2003; Антонов и др., 2007a-b; Бугаев и др., 2007a, 2009; Бугаев, 2007a, 2010a; и др.).

Как уже было отмечено выше (см.: гл. 2. «Материалы и методы исследований»), в конце минувшего столетия начались заблаговременно предсказанные глобальные изменения в экосистеме дальневосточных морей (Шунтов, 1986; Davydov, 1989; Шунтов, Темных, 2004). На начало–середину 1990-х гг. приходится снижение численности минтая, а с 1994 г. и по настоящее время – значительное увеличение численности западнокамчатской горбуши четной линии воспроизводства. В 2000–2010 гг. наблюдается еще более масштабное, чем в предыдущие 1985–1999 гг. (Бугаев, Дубынин, 2002), достаточно стабильное увеличение численности западнокамчатской нерки (преимущественно – р. Озерная) (Бугаев и др., 2007a, 2009; Бугаев, 2010a).

В итоге вышеупомянутых перестроек численность минтая в Охотском море в последние годы сократилась приблизительно в 6–8 раз, по сравнению с высокоурожайным периодом первой половины 1990-х гг. (Варкентин, Сергеева, 2002). Естественно предположить, что снижение численности минтая могло, во-первых, освободить значительную часть кормовых ресурсов для молоди лососей, а во-вторых, – снять напряженность межвидовых отношений, выражающуюся ранее в вытеснении особей других видов с мест нагула более высоким по численности видом, в данном случае минтаем (Шевляков, Дубынин, 2004). По предположению последних исследователей, увеличение численности нерки р. Озерной в конце 1990 – начале 2000-х гг. прежде всего связано со снижением численности минтая.

Как мы уже указывали выше, этот вопрос может получить некоторую ясность только после смены доминант высокочисленных поколений западнокамчатской горбуши (с четных на нечетные). Если после этого произойдет снижение численности нерки р. Озерная, то получит свое подтверждение гипотеза о влиянии численности горбуши (Бугаев, Дубынин, 2002), а если нет – то здесь получает преимущество предположение о влиянии численности минтая (Шевляков, Дубынин, 2004).

В. Ф. Бугаев с соавторами (Bugaev et al., 2001), анализируя массу тела шести возрастных групп половозрелых особей нерки р. Озерная (оз. Курильское) на материалах 1970–1994 гг., нашел, что средняя масса тела особей находится в противоположной связи с численностью восточнокамчатской и западнокамчатской горбуши.

Г. Руджерони с соавторами (Ruggerone et al., 2005; Ruggerone, Nielsen, 2009) в многолетнем ряду наблюдений (1958–1999 гг.) выделяет следующие периоды в росте по наличию плотностных зависимостей и численности нерки американских стад: базовый уровень 1958–1975 гг.; затем улучшение условий нагула в океане в 1976–1977 гг., которые продолжались до 1989 г. включительно; затем с 1990 г. произошло существенное ухудшение условий до 1999 г. включительно.

Хелли с соавторами (Helle et al., 2007) идентифицирует три временных периода в северной части Тихого океана в 1960–2006 гг. по различиям в численности тихоокеанских лососей и наличию плотностных зависимостей. Первый период относится к 1960–1976 гг. Численность тихоокеанских лососей была низкая и эффект плотностной зависимости на рыб был минимальным. В следующий период 1977–1994 гг. лососи стали многочисленны и эффект влияния численности на размеры тела оценивался как достоверный во многих случаях. **Третий период относится к 1995–2006 гг. Численность лососей оставалась высокой, однако влияние эффекта плотности на размеры тела лососей не всегда соответствовало популяционной плотности. Этот период был и является сейчас наиболее благоприятным для лососей**. Океанические кормовые ресурсы и другие внешние факторы в это время поддерживали у лососей крупные размеры тела и высокую популяционную численность. Следует подчеркнуть, что продуктивность северной части Тихого океана по лососям не является постоянной величиной. Продуктивность варьирует от внешних условий и биологических факторов (Helle et. al., 2007).

Другие исследователи (Irvine, Fukuwaka, 2011) по трендам численности тихоокеанских лососей и климатическим изменениям выделяют и несколько иные периоды: 1925–1946, 1947–1976, 1977–1988, 1989–1999 и 1999–2009 (еще не закончился).

Полностью признавая факт улучшения условий для нагула лососей в северной части Тихого океана, начавшихся с 1977–1978 гг., применительно к нерке и другим азиатским лососям, В. Ф. Бугаев и В. А. Дубынин (Бугаев, 1995а; Бугаев, 2000; Bugayev, Dubynin, 2000; Bugaev, 2002a; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2007а, 2009; Бугаев, 2010а; и др.) в зависимости от численности горбуши на Камчатке выделили два основных периода: до 1984 г. включительно и с 1985 г. и по настоящее время.

Принимая во внимание точки зрения исследователей тихоокеанских лососей, идентифицирующих (по различиям в численности и наличию плотностных зависимостей у ряда видов тихоокеанских лососей) конкретные временные периоды достаточно сходных условий нагула в северной части Тихого океана (Бугаев, 1995а; Бугаев, 2000; Bugayev, Dubynin, 2000; Bugaev, 2001; Bugaev, 2002a; Ruggerone et al., 2005, 2009; Helle et. al., 2007; Бугаев и др., 2007а, 2009; Бугаев, 2010а; и др.), можно сделать практический вывод, что наряду с общими изменениями, происходящими в северной части Тихого океана, необходимо учитывать и региональные особенности изменчивости биологических характеристик и численности лососевых рыб.

Таблица 2. *Временные тренды длины и массы тела нерки р. Озерная в 1970–2010 гг. (по возрастным группам)*

Возраст	Годы	Длина тела, см		Масса тела, кг	
		Самцы	Самки	Самцы	Самки
Все возр. группы	1970–2010	r = -0,681***, n = 41	r = -0,584***, n = 41	r = -0,445**, n = 41	r = -0,420**, n = 41
–//–	1970–1984	r = -0,504*, n = 15	r = -0,614*, n = 15	r = +0,031, n = 15	r = -0,224, n = 15
–//–	1985–2010	r = -0,424*, n = 26	r = -0,522**, n = 26	r = -0,482*, n = 26	r = -0,587**, n = 26
2.1	1970–1984	r = -0,785***, n = 15	нет	r = -0,823***, n = 15	нет
–//–	1985–2010	r = -0,581**, n = 24	нет	r = -0,545**, n = 24	нет
2.2	1970–1984	r = -0,764***, n = 15	r = -0,761***, n = 15	r = -0,597*, n = 15	r = -0,621*, n = 15
–//–	1985–2010	r = -0,724***, n = 26	r = -0,684***, n = 26	r = -0,697***, n = 26	r = -0,652***, n = 26
2.3	1970–1984	r = -0,300, n = 15	r = -0,632*, n = 15	r = +0,132, n = 15	r = -0,391, n = 15
–//–	1985–2010	r = -0,684***, n = 26	r = -0,683***, n = 26	r = -0,669***, n = 26	r = -0,692***, n = 26
3.1	1970–1984	r = -0,774*, n = 7	нет	r = -0,629*, n = 7	нет
–//–	1985–2010	r = -0,503, n = 10	нет	r = -0,433, n = 10	нет
3.2	1970–1984	r = -0,563*, n = 15	r = -0,746***, n = 15	r = -0,393, n = 15	r = -0,672**, n = 15
–//–	1985–2010	r = -0,428*, n =26	r = -0,600***, n=26	r = -0,553**, n = 26	r = -0,614***, n = 24
3.3	1970–1984	r = -0,470, n=13	r = -0,680**, n=14	r = -0,160, n = 13	r = -0,231, n = 14
–//–	1985–2010	r = -0,682***, n=26	r = -0,509*, n=26	r = -0,683***, n = 26	r = -0,504**, n = 26

Примечание. r – значение коэффициента корреляции; n – число лет наблюдений; P – достоверность: * – P < 0,05; ** – P < 0,01; *** – P < 0,001. Периоды 1970–1984 и 1985–2010 гг. отличаются годами возвратов доминантных поколений горбуши на Западной Камчатке (см.: гл. 2 «Материалы и методы исследований»).

В дальнейшем, с учетом селективности дрифтерного промысла, несомненно оказывающего свое влияние на конечные размеры половозрелых рыб при подходе к берегам Камчатки (Бугаев, Дубынин, 2002), при анализе биологических показателей самых крупных азиатских стад нерки – рр. Камчатка и Озерная исследователи (Бугаев и др., 2007а; Бугаев, 2007; Антонов и др., 2007а; Бугаев и др., 2009; Бугаев, 2010а; и др.) предложили весь массив данных за 1945–2010 гг. подразделить на субпериоды в зависимости от дислокации дрифтерного промысла лососей в море, что подробно рассмотрено в гл. 2 «Материалы и методы исследований».

Рассмотрим выявленные автором настоящей работы временные тренды нерки р. Озерная. Как свидетельствуют факты, для самцов и самок половозрелой нерки р. Озерная на материалах 1970–2010 гг. прослеживаются массовые достоверные тренды снижения размеров и массы тела, которые наблюдаются как в отдельных возрастных группах, так и в объединенных данных (табл. 2). Наблюдаются эти негативные тренды и при подразделении возвратов на периоды 1970–1984 и 1985–2010 гг., т. е. до и после смены доминантных поколений горбуши на Западной Камчатке.

Прежде всего обращает на себя внимание, что достоверные тренды гораздо чаще встречаются в период 1985–2010 гг., когда начала расти численность нерки и горбуши. Отсутствие трендов в 1985–2010 гг. в единственной возрастной группе самцов возраста 3.1 (самок в ней нет) скорее всего можно связать с немногочисленностью выборки, т. к. такие рыбы редко встречаются. Кроме того, достоверные тренды чаще наблюдаются по длине, а не по массе тела. Причем, если не рассматривать возрастные группы 2.1 и 3.1 (где самки отсутствуют), достоверные тренды у самок наблюдаются несколько чаще (табл. 2).

В самых массовых возрастных группах 2.2 и 2.3, составляющих основу возврата озерновской нерки, у особей возраста 2.2 достоверные негативные тренды наблюдаются всегда (напомним, что горбуша сильнее влияет на самок и младшие возрастные группы нерки – Ruggerone, Nielsen, 2009), а вот в возрастной группе 2.3 – достоверные тренды в трех случаях из четырех отсутствуют в период 1970–1984 гг. Рис. 7–21 иллюстрируют некоторые ситуации, представленные в табл. 2.

Как видно из рис. 7–8, по длине тела у самцов и самок (объединенные данные по всем возрастным группам) за период 1970–2010 гг. наблюдаются достоверные негативные тренды, как по длине (рис. 7), так и по массе тела (рис. 8). Тренды по длине носят более ярко выраженный характер, чем по массе тела. Обращает на себя внимание, что линии регрессии показателей самцов и самок располагаются почти параллельно, что косвенно свидетельствует о единой природе факторов, формирующих эти тренды.

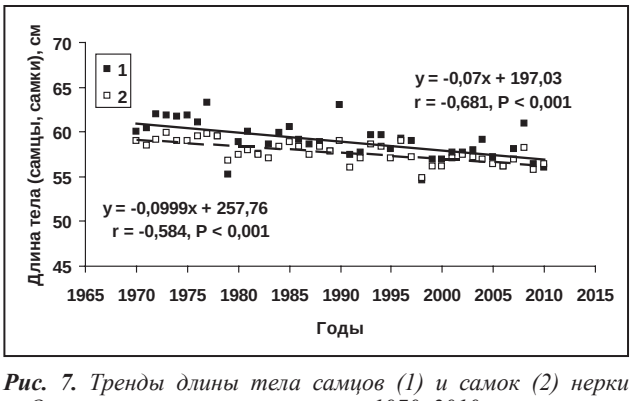


Рис. 7. *Тренды длины тела самцов (1) и самок (2) нерки р. Озерная всех возрастных групп в 1970–2010 гг., см*

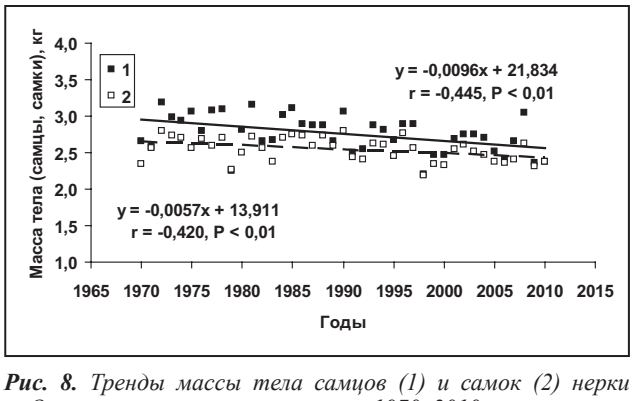


Рис. 8. *Тренды массы тела самцов (1) и самок (2) нерки р. Озерная всех возрастных групп в 1970–2010 гг., кг*

При подразделении выборок по всем возрастным группам на две совокупности 1970–1984 и 1985–2010 гг. можно видеть, что по длине тела, как у самцов, так и у самок, тренды за период 1970–1984 гг. располагаются более круто, а за 1985–2010 гг. – более полого (рис. 9–10). Из-за недостоверности имеющихся трендов по массе тела самцов и самок всех возрастных групп в 1970–1984 гг. (табл. 2) графически эти материалы не рассматриваем.

В самых массовых возрастных группах 2.2 и 2.3, составляющих основу возврата озерновской нерки, у особей возраста 2.2 достоверные негативные тренды наблюдаются всегда, а вот в возрастной группе 2.3 достоверные тренды в трех случаях из четырех отсутствуют в период 1970–1984 гг.

Рассматривая достоверные тренды длины по возрастным группам 2.1 (самцы, рис. 11), 2.2 (самцы, рис. 12), 3.2 (самцы, рис. 13), 2.2 (самки, рис. 14), 2.3 (самки, рис. 15), 3.2 (самки, рис. 16), 3.3 (самки, рис. 17) и достоверные тренды по массе тела по возрастным группам 2.1 (самцы, рис. 18), 2.2 (самцы, рис. 19), 2.2 (самки, рис. 20) и 3.2 (самки, рис. 21), можно видеть, что во всех случаях в период 1970–1984 гг. линии регрессии располагались гораздо круче, чем линии регрессии в период 1985–2010 гг., которые располагались несколько положе.

Из графиков складывается впечатление, особенно это хорошо прослеживается по массе тела (рис. 7–21), что после снижения характеристик в период 1970–1984 гг., начиная с 1985 г., длина и масса тела озерновской нерки заметно повысились, и с этой новой точки отсчета размерно-массовые показатели рыб начинают вновь снижатся.

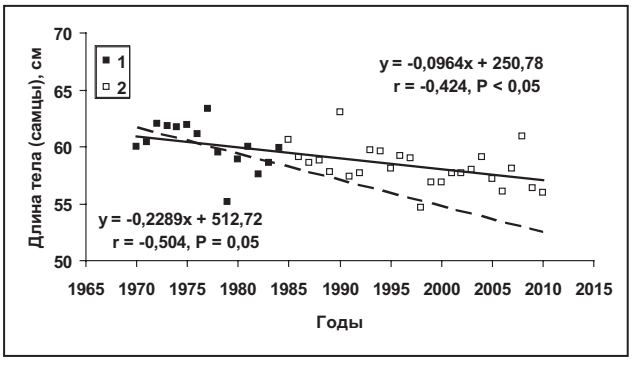


Рис. 9. *Сравнительные тренды длины тела* ***самцов нерки*** *р. Озерная всех возрастных групп в 1970–1984 гг. (1) и в 1985–2010 гг. (2), см*

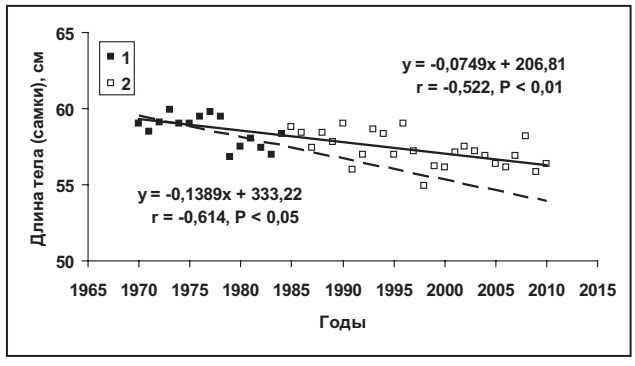


Рис. 10. *Сравнительные тренды длины тела* ***самок нерки*** *р. Озерная всех возрастных групп в 1970–1984 гг. (1) и в 1985–2010 гг. (2), см*

Но напомним, что именно с 1985 г. у горбуши Западной Камчатки произошла смена доминантных поколений с нечетных лет на четные (Бугаев, 1995а), и **именно в 1985 г. впервые за многие десятки лет к берегам Западной Камчатки вернулось немногочисленное поколение горбуши**. Снижение численности горбуши в 1985 г. могло положительно повлиять на рост озерновской нерки в год нерестовой миграции. В итоге, конечные размеры половозрелой озерновской нерки в 1985 г. оказались высокими. В последующие годы, с ростом численности горбуши и нерки на Камчатке, начинают включаться плотностные механизмы, что отразилось в формировании негативных трендов по длине и массе тела в 1985–2010 гг. В дополнение к этому, на формирование негативных трендов у озерновской нерки могла повлиять и высокая численность японской кеты искусственного воспроизводства, также являющаяся пищевым конкурентом нерки (Андриевская, 1975; Бирман, 1985, 2004; Ruggerone, Nielsen, 2004, 2009; и др.).

Из-за недостоверности некоторых наблюдающихся трендов по длине и массе тела самцов и самок некоторых возрастных групп в периоды 1970–1984 и 1985–2010 гг. (табл. 2) в сравнительном аспекте эти материалы графически не представляем.

Рассмотрим выявленные автором настоящей работы временные тренды у нерки р. Камчатка. Как видно из табл. 3, для самцов и самок ранней половозрелой нерки р. Камчатка (пойманной в июне) на материалах 1985–2010 гг. (после смены доминантных поколений горбуши на Западной Камчатке) прослеживаются достоверные тренды снижения длины тела. По массе тела достоверные негативные тренды не обнаружены.

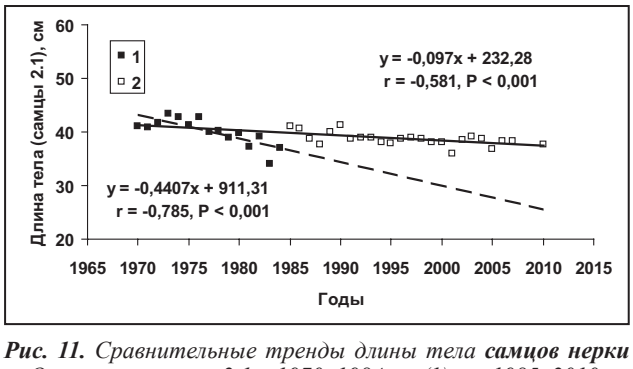


Рис. 11. *Сравнительные тренды длины тела* ***самцов нерки*** *р. Озерная возраста 2.1 в 1970–1984 гг. (1) и в 1985–2010 гг. (2), см*

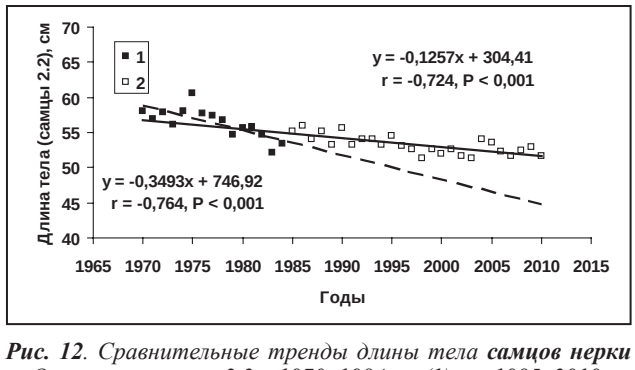


Рис. 12*. Сравнительные тренды длины тела* ***самцов нерки*** *р. Озерная возраста 2.2 в 1970–1984 гг. (1) и в 1985–2010 гг. (2), см*

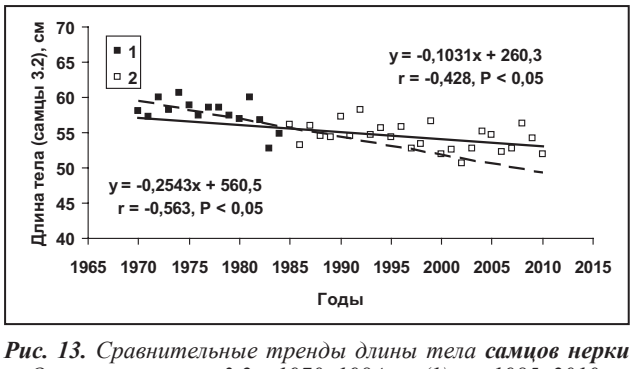


Рис. 13. *Сравнительные тренды длины тела* ***самцов нерки*** *р. Озерная возраста 3.2 в 1970–1984 гг. (1) и в 1985–2010 гг. (2), см*

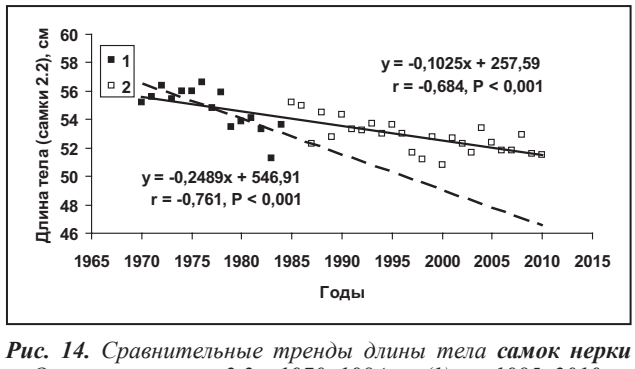


Рис. 14. *Сравнительные тренды длины тела* ***самок нерки*** *р. Озерная возраста 2.2 в 1970–1984 гг. (1) и в 1985–2010 гг. (2), см*

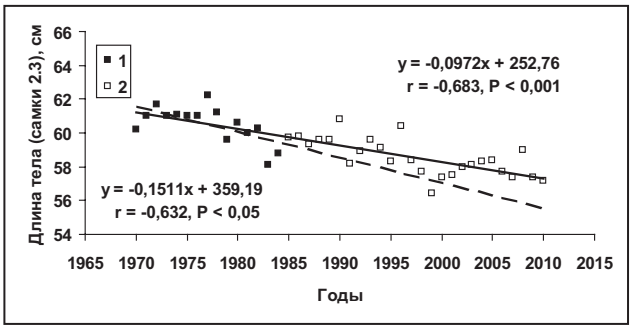


Рис. 15. *Сравнительные тренды длины тела* ***самок нерки*** *р. Озерная возраста 2.3 в 1970–1984 гг. (1) и в 1985–2010 гг. (2), см*

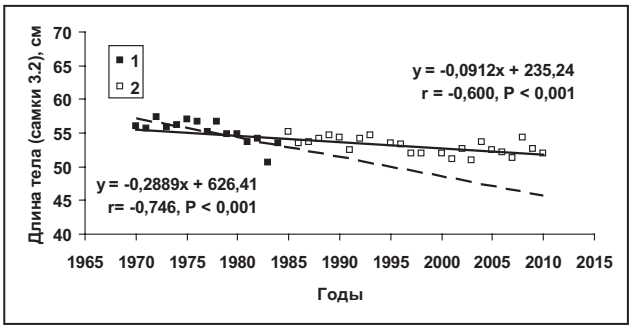


Рис. 16. *Сравнительные тренды длины тела* ***самок нерки*** *р. Озерная возраста 3.2 в 1970–1984 гг. (1) и в 1985–2010 гг. (2) (убрали 1994 г.), см*

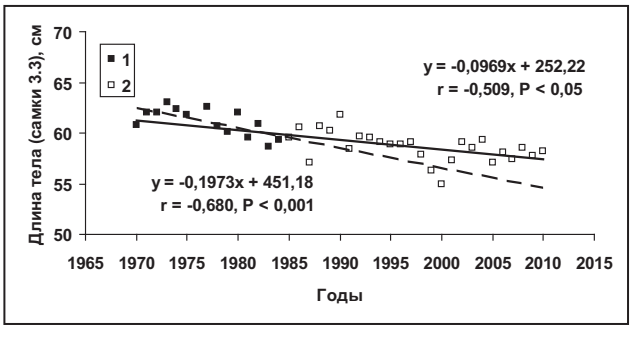


Рис. 17. *Сравнительные тренды длины тела* ***самок нерки*** *р. Озерная возраста 3.3 в 1970–1984 гг. (1) и в 1985–2010 гг. (2), см*

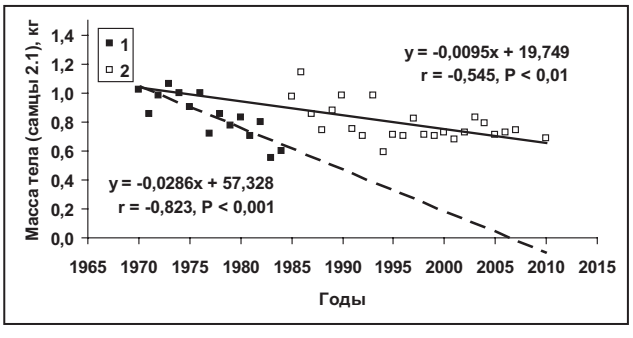


Рис. 18. *Сравнительные тренды массы тела* ***самцов нерки*** *р. Озерная возраста 2.1 в 1970–1984 гг. (1) и в 1985–2010 гг. (2), кг*

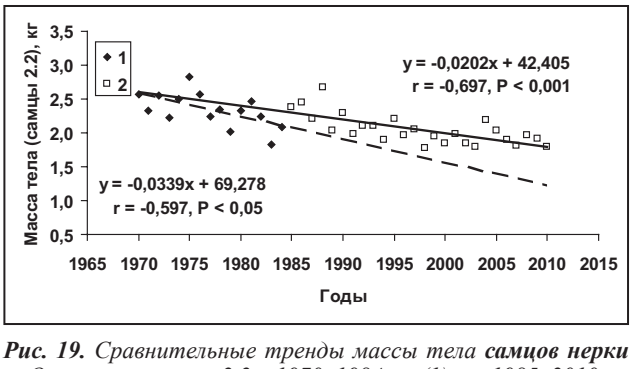


Рис. 19. *Сравнительные тренды массы тела* ***самцов нерки*** *р. Озерная возраста 2.2 в 1970–1984 гг. (1) и в 1985–2010 гг. (2), кг*

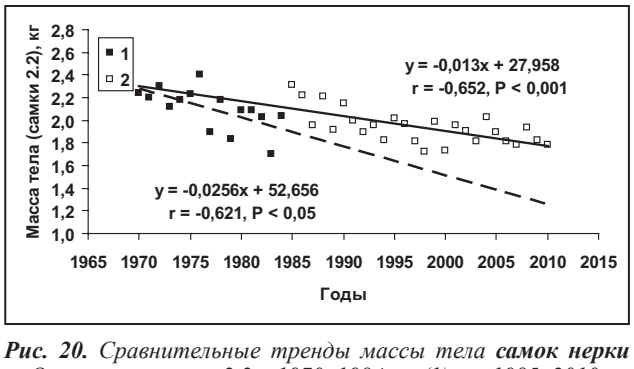


Рис. 20. *Сравнительные тренды массы тела* ***самок нерки*** *р. Озерная возраста 2.2 в 1970–1984 гг. (1) и в 1985–2010 гг. (2), кг*

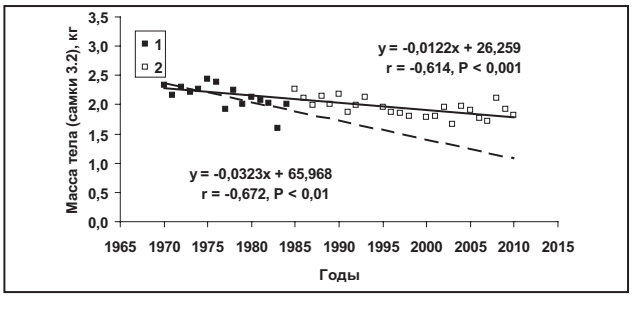


Рис. 21. *Сравнительные тренды массы тела* ***самок нерки*** *р. Озерная возраста 3.2 в 1970–1984 гг. (1) и в 1985–2010 гг. (2) (убрали 1994 г.), кг*

Выявленные негативные тренды наблюдаются как в отдельных возрастных группах, так и при объединении данных по всем возрастным группам (табл. 3). К сожалению, по нерке р. Камчатка нет возможности рассмотреть материалы до 1985 г., как это было сделано выше по нерке р. Озерная, т. к. адекватные материалы, относящиеся к данному периоду, по нерке р. Камчатка имеются, начиная с 1978 г. (см. гл. 2 «Материалы и методы исследований»), а этот ряд слишком короток для достоверных сравнений.

Обращает на себя внимание (табл. 3), что достоверные тренды всегда встречаются в самых многочисленных возрастных группах 1.3 и 2.3 и, значительно реже, во второстепенных (исключение – рыбы возраста 0.4, где тренды отмечены как у самцов, так и у самок).

Если сравнивать с неркой р. Озерная (табл. 2), то негативные тренды у нерки р. Камчатка выражены в меньшей мере (табл. 3). Последнее, не исключено, прежде всего связано с тем, что нерка р. Озерная в массе идет на нерест значительно позже (конец июля – начало сентября), чем ранняя нерка р. Камчатка (в июне), что позволяет, например, горбуше сильнее влиять на конечные размеры тела особей озерновской нерки в год нерестовой миграции. С другой стороны, не исключено, что меньшая выраженность негативных трендов может быть связана и с тем, что нерка р. Камчатка имеет сложную популяционную структуру и рыбы отдельных популяций заметно различаются размерами и массой тела (Бугаев, 1995а).

Материалы по длине и массе тела поздней нерки р. Камчатка в отдельные годы собирались не достаточно регулярно, поэтому для межгодовых сравнений они менее пригодны, и их мы не использовали.

Рис. 22–29 иллюстрируют некоторые ситуации, представленные в табл. 3. Обращает на себя внимание, что на рис. 22–29 явно выделяются два субпериода 1985–1994 и 1995–2010 гг., которые можно описать собственными линиями регрессии, но это не входит сейчас в задачу наших исследований. Примечательно то, что у нерки р. Озерная (рис. 7–21) подобные субпериоды не выделяются. Напомним, что у нерки р. Камчатка в 1995–2010 гг. в целом наблюдались значительно более высокие численности, по сравнению с предыдущим периодом 1985–1994 гг. (рис. 205, 244).

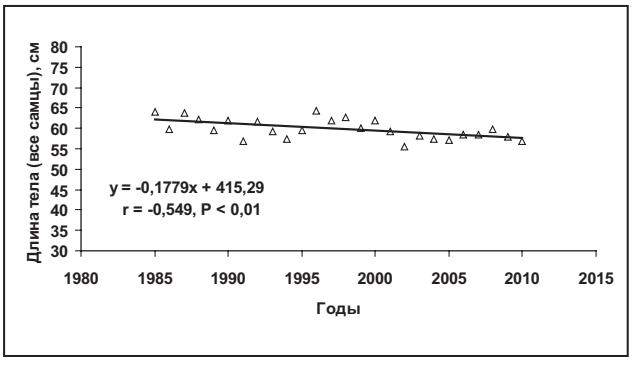


Рис. 22. *Тренд изменений длины тела* ***самцов нерки*** *р. Камчатка всех возрастных групп в 1985–2010 гг., см*

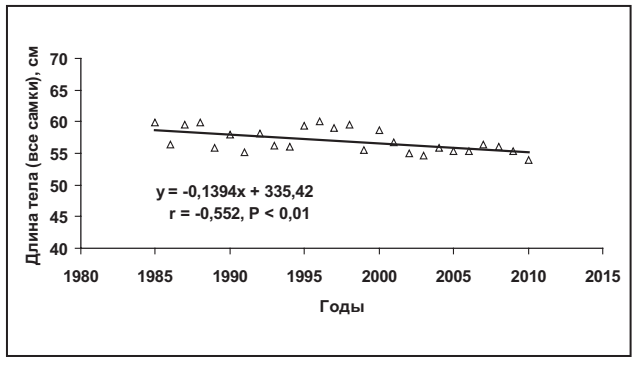


Рис. 23. *Тренд изменений длины тела* ***самок нерки*** *р. Камчатка всех возрастных групп в 1985–2010 гг., см*

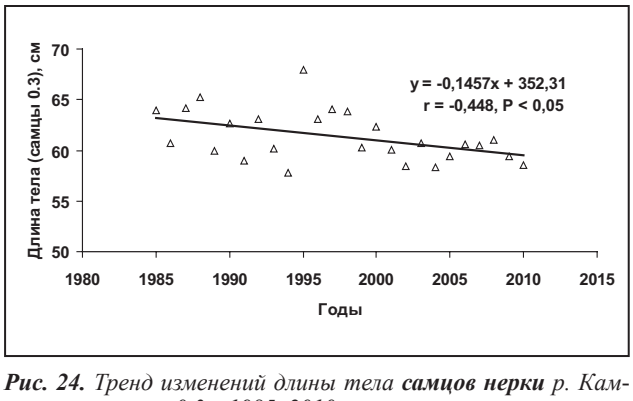


Рис. 24. *Тренд изменений длины тела* ***самцов нерки*** *р. Камчатка возраста 0.3 в 1985–2010 гг., см*

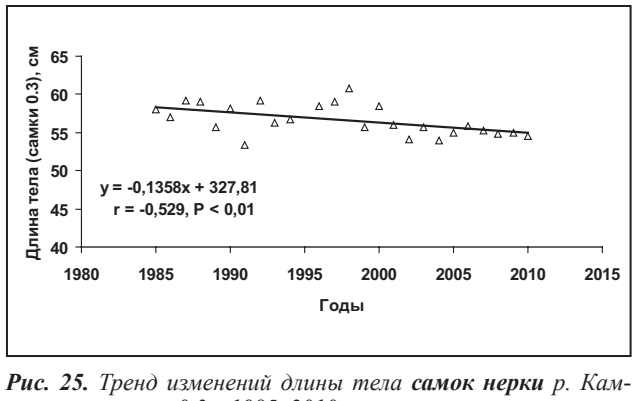


Рис. 25. *Тренд изменений длины тела* ***самок нерки*** *р. Камчатка возраста 0.3 в 1985–2010 гг., см*

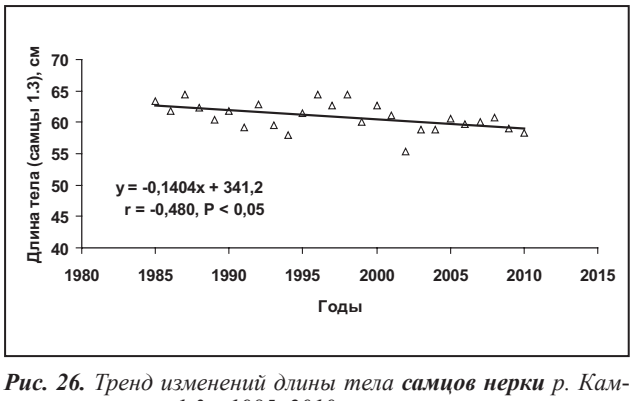


Рис. 26. *Тренд изменений длины тела* ***самцов нерки*** *р. Камчатка возраста 1.3 в 1985–2010 гг., см*

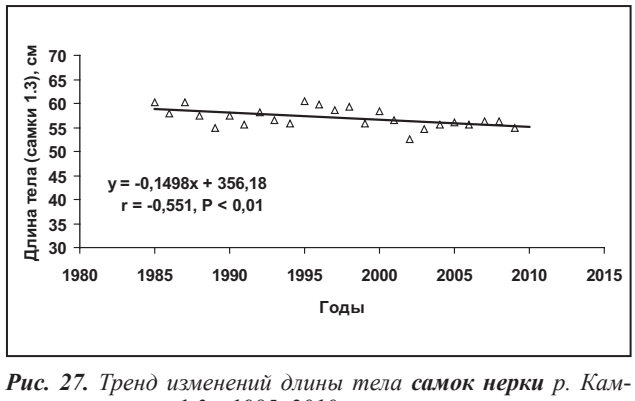


Рис. 27. *Тренд изменений длины тела* ***самок нерки*** *р. Камчатка возраста 1.3 в 1985–2010 гг., см*

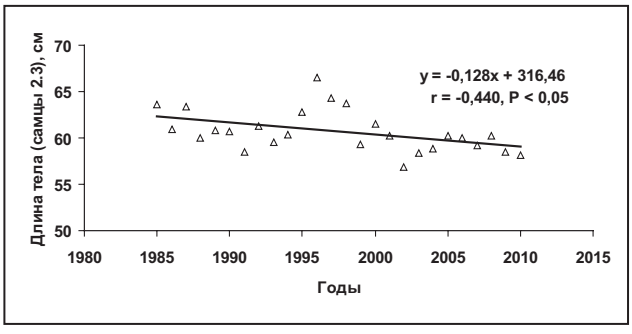


Рис. 28. *Тренд изменений длины тела* ***самцов нерки*** *р. Камчатка возраста 2.3 в 1985–2010 гг., см*

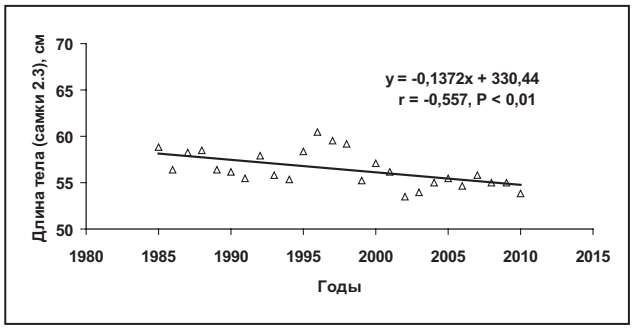


Рис. 29. *Тренд изменений длины тела* ***самок нерки*** *р. Камчатка возраста 2.3 в 1985–2010 гг., см*

Таблица 3. *Тренды длины и массы тела нерки р. Камчатка раннего хода в 1985–2010 гг. (по возрастным группам)*

Возраст	Годы	Длина тела, см		Масса тела, кг	
		Самцы	Самки	Самцы	Самки
Все возр.	1985–2010	r = -0,549**, n = 26	r = -0,552**, n = 26	r = -0,323, n = 26	r = -0,271, n = 26
0.3	1985–2010	r = -448*, n = 26	r = -0,529**, n = 25	r = -0,177, n = 26	r = -0,153, n = 25
0.4	1985–2010	r = -0,573**, n = 18	r = -0,482*, n = 22	r = -0,300, n = 19	r = -0,055, n = 22
1.2	1985–2010	r = +0,280, n = 22	r = -0,546*, n = 13	r = +0,390, n = 22	r = -0,281, n = 13
1.3	1985–2010	r = -0,480*, n = 26	r = -0,551**, n = 26	r = -0,204, n = 26	r = -0,293, n = 26
1.4	1985–2010	r = -0,153, n = 23	r = -0,329, n = 25	r = -0,105, n = 23	r = +0,010, n = 26
2.2	1985–2010	r = -0,261, n = 26	r = -0,245, n = 21	r = +0,036, n = 26	r = +0,077, n = 21
2.3	1985–2010	r = -0,440*, n = 26	r = -0,557**, n = 26	r = -0,089, n = 26	r = -0,235, n = 26
2.4	1985–2010	r = -0,576**, n = 24	r = -0,369, n = 24	r = -0,370, n = 23	r = +0,036, n = 34

Примечание. r – значение коэффициента корреляции; n – число лет наблюдений; P – достоверность: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$.

Как свидетельствует анализ рис. 7–29, фактические характеристики нерки рр. Озерная и Камчатка в отдельные годы могут довольно значительно отклоняться от приведенных линий регрессии. Мы предполагаем, что на это имеются также причины, связанные с более короткими закономерными изменениями условий жизни в море, что неоднократно дискутировалось ранее (Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007а; Бугаев и др., 2009; Бугаев, 2010а), а в этой работе рассмотрено в главе 2 «Материалы и методы исследований» и главе 3 «Периодичности в межгодовых изменениях размеров и численности тихоокеанских лососей».

ГЛАВА 5
Биология и структура стад азиатской нерки (на основе географической изменчивости показателей половозрелых рыб)

5.1. Возрастной состав

Как показали исследования, синтез и обобщение имеющейся информации по анадромной азиатской нерке (Бугаев, 1995a), в озерах молодь нерки живет преимущественно 1–2 года (реже 3–4 и, как редчайшее исключение, 5–6); из речных бассейнов, где нет озер со средними глубинами более 13–18 м, нерка может скатываться даже сеголетками – в возрасте 0+. В море нерка обычно проводит 3 года, реже – 2–4, очень редко – 1 и, как исключение, – 5. В озерах (со средними глубинами более 15–18 м) обитают такие виды зоопланктона, которые присутствуют в их пелагиали круглогодично, что благоприятно для нагула молоди нерки (Куренков, 1978a, 2005).

Имеются сведения о влиянии численности западно- и восточнокамчатской горбуши на численность, возрастную структуру и биологические показатели ряда локальных стад нерки Азии (Крогиус, 1960, 1965; Бугаев, 1995a; Bugaev et al., 1996, 2001; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2007a; Антонов и др., 2007a-b; и др.) и Северной Америки (Ruggerone et al., 2003; Ruggerone, Nielsen, 2004, 2009; и др.).

Изучение биологических характеристик нерки на Камчатке в настоящее время имеет перспективы при анализе материалов по двум периодам: до 1984 г. включительно и с 1985 г. и по настоящее время, т. к. западнокамчатская горбуша, начиная с 1985 г., изменила год возврата многочисленных (доминантных) поколений с нечетных лет на четные (Бугаев, 1995a, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2007a; 2009; Антонов и др., 2007a-b; Бугаев, 2010a; и др.),

При сравнительном анализе биологических показателей рыб в зависимости от географического места расположения нерестовых водоемов автор намеренно не использовал некоторые архивные материалы по нерке за более ранние годы (до 1984 г. включительно). Таким образом, в настоящей работе, в зависимости от динамики численности камчатской горбуши, использованы материалы по азиатской нерке, относящиеся только к одному периоду, который начался в 1985 г. и продолжается по настоящее время.

Нерка западного побережья Камчатки, за исключением стад рр. Озерная и Палана, скатывается в море преимущественно годовиками, реже сеголетками и еще реже – двухгодовиками (Bugaev, 1989; Бугаев, 1991b, 1992a, 1995a; Бугаев и др., 2002c; Bugayev, 2002b). В большинстве рек Западной Камчатки нерка не достигает высокой численности, но в уловах встречается стабильно. Все стада нерки этого побережья, кроме нерки р. Озерная, относятся к второстепенным и в совокупности, в многолетнем плане, составляют порядка 5–15 % от всей численности данного вида, добываемого на Западной Камчатке.

Стада нерки восточного побережья, за исключением популяции р. Камчатка, относятся к второстепенным и составляют до 5–20 % от всей численности нерки, добываемой на Восточной Камчатке. Стада второго плана на Восточной Камчатке в целом имеют более сложную возрастную структуру (Bugaev, 1989; Бугаев, 1991b, 1992a, 1995a; Бугаев и др., 2007b). Последнее объясняется наличием здесь бóльшего числа озер, чем на Западной Камчатке, что в совокупности с необходимыми глубинами в озерах является определяюще важным для нагула молоди и формирования численности именно этого вида (Foerster, 1968; Burgner, 1991; Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; Куренков, 1978a, 2005; Бугаев, Кириченко, 2008; и др.).

Как видно из табл. 4, нерка из рассматриваемых водоемов Азии в ряде случаев имеет достаточно характерную, но различающуюся возрастную структуру. Прежде всего отмечаются локальные стада, где трудно выделить одну-две доминирующие группы (хотя в отдельные годы и можно). Обычно это реки, где молодь нагуливается в озерах (или преимущественно в озерах) и проводит 2–3 года и более в пресной воде – р. Лиственничная (оз. Лиственничное), р. Паратунка (оз. Дальнее), р. Авача (оз. Авачинское, оз. Медвежье), р. Саранная (оз. Саранное), р. Гаванка (оз. Гаванское), р. Ладыгинка (оз. Ладыгинское).

Затем следует группа локальных стад, где в основном (чаще) преобладают рыбы, нагуливающиеся в озерах 1–2 года (табл. 4): р. Маламваям, р. Култушная (оз. Илир-Гытхын), р. Пахача (оз. Потат-Гытхын), р. Южная Импука, р. Северная Импука, р. Апука (оз. Ватыт-Гытхын), лим. Северный, бух. Шлюпочная, лаг. Мачевна, р. Ильпивеем, р. Хатырка, озерно-речная система Мейныпильгын, оз. Кайпыльгин, лаг. Орианда, лаг. Кэйнгыпильгын, р. Туманская, р. Беттобу (о-в Шумшу), озерно-речная система Зеркальное (о-в Парамушир).

Популяция р. Ананапыльген (оз. Лагуна Анана), где однажды уже отмечали задержку молоди нерки в пресной воде до 5–6 лет (Бугаев, 1995a), в отдельные годы может быть ближе к первой группе водоемов, а в другие – ко второй. Это же в полной мере относится и к нерке из оз. Сеутакан и Аччен. Рыбы из лагуны Амаам также пока занимают промежуточное положение между двумя вышеназванными группами (табл. 4).

Третью группу составляют локальные стада, где по материалам за несколько лет явно преобладают рыбы с одним пресноводным годом жизни (также встречаются скатившиеся сеголетками, двухгодовиками, трехгодовиками). На Западной Камчатке – это популяции от р. Хайрюзова до р. Большая (включительно); на восточной – рр. Жупанова, Хайлюля, Ивашка, Русакова, Дранка, Карага, Тымлат, Кичига, Авьяваям, Укэлаят. Из названных рек в отдельные годы выделяются популяции, где происходил очень высокий возврат рыб в возрасте 0.3 от ската сеголетками – рр. Хайлюля, Ивашка, Дранка (все высокие возвраты произошли в 2003 г. – от нереста 1999 г.). Примечательно, что значительная часть рыб поколения 1999 г. вернулась в р. Хайлюля в 2004 г. в возрасте 0.4 (табл. 4).

Пока не ясно, к какой группе, преимущественно из-за коротких рядов наблюдений и небольших объемов материала, отнести нерку р. Столбовая (1.3) и р. Емет (2.3, 3.4).

В данном разделе книги не рассматривается подробно возрастная структура нерки р. Камчатка, т. к. принципы ее формирования в настоящее время хорошо известны (Бугаев, 1978, 1983, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; и др.): она определяется соотношением численности локальных стад и группировок локальных стад нерки 2-го порядка (имеющих различный возраст созревания особей) в бассейне этой реки.

Как свидетельствуют литературные данные (Foerster, 1968; Burgner, 1991; Bugaev, 1989; Бугаев, 1991b, 1992a, 1995a; Бугаев и др., 2002c, 2007b; и др.) и как наглядно видно из табл. 4, для нерки вряд ли вообще можно говорить о влиянии широты места расположения водоема воспроизводства (рис. 4) на специфику ее возрастной структуры. Главной причиной, формирующей разнообразный возрастной состав покатников, является наличие в речных бассейнах озер, отличающихся по своим морфологическим характеристикам (глубинам, площадям, рельефу озерных котловин), сезонному ходу температуры воды и видовому составу зоопланктона в них, потребляемого молодью нерки в качестве приоритетного корма.

Но, по предварительным результатам исследований (Бугаев, 1995a), географическое место расположения водоема у азиатской нерки может оказывать определенное влияние на длину и массу тела половозрелых рыб – в более северных районах особи крупнее (Никольский, 1974a). Последнее наглядно удалось показать только на длине тела рыб, т. к. автор в тот период не располагал необходимыми сведениями по массе тела особей из всех рассматриваемых водоемов. В настоящее время накопленные материалы позволяют вновь обсудить вопрос о влиянии широты места расположения района воспроизводства нерки на некоторые биологические показатели половозрелых рыб более подробно.

5.2. Длина и масса тела, плодовитость

В табл. 5–7 приведены ежегодные (по некоторым водоемам средние многолетние) данные о длине, массе тела и плодовитости нерки рассматриваемых стад Западной и Восточной Камчатки, Корякского нагорья, Восточной Чукотки, о-ва Беринга и северных Курильских о-вов, а в табл. 8 – только средние вышеназванные показатели из табл. 5–7 и уже опубликованных источников по другим районам воспроизводства азиатской нерки (Восточная Чукотка). Причем, из всего разнообразия собранных материалов при составлении табл. 8 и расчета средних значений по длине и массе тела в нее были включены только те популяции, по которым имеется, как минимум, три года наблюдений и более.

Но при характеристике абсолютной плодовитости пришлось сделать некоторые исключения (Бугаев и др., 2007b) (табл. 8), т. к. это более редко оцениваемый показатель, чем длина и масса тела особей (для сбора материалов по плодовитости рыб не всегда есть условия). В частности, по плодовитости нерки р. Хайрюзова, р. Авьяваям, бух. Шлюпочная пришлось ограничиться одним годом, а р. Саранная (о-в Беринга), р. Кичига и р. Ананапыльген (Ананаваям) – двумя. По нерке р. Лиственничная и лаг. Амаам материалов по плодовитости не было вообще (табл. 8). По удачному стечению обстоятельств, по плодовитости нерки Чукотки данные оказались не такими скудными, как по длине и массе рыб: по бассейну р. Сеутакан – за 1995–1996 гг. (среднее – 5 331 шт. икринок), а оз. Аччен – 1985–1987 и 1996 гг. (среднее – 5 705 шт. икринок) (Макоедов и др., 2000).

Как свидетельствуют результаты корреляционного анализа, представленного в табл. 9, длина, масса тела и абсолютная плодовитость нерки от р. Лиственничная до оз. Аччен высокодостоверно положительно изменяются в зависимости от широты места расположения устьев рек: рыбы высоких широт имеют более высокие показатели, чем низких (рис. 4–8) (Никольский, 1974b). Это вполне согласуется с правилом Бергмана: «В пределах вида или достаточно однородной группы близких видов животные с более крупными размерами тела встречаются в более холодных областях (Риклефс, 1979)».

В проведенной работе (Бугаев и др., 2007b) в использовании материалов по длине и массе тела было сделано только исключение для нерки бассейна р. Сеутакан (оз. Сеутакан) и оз. Аччен – в связи с их расположением на самом севере рассматриваемого региона (рис. 4). По этим стадам в современный период динамики численности камчатской горбуши (с 1985 г. и по настоящее время) имелись необходимые сведения только за 1996 г. По данным исследователей (Макоедов и др., 2000), длина (масса) тела самцов нерки оз. Сеутакан в 1996 г. составила:

самцов – 72,8 см (4,858 кг), самок – 65,4 см (3,662 кг); оз. Аччен: самцов – 70,6 см (4,867 кг), самок – 63,3 см (3,533 кг).

В отличие от Восточной Камчатки, у нерки Западной Камчатки (от р. Озерной до р. Палана) связь между широтой расположения устья реки и биологическими показателями рыб низкая и недостоверная; в случае плодовитости она носит даже отрицательный характер (табл. 9).

При расчете этих корреляций, при анализе распределения точек на графиках, было подмечено, что наибольшие уклонения у нерки Западной Камчатки испытывают точки с низкими показателями, относящиеся к нерке из р. Палана. Известно (Бугаев, 1995а), что нерка этой реки по динамике численности значительно отклоняется от нерки всех более южных рек. Более того, стадо нерки р. Палана – единственное из исследованных стад Камчатского п-ва, подвержено циклическим колебаниям, подобным изменениям численности горбуши (Bugayev, 2002b; Бугаев и др., 2002b). Таким образом, приведенные данные свидетельствуют об особом статусе нерки этого стада среди других стад нерки Западной Камчатки.

Удаление из анализа характеристик стада нерки р. Палана сразу же подняло значения коэффициентов корреляции, относящихся к размерно-массовым характеристикам рыб (табл. 9, см. Западная Камчатка без р. Палана). Несмотря на то, что на имеющихся материалах эти связи недостоверны, есть все основания предполагать, что в дальнейшем (с включением в анализ большего числа рек) будет доказана слабая достоверная положительная зависимость увеличения размерно-массовых характеристик рыб в более северных реках (без нерки р. Палана). Значительной связи между широтой расположения устьев рек и плодовитостью у западнокамчатской нерки и в этом случае не обнаружено.

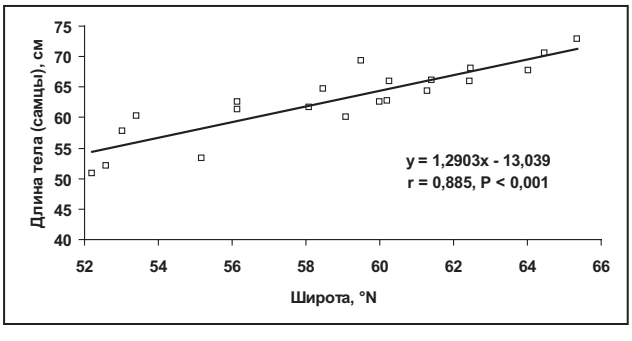


Рис. 30. *Изменения длины тела* ***самцов нерки*** *Восточной Камчатки, Корякского нагорья, Анадырского залива и о-ва Беринга в зависимости от географической широты расположения устья реки, см*

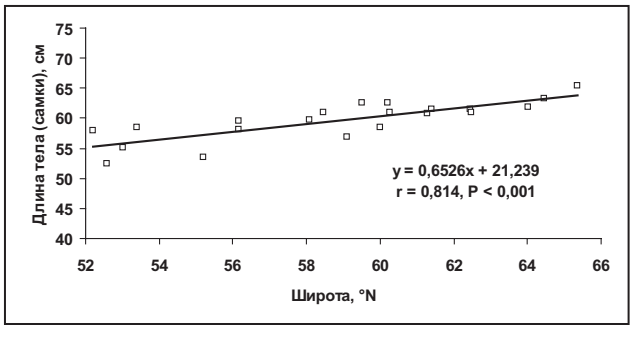


Рис. 31. *Изменения длины тела* ***самок нерки*** *Восточной Камчатки, Корякского нагорья, Анадырского залива и о-ва Беринга в зависимости от географической широты расположения устья реки, см*

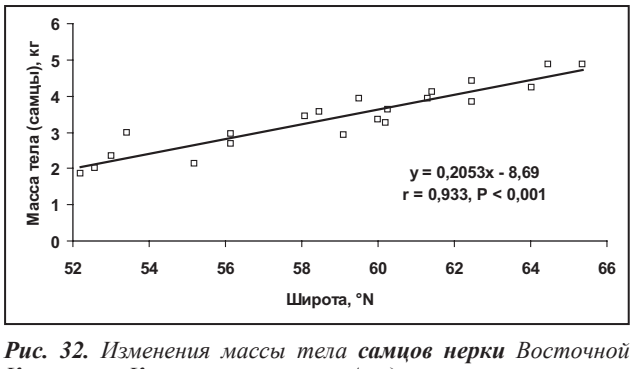


Рис. 32. *Изменения массы тела* ***самцов нерки*** *Восточной Камчатки, Корякского нагорья, Анадырского залива и о-ва Беринга в зависимости от географической широты расположения устья реки, кг*

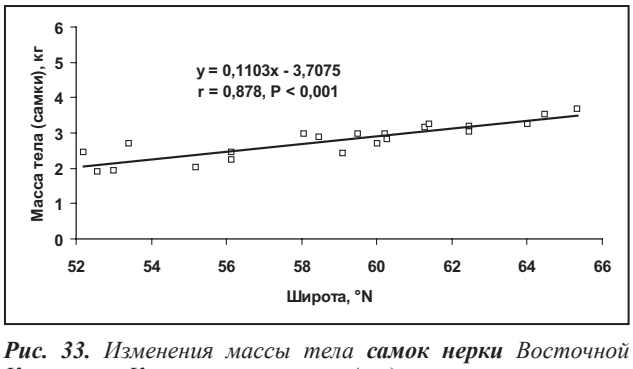


Рис. 33. *Изменения массы тела* ***самок нерки*** *Восточной Камчатки, Корякского нагорья, Анадырского залива и о-ва Беринга в зависимости от географической широты расположения устья реки, кг*

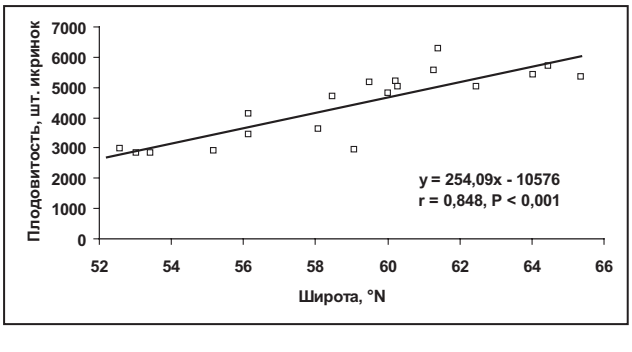


Рис. 34. *Изменения абсолютной плодовитости* ***самок нерки*** *Восточной Камчатки, Корякского нагорья, Анадырского залива и о-ва Беринга в зависимости от географической широты расположения устья реки, шт. икринок*

Таблица 4. *Возрастной состав нерки охотоморского побережья, Западной и Восточной Камчатки, Корякского нагорья, Восточной Чукотки, о-ва Беринга и северных Курильских о-вов , %*

Водоем	Год	0.2	**0.3**	0.4	0.5	1.1	1.2	**1.3**	1.4	1.5	2.1	2.2	**2.3**	2.4	3.1	3.2	**3.3**	3.4	Число рыб
Р. Охота	1983	–	–	–	–	–	12,1	**65,7**	1,0	–	–	4,0	**16,2**	1,0	–	–	–	–	99[6]
–//–	1999	–	–	–	–	–	8,7	**85,9**	–	–	–	0,7	**4,0**	–	–	–	**0,7**	–	149[6]
Р. Кухтуй	1983	–	–	–	–	–	–	**68,0**	1,0	–	–	8,0	**15,0**	–	–	–	**1,0**	–	100[6]
Р. Ола	1995–2002	–	–	–	–	–	6,4	**35,5**	0,1	–	–	8,1	**46,6**	–	–	1,2	**2,1**	–	–[6]
Р. Иня	1986	–	–	–	–	2,8	14,3	**8,6**	–	–	45,7	22,9	**2,8**	–	2,8	–	–	–	35[6]
–//–	2000	–	–	–	–	1,7	12,7	**–**	0,8	–	19,5	49,1	**0,9**	–	5,9	9,3	–	–	118[6]
Р. Наяхан (оз. Нерка)	1984	–	–	–	–	–		**3,7**	–	–	–	1,9	**90,7**	–	–	–	**3,7**	–	54[6]
Р. Гижига	2001	–	–	–	–	–	7,7	**76,9**	–	–	–	–	**15,4**	–	–	–	–	–	13[11]
–//–	2002	–	–	–	–	–	20,0	**60,0**	–	–	–	20,0	**–**	–	–	–	–	–	10[11]
Р. Палана	1994–2001	–	–	–	–	–	1,3	**9,6**	0,1	–	–	14,7	**69,0**	1,1	–	0,6	**3,5**	0,1	–
Р. Тигиль	1981	–	**7,9**	–	–	–	–	**78,9**	5,3	–	–	–	**7,9**	–	–	–	–	–	38
Р. Хайрюзова	1984	–	**3,8**	–	–	–	–	**92,8**	0,7	–	–	–	**1,7**	–	–	–	–	–	292
–//–	1986	–	**3,1**	1,0	–	–	1,1	**86,5**	–	–	–	–	**8,3**	–	–	–	–	–	96
–//–	1989	–	**3,8**	–	–	–	–	**92,3**	–	–	–	–	**1,9**	–	–	–	–	–	52
–//–	1993	–	**6,1**	1,0	–	–	7,1	**75,7**	2,0	–	–	1,0	**7,1**	–	–	–	–	–	99
–//–	1994	–	**3,4**	–	–	–	1,3	**89,2**	–	–	–	–	**5,4**	–	–	–	–	–	148
Р. Ича	1986	–	–	–	–	–	–	**94,2**	–	–	–	–	**3,9**	1,9	–	–	–	–	51
–//–	1989	–	**9,9**	2,2	–	–	–	**70,3**	7,7	–	–	1,1	**8,8**	–	–	–	–	–	91
–//–	1992	–	**0,9**	–	–	–	–	**92,5**	–	–	–	–	**6,6**	–	–	–	–	–	106
–//–	1993	–	–	–	–	–	–	**90,7**	–	–	–	–	**9,3**	–	–	–	–	–	162
–//–	1995	–	**17,5**	–	–	–	–	**42,1**	–	–	–	–	**40,4**	–	–	–	–	–	57
–//–	1996	–	**5,0**	–	–	–	–	**95,0**	–	–	–	–	**–**	–	–	–	–	–	100
–//–	1997	–	**0,8**	3,8	–	–	10,7	**60,2**	6,9	–	–	0,8	**16,0**	0,8	–	–	–	–	131
–//–	1998	–	**0,8**	–	–	–	5,8	**90,9**	–	–	–	–	**2,5**	–	–	–	–	–	121
Р. Крутогорова	1992	–	–	–	–	–	1,9	**92,3**	–	–	–	–	**5,8**	–	–	–	–	–	52
–//–	1994	–	**16,0**	–	–	–	–	**76,0**	8,0	–	–	–	**–**	–	–	–	–	–	25
–//–	1995	–	**2,0**	–	–	–	1,4	**55,6**	16,2	–	–	1,0	**7,1**	3,0	–	–	**1,0**	–	99
–//–	1996	–	**2,7**	1,4	–	–	4,1	**90,4**	–	–	–		**–**	1,4	–	–	–	–	73
–//–	1997	–	**1,0**	1,0	–	–	14,1	**69,7**	3,0	–	–	5,1	**5,1**	1,0	–	–	–	–	99
–//–	1998	–	**3,1**	–	–	–	2,0	**92,9**	1,0	–	–	–	**1,0**	–	–	–	–	–	98
–//–	1999	2,2	**29,8**	1,1	–	–	5,3	**60,5**	1,1	–	–	–	**–**	–	–	–	–	–	94
Р. Воровская	1965	–	**4,0**	–	–	–	1,0	**77,8**	8,1	–	–	2,0	**7,1**	–	–	–	–	–	99
–//–	1988	–	**3,6**	–	–	–	0,9	**88,3**	2,7	–	–	–	**3,6**	0,9	–	–	–	–	111
–//–	1989	–	**3,1**	–	–	–	–	**34,8**	7,8	–	1,5	1,6	**45,3**	–	–	1,6	**4,7**	–	64
–//–	1990	–	–	–	–	–	–	**68,5**	2,2	–	–	–	**28,3**	1,0	–	–	–	–	184
–//–	1993	–	**2,4**	–	–	–	–	**62,1**	7,3	–	–	0,8	**22,6**	0,8	–	–	**0,4**	–	124
–//–	1994	–	**2,2**	1,4	–	–	1,4	**28,8**	4,3	–	–	–	**61,9**	–	–	–	–	–	139
–//–	1995	–	–	3,4	–	–	13,6	**37,3**	28,8	–	–	5,1	**6,8**	3,4	–	1,6	–	–	59
–//–	1996	–	**12,8**	–	–	–	–	**51,3**	2,6	–	–	–	**28,2**	2,6	–	–	**2,5**	–	39
–//–	1998	–	–	–	–	–	–	**72,0**	–	–	–	12,0	**12,0**	4,0	–	–	–	–	25
Р. Кихчик	1931	–	**7,9**	6,3	–	–	3,2	**52,4**	23,8	1,6	–	–	**4,8**	–	–	–	–	–	63
–//–	1989	–	**5,3**	8,0	–	–	4,0	**58,7**	20,0	–	–	–	**2,7**	1,3	–	–	–	–	75
–//–	1992	–	–	–	–	–	1,9	**88,5**	5,8	–	–	–	**3,8**	–	–	–	–	–	52

Водоем	Год	0.2	**0.3**	0.4	0.5	1.1	1.2	**1.3**	1.4	1.5	2.1	2.2	**2.3**	2.4	3.1	3.2	**3.3**	3.4	Число рыб
Р. Кихчик	1993	–	**2,7**	–	–	–	–	**96,0**	–	–	–	–	**1,3**	–	–	–	**–**	–	149
–//–	1996	–	**1,0**	–	–	–	3,1	**91,8**	3,1	–	–	–	**1,0**	–	–	–	**–**	–	98
–//–	1997	–	**1,1**	4,2	–	–	20,0	**53,6**	12,6	–	–	4,2	**3,2**	1,1	–	–	**–**	–	95
–//–	1998	–	**–**	1,1	–	–	3,2	**78,7**	5,3	–	–	–	**11,7**	–	–	–	**–**	–	94
Р. Утка	1965	–	**26,8**	1,2	–	–	1,2	**65,9**	4,9	–	–	–	**–**	–	–	–	**–**	–	82
Р. Большая (ранняя)	1986–1999	–	**5,1**	0,9	–	0,3	3,1	**46,3**	12,8	–	–	1,1	**25,8**	4,4	–	–	**0,2**	–	–[9]
Р. Большая (поздняя)	1986–1999	1,3	**8,2**	1,4	0,1	0,2	5,1	**68,4**	7,9	0,1	+	0,8	**6,0**	0,3	–	0,1	**0,1**	+	–[9]
Р. Озерная	1985–1999	–	**–**	–	–	0,1	0,5	**1,8**	+	–	1,0	24,3	**55,6**	1,6	0,1	4,5	**10,1**	0,2	–[10]
Р. Лиственничная*	1980	–	**–**	–	–	–	2,1	**–**	–	–	6,4	21,3	**19,1**	2,1	2,1	8,5	**32,0**	4,3	471
–//–	1984	–	**–**	–	–	–	–	**–**	6,1	–	4,1	6,1	**83,7**	–	–	–	**-**	–	491
–//–	1999	–	**–**	–	0,7	–	–	**5,4**	–	–	0,7	4,1	**66,1**	–	1,4	2,0	**18,9**	0,7	148
–//–	2000	–	**4,8**	–	–	–	4,8	**–**	–	–	4,8	9,5	**33,3**	–	9,5	14,3	**19,0**	–	21
–//–	2004	0,4	**0,4**	0,8	–	–	32,1	**9,4**	1,6	–	8,2	26,6	**1,6**	11,4	5,5	1,6	**–**	0,4	255
Р. Паратунка*	1999	0,2	**1,4**	–	–	–	0,4	**9,5**	–	–	3,4	9,3	**15,3**	0,8	8,3	14,7	**31,5**	0,4	504
–//–	2000	–	**0,7**	0,7	–	–	0,7	**10,3**	5,9	–	–	40,5	**5,9**	0,7	–	32,4	**0,7**	–	136
–//–	2002	–	**–**	–	–	–	18,6	**3,5**	0,9	–	0,9	27,4	**–**	–	1,8	44,2	**0,9**	–	113
–//–	2003	–	**–**	–	–	–	2,0	**18,1**	–	–	4,0	44,0	**16,0**	–	–	12,0	**4,0**	–	50
Р. Авача	1988	–	**–**	–	–	–	0,7	**8,8**	0,7	–	–	37,7	**31,8**	–	–	19,6	**0,7**	–	148
–//–	1989	–	**–**	–	–	–	2,3	**3,9**	–	–	–	26,7	**58,6**	–	–	2,3	**6,2**	–	307
–//–	1990	–	**–**	–	–	–	0,5	**3,8**	–	–	0,5	12,4	**70,4**	0,5	–	2,4	**9,5**	–	210
–//–	1992	–	**–**	–	–	–	12,3	**12,3**	–	–	–	24,5	**41,5**	–	–	6,6	**2,8**	–	106
–//–	1993	–	**–**	–	–	3,0	3,0	**3,0**	–	–	–	24,2	**30,4**	–	–	30,3	**6,1**	–	33
–//–	1994	–	**–**	–	–	–	2,3	**4,7**	–	–	–	68,6	**17,4**	–	–	4,7	**2,3**	–	86
–//–	1995	–	**–**	–	–	–	0,9	**11,2**	–	–	–	20,6	**56,1**	–	–	9,3	**1,9**	–	107
–//–	1996	2,0	**2,0**	–	–	–	1,0	**5,9**	2,0	–	–	43,5	**23,8**	–	–	7,9	**11,9**	–	101
–//–	1997	–	**–**	–	–	–	7,3	**12,2**	–	–	–	17,1	**56,1**	–	–	2,4	**4,9**	–	41
–//–	1998	–	**–**	–	–	–	9,1	**3,0**	–	–	–	59,6	**15,2**	–	–	10,1	**3,0**	–	99
–//–	2000	–	**–**	–	–	–	10,1	**24,0**	1,3	–	–	22,8	**10,1**	–	–	30,4	**1,3**	–	79
–//–	2001	–	**1,1**	–	–	–	2,3	**50,7**	4,6	–	–	2,2	**30,0**	–	–	3,4	**5,7**	–	87
–//–	2002	–	**–**	–	–	–	9,9	**16,0**	3,7	–	–	34,5	**22,2**	1,2	–	6,2	**6,2**	–	81
–//–	2003	–	**3,5**	–	–	1,2	4,7	**21,2**	–	–	2,3	35,3	**23,5**	–	–	7,1	**1,2**	–	85
–//–	2004	–	**1,1**	–	–	1,1	8,3	**15,6**	5,2	–	–	6,2	**29,2**	–	–	33,3	**–**	–	96
Р. Жупанова	1999	–	**15,2**	–	–	–	4,3	**63,1**	2,2	–	–	3,3	**11,9**	–	–	–	**–**	–	92
–//–	2000	–	**3,3**	1,6	–	–	9,9	**50,0**	6,6	–	–	6,6	**19,2**	–	–	1,2	**1,6**	–	182
–//–	2001	–	**2,8**	0,6	–	–	1,6	**72,1**	9,8	–	–	1,1	**9,8**	1,6	–	–	**0,6**	–	183
–//–	2003	–	**0,9**	0,9	–	–	0,9	**88,8**	6,8	–	–	–	**1,7**	–	–	–	**–**	–	117
Р. Тихая	1981	0,2	**22,5**	–	–	–	22,5	**45,0**	2,9	–	–	2,5	**2,5**	–	–	–	**–**	–	40
Р. Камчатка (ранняя)	1985–1999	0,2	**10,8**	3,1	–	–	1,3	**32,4**	3,3	+	–	3,9	**40,9**	3,4	–	0,1	**0,5**	0,1	–[10]
Р. Камчатка (поздняя)	1985–1999	0,2	**6,8**	1,1	–	+	3,3	**32,5**	2,1	–	+	6,3	**41,6**	4,4	–	0,4	**1,2**	0,1	–[10]
Р. Столбовая	1984	–	**4,4**	2,6	–		2,6	**66,1**	4,3	–	–	0,9	**13,9**	2,6	–	–	**2,6**	–	115[1]
Р. Маламваям	1983		**4,7**			–	2,3	**43,0**	1,1	–	–	4,7	**44,2**	–	–	–	**–**	–	86[1]
Р. Хайлюля	1986–1999	0,4	**9,4**	4,3	+	0,1	9,7	**56,7**	12,7	0,1	0,4	1,9	**3,4**	0,9	–	–	**–**	–	–[3]
Р. Ивашка	1966	–	**36,3**	6,6	–	1,1	2,2	**45,0**	6,6	–	–	–	**1,1**	1,1	–	–	**–**	–	91[1]
–//–	2003	–	**70,0**	2,5	–	–	7,5	**17,5**	–	–	2,5	–	**–**	–	–	–	**–**	–	40

–//–	2004	–	**4,3**	6,5	–	–	13,0	**59,2**	2,2	–	–	0,6	**13,0**	–	0,6	–	**0,6**	–	184
Р. Русакова	2000	5,8	**3,4**	11,5	–	–	28,7	**23,0**	23,0	–	–	–	**3,4**	1,2	–	–	–	–	87
–//–	2002	4,1	–	2,0	–	–	24,5	**18,4**	44,9	–	–	–	**6,1**	–	–	–	–	–	49
Р. Дранка	2000	–	**4,7**	8,2	–	–	10,6	**43,5**	21,2	–	–	2,4	**8,2**	1,2	–	–	–	–	85
–//–	2001	–	**5,0**	–	–	–	0,6	**78,6**	4,5	–	–	1,7	**8,4**	0,6	–	–	**0,6**	–	178
–//–	2003	–	**80,4**	–	–	–	-	**14,1**	1,4	–	–	1,4	**2,0**	0,7	–	–	–	–	148
Р. Карага	1988	0,9	**2,3**	0,5	–	–	18,3	**63,3**	5,0	–	–	0,5	**9,2**	–	–	–	–	–	218
–//–	1989	–	**0,7**	–	–	–	2,2	**91,5**	1,9	–	–	0,4	**2,9**	0,4	–	–	–	–	275
–//–	1993	–	**4,2**	–	–	–	9,9	**16,9**	2,8	–	–	15,5	**45,1**	–	–	1,4	**4,2**	–	71
–//–	1994	–	**1,6**	–	–	–	46,4	**18,4**	0,8	–	0,8	9,6	**20,8**	–	–	0,8	**0,8**	–	125
–//–	1996	–	**1,0**	–	–	–	9,2	**50,0**	7,1	–	–	11,2	**21,5**	–	–	–	–	–	98
–//–	1999	–	–	–	–	–	7,3	**80,5**	–	–	–	–	**12,2**	–	–	–	–	–	82
–//–	2001	–	–	–	–	–	1,4	**69,9**	12,9	–	–	–	**12,9**	2,9	–	–	–	–	70
–//–	2003	–	**10,1**	–	–	–	35,4	**48,1**	1,3	–	–	–	**5,1**	–	–	–	–	–	79
Р. Тымлат	1973	–	**9,4**	2,3	–	–	–	**76,5**	7,1	–	–	1,2	**3,5**	–	–	–	–	–	85[1]
Р. Кичига	1981	–	**10,2**	1,0	–	–	–	**81,8**	3,0	–	–	–	**3,0**	–	–	–	**1,0**	–	102[1]
–//–	1982	–	**9,6**	–	–	–	1,9	**69,3**	3,8	–	–	1,9	**11,6**	1,9	–	–	–	–	52
–//–	1989	–	**4,3**	–	–	–	–	**87,0**	8,7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	46
–//–	1990	–	**1,1**	–	–	–	1,1	**78,4**	8,0	–	–	–	**10,3**	1,1	–	–	–	–	87
–//–	1992	–	**4,3**	–	–	–	14,9	**59,5**	14,9	–	–	–	**6,4**	–	–	–	–	–	47
–//–	1994	–	–	–	–	–	–	**81,7**	12,7	–	–	–	**5,6**	–	–	–	–	–	71
–//–	2003	–	**4,5**	–	–	–	–	**95,5**	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	22
Р. Култушная	1983**	–	–	–	–	–	2,0	**4,0**	–	–	2,0	10,0	**72,0**	8,0	–	–	**2,0**	–	50[1]
–//–	2000**	–	–	–	–	–	–	**7,1**	8,2	–	–	11,2	**69,4**	4,1	–	–	–	–	98
–//–	2003**	–	–	–	–	–	17,5	**34,0**	–	–	–	8,3	**36,1**	1,0	–	1,0	**2,1**	–	97
Р. Авьяваям	1985	2,0	**1,4**	0,7	–	–	33,3	**55,1**	4,8	–	–	0,7	**2,0**	–	–	–	–	–	147
–//–	1986	–	**1,0**	–	–	–	1,0	**92,6**	2,4	–	–	0,3	**2,4**	0,3	–	–	–	–	295
–//–	1989	0,7	–	–	–	–	21,6	**35,8**	10,8	–	–	–	**30,4**	–	–	–	**0,7**	–	148
–//–	2002	2,0	**2,0**	–	–	–	6,0	**72,0**	12,0	–	–	–	**6,0**	–	–	–	–	–	50
Р. Пахача	2000**	–	–	–	–	–	1,0	**31,3**	3,1	–	–	12,5	**50,0**	2,1	–	–	–	–	96
–//–	2001	–	–	–	–	–	0,8	**48,3**	12,7	–	–	3,4	**33,1**	1,7	–	–	–	–	118
Р. Южн. Импука	1999	–	**0,9**	–	–	–	2,8	**69,7**	–	–	–	0,9	**20,2**	–	–	–	**5,5**	–	109
Р. Сев. Импука	2001	–	–	–	–	–	–	**72,2**	11,1	–	–	–	**11,1**	5,6	–	–	–	–	18
Р. Апука	1980	–	–	–	–	–	–	**78,4**	17,7	–	–	–	**3,9**	–	–	–	–	–	51
–//–	1985	–	**2,9**	–	–	–	4,9	**77,5**	8,8	–	–	–	**5,9**	–	–	–	–	–	102[1]
–//–	1989	–	–	–	–	–	3,7	**62,7**	13,4	–	–	–	**20,2**	–	–	–	–	–	134
–//–	1990	–	–	–	–	–	–	**69,6**	16,7	2,9	–	–	**9,8**	1,0	–	–	–	–	102
–//–	1991	–	–	–	–	–	1,8	**32,2**	7,1	–	–	–	**50,0**	8,9	–	–	–	–	56
–//–	1999	–	**5,9**	–	–	–	2,9	**79,4**	–	–	–	5,9	**5,9**	–	–	–	–	–	34
–//–	2000**	–	–	–	–	–	–	**32,7**	5,2	–	–	–	**62,1**	–	–	–	–	–	58
–//–	2003**	–	**0,5**	–	–	0,5	6,7	**48,0**	–	–	–	16,8	**26,5**	–	–	0,5	**0,5**	–	196
–//–	2004	0,4	**3,4**	1,3	–	–	7,2	**78,1**	2,1	–	–	0,8	**6,7**	–	–	–	–	–	237
Р. Ананапыльген (Ананаваям)	1997–2002	–	–	–	–	–	1,1	**14,7**	1,5	–	–	18,0	**52,9**	5,1	–	2,3	**4,2**	0,2	–[2]
Лим. Северный	1997	–	–	–	–	0,5	1,0	**82,9**	1,0	–	1,0	2,6	**5,7**	–	–	1,6	**3,7**	–	193
–//–	2001	–	**0,3**	–	–	0,3	0,3	**30,2**	4,7	–	0,3	0,3	**55,5**	2,7	–	0,3	**5,1**	–	295
–//–	2002	–	–	0,7	–	–	9,7	**32,6**	16,0	–	–	7,6	**25,0**	2,1	–	–	**5,6**	0,7	144

Табл. 4 (окончание)

Водоем	Год	0.2	**0.3**	0.4	0.5	1.1	1.2	**1.3**	1.4	1.5	2.1	2.2	**2.3**	2.4	3.1	3.2	**3.3**	3.4	Число рыб
Лим. Северный	2003	–	–	–	–	–	4,8	**19,6**	9,2	–	–	2,4	**49,6**	7,2	–	–	**5,6**	1,6	99
Р. Таманваям (бух. Шлюпочная)	1996	–	–	–	–	–	–	**5,9**	–	–	–	–	**86,3**	–	–	–	**7,8**	–	46
Б. Шлюпочная	1997	–	–	–	–	–	1,2	**23,2**	2,4	–	1,2	11,0	**43,9**	4,9	–	2,4	**9,8**	–	82
Р. Камчиммоваям (бух. Шлюпочная)	2003	–	–	–	–	–	4,0	**26,3**	5,1	–	–	2,0	**50,5**	7,1	–	1,0	**4,0**	–	99
Лаг. Мачевна	1997	–	–	–	–	–	–	**37,8**	1,6	–	–	1,0	**34,6**	12,8	–	–	**11,7**	0,5	188
Р. Емет	2001*	–	**6,3**	–	–	–	–	–	–	–	–	12,5	**43,7**	18,7	–	–	–	12,5	16
Р. Ильпивеем (бух. Анастасия)	2000	–	**5,5**	0,5	–	–	0,5	**59,7**	6,9	–	–	0,5	**23,6**	1,4	–	–	**1,4**	–	216
Р. Укэлаят (бух. Дежнева)	1989	–	**6,4**	–	–	–	–	**70,8**	14,6	–	–	–	**7,6**	0,6	–	–	–	–	171[1]
Оз. Элергытгын (р. Хатырка)	2004	–	–	–	–	–	1,7	**27,6**	–	–	–	5,2	**65,5**	–	–	–	–	–	150[5]
Оз.-реч. система Мейныпильгын	1958–2002	–	–	0,02	– –	–	5,80	**25,20**	2,55	0,01	0,16	12,10	**48,48**	3,72	–	0,17	**1,78**	0,01	Нет[4]
Оз. Кайпыльгин	2002	–	–	–		–	1,2	**40,0**	34,6	–	–	0,6	**20,0**	2,4	–	–	**1,2**	–	165[5]
Лаг. Орианда	2001	–	–	–	–	–	–	**2,0**	4,1	–	–	–	**93,9**	–	–	–	–	–	49[5]
Лаг. Амаам	2001	–	–	–	–	–	–	**2,1**	4,2	–	–	4,2	**86,3**	2,1	–	1,1	–	–	95[5]
–//–	2003	–	–	–	–	–	1,3	**49,6**	1,3	–	–	9,2	**17,6**	1,3	–	2,9	**16,0**	0,4	119[5]
Лаг. Кейнгыпильгын	2002	–	–	–	–	–	3,0	**39,4**	24,3	–	–	3,0	**9,1**	21,2	–	–	–	–	33[5]
Р. Туманская	1928	–	**1,1**	0,6	–	–	0,6	**12,6**	0,6	–	–	6,9	**70,8**	3,4	–	1,7	**1,7**	–	175
–//–	2000	–	**0,3**	–	–	–	0,5	**48,7**	12,2	0,8	–	1,8	**33,6**	2,1	–	–	–	–	393[5]
–//–	2003	–	–	–	–	–	7,8	**60,3**	–	–	–	20,6	**11,3**	–	–	–	–	–	142[5]
Оз. Сеуткан	1983	0,2	**23,4**	8,2	0,4	–	1,0	**45,0**	6,2	–	–	1,8	**13,4**	0,4	–	–	–	–	998[6]
–//–	1985	–	**11,2**	0,3	–	0,3	0,6	**39,0**	40,0	–	1,0	0,5	**6,6**	–	0,1	0,2	**0,1**	0,1	1106[6]
Оз. Аччен	1989	–	–	–	–	0,3	0,3	**6,5**	5,9	–	1,4	9,3	**72,6**	0,7	0,3	1,0	**1,7**	–	500[6]
–//–	1996	–	–	–	–	–	7,6	**55,2**	–	–	–	–	**32,8**	4,4	–	–	–	–	409[6]
Р. Саранная (о. Беринга)	1960–1965*	–	–	–	–	–	3,5	**0,9**	–	–	6,5	34,4	**23,0**	1,7	2,6	14,8	**12,2**	–	230[7]
–//–	1990–2000	0,2	**0,6**	–	–	–	0,2	**5,7**	0,5	–	1,8	11,2	**18,0**	1,0	5,2	17,1	**32,6**	0,3	–
Р. Гаванка (о. Беринга)	1999*	–	–	–	–	–	–	**2,8**	–	–	–	0,9	**37,4**	0,5	–	–	**57,4**	0,5	211
–//–	2000*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3,4	**15,3**	2,4	–	–	**74,0**	0,5	208
Р. Ладыгинка (о. Беринга)	1999*	–	**0,6**	–	–	–	–	**5,7**	–	–	–	1,9	**47,5**	1,3	–	5,1	**33,6**	0,6	158
Р. Беттобу (о. Шумшу)	1995	–	–	–	–	–	35,5	**35,5**	–	–	–	9,7	**19,3**	–	–	–	–	–	31
–//–	2000	–	–	–	–	–	–	**3,6**	–	–	–	14,2	**72,6**	6,0	–	–	**3,6**	–	62[8]
Оз. Зеркальное (о. Парамушир)	1996	–	–	–	–	–	–	**80,0**	–	–	–	–	**20,0**	–	–	–	–	–	25

Примечание. [1] Бугаев (1995a); [2] Бугаев и др. (2003a); [3] Бугаев и др. (2003b); [4] Голубь (2003c); [5] Голубь, Голубь (2005); [6] Черешнев и др. (2002); [7] Куренков (1970); [8] Стыгар и др. (2000); [9] Бугаев и др. (2002c); [10] Бугаев, Дубынин (2002); [11] Волобуев, Марченко (2004). * – Не включены в таблицу: р. Большая, 1986–1999 гг. (поздняя) (возраст 2.5 – +); р. Озерная, 1985–1999 гг. (возраст 2.5 – 0,1 %; 4.3 – 0,1 %); р. Лиственничная, 1980 г. (возраст 4.3 – 2,1 %); р. Паратунка, 1999 г. (возраст 3.5 – 0,2 %, 4.1 – 1,0 %, 4.2 – 1,0 %, 4.3 – 2,6 %); р. Паратунка, 2000 г. (возраст 4.2 – 1,5 %), р. Паратунка, 2002 г. (возраст 4.2 – 1,8 %); р. Камчатка (ранняя)(возраст 1.5 – +); р. Камчатка (поздняя) (возраст 4.3 – +); р. Емет, 2001 (возраст 4.2 – 6,3 %); лагуна Амаам, 2003 (возраст 4.3 – 0,4 %); р. Саранная, 1960–1965 (возраст 4.2 – 0,4 %); р. Саранная, 1990–2000 гг. (возраст 3.5 – 0,2 %; 4.1 – 0,6 %; 4.2 – 1,5 %, 4.3 – 3,3 %); р. Ладыгинка, 1999 (возраст 4.2 – 0,6 %, 4.3 – 2,5 %, 4.4 – 0,6 %); р. Гаванка, 1999 (возраст 4.3 – 0,5 %); р. Гаванка, 2000 (возраст 2.4 – 0,5 %, 4.3 – 3,4 %, 4.4 – 0,5 %). ** – Рыбы собраны в бассейне озер Илир-Гытхын (р. Култушная), Ватыт-Гытхын (р. Апука), Потат-Гытхын (р. Пахача). Знак «+» – менее 0,1 %.

Таблица 5. *Длина тела особей нерки Западной и Восточной Камчатки, Корякского нагорья, Восточной Чукотки, о-ва Беринга и северных Курильских о-вов (наиболее многочисленных возрастных групп), см*

Водоем	Год	0.3		1.2		1.3		2.2		2.3		3.3		Все возраста	
		Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Р. Палана	1994–2001	–	–	57,87	54,98	64,93	59,87	60,07	57,02	64,57	60,03	65,47	59,40	64,12	59,69
Р. Хайрюзова	1984	65,86	60,00	–	–	64,24	59,92	–	–	63,67	59,60	–	–	64,32	59,97
–»–	1986	67,00	60,00	–	52,0	64,63	61,21	–	–	67,00	61,00	–	–	65,03	61,00
–»–	1989	–	61,0	–	–	64,67	59,38	–	–	62,0		–	–	64,57	59,58
–»–	1993	63,25	58,25	58,00	53,75	63,50	59,92	–	–	64,25	59,10	–	–	62,86	59,68
–»–	1994	–	59,26	57,35	–	64,57	59,72	–	–	64,58	57,88	–	–	64,38	59,57
Р. Ича	1986	–	–	–	–	70,26	66,20	–	–	–	62,00	–	–	70,17	65,89
–»–	1989	68,67	65,83	–	–	67,93	65,57	–	–	68,67	68,50	–	–	68,20	65,74
–»–	1992	76,00	–	–	–	70,63	67,69	–	–	70,25	66,67	–	–	70,69	67,62
–»–	1993	–	–	–	–	69,87	66,13	–	–	68,44	65,50	–	–	69,69	66,10
–»–	1995	69,00	65,88	–	–	69,75	65,50	–	–	70,64	68,22	–	–	70,12	66,42
–»–	1996	71,00	68,00	–	–	69,63	66,16	–	–	–		–	–	69,70	66,25
–»–	1997	72,00	–	69,25	63,50	70,73	66,52	–	–	68,82	66,70	–	–	70,13	66,16
–»–	1998	65,00	–	61,25	58,33	62,96	59,14	–	–	–	59,00	–	–	62,88	59,09
Р. Крутогорова	1992	–	–	51,00	–	63,18	59,00	–	–	60,00	58,00	–	–	62,54	58,93
–»–	1994	50,00	60,00	–	–	62,90	58,33	–	–	–	–	–	–	61,36	58,64
–»–	1995	–	64,00	56,27	57,33	64,75	63,00	–	–	62,40	63,50	–	–	63,29	63,43
–»–	1996	59,00	62,00	57,00	55,50	64,91	61,20	–	–	–	–	–	–	64,63	60,90
–»–	1997		58,00	53,33	51,50	61,68	60,16	–	–	61,00	60,33	–	–	59,87	59,47
–»–	1998	62,50	60,00	57,00	–	61,86	59,46	–	–	–	61,00	–	–	61,66	59,54
–»–	1999	62,24	58,73	48,00	52,00	62,48	59,12	–	–	–	–	–	–	61,57	58,36
Р. Воровская	1965	–	63,50	–	–	69,95	64,71	60,75	–	68,70	61,50	–	–	69,29	64,46
–»–	1988	62,00	61,33	–	–	64,13	59,56	–	–	63,00	60,33	–	–	64,00	59,74
–»–	1989	61,50	58,00	–	–	61,90	57,29	–	52,50	60,75	58,68	–	–	61,05	57,83
–»–	1990	–	–	–	–	62,66	57,54	–	–	62,15	58,81	–	–	62,43	57,85
–»–	1993	63,50	60,00	–	–	63,03	58,74	–	56,00	61,64	56,46	–	–	62,90	58,33
–»–	1994	53,50	56,50	–	–	62,16	57,00	–	–	61,07	56,00	–	–	60,96	56,75
–»–	1995	–	–	–	–	61,94	57,75	54,25	52,00	58,00	58,33	–	–	58,76	57,90
–»–	1996	64,50	64,00	–	–	66,43	60,27	–	–	62,25	58,33	–	–	64,62	60,03
–»–	1998	–	–	–	–	63,40	61,23	58,00	56,00	62,33	–	–	–	61,73	60,86
Р. Кихчик	1931	–	–	–	52,95	60,94	57,55	–	–	58,40	58,50	–	–	60,87	59,14
–»–	1989	–	–	53,00	55,50	68,75	63,30	–	–	–	61,50	–	–	68,77	63,44
–»–	1992	–	–	52,00	–	58,28	57,71	–	–	62,50	–	–	–	58,36	58,13
Р. Кихчик	1993	–	–	–	–	64,91	59,49	–	–	–	59,00	–	–	64,88	59,55
–»–	1996	–	–	49,00	54,00	63,44	59,88	–	–	59,00	–	–	–	63,24	59,69
–»–	1997	–	–	55,86	58,42	63,67	59,96	–	–	68,00	62,50	–	–	61,82	59,15
–»–	1998	–	–	49,00	58,00	64,95	59,51	–	–	62,25	60,29	–	–	64,54	59,67
Р. Большая (ранняя)	1986–1999	57,86	56,57	45,67	–	59,23	56,07	45,73	–	61,22	56,57	–	–	59,73	56,75
Р. Большая (поздняя)	1986–1999	66,21	62,67	52,54	55,11	66,88	63,17	54,73	54,87	65,07	62,06	–	–	65,09	62,51
Р. Озерная	1985–1999	–	–	50,70	50,70	59,00	59,60	53,90	53,30	61,90	59,10	62,3	59,20	58,70	57,60
Р. Лиственничная	1980	–	–	–	–	–	–	47,88	54,50	62,00	62,25	62,45	58,10	53,40	59,04

Табл. 5 (продолжение)

Водоем	Год	0.3		1.2		1.3		2.2		2.3		3.3		Все возраста	
		Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Р. Лиственничная	1984	–	–	–	–	–	–	50,25	–	66,31	62,55	–	–	61,61	62,61
–»–	1999	–	–	–	–	–	59,94	49,63	53,25	65,56	59,46	65,00	59,76	55,22	59,44
–»–	2000	–	62,50	51,00	–	–	–	50,00	55,50	61,50	57,50	–	58,75	48,65	58,23
–»–	2004	–	63,00	50,08	51,97	61,42	58,83	50,03	52,03	59,00	58,00	–	–	48,75	56,22
Р. Паратунка	1999	–	58,00	–	52,00	57,08	57,72	48,82	49,20	57,80	57,33	57,90	54,00	52,75	55,49
–»–	2000	–	57,00	46,00	–	64,43	59,29	46,26	49,35	60,00	55,00	–	53,00	53,00	50,89
–»–	2002	–	–	51,00	49,78	58,50	59,00	51,08	50,11	–	–	59,00	–	50,00	49,95
–»–	2003	–	–	45,00	–	62,33	57,83	52,44	50,69	58,50	56,67	–	54,00	52,48	53,66
Р. Авача	1988	–	–	49,00	–	66,83	59,57	58,00	54,50	63,24	60,56	64,00	–	60,62	58,82
–»–	1989	–	–	49,71	–	59,40	60,71	57,57	54,65	63,79	60,17	63,18	58,63	61,52	58,23
–»–	1990	–	–	–	54,00	53,50	64,83	58,20	55,44	59,61	57,14	59,56	55,36	59,14	57,03
–»–	1992	–	–	49,00	51,83	59,90	52,13	54,75	52,08	59,31	54,87	56,50	53,25	58,59	52,99
–»–	1993	–	–	51,00	–	64,00	–	–	50,50	64,50	56,36	66,00	63,00	58,50	53,02
–»–	1994	–	–	–	–	53,50	55,67	53,21	51,53	62,08	58,44	65,50	–	55,23	53,23
–»–	1995	–	–	47,00	–	63,25	59,45	54,14	52,18	61,03	57,19	62,25	–	59,06	55,83
–»–	1996	–	–	–	52,50	65,17	60,33	55,73	52,05	60,04	57,59	61,50	55,50	58,50	54,46
–»–	1997	–	–	48,75	51,00	64,00	57,50	54,50	52,20	59,58	57,41	57,50	54,00	57,04	56,14
–»–	1998	–	–	48,67	50,17	64,00	–	54,52	51,78	57,86	53,00	53,50	53,50	54,88	52,04
–»–	2000	–	–	47,88	–	64,40	57,46	51,13	50,55	60,25	59,00	57,00	–	54,23	53,13
–»–	2001	–	–	46,00	–	62,24	58,92	50,50	47,50	60,04	56,04	57,75	56,00	60,01	57,55
–»–	2002	–	–	47,92	50,50	58,25	59,05	53,50	50,30	57,92	55,90	60,00	58,00	54,83	54,52
–»–	2003	63,00	60,25	50,63	–	60,90	58,75	52,71	50,02	60,67	57,70	60,00	–	56,37	53,11
–»–	2004	57,50	–	50,29	53,00	61,00	59,87	53,00	51,87	60,33	58,50	–	–	57,25	55,66
Р. Жупанова	1999	62,20	57,78	48,38	–	61,79	58,16	49,00	58,00	65,75	59,07	–	–	59,88	58,45
–»–	2000	61,00	56,33	–	52,82	58,22	55,83	54,50	53,17	59,92	56,43	57,00	56,50	58,39	55,79
–»–	2001	62,50	60,83	48,83	–	63,22	59,11	–	56,25	62,72	60,00	64,00	–	63,11	59,62
–»–	2003	64,00	–	–	–	59,45	59,98	–	–	60,00	–	–	–	59,71	59,98
Р. Камчатка (ранняя)	1985–1999	62,63	57,93	46,57	55,21	61,99	58,09	49,81	52,07	59,36	55,29	–	–	61,25	58,12
Р. Камчатка (поздняя)	1985–1999	63,45	59,58	50,73	52,28	63,62	59,10	53,96	54,14	64,12	59,93	65,79	59,57	62,65	59,51
Р. Столбовая	1984	69,00	62,50	52,00	58,50	66,65	62,40	62,00	–	68,10	61,17	70,00	62,50	66,75	62,06
Р. Маламваям	1983	62,00	55,67	47,50	–	62,82	58,63	55,00	57,00	63,69	57,38	–	–	61,89	57,77
Р. Хайлюля	1986–1999	61,23	58,91	48,60	50,13	63,66	59,38	50,49	54,13	60,27	59,51	–	–	61,65	59,75
Р. Ивашка	1966	66,95	62,10	48,50	–	68,37	62,82	–	–	63,00	–	–	–	66,31	63,12
–»–	2004	67,00	63,10	53,31	52,29	68,43	63,05	51,50		68,50	63,59	72,00	–	65,33	62,66
Р. Русакова	2000	–	–	49,86	55,60	64,00	63,75	–	–	–	63,67	–	–	61,45	63,50
Р. Дранка	2000	65,50	–	51,67	54,67	65,46	61,18	51,50	–	64,37	59,00	–	–	63,13	61,99
–»–	2001	63,33	61,33	51,00	–	67,57	62,01	46,00	58,50	68,86	60,25	–	60,50	66,88	61,93
–»–	2003	64,25	59,06	–	–	63,06	57,14	56,00	–	64,67	–	–	–	64,08	58,78
Р. Карага	1988	67,00	57,00	52,25	50,15	60,67	56,84	55,00	–	60,05	57,83	–	–	59,77	55,44
–»–	1989	–	59,50	58,00	54,13	64,27	59,91	–	57,00	63,17	59,70	–	–	64,26	59,72
–»–	1993	–	59,67	52,00	52,80	64,50	58,60	53,70	51,42	59,35	57,43	–	59,00	59,13	56,45
–»–	1994	56,50	–	53,96	51,98	59,86	57,44	55,17	51,40	59,71	58,75	–	58,00	56,49	54,14
–»–	1996	70,00	–	55,75	54,00	63,74	58,95	56,50	53,92	64,19	59,38	–	–	62,02	58,58

Р. Карага	1999	–	–	57,33	54,00	59,31	58,00	–	–	61,38	55,67	–	–	59,39	57,49
–//–	2001	–	–	–	50,00	59,83	57,28	–	–	60,08	58,33	–	–	60,40	57,61
–//–	2003	63,67	56,80	53,88	53,00	62,26	57,74	–	–	57,33	59,00	–	–	59,03	56,25
Р. Тымлат	1973	66,87	63,50	–	–	67,91	63,35	57,00	–	66,00	58,50	–	–	68,24	63,11
Р. Кичига	1981	65,80	61,20	–	–	66,76	60,58	–	–	62,33	–	63,00	–	66,56	60,82
–//–	1982	63,67	59,00	57,00	–	63,74	58,53	45,00	–	62,33	57,33	–	–	63,10	58,65
–//–	1989	67,00	–	–	–	69,94	63,67	–	–	–	–	–	–	70,00	64,00
–//–	1990	70,50	–	57,50	–	71,05	64,66	–	–	70,20	65,70	–	–	70,89	65,25
–//–	1992	–	63,50	52,10	47,25	70,73	62,03	–	–	70,00	55,00	–	–	66,65	60,57
–//–	1994	–	–	–	–	71,13	64,25	–	–	73,50	63,67	–	–	71,26	64,36
–//–	2003	68,00	–	–	–	67,60	58,82	–	–	–	–	–	–	67,63	58,82
Р. Култушная	1983*	–	–	51,00	–	–	58,75	51,25	45,00	63,31	59,39	–	61,00	60,96	58,87
–//–	2000*	–	–	–	–	61,60	64,00	50,55	–	63,85	60,63	–	–	62,65	60,79
–//–	2003*	–	–	50,68	–	62,29	62,34	51,36	54,47	62,56	61,87	59,20	68,20	58,13	61,48
Р. Авьяваям	1985	68,00	–	50,26	58,00	65,07	62,12	51,00	–	65,00	–	–	–	58,69	62,03
–//–	1986	54,00	59,50	50,33	–	65,92	61,70	54,00	–	62,00	61,25	–	–	65,62	61,69
–//–	1989	–	–	49,59	–	67,73	64,54	–	–	71,79	66,56	–	63,00	62,93	65,29
–//–	1992	–	–	48,00	–	68,67	60,92	–	–	66,00	57,50	–	–	63,94	61,19
Р. Пахача	2000*	–	–	48,00	–	62,38	60,36	49,92	–	60,38	59,37	–	–	59,47	59,71
–//–	2001	–	–-	46,50	–	61,50	57,89	55,25	57,75	59,35	59,46	–	–	60,98	58,99
Р. Южн. Импука	1999	–	59,00	48,67	–	62,39	59,25	–	52,50	66,26	61,09	61,00	59,80	61,76	59,61
Р. Сев. Импука	2001	–	–	–	–	63,33	59,64	–	–	68,00	59,50	–	–	65,30	59,91
Р. Апука	1980	–	–	–	–	69,18	62,28	–	–	64,00	–	–	–	67,95	62,25
–//–	1985	68,00	59,00	50,50	–	66,74	61,27	–	–	68,00	63,38	–	–	65,52	61,59
–//–	1989	–	–	49,40	–	68,64	62,40	–	–	69,47	63,29	–	–	67,90	62,56
–//–	1990	–	–	–	–	68,11	63,48	–	–	72,00	63,64	–	–	69,76	63,55
–//–	1991	–	–	–	54,00	68,67	61,00	–	–	66,94	61,25	–	–	67,55	61,00
–//–	1999	65,00	–	46,50	–	65,11	58,69	–	52,00	–	59,50	–	–	63,54	58,16
–//–	2000*	–	–	–	–	65,56	61,00	–	–	64,58	59,35	–	–	65,68	59,85
–//–	2003*	–	–	50,95	–	63,87	60,42	50,84	52,85	62,90	60,95	–	–	55,31	59,90
–//–	2004	63,50	60,17	49,23	51,50	63,34	59,35	50,00	57,00	61,14	55,89	–	–	61,20	58,96
Р. Ананапыльген (Ананаваям)	1997–2002	–	–	–	–	64,02	57,37	53,43	53,62	64,85	59,67	66,50	58,90	62,90	58,51
Лим. Северный	1997	–	–	53,00	–	67,24	61,51	56,00	55,00	68,13	61,33	67,00	62,00	65,46	61,37
–//–	2001	–	62,00	51,00	–	64,96	59,99	49,50	–	65,22	59,98	65,44	61,83	64,59	60,30
–//–	2002	50,64	–	–	53,00	62,63	59,93	52,25	54,33	65,19	59,80	66,00	60,20	62,00	60,00
–//–	2003	–	–	49,25	–	65,31	61,00	51,00	54,50	67,32	61,07	68,37	61,00	65,29	61,18
Р. Таманваям (бух. Шлюпочная)	1996	–	–	–	–	–	63,00	–	–	69,10	62,77	–	63,63	69,10	63,39
Б. Шлюпочная	1997	–	–	–	–	64,20	61,11	55,50	56,40	68,15	60,70	64,00	60,40	64,68	60,50
Р. Камчиммоваям (бух. Шлюпочная)	2003	–	–	48,33	56,00	65,65	59,33	58,00	–	66,22	60,48	66,00	61,00	64,59	60,62
Лаг. Мачевна	1997	–	–	–	–	68,06	61,78	55,00	56,00	68,24	62,10	67,83	63,00	68,34	62,39
Р. Ильпивеем (бух. Анастасия)	2000	62,00	57,79	49,50	–	63,88	58,71	48,00	–	63,69	59,25	67,00	60,75	64,08	58,99
Р. Укэлаят (бух. Дежнева)	1989	67,36	62,63	–	–	67,41	61,11	–	–	65,71	61,17	–	–	67,77	61,50

Табл. 5 (окончание)

Водоем	Год	0.3		1.2		1.3		2.2		2.3		3.3		Все возраста	
		Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Оз.-реч. сист. Мейныпильгын	1997–2002**	–	–	56,20	56,60	65,50	61,00	58,30	57,80	67,10	61,9	–	–	67,77	62,80
Р. Саранная (о. Беринга)	1990–2003	–	57,87	56,00	52,00	57,05	55,61	48,27	47,40	57,23	54,93	58,27	54,81	53,35	53,48
Р. Гаванка (о. Беринга)	1999	–	–	–	–	56,00	57,03	57,50	46,00	62,30	56,35	61,11	56,83	61,22	56,54
–"–	2000	–	–	–	–	–	–	47,58	50,00	59,23	56,17	59,69	54,98	58,72	59,91
Р. Ладыгинка (о. Беринга)	1999	–	–	–	–	–	57,61	45,00	49,25	61,00	57,21	61,21	56,78	60,08	56,88
Р. Беттобу (о. Шумшу)	2000	–	–	–	–	–	54,40	58,30	53,30	62,00	55,60	60,20	–	54,50	51,30

Примечание. * – Обозначения, как и в табл. 1, – рыбы собраны в бассейне озер Илир-Гытхын (р. Култушная), Ватыт-Гытхын (р. Апука), Потат-Гытхын (р. Пахача). ** – Середина хода (Голубь, 2003а).

Таблица 6. *Масса тела особей нерки Западной и Восточной Камчатки, Корякского нагорья, Восточной Чукотки, острова Беринга и северных Курильских островов (наиболее многочисленных возрастных групп), кг*

Водоем	Год	0.3		1.2		1.3		2.2		2.3		3.3		Все возраста	
		Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Р. Палана	1994–2001	–	–	2,47	2,01	3,22	2,46	2,55	2,16	3,16	2,56	3,27	2,49	3,11	2,51
Р. Хайрюзова	1984	3,71	2,87	–	–	3,48	2,78	–	–	3,50	2,74	–	–	3,49	2,79
–"–	1986	4,00	2,81	–	1,95	3,62	3,01	–	–	3,96	3,16	–	–	3,68	3,00
–"–	1989	–	2,92	–	–	3,54	2,75	–	–	3,27		–	–	3,53	2,77
–"–	1993	3,28	2,49	2,33	1,91	3,22	2,74	–	–	3,32	2,47	–	–	3,12	2,70
–"–	1994	–	2,59	2,40	–	3,44	2,87	–	–	3,47	2,54	–	–	3,41	2,83
Р. Ича	1986	–	–	–	–	3,66	3,26	–	–	–	2,56	–	–	3,66	3,21
–"–	1989	3,85	3,50	–	–	3,81	3,47	–	–	3,85	3,74	–	–	3,83	3,48
–"–	1992	4,88	–	–	–	4,14	3,70	–	–	3,94	3,53	–	–	4,14	3,69
–"–	1993	–	–	–	–	4,08	3,57	–	–	3,94	3,58	–	–	4,07	3,57
–"–	1995	3,95	3,45	–	–	4,00	3,49	–	–	4,13	3,71	–	–	4,06	3,54
–"–	1996	4,05	3,84	–	–	3,91	3,54	–	–	–	–	–	–	3,92	3,56
–"–	1997	4,11	–	3,89	3,44	4,00	3,59	–	–	3,84	3,58	–	–	3,96	3,56
–"–	1998	3,20	–	2,99	2,48	3,04	2,56	–	–	–	2,49	–	–	3,04	2,55
Р. Крутогорова	1992	–	–	1,70	–	3,37	2,73	–	–	2,21	2,56	–	–	3,25	2,72
–"–	1994	1,74	2,94	–	–	3,18	2,49	–	–	–	–	–	–	3,00	2,57
–"–	1995		2,73	2,02	2,20	3,05	2,85	–	–	2,75	2,78	–	–	2,88	2,85
–"–	1996	2,76	3,20	2,75	2,26	3,83	3,19	–	–	–	–	–	–	3,78	3,14
–"–	1997		2,81	2,10	1,83	3,15	2,89	–	–	2,76	2,63	–	–	2,92	2,77
–"–	1998	3,21	2,86	2,73	–	3,30	2,89	–	–	–	2,86	–	–	2,27	2,89
–"–	1999	3,09	2,75	1,49	1,79	3,13	2,67	–	–	–	–	–	–	3,03	2,61
Р. Воровская	1965	–	2,60	–	–	3,55	2,94	2,40	–	3,50	2,23	–	–	3,47	2,88
–"–	1988	3,08	3,24	–	–	3,77	2,95	–	–	3,75	3,21	–	–	3,74	2,98
–"–	1989	2,97	2,64	–	–	3,05	2,49	–	1,88	2,90	2,57	–	–	3,01	2,50
–"–	1990	–	–	–	–	3,21	2,44	–	–	3,23	2,55	–	–	3,21	2,47

–»–	1993	3,64	3,30	–	–	3,55	2,84	–	2,14	3,01	2,33	–	–	3,41	2,77
–»–	1994	1,81	2,28	–	–	3,37	2,53	–	–	2,95	2,28	–	–	3,02	3,42
–»–	1995	–	–	–	–	3,66	2,77	2,25	1,45	2,32	2,82	–	–	3,06	2,75
–»–	1996	3,91	3,43	–	–	3,88	2,99	–	–	3,12	2,41	–	–	3,61	2,88
–»–	1998	–	–	–	–	3,31	2,89	2,80	1,85	2,74	–	–	–	2,97	2,81
Р. Кихчик	1931	–	–	–	2,03	3,11	2,62	–	–	2,92	2,77	–	–	3,08	2,87
–»–	1989	–	–	1,81	2,05	3,98	3,03	–	–		2,67	–	–	3,99	3,13
–»–	1992	–	–	2,30		3,14	2,88	–	–	3,35		–	–	3,12	2,93
Р. Кихчик	1993	–	–	–	–	3,89	3,07	–	–		2,75	–	–	3,89	3,07
–»–	1996	–	–	1,70	2,30	3,49	3,01	–	–	2,80		–	–	3,47	2,98
–»–	1997	–	–	2,73	2,78	3,50	2,82	–	–	4,20	3,13	–	–	3,38	2,82
–»–	1998	–	–	1,70	2,87	3,62	2,83	–	–	3,56	2,95	–	–	3,53	2,85
Р. Большая (ранняя)	1986–1999	2,30	1,97	1,11	–	2,43	2,04	1,05	–	2,63	2,08	–	–	2,52	2,12
Р. Большая (поздняя)	1986–1999	3,54	2,81	1,62	1,96	3,56	2,89	1,87	1,85	3,31	2,80	–	–	3,36	2,89
Р. Озерная	1985–1999	–	–	1,64	1,73	2,76	2,90	2,14	2,00	3,22	2,76	3,27	2,75	2,76	2,58
Р. Лиственничная	1980	–	–	–	–	–	–	1,66	2,35	3,44	3,08	3,46	2,76	2,52	2,82
–»–	1984	–	–	–	–	–	–	1,45	–	3,75	3,11	–	–	3,20	3,13
–»–	1999	–	–	–	–	¬	2,54	1,50	1,84	3,39	2,54	3,67	2,63	2,27	2,55
–»–	2000	–	2,84	–	–	–	–	1,54	2,35	3,45	2,45	–	2,56	1,72	2,51
–»–	2004	–	3,10	1,64	1,81	3,07	2,52	1,57	1,85	2,63	2,80	–	–	1,61	2,27
Р. Паратунка	1999	–	2,66	–	2,03	2,16	2,72	1,50	1,42	2,64	2,74	2,62	2,06	2,09	2,37
–»–	2000	–	2,73	1,20	–	3,91	2,96	1,46	1,45	3,12	2,17	–	1,80	2,23	1,68
–»–	2002	–	–	1,80	1,58	2,76	3,02	1,75	1,53	–	–	2,47	–	1,74	1,57
–»–	2003	–	–	1,14	–	3,44	2,70	1,86	1,58	2,67	2,30	–	1,89	2,01	1,99
Р. Авача	1988	–	–	1,39	–	3,82	2,78	2,17	1,75	2,81	2,36	3,08	–	2,54	2,03
–»–	1989	–	–	1,46	–	2,33	2,69	2,01	1,68	2,69	2,22	2,64	2,10	2,46	2,05
–»–	1990	–	–	–	1,63	1,86	3,23	2,12	1,75	2,31	1,97	2,29	1,78	2,26	1,97
–»–	1992	–	–	1,55	1,52	2,59	1,51	1,85	1,54	2,46	1,82	2,16	1,68	2,39	1,63
–»–	1993	–	–	1,55	–	3,13	–	–	1,37	2,88	1,84	3,03	2,59	2,22	1,56
–»–	1994	–	–	–	1,78	1,76	1,90	1,69	1,49	2,66	2,24	3,00	–	1,91	1,67
–»–	1995	–	–	1,31	–	3,47	2,82	1,88	1,58	2,70	2,12	2,58	–	2,48	2,06
–»–	1996	3,49	2,93	–	1,82	3,54	3,10	2,03	1,55	2,65	1,95	2,76	2,05	2,44	1,86
–»–	1997	–	–	1,54	1,65	3,22	2,44	1,73	1,48	2,34	2,12	1,59	1,84	2,10	2,02
–»–	1998	–	–	1,53	1,72	3,67	–	1,96	1,58	2,39	1,71	1,88	1,81	2,07	1,63
–»–	2000	–	–	1,53	–	3,55	2,69	1,65	1,57	3,00	3,00	2,29	–	2,22	1,98
–»–	2001	–	–	1,24	–	3,36	2,78	1,54	1,23	2,63	2,15	2,33	2,06	2,88	2,50
–»–	2002	–	–	1,42	–	2,69	2,75	1,89	1,44	2,51	2,18	2,71	2,41	2,13	2,05
–»–	2003	3,38	2,83	1,44	–	3,01	2,51	1,73	1,42	2,63	2,25	2,59	–	2,28	1,78
–»–	2004	2,52	–	1,72	1,99	3,23	3,04	1,80	1,67	2,79	2,26	–	–	2,50	2,19
Р. Жупанова	1999	2,82	2,72	1,36	–	2,92	2,40	1,35	2,53	3,40	2,63	–	–	2,67	2,50
–»–	2000	3,31	2,55	–	2,03	2,94	2,54	2,38	1,99	3,38	2,78	2,51	2,59	3,00	2,53
–»–	2001	3,46	3,06	1,59	–	3,46	2,85	–	2,29	3,49	2,96	3,73	–	3,47	2,93
–»–	2003	3,30	–	–	–	2,76	2,85	–	–	2,80	–	–	–	2,79	2,85
Р. Камчатка (ранняя)	1985–1999	2,86	2,24	1,16	1,80	2,77	2,22	1,37	1,51	2,70	2,15	2,34	2,28	2,67	2,22
Р. Камчатка (поздняя)	1985–1999	3,04	2,42	1,46	1,61	3,06	2,39	1,87	1,78	3,07	2,46	3,38	2,43	2,94	2,44
Р. Столбовая	1984	4,16	2,91	1,86	2,23	3,50	2,94	2,59	–	3,85	2,68	4,27	2,85	3,57	2,86
Р. Маламваям	1983	2,96	2,07	1,09	–	2,67	2,24	1,79	1,84	2,71	1,97	–	–	2,56	2,07
Р. Хайлюля	1986–1999	3,26	2,86	1,62	1,75	3,70	2,92	1,59	2,04	3,10	2,73	–	–	3,43	2,98

Табл. 6 (продолжение)

Водоем	Год	0.3		1.2		1.3		2.2		2.3		3.3		Все возраста	
		Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Р. Ивашка	1966	4,11	3,25	1,40	–	4,24	3,27	–	–	2,65	–	–	–	3,99	3,33
–»–	2004	3,70	3,22	1,85	1,60	4,11	3,22	1,88	–	4,00	3,35	4,46	–	3,63	3,16
Р. Русакова	2000	–	–	1,57	2,21	2,80	3,06	–	–	–	3,45	–	–	3,03	3,15
Р. Дранка	2000	3,45	–	1,73	2,03	3,51	2,91	1,65	–	3,17	2,37	–	–	3,28	3,03
–»–	2001	3,48	2,85	1,58	–	3,87	2,97	1,11	2,47	4,20	2,67	–	2,76	3,80	2,97
–»–	2003	3,61	2,69	–	–	3,54	2,28	2,30	–	3,33	–	–	–	3,58	2,63
Р. Карага	1988	4,60	2,48	1,88	1,57	3,00	2,44	2,25	–	3,01	2,54	–	–	2,91	2,26
–»–	1989	–	2,88	2,48	1,96	3,32	2,66	–	2,20	2,98	2,49	–	–	3,32	2,64
–»–	1993	–	3,07	1,99	1,82	3,98	2,89	1,93	1,72	2,87	2,53	–	2,63	2,91	2,41
–»–	1994	2,58	–	2,20	1,76	2,81	2,45	2,11	1,65	2,81	2,60	–	2,48	2,46	2,02
–»–	1996	4,40	–	2,39	2,04	3,51	2,74	2,41	1,90	3,59	2,66	–	–	3,30	2,66
–»–	1999	–	–	2,51	2,18	2,77	2,51	–	–	3,15	3,24	–	–	2,79	2,47
–»–	2001	–	–	–	1,45	2,80	2,48	–	–	2,83	2,55	–	–	2,90	2,54
–»–	2003	3,61	2,54	2,05	1,92	3,32	2,53	–	–	2,54	2,51	–	–	2,82	2,35
Р. Тымлат	1973	3,54	3,08	–	–	3,55	3,00	2,10	–	3,23	2,22	–	–	3,56	2,95
Р. Кичига	1981	3,68	2,04	–	–	3,86	2,91	–	–	3,11	–	3,47	–	3,84	2,95
–»–	1982	3,64	3,28	–	–	3,66	2,77	–	–	3,25	2,45	–	–	3,56	2,77
–»–	1989	3,49	–	–	–	3,90	2,88	–	–	–	–	–	–	3,91	2,90
–»–	1990	4,12	–	2,03	–	4,45	3,20	–	–	4,17	3,08	–	–	3,39	3,25
–»–	1992	–	3,33	1,80	1,42	4,53	2,97	–	–	4,30	2,03	–	–	3,93	2,82
–»–	1994	–	–	–	–	4,20	3,09	–	–	4,42	2,91	–	–	4,23	3,09
–»–	2003	4,26	–	–	–	4,22	2,80	–	–	–	–	–	–	4,22	2,80
Р. Култушная	1983*	–	–	1,40	–	–	1,85	1,37	1,80	2,75	2,27	–	2,60	2,57	2,23
–»–	2000*	–	–	–	–	2,95	3,23	1,43	–	3,17	2,74	–	–	3,10	2,76
–»–	2003*	–	–	1,49	–	2,76	2,73	1,43	1,81	2,70	2,78	2,35	3,67	2,26	2,68
Р. Авьяваям	1985	–	4,30	1,52	2,61	3,31	2,82	1,50	–	3,09	–	–	–	2,57	2,81
–»–	1986	1,80	2,65	1,63	–	3,72	2,95	1,80	–	3,23	2,82	–	–	3,68	2,95
–»–	1989	–	–	1,53	–	3,79	3,17	–	–	4,18	3,33	–	3,00	3,21	3,27
–»–	1992	–	2,90	1,70	–	4,03	2,82	–	–	3,80	2,35	–	–	3,53	2,87
Р. Пахача	2000*	–	–	1,12	–	2,98	2,65	1,36	–	2,82	2,43	–	–	2,66	2,50
–»–	2001	–	–	1,30	–	3,22	2,58	2,34	–	2,81	2,84	–	–	3,13	2,76
Р. Южн. Импука	1999	–	2,90	1,50	–	3,31	2,82	–	1,92	4,06	3,19	3,37	2,95	3,26	2,90
Р. Сев. Импука	2001	–	–	–	–	3,47	2,87	–	–	4,19	2,73	–	–	3,76	2,85
Р. Апука	1980	–	–	–	–	3,81	3,22	–	–	3,23	–	–	–	3,62	3,19
–»–	1985	4,29	2,63	1,53	–	3,63	2,81	–	–	3,58	2,89	–	–	3,51	2,84
–»–	1989	–	–	1,62	–	3,99	3,09	–	–	4,06	2,97	–	–	3,91	3,09
–»–	1990	–	–	–	–	3,88	2,97	–	–	4,38	2,92	–	–	4,12	2,98
–»–	1991	–	–	–	1,88	3,75	2,65	–	–	3,26	2,69	–	–	3,53	2,66
–»–	1999	3,53	–	1,31	–	3,56	2,60	–	1,77	–	2,57	–	–	3,37	2,52
–»–	2000*	–	–	–	–	3,42	2,67	–	–	3,24	2,59	–	–	3,41	2,61
–»–	2003*	–	–	1,42	–	3,03	2,53	1,63	1,72	2,97	2,39	–	–	2,04	2,41
–»–	2004	3,80	3,11	1,90	1,95	3,63	2,94	1,65	2,50	3,09	2,43	–	–	3,35	2,88
Р. Ананапыльген (Ананаваям)	1997–2002	–	–	–	–	3,38	2,86	2,23	2,16	3,73	2,86	3,92	2,65	3,41	2,70

Лим. Северный	1997	–	–	2,10	–	4,24	3,27	2,50	2,50	4,47	3,07	4,43	3,37	4,01	3,25
–//–	2001	–	3,49	1,75	–	3,92	3,01	1,60	–	4,03	2,98	4,17	3,41	3,93	3,06
–//–	2002	–	–	1,75	2,18	3,50	2,98	1,93	2,36	4,06	3,00	4,01	3,33	3,50	3,02
–//–	2003	–	–	1,64	–	4,26	3,23	1,83	2,06	4,55	3,24	4,93	3,48	4,27	3,28
Р. Таманваям (бух. Шлюпочная)	1996	–	–	–	–	–	3,43	–	–	4,35	3,25	–	3,43	4,35	3,49
Б. Шлюпочная	1997	–	–	3,00	–	3,80	3,06	2,55	2,46	4,45	3,13	3,60	3,04	3,87	3,06
Р. Камчиммоваям (бух. Шлюпочная)	2003	–	–	1,57	2,61	4,30	3,14	2,69	–	4,40	3,20	4,34	3,13	4,13	3,24
Лаг. Мачевна	1997	–	–	–	–	4,50	3,44	2,50	2,50	4,51	3,48	4,59	3,45	4,60	3,51
Р. Ильпивеем (бух. Анастасия)	2000	3,49	2,74	1,48	–	3,78	2,86	1,50	–	3,53	2,85	5,25	2,56	3,81	2,87
Р. Ильпивеем (бух. Анастасия)	2000	3,49	2,74	1,48	–	3,78	2,86	1,50	–	3,53	2,85	5,25	2,56	3,81	2,87
Р. Укэлаят (бух. Дежнева)	1989	4,22	3,28	–	–	4,06	3,08	–	–	3,54	3,05	–	–	4,15	3,15
Оз.-реч. система Мейныпильгын	1997–2002**	–	–	2,32	2,97	3,83	3,00	2,73	2,48	4,07	3,13	–	–	–	–
Р. Саранная (о. Беринга)	1990–2003	–	2,67	2,50	2,03	2,15	2,27	1,39	1,41	2,50	2,17	2,67	2,14	2,13	2,01
Р. Гаванка(о. Беринга)	1999	–	–	–	–	1,83	2,10	2,00	1,00	2,90	2,20	2,81	2,21	2,79	2,19
–//–	2000	–	–	–	–	–	–	1,22	1,25	2,67	2,13	2,73	2,07	2,60	2,06
Р. Ладыгинка (о. Беринга)	1999	–	–	–	–	–	2,29	0,90	1,30	2,80	2,25	2,69	2,16	2,64	2,20
Р. Беттобу (о. Шумшу)	2000	–	–	–	–	–	1,68	2,33	1,63	2,54	1,94	2,28	–	2,38	1,90

Примечание. * – Обозначения, как и в табл. 1, – рыбы собраны в бассейне озер Илир-Гытхын (р. Култушная), Ватыт-Гытхын (р. Апука), Потат-Гытхын (р. Пахача). ** – Середина хода (Голубь, 2003а).

Таблица 7. *Абсолютная плодовитость особей нерки Западной и Восточной Камчатки, Корякского нагорья, Восточной Чукотки и о-ва Беринга (наиболее многочисленных возрастных групп), шт. икринок*

Водоем	Год	0.3	0.4	1.2	1.3	1.4	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	Все возраста
Р. Палана	1994–2001	–	–	3256	3593	3247	3311	3539	4168	3247	4058	3529
Р. Хайрюзова	1993	3665	5136	3575	4547	4761	4140	3775	–	–	–	4423
Р. Ича	1986	–	–	–	3365	–	–	2612	–	–	–	3225
–//–	1989	2643	2912	–	2722	2648	2580	2876	–	–	–	26716
–//–	1992	–	–	–	1931	–	–	1795	–	–	–	1921
–//–	1993	–	–	–	5080	–	–	5274	–	–	–	5093
–//–	1995	5425	–	–	4870	–	–	5319	–	–	–	5228
–//–	1997	–	4933	4899	4910	4668	4954	4975	–	–	–	4912
–//–	1998	–	–	2888	3052	–	–	2831	–	–	–	3036
Р. Крутогорова	1992	–	–	–	4407	–	–	5058	–	–	–	4454
–//–	1994	4779	–	–	4858	–	–	–	–	–	–	4844
–//–	1995	5217	–	3084	4603	5026	4628	4735	4157		4572	4652
–//–	1996	5353	6060	4119	5701	–	–	–	–	–	–	5634
–//–	1997	5289	7658	3637	4989	6034	4317	4849	–	–	–	5014
–//–	1998	4624	–	–	4625	4520	–	4613	–	–	–	4623
–//–	1999	5400	–	4950	4515	–	–	–	–	–	–	4729
Р. Воровская	1965	2980	–	–	4520	4065	–	2562	–	–	–	4277
–//–	1988	–	–	–	4732	6417	–	5074	–	–	–	4814
–//–	1989	3480	–	–	3058	3078	2211	2907	–	1225	2472	2899
–//–	1990	–	–	–	2545	3232	–	2616	–		2137	2569
–//–	1994	3230	4360	–	3735	4268	–	3180	–	–	–	3450
–//–	1995	–	–	4094	4842	4978	2265	3745	4671	–	–	4492

Табл. 6 (продолжение)

Водоем	Год	0.3	0.4	1.2	1.3	1.4	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	Все возраста
Р. Воровская	1996	6286	–	–	4581	–	–	2575	–	–	2820	4224
–»–	1998	–	–	–	4245	–	2789	–	–	–	–	4141
Р. Кихчик	1989	5421	4778	–	5489	6014	–	9240	–	–	–	5676
–»–	1992	–	–	–	4364	4917	–	–	–	–	–	4433
–»–	1997	–	3476	4442	4043	2980	3180	5776	4768	–	–	4052
–»–	1998	–	–	4553	4549	5471	–	4478	–	–	–	4591
Р. Большая (ранняя)	1987–1999	3052	–	–	3610	3737	–	3389	3393	–	–	3620
Р. Большая (поздняя)	1987–1999	4857	–	3978	4992	5102	3608	4358	4803	–	–	4718
Р. Озерная	1985–1999	–	–	3029	3835	–	3311	3900	4132	3273	3816	3730
Р. Паратунка	1999	4871	–	3990	4879	4675	2294	4269	2590	2395	2670	3325
–»–	2000	4700	–	–	4673	4676	2288	3720	2590	2239	2160	2682
–»–	2002	–	–	3035	5640	–	2667	–	–	2509	–	2742
–»–	2003	–	–	–	3892	–	2785	3557	–	2520	3075	3176
Р. Авача	1988	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4287
–»–	1989	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3535
–»–	1990	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5079
–»–	1992	–	–	1154	1108	–	1048	1229	–	1112	–	1128
–»–	1993	–	–	–	–	–	1590	2053	–	1756	2500	1824
–»–	1994	–	–	2450	2995	–	1905	3335	–	2840	–	2339
–»–	1996	4280	–	4063	4143	4473	2856	3358	–	2614	3347	3148
–»–	1997	–	–	3939	3148	–	2118	2685	–	–	3008	2706
–»–	1998	–	–	3152	–	–	2044	2036	–	2266	2103	2105
–»–	2000	–	–	–	3906	–	1832	4400	–	1891	–	2668
–»–	2001	–	–	–	3666	3577	1823	2840	–	2124	2451	3265
–»–	2002	–	–	2186	3438	4581	2056	2599	3975	2093	2646	2685
–»–	2003	4383	–	–	3080	–	1912	2449	–	1963	–	2321
–»–	2004	–	–	2232	3826	4211	1721	2501	–	1662	–	2518
Р. Жупанова	2000	3258	2490	2890	3240	3871	2525	3405	–	2888	2979	3244
–»–	2001	5293	–	–	4636	4660	3903	4220	5775	–	–	4641
–»–	2003	–	–	–	3434	3939	–	–	–	–	–	3466
Р. Камчатка (ранняя)	1985–1999	3498	4068	2718	3492	3957	2912	3236	3645	2443	3653	3452
Р. Камчатка (поздняя)	1985–1999	4342	4116	3881	4257	4311	3812	4106	4298	2843	3998	4142
Р. Столбовая	1984	4397	4569	2777	3371	3047	–	3538	4356	–	2990	3453
Р. Маламваям	1983	2694	–	–	3384	4018	4030	2462	–	–	–	2870
Р. Хайлюля	1986–1999	3557	3664	2101	3651	3856	2031	3381	4052	–	–	3610
Р. Ивашка	2004	5018	5763	3555	5435	5380	–	5642	–	–	–	5344
Р. Русакова	2000	–	5040	3716	4010	4631	–	–	–	–	–	5344
Р. Дранка	2000	–	–	2991	4318	5137	–	–	5476	–	–	4487
–»–	2001	5565	–	–	5668	7667	5630	4328	7549	–	4074	5573
–»–	2003	4044	–	–	3715	–	–	–	–	–	–	4005
Р. Карага	1988	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3591
–»–	1989	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2606
–»–	1996	–	–	2232	3682	5006	1384	2727	–	–	–	3223
–»–	1999	–	–	2657	2257	–	–	1947	–	–	–	2235
–»–	2001	–	–	1450	2344	2850	–	2812	2231	–	–	2432

–//–	2003	3733	–	3273	3612	–	–	5161	–	–	–	3576
Р. Тымлат	1973	5805	–	–	5309	–	–	2420	–	–	–	5092
Р. Кичига	1981	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4927
–//–	1989	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4554
–//–	1990	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5107
–//–	2003	–	–	–	5856	–	–	–	–	–	–	5856
Р. Култушная	2003*	–	–	–	4664	–	4226	4095	3822	–	5919	4375
Р. Авьяваям	1985	6375	4378	–	5184	–	–	–	–	–	–	5195
Р. Апука	1980	–	–	–	3387	2388	–	–	–	–	–	3282
–//–	1985	5721	–	–	4612	5508	–	3974	–	–	–	4653
–//–	1989	–	–	–	5294	5651	–	4351	–	–	–	5212
–//–	1990	–	–	–	5353	5145	–	4295	–	–	–	5187
–//–	2003*	–	–	–	4136	–	3202	3620	–	–	–	3869
Р. Ананапыльген (Ананаваям)	2002–2003	–	–	3169	5224	–	4061	5109	5178	4442	3949	4795
Лим. Северный	2001	4982	–	–	5028	5569	–	5347	5305	–	5056	5256
–//–	2002	–	–	4355	5222	6369	4689	5817	2847	–	5605	5494
–//–	2003	–	–	–	5662	5610	3787	6110	5846	–	6860	5939
Р. Камчиммоваям (бух. Шлюпочная)	2003	–	–	6123	6434	7180	–	6065	6312	–	7442	6297
Р. Ильпивеем (бух. Анастасия)	2000	4958	–	–	5035	4794	–	4410	6174	–	3759	4864
Р. Укэлаят (бух. Дежнева)	1989	5699	–	–	6042	6485	–	5763	–	–	–	6043
Оз.-реч. система Мейныпильгын**	1997–2002	–	–	4637	5161	5291	4690	5151	5697	4922	–	4976
Р. Саранная (о. Беринга)	1999–2000	4871	–	3990	3445	4675	2269	3471	2590	2369	2649	2925

Примечание. * – Обозначения, как и в табл. 1, – материалы по нерке р. Култушная собраны в бассейне оз. Илир-Гытхын, р. Апука – оз. Ватыт-Гытхын. ** – Данные Е. В. Голубь (2003а).

Таблица 8. *Средняя длина, масса тела и плодовитость основных и некоторых второстепенных стад азиатской нерки*

Водоем	Период	Длина тела, см		Масса тела, кг		Плодовитость, шт. икринок	Источник информации
		самцы	самки	самцы	самки		
Р. Палана	1994–2001	64,12	59,69	3,11	2,51	3529	Бугаев и др, 2002b
Р. Хайрюзова	1986–1994	64,21	59,96	3,43	2,83	4423 (1)	Бугаев и др., 2002a
Р. Ича	1986–1998	68,95	65,41	3,82	3,40	3734	Бугаев и др., 2002a
Р. Крутогорова	1992–1999	62,13	59,90	3,16	2,79	4850	Бугаев и др., 2002a
Р. Воровская	1988–1998	62,06	58,66	3,25	2,70	3798	Бугаев и др., 2002a
Р. Кихчик	1989–1998	63,60	59,94	3,56	2,96	4688	Бугаев и др., 2002a
Р. Большая (ранняя)	1986–1999	59,73	56,75	2,52	2,12	3620	Бугаев и др., 2002c
Р. Большая (поздняя)	1986–1999	65,09	62,51	3,36	2,89	4718	Бугаев и др., 2002c
Р. Озерная	1985–1999	58,70	57,60	2,76	2,58	3730	Бугаев, Дубынин, 2002
Р. Лиственничная	1999–2004	50,87	57,96	1,87	2,44	Н. д.	Табл. 2–4
Р. Паратунка	1999–2003	52,06	52,50	2,02	1,90	2981	Табл. 2–4
Р. Авача	1988–2004	57,72	55,05	2,33	1,93	2829	Табл. 2–4
Р. Жупанова	1999–2003	60,27	58,46	2,98	2,70	2838	Табл. 2–4
Р. Саранная (о-в Беринга)	1990–2003	53,35	53,48	2,13	2,01	2925 (2)	Табл. 2–4
Р. Камчатка (ранняя)	1985–1999	61,25	58,12	2,67	2,22	3452	Бугаев, Дубынин, 2002
Р. Камчатка (поздняя)	1985–1999	62,65	59,51	2,94	2,44	4142	Бугаев, Дубынин, 2002
Р. Хайлюля	1986–1999	61,65	59,75	3,43	2,98	3610	Бугаев и др,, 2003b
Р. Дранка	2000–2003	64,70	60,90	3,55	2,88	4688	Табл. 2–4
Р. Карага	1988–2003	60,06	56,96	2,93	2,42	2944	Табл. 2–4
Р. Кичига	1989–2003	69,29	62,60	3,94	2,97	5172 (2)	Табл. 2–4
Р. Авьяваям	1985–1992	62,80	62,55	3,25	2,97	5195 (1)	Табл. 2–4
Р. Апука	1985–1999	65,91	60,97	3,63	2,83	5017	Табл. 2–4
Р. Ананапыльген (Ананаваям)	1997–2003	62,60	58,56	3,34	2,68	4795 (2)	Табл. 2–4, Бугаев и др., 2004b
Лим. Северный	1997–2003	64,33	60,71	3,93	3,15	5563	Табл. 2–4
Бух. Шлюпочная	1996–2003	66,12	61,50	4,12	3,26	6297 (1)	Табл. 2–4
Оз.-речная сист. Мейныпильгын	1995–2002	66,01	61,46	3,83	3,03	5018	Голубь, 2003a
Лаг. Амаам	2001–2004	68,03	60,93	4,41	3,18	н. д.	Голубь, Голубь, 2005
Р. Туманская	2000–2004	67,66	61,82	4,24	3,26	5421	Голубь, Голубь, 2005

Примечание. Применительно к длине и массе тела в таблицу включены только средние значения, рассчитаные не менее чем по трем годам наблюдений; плодовитость – в некоторых случаях в таблицу включены материалы только за 1–2 года (указано в скобках). Н. д. – нет данных.

Таблица 9. *Значения коэффициентов корреляции Пирсона (r) при сравнении географической широты расположения устьев рек и рассматриваемых биологических показателей рыб некоторых стад азиатской нерки*

Показатель	Самцы	Самки
Восточная Камчатка, Корякское нагорье, Анадырский залив и о-в Беринга (от р. Лиственничная до оз. Аччен)		
Длина тела	r = 0,885***, n = 21	r = 0,814***, n = 21
Масса тела	r = 0,933***, n = 21	r = 0,878***, n = 21
Плодовитость	–	r = 0,848***, n = 19
Западная Камчатка (от р. Озерная до р. Палана)		
Длина тела	r = 0,492, n = 9	r = 0,260, n = 9
Масса тела	r = 0,369, n = 9	r = 0,163, n = 9
Плодовитость	–	r = -0,112, n = 9
Западная Камчатка (от р. Озерная до р. Хайрюзова, без р. Палана)		
Длина тела	r = 0,575, n = 8	r = 0,412, n = 8
Масса тела	r = 0,616, n = 8	r = 0,496, n = 8
Плодовитость	–	r = 0,268, n = 8

Примечание. * – P < 0,05, ** – P < 0,01, *** – P < 0,001; n – число сравниваемых пар.

В табл. 10 представлена взаимосвязь между широтой расположения устьев рек и биологическими характеристиками рыб нерки Восточной Камчатки, подразделенной на два района: от р. Лиственничная и до р. Карага (на Западной Камчатке это соответствует району от р. Озерная до р. Хайрюзова) и от р. Кичига до оз. Аччен.

Как можно видеть из табл. 10, у самцов нерки из района от р. Лиственничная и до р. Карага обнаружена достоверная связь между широтой и длиной-массой тела рыб; у самок эта связь значительно ниже и на имеющихся материалах недостоверна. Тем не менее, на представленных материалах наличие такой связи предполагать можно и в дальнейшем, после включения дополнительных материалов такая связь, без сомнения, будет доказана.

Как свидетельствуют данные табл. 8 и табл. 10, в одном и том же диапазоне географической широты положительная связь биологических показателей у нерки Восточной Камчатки с географической широтой расположения устьев рек значительно выше, чем таковые у рыб Западной Камчатки. Возможно, это связано с тем, что молодь нерки Восточной Камчатки мигрирует в открытые воды Берингова моря и Тихого океана в первый год жизни в море, вероятно, фронтально, а нерка Западной Камчатки – из Охотского моря мигрирует в океан через северокурильские проливы, огибая южную часть п-ва Камчатка. Разумеется, этот вопрос требует дальнейших исследований.

Определенный интерес представляет анализ характеристик рыб от р. Кичига до оз. Аччен (табл. 10), когда после удаления из выборки данных по р. Кичига значительно возросли коэффициенты корреляции, относящиеся к длине и массе тела.

Таблица 10. *Значения коэффициентов корреляции Пирсона (r) при сравнении географической широты расположения устьев рек и рассматриваемых биологических показателей рыб некоторых стад нерки Восточной Камчатки, Корякского нагорья, Анадырского залива и острова Беринга*

Показатель	Самцы	Самки
Район р. Лиственничная – р. Карага		
Длина тела	r = 0,729*, n = 10	r = 0,530, n = 10
Масса тела	r = 0,788**, n = 10	r = 0,554, n = 10
Плодовитость	–	r = 0,563, n = 10
Район р. Кичига – оз. Аччен		
Длина тела	r = 0,711*, n = 11	r = 0,608*, n = 11
Масса тела	r = 0,854***, n = 11	r = 0,881***, n = 11
Плодовитость	–	r = 0,312, n = 10
Район р. Кичига – оз. Аччен (без р. Кичига)		
Длина тела	r = 0,920***, n = 10	r = 0,745*, n = 10
Масса тела	r = 0,911***, n = 10	r = 0,896***, n = 10
Плодовитость	–	r = 0,279, n = 9

Примечание. * – P < 0,05, ** – P < 0,01, *** – P < 0,001; n – число сравниваемых пар.

Таким образом, удаление из выборки только одной нерки р. Кичига сразу же значительно увеличило значения коэффициентов корреляции в связях изменений размеров и массы тела в зависимости от широты расположения устьев рек. Среди смежных рек нерка из р. Кичига выделяется более высокими размерно-массовыми показателями (табл. 5–6).

Этот факт свидетельствует, что, помимо общей генеральной зависимости увеличения размеров тела у нерки по направлению к северу (рис. 30–31), существуют отдельные исключения, которые влияют на полученные связи, делая их далеко не идеальными. Вероятно, это связано с тем, что в некоторых водоемах существуют особые условия отбора у особей на размеры тела на нерестилищах или на пути миграции к ним.

Имеющиеся данные по нерке оз. Курильское и из притоков р. Камчатка свидетельствуют о наличии некоторой наследственной адаптации размеров производителей нерки к глубинам на нерестилищах (Крохин, Крогиус, 1937а; Бугаев, 1976; Бугаев, Остроумов, 1989), что подчеркивал С. М. Коновалов (1980), изучая нерку оз. Азабачье.

Приведем еще один пример, относящийся к данной области исследований. Уже давно было показано (Бугаев, 1995а), что нерка р. Урумпет (оз. Красивое) выделяется своими крупными размерами, не характерными для особей, воспроизводящихся на такой низкой широте (рис. 4). Позже, после получения дополнительной информации по бассейну оз. Красивое, эта ситуация нашла свое объяснение.

Озеро Красивое находится в кратере древнего вулкана на высоте 82 м над ур. м., соединено с морем порожистой р. Урумпет длиной около 5 км, имеющей в устье при впадении в море ширину около 4–5 м. Сильное падение уровня воды при небольшой длине реки приводит к очень высоким скоростям течения в реке. По-существу, р. Урумпет – это мощный горный ручей. Преодолеть такую стремнину могут только крупные и сильные рыбы. Вероятно, именно поэтому нерка оз. Красивое имеет достаточно крупные размеры, что они выделяются из общей зависимости при анализе этих характеристик в зависимости от широты, на которой расположено устье названной реки (Бугаев, 1995а).

Более того, практически вся нерка в оз. Красивое нерестится в литорали озера (уровни воды жестко не лимитируют размеры рыб) – в кратере вулкана нет значительных рек-притоков, пригодных для нереста. По срокам захода в озеро и нереста нерка оз. Красивое относится к поздней форме (Иванков, 1984), а рыбы поздних форм (в известной мере из-за нереста преимущественно в литорали озер) всегда крупнее ранних (Коновалов, 1980; Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; табл. 8).

Не исключено, что рыбы ранней сезонной расы отсутствуют в оз. Красивое частично из-за очень высоких скоростей течения в р. Урумпет, связанных со снеготаянием, т. е. тот период (в конце мая – июне), когда на нерест в водоемы других районов заходят особи ранней формы нерки. Но главной причиной отсутствия ранней сезонной расы в бассейне оз. Красивое, вероятно, следует считать отсутствие в его бассейне значительных рек-притоков, т. к. именно в них обычно воспроизводится основное количество рыб ранней формы этого вида (Остроумов, 1975а; Коновалов, 1980; Крогиус, 1983; Бугаев, 1995а).

Если бы нерка в оз. Красивое нерестилась в притоках, размеры ее были бы несколько мельче, т. к. размеры рыб в реках часто лимитируют уровни воды, и более крупных рыб на речных нерестилищах чаще выедают медведи (Коновалов, 1980; Коновалов, Шевляков, 1980). Таким образом, для нерки р. Урумпет значительное отклонение от линии регрессии изменения размеров рыб в зависимости от широты места (Бугаев, 1995а) имеет простое объяснение: в ее бассейне условия миграции рыб на нерестилища и их нереста значительно отличаются от средних статистических в азиатской части ареала.

Возвращаясь к материалам данной работы, отметим, что, вероятно, и для нерки р. Кичига, из года в год выделяющейся крупными размерами и высокой массой тела (табл. 5–6), существуют какие-то причины, которые приводят к естественному отбору наиболее крупных рыб, и эти причины в дальнейшем необходимо выяснить, что может оказаться очень полезным в познании жизненной стратегии этого вида.

Таким образом, в отличие от возраста, у азиатской нерки размерно-массовые показатели длины тела и плодовитость рыб отдельных стад часто обнаруживают связь с географической широтой расположения устья нерестовой реки, где осуществляется воспроизводство этих рыб: чем ближе к северу, тем названные показатели выше. В итоге, условия морского нагула могут влиять и на биологические показатели рыб. Все это в полной мере относится к стадам нерки, молодь которых фронтально непосредственно мигрирует в открытые морские и океанические воды (стада Восточной Камчатки, Корякского нагорья, Анадырского залива и о-ва Беринга). Но это не относится к стадам нерки, молодь которых при миграции в открытые океанические воды вынуждена через северокурильские проливы огибать южную оконечность п-ва Камчатка (охотоморские стада нерки Западной Камчатки).

Помимо общей генеральной зависимости увеличения размеров тела, у нерки (по направлению к северу) существуют отдельные исключения, которые всегда несколько нарушают имеющиеся связи, делая их далеко не идеальными. Вероятно, это связано с тем, что в некоторых водоемах существуют особые условия естественного отбора у особей на размеры тела на нерестилищах или на пути миграции к ним по рекам.

ГЛАВА 6
Мониторинг межгодовой изменчивости биологических показателей смолтов и половозрелых рыб основных стад азиатской нерки – р. Озерная и р. Камчатка

6.1. Нерка р. Озерная (оз. Курильское)

Бассейн р. Озерная, впадающей в Охотское море (координаты устья – 51°23' N, 156°30' E), может быть условно разделен на два участка. Один – от устья до истока р. Озерная из оз. Курильское (ее длина 48 км); второй – бассейн оз. Курильское. Эти два элемента озерно-речной системы разделены водоразделом, прорывающимся долиной р. Озерная (Ресурсы…, 1973; Бугаев, 2009d). От побережья Охотского моря оз. Курильское удалено на 40 км.

Важнейшие характеристики р. Озерная: длина русла 74 км, ширина – до 100 м, глубина – до 3 м (на перекатах – до 0,7 м); площадь водосбора 971,7 км²; средняя высота водосбора 453 м; максимальный подъем воды в половодье 163 см, в дождевой паводок – 149 см; максимальная скорость подъема воды в половодье может достигать 231 см в сутки. Река замерзает только в низовье (до 3 км от устья полностью, а до 10 км – частично) в период с ноября по февраль (Ресурсы…, 1973; Бугаев, 2009d).

В р. Озерная впадает 18 притоков, часть из которых вытекает из горных озер. Из северных притоков крупнейший – р. Каюк. Из южных притоков наиболее важные – рр. Паужетка и Шумная, долины которых глубоко врезаны в междугорья.

В бассейне р. Озерная расположено несколько озер. Наиболее значительные из них – это Курильское (рис. 35), Этамынк, Ульяновское (Ульянова) и Державина. В первом из них воспроизводится нерка; а во вторые два из-за водопадов и других особенностей рельефа производители нерки и других видов тихоокеанских лососей проникнуть не могут (Державин, 1916a-b; Крохин, Крогиус, 1937a; Бугаев, Кириченко, 2008; Бугаев и др., 2009).

Отличительной особенностью оз. Курильское является его исключительно большие средняя и максимальная глубины. Характерно, что, будучи водоемом вулканического происхождения, оз. Курильское имеет дно, расположенное более чем на 200 м ниже ур. м. (Ермаков, 1974; Комплексные исследования…, 1986; Николаев, Николаева, 1991).

Современное оз. Курильское расположено в бассейне р. Озерная и дает начало реке, которую жители Камчатки называют «река Озерная». Морфологические и гидрологические характеристики оз. Курильское в течении всего периода его исследований оценивали и уточняли неоднократно (Державин, 1916b; Крохин, Крогиус, 1937a; Пономарев и др., 1986a-b; Николаев, Николаева, 1991; и др.).

По последней версии морфометрическо-гидрологической оценки (Николаев, Николаева, 1991) оз. Курильское имеет следующие характеристики: площадь – 77,05 км²; объем – 15,042 км³; глубина максимальная – 316,0 м; глубина средняя – 195,2 м; площадь водосбора – 392,0 км²; период полной смены воды водосбором – 18,0 лет; площадь литорали (0–5 м) – 1,0 %; площадь профундали (глубины более 5 м) – 99,0 %; средняя прозрачность в летний период по диску Секки – 10,0 м; высота над ур. м. – 104,0 м.

По данным Л. В. Миловской (2002), изменение степени прогрева воды в оз. Курильское в теплые и холодные годы, прослеженное по вертикальным профилям, весьма значительно. Анализ вертикального распределения температур наиболее теплого 1984 г. и самого холодного 1999 г. демонстрирует существенное различие во внутригодовой динамике вертикального распределения температуры. Так, в 1984 г. наблюдалось максимальное заглубление теплого ядра (рис. 36-А), когда даже в декабре температура на глубине 200 м была выше 4 °С.

В холодном 1999 г. прогрев воды был поверхностным и слабым, ядро с температурой от 4 °С и выше существовало непродолжительное время и располагалось не глубже 80 м (рис. 36-Б). С августа по декабрь на глубинах ниже 130 м температура воды изменялась в диапазоне 2,0–2,5 °С и отмечалось наименьшее заглубление слоя с максимальной плотностью (Миловская, 2002). Напомним, что наибольшую плотность вода имеет при 4 °С.

На рис. 37 показана температура воды в оз. Курильское в сентябре на глубине 20 м и градиенты температуры воды в сентябре в слое 20–50 м в 1972–2009 гг., выбранных в качестве стандартных предикторов при изучении роста нерки этого водоема (Бугаев и др., 1989).

Анализ многолетней динамики гидрохимического режима оз. Курильское показал (Уколова, Свириденко, 2002), что особенности циркуляции водных масс озера и низкая температура воды способствуют хорошей аэрации водной толщи и сохранению олиготрофности водоема. Нитраты, железо и кремний в озере содержатся

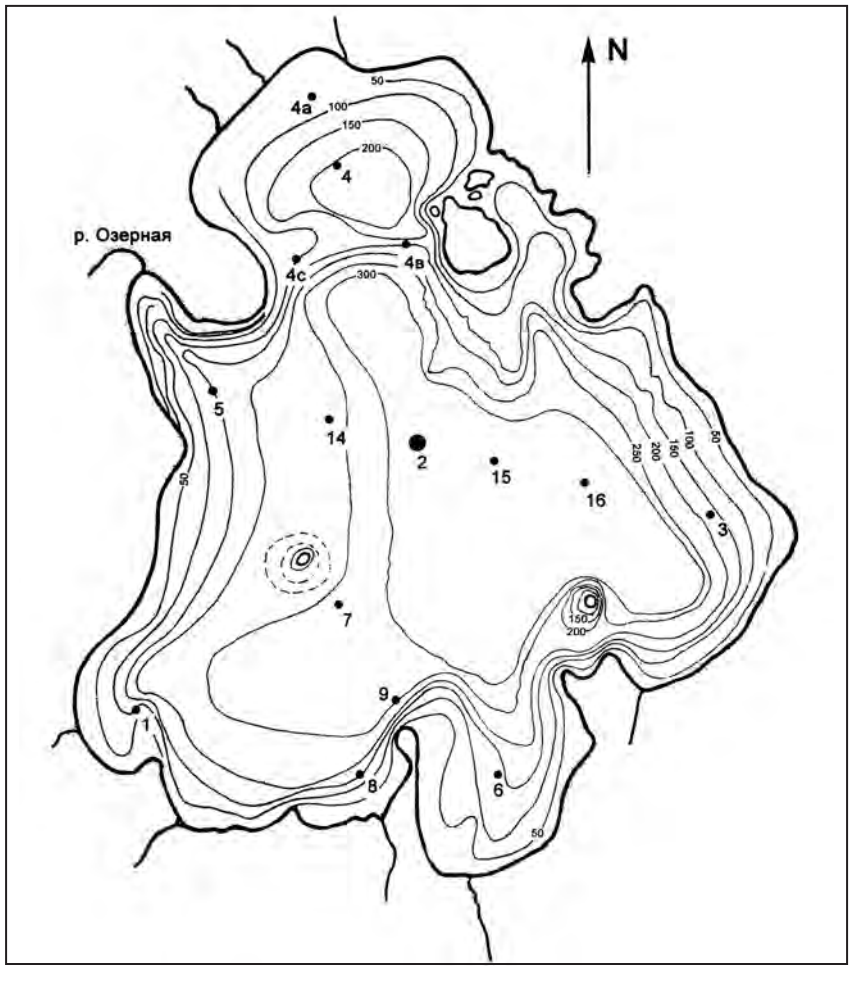


Рис. 35. *Морфологическая характеристика ложа оз. Курильское (по: Николаев, Николаева, 1991): цифрами указаны гидробиологические станции (по: Миловская, 2007), 2 – стандартная станция, существующая с 1950 г.*

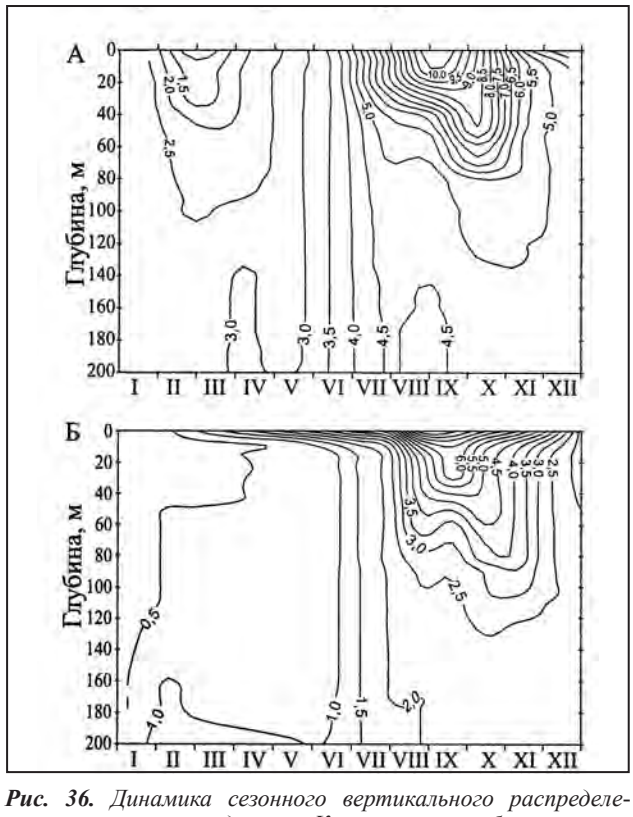


Рис. 36. *Динамика сезонного вертикального распределения температуры воды в оз. Курильское в наиболее теплом 1984 г. (А) и в наиболее холодном 1999 г. (Б) (по: Миловская, 2002)*

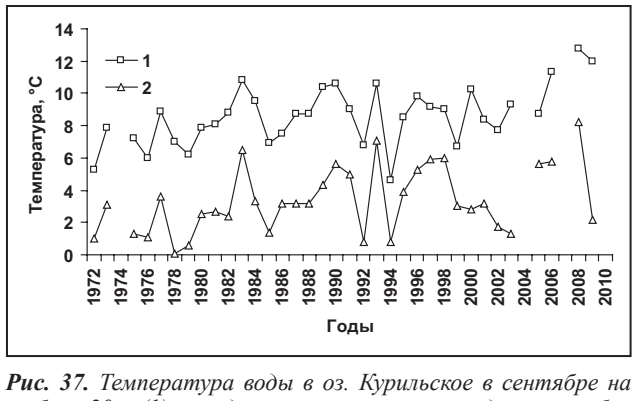


Рис. 37. *Температура воды в оз. Курильское в сентябре на глубине 20 м (1) и градиенты температуры воды в сентябре в слое 20–50 м (2) в 1972–2009 гг. (по данным Озерновского наблюдательного пункта), °С*

в озере в достаточном количестве и, как правило, не лимитируют развитие фитопланктона. Лимитирующим биогеном в экосистеме озера является фосфор, что подтверждается соотносительной динамикой биогенов. Низкие величины содержания фосфатов могут ограничивать потребление других биогенов (в частности – азота).

По опубликованным данным (Лепская, 2002; Лепская и др., 2003), в соответствии с современной классификацией в составе планктонной альгофлоры глубоководной части оз. Курильское определено 59 видовых и внутривидовых таксонов, относящихся к 5 отделам: диатомовые Bacillariophyta (50); синезеленые Cyanophyta (4); зеленые Chlorophyta (3); динофитовые Dinophyta (1), золотистые Chrysophyta (1). Ядро планктонного фитоценоза озера формируется пятью видами Bacillariophyta, среди которых доминирует Aulacoseira subarctica. Субдоминантными таксонами в зависимости от температуры и содержания в воде общего фосфора могут быть Cyclotella tripartita, C. pseudostelligera, Stephanodiscus alpinus и мелкоклеточный Stephanodiscus sp., который найден пока только в оз. Курильское.

Продуцирование фитопланктонной биомассы в вегетационный период происходит волнообразно и зависит от количества общего фосфора, циркулируемого в системе. В годы с высоким суммарным поступлением фосфора с нерестующей рыбой наблюдаются три пика «цветения» фитопланктона (июнь, август и начало октября). При уменьшении его поступления в озеро отмечают две или одну продукционную волну в течение всего сезона вегетации (Лепская и др., 2003).

Е. В. Лепская (1988, 2002) разделяет фитопланктон этого озера на «кормовой» – к нему относятся все виды родов *Aulacoseira*, *Cyclotella*, *Stephanodiscus* и «некормовой», куда относят крупных единичных диатомей и недиатомовую составляющую фитопланктона. Данный подход позволяет отождествлять общую фитопланктонную биомассу с биомассой «кормового» фитопланктона, а для оценки видовой структуры сообщества и мониторинга его состояния использовать несколько наиболее массовых, структурообразующих видов. В оз. Курильское таких видов три – *Aulacoseira subarctica*, *Cyclotella* sp. и *Stephanodiscus alpinus*. В фитопланктоне в течение всего года доминирует аулякозеира, составляющая до 70 % численности и биомассы кормового фитопланктона (Лепская, 1988, 2002).

Пелагические ракообразные (Носова, 1968, 1972a-b, 1988; Миловская, 1988; Миловская, Бонк, 2004; и др.) в озере представлены двумя видами ветвистоусых рачков – *Daphnia longiremis* и единично встречающимся *Bosmina longirostris* s. lato и двумя видами веслоногих рачков – *Cyclops scutifer* и единично встречающимся в теплые годы – *Acantocyclops vernalis*. Ротаторный (Rotatoria) пелагический планктон включает 11 видов, относящихся к 5 семействам, 8 родам, а также коловраток отряда Bdelloida, родовая и видовая принадлежность которых пока не установлена (Бонк, 2000). Коловратки из-за мелких размеров практически не используются в питании неркой (за исключением крупной – *Asplanchna priodonta priodonta* (Миловская, Бонк, 2004).

Циклопы (рис. 38) – являются первым по значению объектом питания для молоди нерки в оз. Курильское (Введенская и др., 1991 – цит. по: Бугаев, 1995а – табл. 49–51); жизненный цикл циклопов составляет 2 года (Носова, 1968, 1970, 1972a-b). Для биологии циклопов этого водоема характерно отсутствие резкого сезонного ритма жизненного цикла, что связано с гидрологическим режимом озера (Куренков, 2005). Вертикальное распределение циклопов характеризуется проникновением их до глубин 200–300 м и почти полным отсутствием взрослых рачков в слое 0–25 м. Взрослые циклопы обитают в основном на глубинах свыше 100 м (Носова, 1968, 1970, 1972a-b). Характер роста нерки лучше совпадает с численностью циклопов в сентябре–октябре (Бугаев и др., 1989).

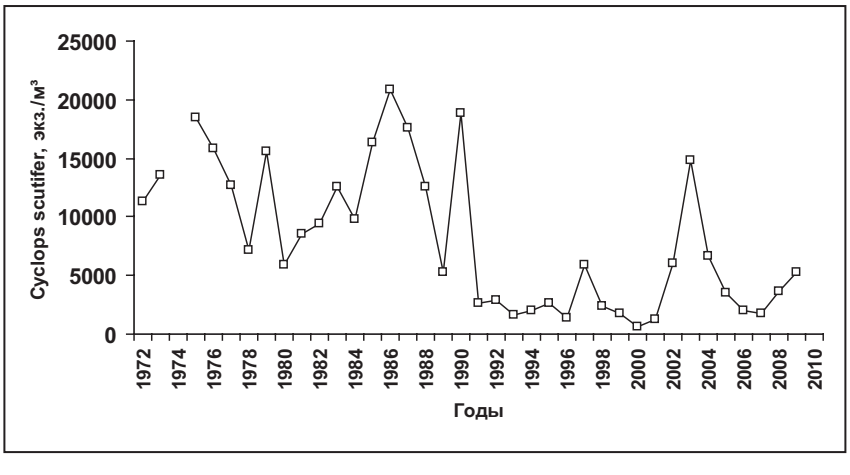


Рис. 38. *Средняя численность копеподитов Cyclops scutifer I–VI стадий в августе-сентябре в оз. Курильское в 1972–2009 гг. (по данным И. А. Носовой, Л. В. Миловской, Т. В. Бонк), экз./м³*

Наиболее глубоко циклопы распространяются в начале лета и в начале зимы – в периоды гомотермии. Характер зимнего распределения зоопланктона зависит от ледяного покрова, т. к. оз. Курильское замерзает не каждый год. Поэтому вертикальное распределение зоопланктона в годы, когда оно замерзает и не замерзает, различно (Носова, 1968, 1972a-b).

Дафнии (рис. 39) – второй по значению объект питания молоди нерки в озере (Введенская и др., 1991 – цит. по: Бугаев, 1995а – табл. 49–51); их жизненный цикл составляет, в среднем, 3-4 месяца (Миловская, 1988; Носова, 1988).

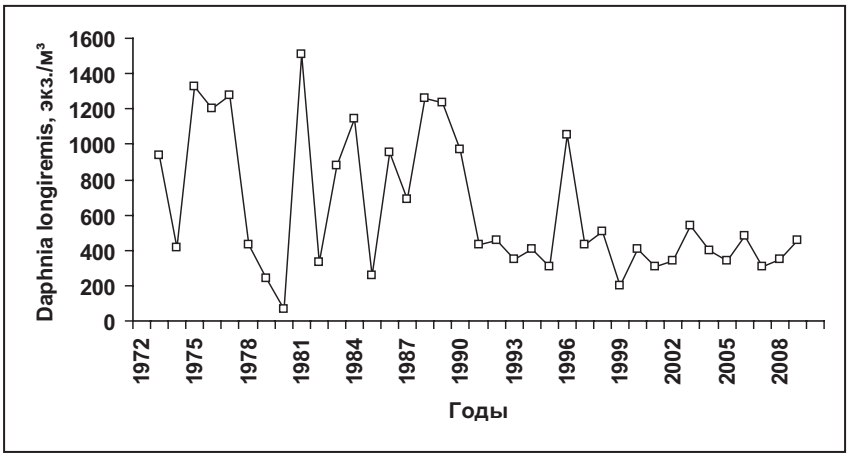


Рис. 39. *Численность Daphnia longiremis в октябре в оз. Курильское в 1972–2009 гг. (по данным И. А. Носовой, Л. В. Миловской и Т. В. Бонк), экз./м³*

В оз. Курильское дафнии присутствуют в зоопланктоне в течение всего года, но наиболее многочисленны они в сентябре–ноябре. В теплые годы их численность выше (Миловская, 1988; Носова, 1988).

В бассейне оз. Курильское обитают или воспроизводятся следующие виды рыб (Бугаев и др., 2009): нерка *Oncorhynchus nerka*, кижуч *Oncorhynchus kisutch*, горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *Oncorhynchus keta*, девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*, арктический голец (*Salvelinus alpinus* complex), кунджа *Salvelinus leukomaenis* и немногочисленная популяция (нет подходящих мест для нереста) жилой формы трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (морфа – «leiurus») из верхнего течения (ниже истока) р. Озерная. С воздуха отмечается единичный (до десятков штук) нерест чавычи *Oncorhynchus tschawytscha* в верхнем течении р. Озерная. Основу всей ихтиофауны водоема составляет нерка.

Проходная (анадромная) форма трехиглой колюшки, вероятно из-за высоких скоростей течения р. Озерная, оз. Курильское не достигает (да и зачем ей сюда мигрировать, если для нее здесь нет нерестилищ) (Бугаев и др., 2009). Буквально в последнее время в верховьях р. Озерная, наряду с особями жилой leiurus, были отмечены немногочисленные особи жилой формы морфы trachurus (Пичугин, 2011).

Озеро Этамынк – расположено в бассейне оз. Курильское. Из озера вытекает р. Этамынк, впадающая в оз. Курильское. Озер такого типа (тектонических) на Камчатке немного. К нерестовым может быть отнесено только оз. Этамынк (площадь зеркала – 1,44 км², площадь водосбора – 20,3 км², высота над ур. м. – 273 м). Это озеро появилось в результате подпруживания впадины тектонического происхождения пирокластическим материалом, выброшенным в районе оз. Курильское около 8 тыс. лет назад (Бонк, 2003; Остроумов, 2007).

Ихтиологами оз. Этамынк посещалось редко: в 1930-е гг. озеро было осмотрено Е. М. Крохиным и Ф. В. Крогиус (1937a), в 1940-е гг. – В. В. Азбелевым, в 1974–1975 гг. (трижды) – В. Ф. Бугаевым (1976), в 1997–2000 гг. – более поздними исследователями (Лепская и др., 2003).

Средняя температура воды в оз. Этамынк в летний период находится в пределах 12–13 °С (Бонк, 2003). В фитопланктонном сообществе оз. Этамынк обнаружено 26 видовых и внутривидовых таксонов: Bacillariophita (23); Cyanophyta (2); Chlorophyta (1). Структурообразующий комплекс в озерном фитопланктоне формируют четыре вида: *Aulacoseira subarctica*, *Stephanodiscus alpinus*, *S. minutilis* и *Diatoma elongatum* (Лепская и др., 2003).

В оз. Этамынк обнаружено 12 видов зоопланктона, основные кормовые объекты молоди нерки в нем – *Cyclops scutifer* и *Daphnia longiremis* (Бонк, 2001).

По наблюдениям с воздуха литораль в озере очень узкая, площадь, пригодная для нереста, составляет 4–8 тыс. м². В 1960-е гг. в озере нерестилось от 0,05 до 2,00 тыс. шт. нерки; такое же количество во впадающей в него речке. По всей вероятности, на озерных нерестилищах может разместиться не более 8–10 тыс. шт. нерки. В речку, впадающую в оз. Этамынк, кроме нерки, заходит и кижуч. В озере встречается арктический голец; данными о других представителях ихтиофауны в оз. Этамынк исследователи не располагают (Бугаев и др., 2009).

6.1.1. Популяционная структура

В отличие от нерки р. Камчатка, нерест и нагул которой рассредоточен по притокам и ряду озер бассейна реки (Лагунов, 1940: Крогиус, 1970; Остроумов, 1972; Бугаев, 1983, 1994, 1995a; и др.), воспроизводство нерки р. Озерная сосредоточено в основном бассейне одного оз. Курильское (рис. 35). Небольшое оз. Этамынк, из которого вытекает р. Этамынк, впадающая в оз. Курильское, является вторым нагульно-нерестовым водоемом нерки в бассейне р. Озерная, но численность нерки оз. Этамынк очень мала и практически не может быть даже сопоставима с численностью нерки оз. Курильское. Нерест озерновской нерки происходит практически полностью в бассейне оз. Курильское и русле р. Озерная (на первых 5 км от ее истока) (Крохин, Крогиус, 1937a; Остроумов, 1970c; Егорова, 1970a-b; Селифонов, 1975a; Селифонова, 1978a-b; Бугаев, 1995a; Бугаев и др., 2009).

Молодь нерки, вышедшая из гнезд нерки, отнерестившейся ниже истока реки из озера, сеголетками поднимается на нагул в оз. Курильское (Бугаев, 1995a; Бугаев и др., 2009; Павлов и др., 2010).

Типичная центральная часть чешуи производителей нерки оз. Курильское (при среднем уровне кормовой базы для молоди в нем) представлена на рис. 40-1, а на рис. 40-2 – нерки оз. Этамынк. На чешуе этамынкской нерки третья зона сближенных склеритов – ЗСС (от центра) является дополнительным образованием, и ее формирование связано с миграцией смолтов из оз. Этамынк в оз. Курильское и кратковременным нагулом там. Дополнительная ЗСС на чешуе, вероятно, формируется в связи со сменой экологии молоди, так как у смолтов нерки, выловленных в оз. Этамынк, дополнительных ЗСС не наблюдали. Существует ли миграция молоди из оз. Этамынк в оз. Курильское в возрасте сеголетков или годовиков, пока не известно (Бугаев, 1976, 1995a).



Рис. 40. *Центральная часть чешуи производителей нерки бассейна р. Озерная: оз. Курильское и оз. Этамынк (по: Бугаев, 1995a): 1 – оз. Курильское, исток р. Озерная, 05.08.1985 г., АС – 590 мм, самка, возраст 2.3, продолжительность пресноводного периода жизни 2+, стрелками обозначены зоны сближенных склеритов (ЗСС) – годовые кольца; 2 – оз. Этамынк, р. Этамынк, 21.08.1985 г., АС – 550 мм, самец, возраст 2.2, продолжительность пресноводного периода жизни 2+, стрелками обозначены ЗСС (первая и вторая – годовые кольца, третья – дополнительная)*

В оз. Курильское существует три сезонно-экологических формы нерки – ранняя (весенняя) речная, поздняя (летняя) речная и поздняя (летняя) литоральная; причем, между первой и последней имеет место значительная репродуктивная изоляция, обусловливающая уровень генетической дифференциации по локусу Ldh-B1. Поздняя речная форма по всем признакам характеризуется промежуточными значениями, что может указывать на гибридный, в некоторой степени, ее характер. Обмен генами между этой формой и ранней речной и поздней литоральной формами может быть, по-видимому, значительным (Варнавская, 1988, 2006; Пильганчук и др., 2005).

6.1.2. Анадромная миграция

Динамику и особенности нерестового хода нерки р. Озерная с 1940 г. и по настоящее время изучают в сравнительном аспекте с двух позиций: в верховьях реки, где установлено рыбоучетное заграждение, и по промысловым уловам в ее низовьях.

До 1967 г. рыбоучетное заграждение, установленное впервые в 1940 г., находилось в 5 км ниже ее истока (нижняя граница нерестилищ нерки), что давало возможность полного учета рыб, избежавших промысла и зашедших на нерест. В 1967 г. заграждение перенесли выше, на участок реки близ истока. Поэтому в последующие годы наблюдатели начали вводить поправку на недоучитываемое количество производителей (Егорова, 1977). С тех пор рыбоучетное заграждение неоднократно модернизировали и ежегодно ремонтировали. В июне 1999 г. существовавшую многие годы основу заграждения разобрали, а на ее месте построили современный вариант.

По данным пропуска рыб через рыбоучетное заграждение в истоке р. Озерная и уловам в устье реки, нерестовый ход нерки начинается обычно в последних числах мая и заканчивается в конце октября – начале ноября. Основная масса рыб от устья и до истока р. Озерная доходит за 3-4 суток, преодолевая расстояние, равное примерно 48 км (Егорова и др., 1961; Егорова, 1968, 1970a-b, 1977; Селифонова, 1978a-b; Бугаев, 1995a; Бугаев и др., 2009; Бугаев, 2009d).

По результатам мечения, проведенного в 1985 г., расстояние от устья до рыбоучетного заграждения в истоке р. Озерная нерка проходит от 2 до 7 суток (на третьи сутки до истока поднимается более 70 % меченных в устье реки рыб).

В общих чертах нерестовый ход нерки в р. Озерная можно подразделить на следующие периоды: в начале и конце хода идут единичные экземпляры, а в середине – наибольшее количество рыб. В последнем случае выделяется рунный ход, когда проходит основная масса производителей (Егорова, 1968, 1977).

Нерестовый ход начинается обычно в последних числах мая и заканчивается в конце октября – начале ноября. Массовый ход нерки (количество прошедших за день рыб равно 1000 шт. и более) наблюдается с середины июля и до начала сентября, рунный ход – с конца июля по середину августа. С середины второй декады июля по начало августа число мигрантов резко увеличивается, а с начала августа по начало сентября – постепенно уменьшается.

Массовый ход неравномерный, пульсирующий, подразделяется на несколько периодов подъема и спада. Насчитывается до 5 периодов повышенной численности мигрантов. Первый и пятый периоды (численность рыб до

20–30 тыс. шт. в день) приходится на начало и конец массового хода; второй, четвертый (до 100 тыс. шт.) и третий (до 350 тыс. шт.) – на его середину. Самое большое и постоянно наблюдающееся увеличение хода отмечено в третьем периоде (с 1 по 10 августа). В некоторые годы массовый ход бывает выражен только этим периодом. Таким образом, период с двадцатых чисел июля до середины августа наиболее продуктивен для промысла нерки в р. Озерная (Егорова, 1968, 1977; Бугаев, 1995а; Бугаев и др., 2009).

Общая продолжительность нерестового хода, по многолетним данным, составляет 5,0–5,5 месяцев, рунного – 10–22 дня. Заход нерки в р. Озерная приурочен к весенне-летнему паводку. Начало массового хода совпадает с периодом максимального подъема паводковых вод в реке и озере. Рунный ход приходится на период падения уровня воды и начало повышения ее температуры. Подобная зависимость отмечена для нерки рядом авторов (Кузнецов, 1928; Семко, 1954; и др.). Нерка начинает заходить в р. Озерная раньше (и при более низкой температуре воды), чем горбуша, кета и чавыча (Егорова, 1968, 1977).

Изменения хода нерки в верховье в какой-то мере отражают характер захода ее в устье р. Озерная. Пики пропуска через рыбоучетное заграждение в общих чертах повторяют пики вылова, запаздывая на 3-4 дня.

Сроки начала и конца нерестового хода нерки несколько колеблются по годам. Особенно это характерно для массового и рунного ходов. Изменение сроков и амплитуды увеличения хода связано с колебаниями численности нерестовых подходов и гидрологическими факторами.

Раннее и интенсивное начало массового хода (11–12 июля; количество рыб – до 3000 шт. и более) наблюдается чаще в годы с большей численностью всего нерестового стада (около 6000–9000 тыс. шт.) и его части, зашедшей на нерест (2000–4200 тыс. шт.). К числу таких лет относятся 1943, 1945, 1947, 1949, 1951 и 1952 гг. В эти же годы чаще всего отмечался и самый продолжительный массовый заход нерки. Рунный ход особенно хорошо выражен и растянут, четко выражены все 5 увеличений численности рыб (Егорова, 1977).

В годы со средней численностью подходов (2700–5500 тыс. шт.) и их нерестовых частей, пропущенных для нереста (750–2000 тыс. шт.), раннего начала массового хода, как правило, не бывает. Это было отмечено в 1944, 1946, 1948, 1950 и 1953 гг. Массовый ход (до 3000 шт.) обычно начинается после 15 июля. Рунный ход короток, ему соответствует только 3-й пик и более слабые – 2-й и 4-й.

В годы с низкой численностью нерестовых подходов и их частей (соответственно 400–2500 и 260–1000 тыс. шт.) массовый ход наиболее слабый и поздний и начинается количеством рыб менее 1000–2000 шт. Рунного хода не наблюдается вовсе или он бывает выражен слабым третьим увеличением численности рыб. Продолжительность массового хода различна. Преимущественно это период интенсивного дрифтерного лова в открытом море, отмечаемый с 1954 г. (Егорова, 1977).

На характер хода производителей в верховья реки постоянно, в той или иной степени, влияют и особенности лова рыб в нижнем течении реки. Лучше всего это заметно, когда промысел изымает более половины всей зашедшей в нерестовый водоем нерки или когда в какой-либо день вылавливают почти всех зашедших лососей (Егорова, 1977). Последнее стало типичным в современный период – с середины 1990-х гг. и по настоящее время, когда производственные мощности позволяют практически неограниченно изымать всю заходящую в реку рыбу (Бугаев и др., 2009).

Таблица 11. *Динамика подходов нерки к устью р. Озерная, ее вылов и пропуск в реку выше зоны промышленного рыболовства (в оз. Курильское) в 2004–2006 гг. (по: Бугаев и др., 2009), %*

Дата	2004			2005			2006		
	Подход	Вылов	Пропуск	Подход	Вылов	Пропуск	Подход	Вылов	Пропуск
До 6.07	3,0	–	3,0	0,3	–	0,3	1,7	0,3	1,4
06–10.07	2,2	–	2,2	0,6	+	0,6	0,4	+	0,4
11–15.07	3,3	0,7	2,6	0,2	–	0,2	0,2	0,1	0,1
16–20.07	6,2	3,7	2,5	0,7	0,6	0,1	6,0	5,9	0,1
21–25.07	17,6	13,4	4,1	0,7	0,7	–	3,6	3,0	0,6
26–31.07	27,4	23,5	4,0	32,1	23,5	8,6	33,0	23,7	9,3
01–05.08	15,8	13,8	2,0	22,9	17,2	5,7	20,4	19,2	1,2
06–10.08	3,9	3,6	0,3	15,5	15,0	0,5	14,3	14,3	+
11–15.08	10,1	9,6	0,5	14,1	13,2	0,9	6,2	6,2	+
16–20.08	3,6	3,2	0,4	8,4	7,6	0,8	2,0	2,0	+
21–25.08	3,8	3,8	–	2,7	0,9	1,8	4,0	4,0	+
26–31.08	3,1	3,1	–	0,3	0,1	0,2	4,1	4,0	0,1
01–05.09	–	–	–	+	+	+	1,3	1,3	+
06–10.08	–	–	–	0,7	0,2	0,5	2,3	1,7	0,6
11–15.09	–	–	–	0,4	0,1	0,3	0,5	0,5	+
16–20.09	–	–	–	0,4	0,1	0,3	–	–	–
Всего, %	100,0	78,4	21,6	100,0	79,2	20,8	100,0	86,2	13,8
Всего, тыс. шт.	6016	4716	1300	7520	5955	1565	9088	7838	1250

Примечание. Знак «+» – менее 0,1 %. Динамика хода и промысла озерновской нерки за 1996–2003 гг. опубликована ранее (Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007а).

В табл. 11 представлена динамика подхода, пропуска и вылова нерки р. Озерная в 2004–2006 гг. (Бугаев и др., 2009), которые детально характеризуют современную ситуацию. Если ослабить контроль за пропуском, то речной промысел практически полностью может выловить всю рыбу, зашедшую в реку. Чтобы этого не происходило, сотрудники КамчатНИРО ежегодно в течение всего сезона анадромной миграции озерновской нерки ведут мониторинг ее пропуска в оз. Курильское. Контроль осуществляется на рыбоучетном заграждении.

Скопления нерки в верхнем течении р. Озерная перед рыбоучетным заграждением привлекают много бурых медведей, которые, не обращая внимания на присутствующих людей, ловят здесь рыбу и живут какой-то период времени. Напомним, что все это происходит на территории Южно-Камчатского заказника, где существует строгий заповедный режим, подкрепленный реальной охраной, что не позволяет тревожить и отстреливать зверей (Бугаев и др., 2009).

Несмотря на кажущееся процветание колонии бурых медведей, жирующих в истоке р. Озерная, с позиций охраны Дикой Природы, здесь сложилась не совсем нормальная ситуация, т. к. еще до постройки рыбоучетного заграждения в 1940 г. медведи в небольшом количестве обитали в этом районе только в сентябре-октябре, когда в верховьях р. Озерная шел интенсивный нерест нерки. Если бы не было рыбоучетного заграждения (перед которым скапливается рыба), в такой крупной реке в июле-августе медведи поймать необходимое для питания количество рыбы просто не способны. Поэтому практически все они ранее обитали в районе нерестилищ нерки бассейна оз. Курильское, а в истоке р. Озерная в июле-августе встречались лишь отдельные, не исключено, что мигрирующие, особи.

С организацией Южно-Камчатского заказника в 1996 г., находящегося под контролем сотрудников Кроноцкого заповедника, отпугивать медведей от рыбоучетного заграждения, где скапливается много нерки и она легко доступна для медведей, запретили. В результате в истоке р. Озерная за 10–15 лет сформировалась и стала обитать крупная группировка бурых медведей, существование которой держится только на заповедном режиме заказника.

Уже многие годы сотрудники Озерновского наблюдательного пункта КамчатНИРО и кордонов Южно-Камчатского заказника живут и работают на площадках, окруженных по периметрам проволочными заграждениями, к которым подведен электрический ток. Передвижение сотрудников КамчатНИРО по оз. Курильское для рабочих целей строго контролируется (график поездок, утверждаемый администрацией Кроноцкого заповедника, составляется за несколько месяцев до начала полевого сезона). В период нерестового хода в истоке р. Озерная почти ежедневно садится несколько вертолетов с туристами, часть которых, сопровождаемых сотрудниками Кроноцкого заповедника, совершает прогулки на катерах по озеру.

6.1.3. Биологическая характеристика половозрелых рыб

Биологическая структура половозрелых рыб стада нерки р. Озерная с 1940 г. и по 2006 г. включительно рассмотрена в работах предыдущих исследователей (Егорова, 1968; Селифонов, 1975а; Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007а; Бугаев и др., 2009).

По данным сотрудников КамчатНИРО (Селифонов, 1975а; Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007а; Бугаев и др., 2009; Дубынин, 2010), средняя численность зрелой части стада (ЗЧС) нерки р. Озерная в 1945–1951 гг. составила 5144 тыс. шт., 1952–1969 гг. – 5681 тыс. шт., 1970–1976 гг. – 1990 тыс. шт., 1977–1984 гг. – 2537 тыс. шт., 1985–1991 гг. – 6188 тыс. шт., 1992–1999 гг. – 5054 тыс. шт., 2000–2010 гг. – 8917 тыс. шт.

Как свидетельствуют приведенные цифры, минимальная численность ЗЧС р. Озерная пришлась на 1970–1976 гг. В 1977–1984 гг. она несколько возросла, но значительное ее увеличение произошло только после смены года возврата доминантных поколений у западнокамчатской горбуши (с 1985 г. и по настоящее время) (Bugayev, 2002a). В 2000–2010 гг. ЗЧС нерки достигла очень высокого уровня, считая за весь период исследований с 1940 г.

Возрастная структура. По многолетним наблюдениям (Селифонов, 1975а; Seliphonov, 1982; Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2009), у нерки р. Озерная отмечено 14 возрастных групп, но их встречаемость далеко не одинакова. Основные, ежегодно наблюдающиеся возрастные группы – 2.2, 2.3, 3.2 и 3.3 (первая цифра обозначает продолжительность пресноводного, вторая – морского периодов жизни).

В табл. 12 приведен возрастной состав нерки р. Озерная за 1945–2010 гг. по средним значениям в рассматриваемые периоды (см.: глава 2 «Материалы и методы исследований»). Ежегодные материалы за 1970–2006 гг. были опубликованы ранее (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007а). В приложение настоящей книги помещены ежегодные материалы за 1985–2010 гг. (табл. 2 – приложение).

В связи с тем, что средние размеры и масса тела озерновской нерки связаны с количеством лет, прожитых рыбами в море, без всякого сомнения, факторы, воздействующие на рост, будут влиять и на возрастную структуру особей этой популяции.

Рассматривая среднюю встречаемость основных возрастных групп рыб 2.2 и 2.3 по периодам (табл. 12), можно отметить, что, за исключением периодов 1952–1969 и 1970–1976 гг., доля этих рыб и их соотношение находились в близких пределах: 2.2 – 20,49–26,44 %; 2.3 – 52,19–56,67 %. А вот в период максимального расцвета японского дрифтерного промысла в 1952–1969 гг. и, особенно, последующей депрессии численности лососей на Камчатке в 1970–1976 гг., заметно увеличилась доля рыб возраста 2.2 (33,24–40,53 %) и понизилась – 2.3 (41,08–49,20 %). Последнее, как уже было показано выше, частично совпадает с минимальной численностью ЗЧС нерки р. Озерная в 1970–1976 гг. Не исключено, что снижение встречаемости рыб возраста 2.3 (они несколько крупнее,

чем особи возраста 2.2) в 1952–1969 гг. связано с очень большими объемами селективного дрифтерного промысла в эти годы, целенаправленно изымавшего наиболее крупных рыб у юго-востока Камчатки. Но могут быть и другие причины. Во все субпериоды 1977–1984, 1985–1991, 1992–1999 и 2000–2010 гг. преобладают особи возраста 2.3 (52,19–57,64 %) и, в меньшей степени, 2.2 (20,29–25,69 %).

Наши неоднократные периодические попытки в 1974–2010 гг. **выявить какой-то основной фактор**, влияющий на формирование хотя бы наиболее многочисленных возрастных категорий (2.3 и 2.2) нерки р. Озерная не увенчались успехом, что связано с комплексным воздействием предикторов, влияющих на этот процесс.

Проведенные исследования (Бугаев, Дубынин, 2002) позволяют предполагать слабую положительную связь между средней продолжительностью морского и пресноводного периодов жизни в 1970–1984 гг., когда условия нагула молоди нерки в море были менее благоприятными для этого вида, чем в 1985–2000 гг. Не исключено, что отсутствие достоверной связи между названными показателями является достаточно важным фактом, отражающим уровень динамики численности нерки р. Озерная. Именно начиная с 1985 г., у озерновской нерки значительно выросла численность ЗЧС.

Длина и масса тела. Для нерки р. Озерная уже неоднократно демонстрировали влияние численности западно- и восточнокамчатской горбуши, а также собственно популяций нерки рек Камчатка и Озерная на длину и массу тела половозрелых рыб этой реки. Отмеченное для нерки р. Озерная влияние плотностных факторов в море (Крогиус, 1960, 1965; Бугаев, 1995a; Bugaev et al., 1996; Bugayev, Dubynin, 2000; Bugaev et al., 2001; Bugayev, 2001, 2002a; Бугаев, Дубынин, 2002) по какой-то причине осталось «незамеченным» для ряда современных отечественных исследователей, анализировавших публикации по проблемам роста и численности тихоокеанских лососей в море в зависимости от плотностных факторов (Кловач, 2003; Темных, 2004; Шунтов, Темных, 2004b; и др.), но было замечено иностранными (Ruggerone et. al., 2003; Ruggerone, Goetz, 2004; Ruggerone, Nielsen, 2004, 2009; Ruggerone et. al., 2010; и др.).

Проведенный при написании этой книги на материалах 1985–2010 гг. анализ влияния численности камчатской горбуши на длину и массу тела озерновской нерки не выявил достоверных взаимосвязей между названными выше показателями, что было продемонстрировано ранее на материалах 1970–1984 и 1985–1999 гг. (Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002). В 2000–2010 гг. произошло значительное увеличение численности нерки р. Озерная по сравнению с предыдущим периодом 1985–1999 гг. Также произошло увеличение численности западно- и восточнокамчатской горбуши. Все эти события в совокупности позволяют предполагать снижение конкурентных взаимоотношений между этими видами в океане в период 2000–2010 гг. или приобретение ими более многофакторного характера, и выделить среди них один-два «главных» фактора просто не представляется возможным.

Если сравнить среднюю длину тела половозрелой нерки р. Озерная по периодам (табл. 13), то можно отметить, что у особей двух наиболее массовых возрастных групп 2.2 и 2.3 она была максимальной в 1970–1976 гг. (наиболее низкая численность зрелой части стада – ЗЧС) и минимальной в 2000–2010 гг. (наиболее высокая численность ЗЧС).

Если рассматривать средние значения длины по всем возрастным группам (табл. 13) и не принимать во внимание послевоенный период 1945–1951 гг., когда вообще не было дрифтерного промысла, то также максимальные значения приходятся на 1970–1976 гг., а минимальные – на 2000–2010 гг.

В целом, если исключить период 1945–1951 гг., когда не было дрифтерного промысла, максимальные значения массы тела у рыб возраста 2.2, 2.3 и в совокупности всех возрастных групп приходятся на 1970–1976 гг. (период минимальной численности), а минимальные – на 2000–2010 гг. (период максимальной численности) (табл. 14).

Таким образом, отмеченные в настоящей работе факты снижения размеров и массы тела половозрелой нерки р. Озерной с увеличением численности рыб этого стада вполне согласуются с ранее отмеченными закономерностями ее изменений, когда эти вопросы были рассмотрены более подробно (Бугаев, 1995a; Bugaev et al., 1996, 2001; Бугаев, Дубынин, 2002).

В программе «Statistica» пошаговым регрессионным методом включения на материалах 1985–1998 гг. исследователи (Бугаев, Дубынин, 2002) рассчитали коэффициенты множественной регрессии – R (Боровиков, Боровиков, 1998) между средней длиной и массой тела половозрелой нерки р. Озерная (объединенные данные по всем возрастным группам) и факторами среды, численности нерки и горбуши различных районов Камчатки и интенсивностью дрифтерного промысла (см. табл. 1 – приложение). Получаемые коэффициенты множественной корреляции, как правило, были предельно высокими ($R = 1$) и достоверными ($P < 0{,}001$), но созданные модели констатировали только прошлое состояние ситуации, а на будущее они не работали. Анализ влияния различных факторов на изменчивость длины и массы тела по отдельным возрастным группам не проводили. В случае необходимости с уравнениями регрессии можно ознакомиться в оригинале (Бугаев, Дубынин, 2002).

На рис. 41–48 представлены временные тренды длины тела самцов и самок озерновской нерки по периодам 1970–1984 и 1985–2010 гг. по отдельным возрастным группам. Из этих рисунков хорошо видно, что рыбы, прожившее большее число лет в море, в среднем имеют большую длину. Этот факт сам по себе не нов (Егорова, 1968; Селифонов, 1975; Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007a; и др.), но рис. 41–48 очень наглядно демонстрируют это. В табл. 3–4 (приложение) приведены средние показатели ежегодных данных за 1985–2010 гг.

Средняя многолетняя масса тела озерновской нерки (самцов и самок вместе) составляет 2,65 (пределы – 2,20–3,40) кг; в отдельные годы различия достигают 1,20 кг, т. е. очень значительны (Бугаев и др., 2009).

Таблица 12. *Возрастной состав нерки р. Озерная в 1945–2010 гг., %*

Годы	Возрастные группы														Всего, %
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	3.1	3.2	3.3	3.4	4.3	
1945–1951	–	–	–	–	0,29	26,44	56,11	0,85	–	–	10,32	5,99	–	–	100
1952–1969	–	–	–	–	0,69	33,24	49,20	1,19	–	–	8,56	7,13	–	–	100
1970–1976	–	–	1,18	–	6,40	40,53	41,08	0,91	–	1,12	6,34	3,62	–	–	100
1977–1984	0,03	0,26	1,74	–	2,96	24,92	52,19	0,55	–	0,63	5,81	11,35	0,12	–	100
1985–1991	0,10	0,49	1,83	0,02	1,59	25,69	54,38	2,11	0,10	0,13	3,44	9,96	0,21	0,03	100
1992–1999	0,05	0,56	1,85	0,04	0,51	23,07	56,67	1,09	0,02	0,09	5,50	10,22	0,28	0,07	100
2000–2010	–	0,33		0,19	0,61	20,29	57,63	2,70	0,02	0,15	5,21	10,28	0,70	0,04	100

Примечание. Ежегодные данные о возрастном составе нерки р. Озерная за 1985–2010 гг. помещены в табл. 2 (приложение).

Таблица 13. *Средняя длина тела самцов и самок нерки р. Озерная основных возрастных групп в 1945–2010 гг., см*

Годы	1.2		1.3		2.1	2.2		2.3		2.4		3.1	3.2		3.3		3.4		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1945–1951	–	–	–	–	41,0	55,2	53,8	61,3	58,6	64,0	62,3	–	55,6	53,8	61,1	58,3	–	–	56,7	56,9
1952–1969	–	–	–	–	40,2	55,7	54,0	62,3	59,7	64,1	61,3	41,3	55,7	53,9	62,6	60,3	–	–	59,7	57,5
1970–1976	–	–	–	–	42,0	57,9	55,9	63,6	61,0	65,5	62,0	46,4	58,7	56,4	64,1	62,0	–	–	61,3	59,1
1977–1984	55,9	55,8	64,8	58,4	38,3	55,1	53,8	63,3	60,1	63,0	62,6	40,3	57,0	54,2	63,0	60,5	61,5	63,5	59,1	58,0
1985–1991	49,5	48,1	60,6	60,9	39,7	54,7	53,9	62,7	59,6	64,2	60,7	41,5	55,1	54,0	63,3	59,8	65,0	63,6	59,3	58,0
1992–1999	52,3	52,5	57,9	58,6	38,5	53,2	52,8	61,3	58,6	63,1	61,3	42,9	55,2	54,2	61,4	58,7	60,0	59,3	58,1	57,3
2000–2010	50,5	52,7	61,0	57,0	37,9	52,4	52,1	60,2	57,9	61,7	59,8	37,8	53,2	52,3	60,3	57,9	60,7	60,1	57,5	56,8

Примечание. Ежегодные данные о длине тела нерки р. Озерная за 1985–2010 гг. помещены в табл. 3 (приложение).

Таблица 14. *Средняя масса тела самцов и самок нерки р. Озерная основных возрастных групп в 1945–2010 гг., кг*

Годы	1.2		1.3		2.1	2.2		2.3		2.4		3.1	3.2		3.3		3.4		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1945–1951	–	–	–	–	0,83	2,16	1,96	2,97	2,55	3,42	3,11	–	2,24	2,02	2,95	2,58	–	–	2,66	2,38
1952–1969	–	–	–	–	0,89	2,25	2,04	3,14	2,77	3,44	2,98	0,97	2,20	2,02	3,18	2,79	–	–	2,88	2,52
1970–1976	–	–	–	–	0,97	2,51	2,24	3,26	2,88	3,51	3,11	1,20	2,55	2,30	3,36	3,01	–	–	2,88	2,63
1977–1984	2,36	2,27	3,47	2,53	0,73	2,19	1,98	3,38	2,81	3,06	3,20	0,88	2,39	2,00	3,32	2,91	2,95	3,47	2,84	2,56
1985–1991	1,61	1,38	3,04	2,96	0,90	2,29	2,11	3,36	2,87	3,61	3,04	0,96	2,29	2,08	3,47	2,84	3,84	3,50	2,85	2,67
1992–1999	1,69	1,97	2,56	2,85	0,74	2,01	1,90	3,10	2,67	3,39	3,01	1,02	2,22	2,06	3,09	2,66	2,90	2,80	2,67	2,50
2000–2010	1,76	1,99	2,97	2,47	0,74	1,92	1,86	2,95	2,59	3,21	2,84	0,73	2,00	1,85	2,97	2,57	2,95	2,88	2,61	2,45

Примечание. Ежегодные данные о массе тела нерки р. Озерная за 1985–2010 гг. помещены в табл. 4 (приложение).

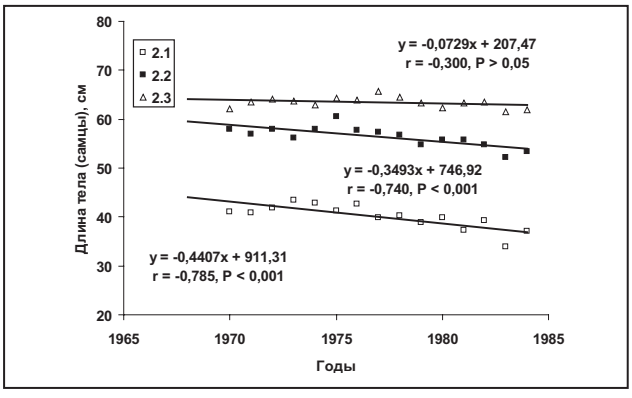


Рис. 41. *Сравнительные тренды* ***длины тела самцов*** *нерки р. Озерная возраста 2.1–2.2–2.3 в 1970–1984 гг., см*

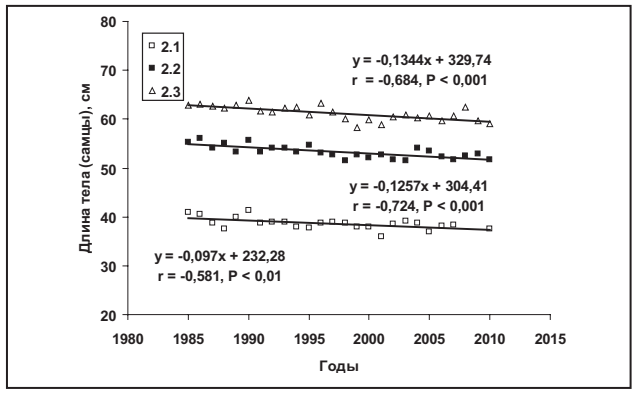


Рис. 42. *Сравнительные тренды* ***длины тела самцов*** *нерки р. Озерная возраста 2.1–2.2–2.3 в 1985–2010 гг., см*

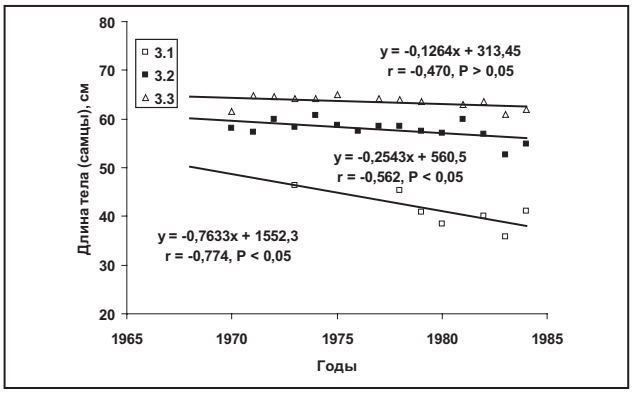


Рис. 43. *Сравнительные тренды* ***длины тела самцов*** *нерки р. Озерная возраста 3.1–3.2–3.3 в 1970–1984 гг., см*

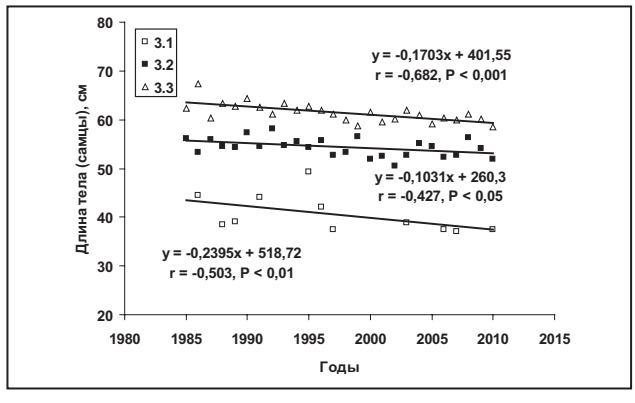


Рис. 44. *Сравнительные тренды* ***длины тела самцов*** *нерки р. Озерная возраста 3.1–3.2–3.3 в 1985–2010 гг., см*

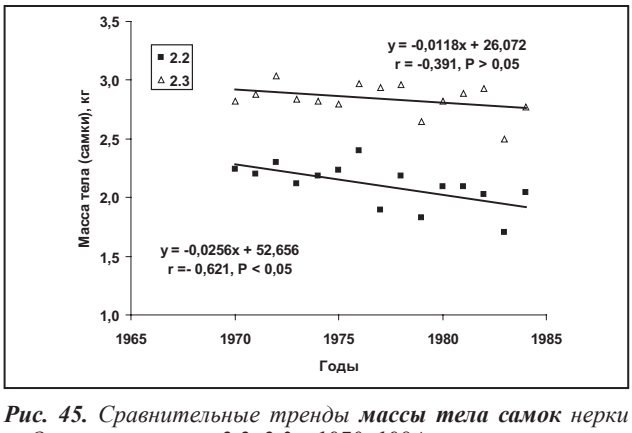


Рис. 45. *Сравнительные тренды* ***массы тела самок*** *нерки р. Озерная возраста 2.2–2.3 в 1970–1984 гг., кг*

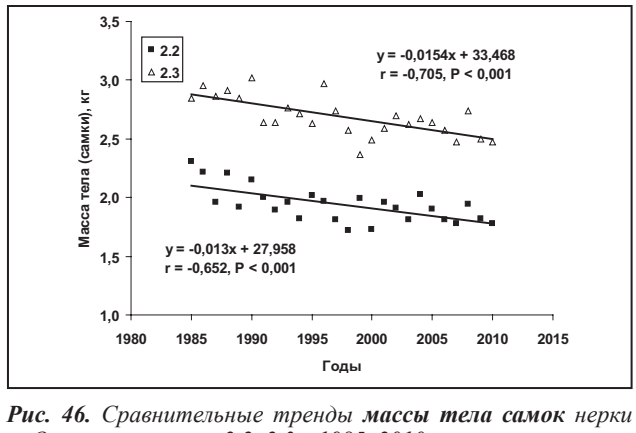


Рис. 46. *Сравнительные тренды* ***массы тела самок*** *нерки р. Озерная возраста 2.2–2.3 в 1985–2010 гг., кг*

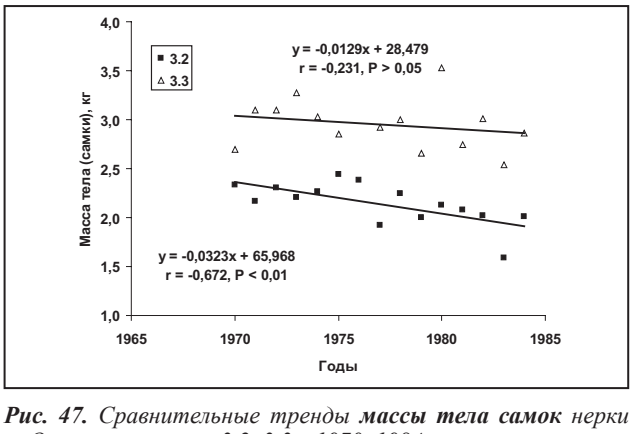


Рис. 47. *Сравнительные тренды* ***массы тела самок*** *нерки р. Озерная возраста 3.2–3.3 в 1970–1984 гг., кг*

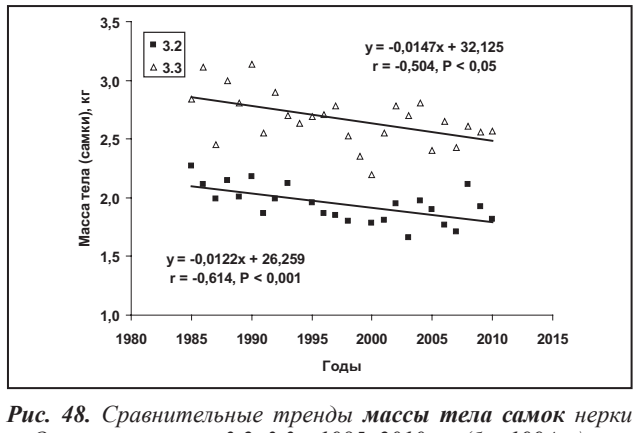


Рис. 48. *Сравнительные тренды* ***массы тела самок*** *нерки р. Озерная возраста 3.2–3.3 в 1985–2010 гг. (без 1994 г.), кг*

Соотношение полов. Соотношение полов в популяциях тихоокеанских лососей на нерестилищах и на подходах к ним в значительной мере определяет репродукционный потенциал этой группы рыб и служит предметом пристальных исследований ученых (Коновалов, 1980; Паренский, 1992; и др.). Помимо сказанного, сведения о соотношении полов в промысловых уловах и на нерестилищах имеют определенную практическую ценность, связанную с промышленным производством лососевой икры, расследованием экономических преступлений и оценки ущерба от браконьерства. Ежегодные данные о соотношении полов у нерки р. Озерная по данным биологических анализов за 1970–2010 гг. помещены в табл. 5 (приложение).

Проведенный по материалам 1970–1999 гг. анализ соотношения полов по всем возрастным группам у нерки р. Озерная показал (Бугаев, Дубынин, 2002), что самки за этот период составляли 50,30 %, а по основным возрастным группам доля самок была следующей: 2.2 – 43,14 %; 2.3 – 54,92 %; 2.4 – 49,72 %; 3.2 – 47,96 %; 3.3 – 55,43 %. Приведенные данные позволяют предполагать, что среди особей с тремя морскими годами доля самок несколько выше, чем у особей с двумя морскими годами. У особей с четырьмя морскими годами доля самок вновь снижается по сравнению с группой рыб с тремя морскими годами. Следует иметь в виду, что все рыбы с одним морским годом (1.1, 2.1, 3.1) являются самцами.

Для периода 1985–1999 гг. (табл. 5 – приложение) увеличение доли самок в возрастных группах с тремя морскими годами (2.3 и 3.3), по сравнению с особями с двумя морскими годами (2.2 и 3.2), прослеживается еще более отчетливо, чем на объединенных материалах за 1970–1999 гг. В 1970–1984 гг. также наблюдаются некоторые отмеченные различия, но они выражены гораздо слабее по сравнению с периодом 1985–1999 гг. (Бугаев, Дубынин, 2002).

В программе «Statistica» пошаговым регрессионным методом включения на материалах 1985–1998 гг. исследователи (Бугаев, Дубынин, 2002) рассчитывали коэффициенты множественной регрессии – R (Боровиков, Боровиков, 1998) между встречаемостью самок (в %) у половозрелой нерки р. Озерная (объединенные данные по всем возрастным группам) и факторами среды, численности нерки и горбуши различных районов Камчатки и интенсивностью дрифтерного промысла (см. табл. 1 – приложение). Получаемые коэффициенты множественной корреляции, как правило, были предельно высокими ($R = 1$) и достоверными ($P < 0{,}001$), но созданные модели констатировали только прошлое состояние ситуации, а на будущее они не работали. Как и по отдельным размерно-массовым характеристикам, анализ влияния различных факторов на отдельные возрастные группы не проводили. С уравнениями регрессии можно ознакомиться в оригинале (Бугаев, Дубынин, 2002).

Таблица 15. *Встречаемость самок у нерки р. Озерная в 1970–2010 гг. (по периодам), %*

Годы	Зрелая часть стада, тыс. шт.	Встречаемость самок, %		
		2.2	2.3	Все возрастные группы
1970–1976	1990	45,90	51,17	45,93
1977–1984	2537	43,99	52,26	48,87
1985–1991	6188	42,09	55,86	53,73
1992–1999	5055	39,96	60,03	54,31
2000–2010	8917	н. д.	н. д.	51,89

Примечание. Ежегодные данные о соотношении полов у нерки р. Озерная за 1970–1999 гг. помещены в табл. 5 (приложение); н. д. – нет данных.

Из табл. 15 видно, что в самой многочисленной возрастной группе 2.3 с увеличением численности зрелой части стада нерки р. Озерная увеличивается встречаемость самок (%), а в следующей по уровню численности возрастной группе 2.2 – наблюдается противоположная ситуация. Если сравнить соотношение полов у половозрелой нерки р. Озерная по всем возрастным группам, то можно отметить, что в 1970–1976 и 1977–1984 гг. встречаемость самок была минимальной (наиболее низкая численность зрелой части стада); а в 1981–1991, 1992–1999 и 2000–2010 гг., когда численность нерки находилась на более высоком уровне, она была выше. Таким образом, нет сомнений, что суммарная встречаемость самок у озерновской нерки зависит от встречаемости самок в отдельных возрастных группах. К сожалению, по второстепенным возрастным группам имеющиеся материалы явно недостаточны для адекватного суждения о соотношении полов.

Коэффициенты зрелости. Проведенный анализ коэффициентов зрелости у производителей азиатской нерки продемонстрировал (Бугаев, 1995а), что этот показатель очень изменчив, так как зависит от места и срока вылова рыбы. Поэтому сравнительное изучение коэффициентов зрелости у особей отдельных водоемов вряд ли оправдано. До настоящего времени нам не известны работы по тихоокеанским лососям, где имеются взаимосвязи между коэффициентами зрелости и динамикой их численности. Тем не менее, сведения о коэффициентах зрелости представляют значительную практическую ценность, связанную с промышленным производством лососевой икры, расследованием экономических преступлений и оценкой ущерба от браконьерства.

Как показали предыдущие исследования (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002), коэффициенты зрелости зависят от возраста рыб. Особи с менее продолжительным морским периодом жизни (с меньшими размерами и массой тела) обычно имеют большие коэффициенты зрелости, чем рыбы с более продолжительным периодом жизни (большими размерами и массой тела).

Ежегодные данные о коэффициентах зрелости у самцов и самок нерки р. Озерная за 1985–2010 гг. помещены в табл. 6 (приложение).

Проведенный анализ (Бугаев, Дубынин, 2002) влияния численности зрелой части стада нерки р. Озерная на коэффициенты зрелости самцов и самок этого стада не показал достоверной связи на имеющихся материалах при подразделении на периоды 1977–1984 и 1985–1999 гг., хотя можно предполагать, что в 1977–1984 гг. такая положительная связь имела место. У самцов и самок ряда возрастных групп (2.2, 2.3, 3.3) в этот период наблюдались средние значения коэффициентов корреляции рангов (r_s = 0,536 - 0,750, P > 0,05, n = 7), но из-за малого ряда наблюдений эти связи были недостоверны.

В программе «Statistica» пошаговым регрессионным методом включения на материалах 1985–1998 гг. исследователи (Бугаев, Дубынин, 2002) рассчитывали коэффициенты множественной регрессии – R (Боровиков, Боровиков, 1998) между коэффициентами зрелости самцов и самок у половозрелой нерки р. Озерная (объединенные данные по всем возрастным группам) и факторами среды, численности нерки и горбуши различных районов Камчатки и интенсивностью дрифтерного промысла и т. д. (табл. 1 – приложение). Получаемые коэффициенты множественной корреляции, как правило, были предельно высокими (R = 1) и достоверными (P < 0,001), но созданные модели констатировали только прошлое состояние ситуации, а на будущее они не работали. С уравнениями регрессии можно ознакомиться в оригинале (Бугаев, Дубынин, 2002).

Коэффициенты зрелости у самцов и самок озерновской нерки из промысловых уловов по периодам приведены в табл. 16; причем, данные по самцам далеко не полны. Имеющиеся материалы достаточно противоречивы. Поэтому до решения конкретных задач воздержимся от анализа.

Плодовитость. Анализ плодовитости азиатской нерки по собственным и литературным данным показал, что в общем случае для всех локальных стад абсолютная плодовитость самок зависит от их размеров: с увеличением размеров плодовитость возрастает (Бугаев, 1995а). Материалы о плодовитости самок нерки р. Озерная в 1970–2006 гг. уже опубликованы ранее (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007а).

У нерки р. Озерная плодовитость самок зависит от размера и массы тела особей; причем, в отдельные периоды и у разных возрастных групп эта связь проявляется не одинаково (табл. 17). Необходимо отметить, что ранее при сравнении плодовитости и размеров самок 25 локальных стад азиатской нерки (Бугаев, 1995а) коэффициенты корреляции рангов были выше (r_s = 0,767, P < 0,01), чем при сравнении межгодовых колебаний плодовитости только одной нерки р. Озерная (табл. 17).

Ранее на материалах 1970–1984 и 1985–1991 гг. демонстрировали (Бугаев, 1995а), что плодовитость нерки р. Озерная зависит от численности горбуши на Камчатке, а также нерки рр. Озерная и Камчатка. Это вполне естественно, так как между плодовитостью и длиной (массой) тела нерки р. Озерная наблюдается положительная корреляция (табл. 17).

Дальнейший анализ, проведенный на материалах 1985–1999 гг. (Бугаев, Дубынин, 2002), не выявил заметного влияния численности горбуши на Камчатке, а также нерки рр. Озерная и Камчатка на плодовитость особей нерки р. Озерная (таблицу не приводим). Как уже было отмечено выше, в период 1985–1991 гг. такие связи имели место, но ряд наблюдений был очень коротким – 6-7 лет (Бугаев, 1995а). Но не исключено, что последнее связано с тем, что с 1992 г. был организован дрифтерный промысел в Исключительной экономической зоне РФ (ИЭЗ РФ), что изменило условия отбора рыб по размерам (массе) тела, и начавшаяся проявляться тенденция нарушилась.

В программе «Statistica» пошаговым регрессионным методом включения на материалах 1985–1998 гг. исследователи (Бугаев, Дубынин, 2002) рассчитывали коэффициенты множественной регрессии – R (Боровиков, Боровиков, 1998) между встречаемостью самок (в %) у половозрелой нерки р. Озерная (объединенные данные по всем возрастным группам) и факторами среды, численности нерки и горбуши различных районов Камчатки и интенсивностью дрифтерного промысла (табл. 1 – приложение). Получаемые коэффициенты множественной корреляции, как правило, являлись предельно высокими (R = 1) и достоверными (P < 0,001), но созданные модели констатировали только прошлое состояние ситуации, а на будущее они не работали. С уравнениями регрессии можно ознакомиться в оригинале (Бугаев, Дубынин, 2002).

В табл. 18 представлены данные о средней плодовитости нерки р. Озерной в 1945–2010 гг. по выделяемым в данной работе периодам. Плодовитость нерки этой реки в меньшей степени зависит от плотностных факторов, чем длина и масса тела (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002). Тем не менее, из табл. 18 видно, что минимальная плодовитость по массовым возрастным группам 2.2, 2.3 и среднему значению по всем возрастным группам (если не принимать во внимание период 1945–1951 гг., когда вообще не было дрифтерного промысла у берегов Камчатки), приходится на 2000–2010 гг., когда наблюдались минимальные значения длины и массы тела рыб, совпадающие с высокой численности нерки р. Озерная.

Ежегодные данные о плодовитости самок нерки р. Озерная за 1985–2010 гг. помещены в табл. 7 (приложение).

6.1.4. Нерестовый фонд и размножение

Прежде чем попасть в оз. Курильское и его притоки, нерка проходит через рыбоучетное заграждение, установленное вблизи истока р. Озерная (см. цветную вкладку). Таким образом, всегда известно, какое количество нерки зашло в озеро.

Таблица 16. *Коэффициенты зрелости самцов и самок нерки р. Озерная в 1949–2010 гг. (по периодам), %*

Годы	1.2		1.3		2.1	2.2		2.3		2.4		3.1	3.2		3.3		3.4		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1949–1951	–	–	–	–	–	–	8,27	–	8,00	–	8,10	–	–	9,07	–	–	–	–	–	8,53
1952–1969	–	–	–	–	–	–	7,55	–	7,52	–	7,49	–	–	7,72	–	7,29	–	–	–	7,34
1970–1976	–	–	–	–	–	–	6,73	–	6,51	–	5,75	–	–	6,01	–	5,87	–	–	–	6,50
1977–1984	3,10	–	2,83	7,94	6,03	3,38	7,57	2,37	6,85	2,43	8,67	4,83	2,96	6,10	2,28	6,16	2,80	–	2,95	7,07
1985–1991	4,21	8,29	3,56	9,15	5,15	3,34	7,58	2,59	7,77	2,26	7,25	4,79	3,40	7,97	2,28	7,30	1,87	6,58	3,00	7,68
1992–1999	5,01	6,73	2,72	7,62	6,30	3,75	7,95	2,70	8,65	2,39	6,13	4,18	3,18	7,81	2,54	8,81	2,69	7,95	3,13	8,45
2000–2010	3,80	6,40	2,24	8,06	6,08	3,88	8,26	2,69	8,00	2,37	7,60	6,72	3,57	8,34	2,57	7,47	2,50	8,11	3,08	8,07

Примечание. Ежегодные данные о массе тела нерки р. Озерная за 1985–2010 гг. помещены в табл. 6 (приложение).

Таблица 17. *Значения коэффициентов корреляции рангов Спирмена (r_s) при анализе влияния длины и массы тела рыб основных возрастных групп на абсолютную плодовитость самок нерки стада р. Озерная в 1970–1999 гг. по периодам (по: Бугаев, Дубынин, 2002)*

Годы	Возраст						Число пар признаков
	2.2		2.3		Все возраста		
	Длина тела	Масса тела	Длина тела	Масса тела	Длина тела	Масса тела	
1970–1984	0,678**	0,555*	0,115	0,335	0,185	0,252	15
1985–1999	0,601*	0,695**	0,595*	0,679*	0,467	0,624*	15
1970–1999	0,656***	0,641***	0,454*	0,587**	0,386*	0,493*	30

Примечание. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Таблица 18. *Абсолютная плодовитость самок нерки р. Озерная в 1945–2010 гг. (по периодам), шт. икринок*

Годы	1.2	1.3	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	3.4	Все возраста
1945–1951	–	–	3257	3749	4175	3282	3648	–	3574
1952–1969	–	–	3346	3927	4471	3253	4044	–	3714
1970–1984	–	3699	3462	4033	4477	3507	4162	4337	3836
1985–1991	2805	3859	3426	4034	4078	3094	3918	4572	3846
1992–1999	3252	3821	3211	3782	4197	3453	3726	3553	3629
2000–2010	–	3539	3113	3610	4096	3168	3730	3020	3534

Примечание. Ежегодные данные о плодовитости нерки р. Озерная за 1985–2010 гг. помещены в табл. 7 (приложение).

Казалось бы, что этот водоем весьма удобен для уточнения результатов авиаучетов производителей нерки, поскольку существует возможность сравнивать подсчеты с воздуха с наземными, полученными на рыбоучетном заграждении. Однако это совсем не так.

Осуществляя авиаучет нерки, находящейся в оз. Курильское, приходится сталкиваться со специфическими трудностями, не встречающимися при авиаучете лососей в других водоемах Камчатского п-ва или Корякского нагорья. Они вызваны некоторыми особенностями биологии озерновской нерки, а именно: длительностью ее отстаивания и созревания в пелагиали озера, где правильно оценить количество рыбы крайне трудно, так как под влиянием постоянных ветров поверхность воды почти всегда покрыта рябью или рядами волн. К тому же, отстаивающаяся нерка обычно образует густые скопления не только у самой поверхности, но и на некоторой глубине, где при волнении озера она бывает плохо заметна (Остроумов, 1970с).

Отстаивающаяся нерка держится в слое 0–10 м. Каждое из скоплений насчитывает несколько десятков тысяч штук особей. Рыба в них держится настолько плотно, что часто скопления выглядят однообразными пятнами, в которых отдельные особи едва различимы. Иногда скопление бывает слабо заметно лишь по красноватому фону, как бы подсвечивающему воду изнутри.

В то же время следует заметить, что в бассейне оз. Курильское на всех известных озерных и речных нерестилищах нерка видна с вертолета (самолета) вполне отчетливо, как и в большинстве других водоемов Камчатки. Хорошо просматривается дно. Зона ясной видимости простирается значительно дальше границ нерестилищ – до глубины, по-видимому, свыше 10 м.

Материалы, получаемые ежегодно при облете бассейна оз. Курильское, давали представление о количестве нерки, ее распределении в данный момент, размерах использованной для нереста площади. Но обо всем количестве нерки, зашедшей в озеро, приходилось судить с большой осторожностью (Остроумов, 1970с).

С воздуха удается учесть в среднем около 72 % всего количества нерки, прошедшей через речное заграждение, при крайних значениях, колеблющихся в очень широких пределах – от 50 до 101 % (Остроумов, 1970с). Поэтому существует устоявшееся мнение, что наилучшим методом учета численности рыб, пропущенных в бассейн оз. Курильское, всегда была и всегда будет оценка с помощью рыбоучетного заграждения. Тем не менее, начиная с 2010 г., КамчатНИРО начало разрабатывать методику учета рыб, заходящих в озеро, с помощью современных гидроакустических средств.

Первое определение размеров нерестовых площадей в бассейне оз. Курильское было проведено в 1933 г. Е. М. Крохиным и Ф. В. Крогиус (1937а). По их данным, общая площадь озерных нерестилищ составила 202 тыс. м² (63 %); речных, включая исток р. Озерная, – около 95 тыс. м² (29 %) и ключевых – 25 тыс. м² (8 %). Исследователи отметили диспропорцию между значительным количеством нерестящихся производителей нерки и размерами нерестовых площадей. Поэтому возникло предположение о возможном нересте большого количества нерки на значительной глубине. В то же время авторы считали случайным нерест нерки в оз. Курильское на глубине около 5 м, который им пришлось наблюдать. Нерестилища обычно занимали участки литорали от уреза воды и не глубже 1–1,5 м.

До исследований А. Г. Остроумова (1970с) вопрос о максимальной глубине нереста нерки в оз. Курильское и размерах нерестовых площадей оставался по существу открытым. Как подчеркивает А. Г. Остроумов (1970с), исследователи Е. М. Крохин и Ф. В. Крогиус (1937а) в основном правильно определили размеры речных, ключевых и озерных нерестилищ, но это были площади в год нереста относительно небольшого количества нерки. Фактически они учли около 105 тыс. шт. рыб, и только по косвенным данным общее количество нерки, зашедшей на нерест в 1933 г., предположительно составило 480 тыс. шт. (считая, что за сезон на одних и тех же нерестилищах нерка нерестится в 4-6 «смен»).

Позднее Е. М. Крохин и Ф. В. Крогиус указывали (Остроумов, 1970с), что размеры нерестовых площадей в зависимости от количества рыбы могут варьировать. Такого же мнения придерживался и В. В. Азбелев (материалы КоТИНРО, 1949).

По мнению Р. С. Семко (1961), в оз. Курильское необходимо пропускать не менее 2500–3000 тыс. шт. производителей нерки. Это оптимальное количество, которое обеспечивает наивысший по числу возврат (П-оптимум, см.: гл. 2 «Материалы и методы исследований»).

По мнению А. Г. Остроумова (1970с), определение размеров нерестовых площадей следует проводить в годы, когда пропуск нерки через рыбоучетное заграждение бывает не ниже хотя бы 1500–2000 тыс. шт. рыб. В то же время, наблюдая с воздуха в течение ряда лет за размещением нерки, можно постепенно составить представление о размерах нерестовых площадей, даже если ежегодно за период авиаобследований на нерестилища проходило количество нерки, далекое от оптимального. И такую работу в течение ряда лет выполнили.

По визуальным наблюдениям А. Г. Остроумова (1970с) с самолета и данным аэрофотосъемок (1961–1968 гг.), сверенными с отдельными наземными измерениями, общая нерестовая площадь нерки в бассейне оз. Курильское достигает 1055 тыс. м², в том числе озерные нерестилища занимают около 755 (71 %), речные – 270 (26 %) и ключевые – 30 тыс. м² (3 %).

На нерестовой площади в 1055 тыс. м² вполне могут разместиться 2500–3000 тыс. шт. производителей нерки: при этом на одну самку придется 0,7–0,8 м². Следовательно, у нерки нет насущной необходимости опускаться для нереста на большие глубины. Таким образом, **если исходить из нерестовых площадей, оптимум**

(*П-оптимум.* – Курсив автора.) **для нерки оз. Курильское составляет 2500–3000 тыс. шт. производителей** (Остроумов, 1970с).

На большинстве нерестилищ нерки в бассейне оз. Курильское глубина не превышает 1–2 м (обычно 0,5–1,0 м). Только в бухте Северная находится обширное нерестилище, в южной части которого нерка почти ежегодно нерестится на глубине 4–6 м. На глубинах, превышающих 10 м, т. е. на недоступных для визуального наблюдения с воздуха, нерест, по-видимому, если и бывает, то в нем участвует ничтожно малое количество рыб (Остроумов, 1970с).

В свое время А. Г. Остроумов (1970с) составил схему нерестилищ нерки в бассейне оз. Курильское, которая представлена на рис. 49. Общая нерестовая площадь оказалась втрое больше (Остроумов, 1970с), чем считали до его исследований, но соотношение нерестовых площадей оказалось близким к тому, что получили ранее (Крохин, Крогиус, 1937а).

По данным А. Г. Остроумова (1970с), к **речным** нерестилищам относятся (рис. 49) – исток р. Озерная, рр. Северная 1-я, Северная 2-я, Выченкия, Гаврюшка, Кирушутк, Хакыцин, Этамынк; к **ключевым** – участки в бассейнах рр. Кирушутк, Хакыцин, Этамынк и ключ между устьями рр. Хакыцин и Этамынк (р. Средняя); к **озерным** – бух. Северная, Западная Теплая, Восточная Теплая, побережье между бух. Восточная Теплая и Оладочная, бух. Оладочная, побережье к северо-востоку от м. Глиняный, бухта восточнее м. Тугумынк, южное побережье (район устьев рр. Этамынк, Хакыцин и Кирушутк), оз. Этамынк, Западное побережье (от устья р. Этамынк до м. Пуломынк).

Нерест нерки стада р. Озерная в оз. Курильское начинается с конца июля – начала августа и продолжается до конца января – начала февраля при массовом с сентября по ноябрь (Егорова, 1964, 1968, 1970a-b, 1977). По данным Н. В. Варнавской (1988, 2006), нерест в озере начинается даже в начале–середине июля; в годы высокой численности он наблюдается и до конца марта (наблюдения А. В. Маслова в зимы 1990/1991 и 2007/2008 гг., персональное сообщение). Таким образом, нерест озерновской нерки является самым продолжительным в Азии.

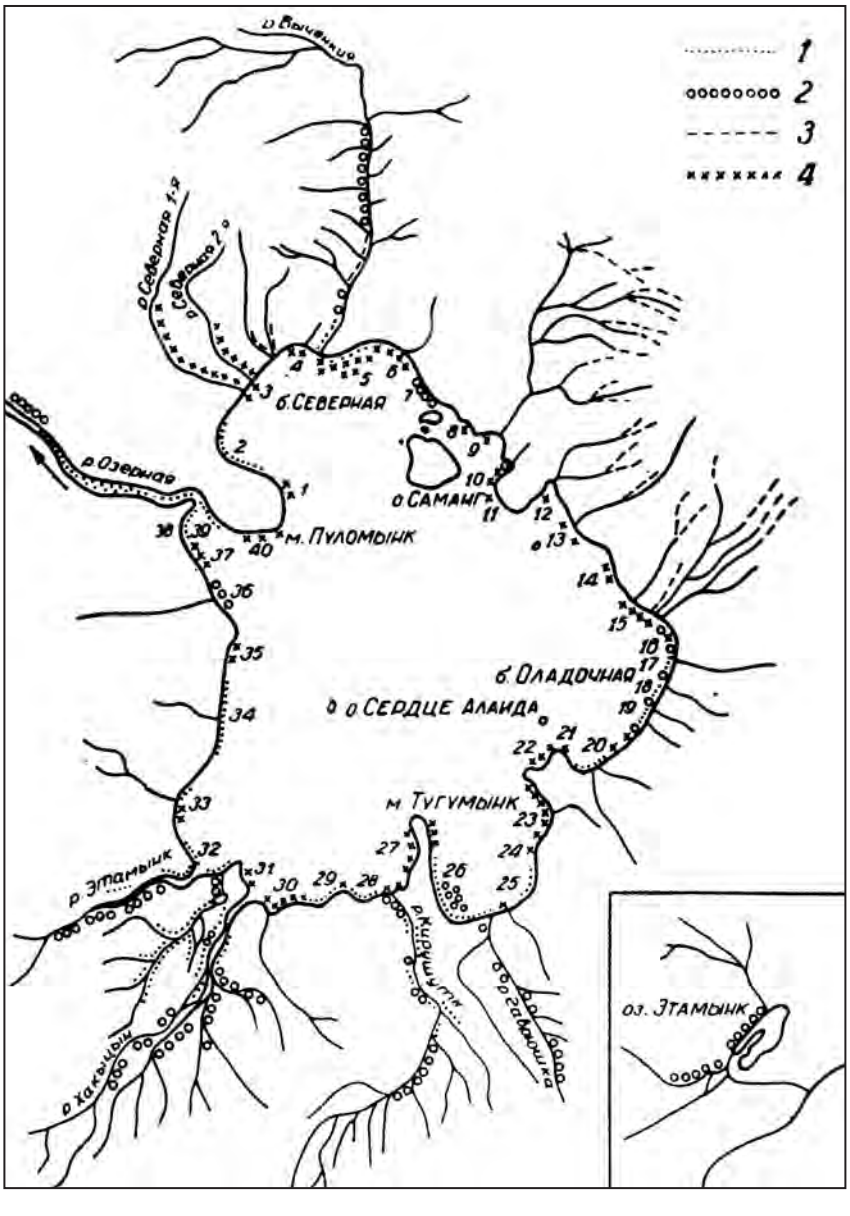


Рис. 49. *Нерестилища нерки в бассейне оз. Курильское (по: Остроумов, 1970с). Цифрами обозначены озерные нерестилища: 1–8 – бух. Северная, 9–11 – Западная Теплая бухта, 12 – Восточная Теплая бухта, 13–14 – побережье между бух. Восточная Теплая и Оладочная, 15–21 – бух. Оладочная, 22 – побережье к северо-востоку от м. Глиняный, 23–26 – бухта восточнее м. Тугумынк, 27–32 – южное побережье (район устьев рр. Этамынк, Хакыцин и Кирушутк), 33–40 – западное побережье (от устья р. Этамынк до м. Пуломынк).*
Отмечены места нереста нерки: 1 – мелкими точками (по: Крохин, Крогиус, 1937а); 2 – кружками (по: В. В. Азбелев – архив КоТИНРО, 1949); 3 – пунктирными линиями (по: М. М. Селифонов, персональное сообщение); 4 – крестиками (по: Остроумов, 1970с)

В бассейне оз. Курильское в годы высокой численности нерки может нереститься до 4–6 смен производителей (Крохин, Крогиус, 1937a; Бугаев, Дубынин, 2002). Несмотря на то, что эта особенность данного стада нерки отмечена уже давно, до настоящего времени исследований в данной области сотрудники КамчатНИРО фактически больше не проводили. В середине 1980-х гг. изучение смен нереста нерки на нерестилищах бассейна оз. Курильское попытался провести Ю. И. Вторушин, но по причине его ухода из института эти работы не получили продолжения.

Нерка р. Озерная имеет две сезонные расы, но численность ранней обычно очень низка (по сравнению с поздней), что дало основание некоторым исследователям (Егорова, 1970b; Крогиус, 1983) утверждать о наличии у нерки оз. Курильское только одной сезонной расы – поздней. Но, как показали исследования последующих лет (Варнавская, 1988, 2006), это не так. По данным авиаучетов, в бассейне р. Озерная и оз. Курильское ранняя сезонная раса нерки на нерестилищах этого района в среднем составляет 1,9 %, поздняя – 98,1 % (материалы А. Г. Остроумова – по: Бугаев, 1995a).

Учет численности ранней расы нерки не производят (дается только экспертная оценка ее численности), т. к. рыбоучетное заграждение обычно устанавливают только в третьей декаде июня, когда ранняя нерка уже прошла в озеро.

В современный период, начиная с 1980-х гг. и по настоящее время, в оз. Курильское на нерест обычно стремятся пропустить более 1000 и до 2000 тыс. шт. производителей нерки. Но не всегда это получается на практике. Так, например, в 1981–2007 гг. из-за ошибок в прогнозе или сбоя промысла по организационным причинам в озеро пропускали от 620 до 6000 тыс. шт. производителей (в среднем, исключая необычайно высокие пропуски 1990 и 2007 гг., – 1760 тыс. рыб).

В 1990 г. в озеро прошло 6000 тыс. шт., в 2007 г. – 4910 тыс. шт. производителей нерки, что, безусловно, значительно выше необходимого количества рыб по представлениям всех исследователей, изучавших динамику численности озерновской нерки (Семко, 1961; Егорова и др., 1961; Егорова, 1966, 1968; Селифонов, 1988b; Бугаев, Дубынин, 2002; Дубынин и др., 2007b; Антонов и др., 2007a; и др.).

Исключение составляет Л. В. Миловская (2006, 2007), считающая, что для увеличения размерно-массовых показателей смолтов в озеро в отдельные годы (в течение нескольких лет) возможен пропуск менее 1000 тыс. шт. рыб. Эти меры, по ее мнению, в дальнейшем должны приводить к росту численности нерки р. Озерная.

Низкие пропуски при активном участиии Л. В. Миловской КамчатНИРО обосновало в 1997–2000 гг. Так, на нерестилища оз. Курильское в 1997 г. было пропущено 650 тыс. шт. производителей, в 1998 г. – 620, в 1999 г. – 1190, в 2000 г. – 1050 тыс. шт. (Бугаев, Дубынин, 2002). Уже к 2008 г. стало совершенно очевидным, что поколения 1997–1999 гг. выделяются своей достаточно низкой численностью на фоне предшествующих и последующих. Таким образом, теоретические воззрения Л. В. Миловской (2006, 2007) и рекомендуемые ею низкие пропуски 1997–2000 гг. следует признать ошибочными.

Как показали результаты анализа возврата поколения нерки 1990 г. нереста, когда в озеро пропустили 6000 тыс. производителей, экологической катастрофы в озере не произошло, хотя наблюдалась значительная донерестовая гибель производителей нерки (Бугаев и др., 2009). Тем не менее, на практике таких пропусков надо стремиться избегать, т. к. они нерациональны: большой пропуск – это упущенная выгода от недолова в период промысла.

Пропуск 1990 г. оказался самым большим, считая с 1941 г. и по настоящее время. Безусловно, до организации активного берегового промысла озерновской нерки в начале XX в., пропуски нерки в оз. Курильское достигали гораздо больших величин (чем в 1990 г.), что впоследствии, вероятно, приводило к значительному снижению численности этого стада нерки. Но никаких свидетельств у коренных народов Камчатки о таких событиях не сохранилось.

По мнению ряда исследователей, исходя из формы связи «родители–потомство» (Бугаев, Дубынин, 2002; Дубынин и др., 2007a; Антонов и др., 2007a; Бугаев, Кириченко, 2008; Бугаев и др., 2009), у нерки р. Озерная «экологическая катастрофа», выражающаяся впоследствии в исключительно сильном снижении численности этого стада, может произойти при двух-трехкратном пропуске порядка 8000–9000 тыс. шт. и более или пропуске в течение трех-четырех лет подряд порядка 6000 тыс. шт. и более производителей нерки.

В частности, такие ситуации могли случаться только тогда, когда смолты нерки оз. Курильское (когда-то в прошлом) имели массу тела менее 2 г (в период наблюдений с 1940 г. и по настоящее время ничего подобного не наблюдали), что современные исследователи признают критической для выживаемости молоди нерки в море (Koenings, Burkett, 1987).

В прошлом случаи исключительно сильного падения численности нерки р. Озерная, без сомнения, происходили периодически, но сложная возрастная структура стада озерновской нерки позволяла этой популяции, вероятно, достаточно быстро восстанавливать свою численность и выходить из «тупиков» своего существования.

Большое количество нерки р. Озерная, нерестящейся прежде всего в бассейне оз. Курильское, привлекает сюда массу различных видов животных (млекопитающих и птиц), использующих ее в качестве корма (Бугаев и др. 2009). По данным Т. А. Гордиенко и др. (2006), в бассейне оз. Курильское обитает самая крупная популяция бурого медведя в Азии. На многолетних материалах, Е. Г. Лобковым (2009) показано, что численность популяции белоплечего орлана, обитающего в бассейне озера, увеличивается пропорционально численности производителей нерки, пропущенных на нерест.

Выживаемость икры. В бассейне оз. Курильское с 1941 г. и по настоящее время проводится изучение выживаемости икры нерки. Эти материалы используют при составлении прогнозов рациональной добычи нерки стада р. Озерная. Гнезда вскрывают весной, обычно в конце февраля – марте.

Общее число нерестилищ, на которых вскрывали гнезда за все годы проводимых в бассейне оз. Курильское работ до 1990 г. включительно, равнялось 10 (озерных – 3, речных – 5, ключевых – 2), а с 1991 г. – 9 (замыло протоку в одно ключевое нерестилище). На каждом нерестилище обычно вскрывают грунт на площади 3 м², что соответствует трем гнездам нерки. Итоговые средние характеристики для каждого года рассчитывают как средние, взвешенные по относительной площади, занимаемой нерестилищами разного типа в бассейне оз. Курильское.

Ранее М. М. Селифонов (Selifonov, 1987a) по итоговым средним характеристикам отмечал наличие высокодостоверной связи ($r = 0{,}910$, $P < 0{,}001$) между численностью производителей нерки, отнерестившихся в оз. Курильское, и гибелью икры (%) в гнездах.

В табл. 19 приведены данные по выживаемости икры нерки р. Озерная на нерестилищах разного типа. Как видно из этой таблицы, в среднем в 1973–1984 и 1985–1999 гг. наибольшая гибель икры отмечена на нерестилищах ключевого типа – 33,1–40,4 %. На озерных и речных нерестилищах смертность икры значительно меньше, соответственно, 19,2–22,1 % и 18,0–19,9 %.

В связи с тем, что в настоящее время исследователи как стандарт рассматривают биологические показатели производителей нерки по двум периодам – до 1984 г. включительно и начиная с 1985 г. и по настоящее время – мы рассмотрели данные о выживаемости икры нерки р. Озерная также по двум периодам. В этом есть определенный биологический смысл, т. к. показатели нерки р. Озерная (длина и масса тела, коэффициенты зрелости, плодовитость и т. д.) значительно различаются по двум периодам. Последнее могло отразиться и на выживаемости икры производителей нерки, нерестившихся в разные периоды (Бугаев, Дубынин, 2002). Подобной логики придерживаются и зарубежные исследователи (Ruggerone, Nielsen, 2004, 2009; и др.).

Действительно, как свидетельствуют данные табл. 19, в выживаемости икры в разные периоды имеются некоторые различия. Так, в периоды 1973–1984 (1985–1999) гг. средневзвешенный засев икры на нерестилищах всех типов (озерных, речных, ключевых) составлял – 519 (704) шт./м², гибель икры – 21,0 (21,1) %, средний засев живой икры – 421 (574) шт./м². Как видно из приведенных показателей, в 1985–1999 гг., по сравнению с предыдущим периодом, в бассейне оз. Курильское несколько выросли показатели засева икрой, а гибель икры осталась приблизительно на том же уровне.

Результаты корреляционного анализа показали (табл. 20), что между численностью отнерестившихся производителей и средними засевами икры (общий засев и живой икрой) (шт./м²) и гибелью икры (%) в разные периоды наблюдаются существенно отличающиеся взаимосвязи. Так, в период 1973–1984 гг. с увеличением численности производителей происходит уменьшение общего засева нерестилищ икрой ($r_s = -0{,}603$, $P < 0{,}05$, $n = 11$), а в 1985–1999 гг. такой зависимости не наблюдается ($r_s = 0{,}316$, $P > 0{,}05$, $n = 13$).

Гибель икры (табл. 20) с возрастанием численности производителей увеличивается как в первый ($r_s = 0{,}715$, $P < 0{,}05$, $n = 11$), так и во второй периоды ($r_s = 0{,}646$, $P < 0{,}05$, $n = 13$).

Таблица 19. *Данные о выживаемости икры нерки поколений 1973–1984 и 1985–1999 гг. на нерестилищах разного типа в бассейне оз. Курильское (по: Бугаев, Дубынин, 2002)*

Годы нереста	Засев, шт. икр./м²	Гибель, %	Живая, шт. икр./м²
Озеро			
1973–1984	482	19,2	404
1985–1999	688	22,1	563
Реки			
1973–1984	605	19,9	492
1985–1999	698	18,0	580
Ключи			
1973–1984	1031	40,4	594
1985–1999	1137	33,1	793
Средневзвешенное значение			
1973–1984	519	21,0	421
1985–1999	704	21,1	574

Примечание. Не включены в расчеты 1978 г. (недостоверные материалы), 1990 г. (наблюдалось значительное превышение оптимальной численности и сильное переполнение нерестилищ), 1994 г. (неполные материалы).

В период 1973–1984 гг. с увеличением численности производителей происходит уменьшение засева нерестилищ живой икрой ($r_s = -0{,}638$, $P < 0{,}05$, $n = 11$), а в 1985–1999 гг. такой отчетливой достоверной зависимости нет ($r_s = 0{,}050$, $P > 0{,}05$, $n = 13$).

По данным исследователей (Крогиус, Крохин, 1948; Остроумов, 1970c), **в бассейне оз. Курильское с увеличением численности производителей происходит расширение занятых нерестовых площадей. Именно этим фактом можно объяснить в некоторые периоды отсутствие корреляции между численностью производителей и общим засевом, численностью производителей и засевом живой икры** (табл. 20).

Очень показательно то, что в период 1973–1984 гг., когда средняя численность производителей составляла 1059 тыс. шт. – средние достоверные корреляции между численностью производителей и общим засевом и засевом живой икры имели место (табл. 20). Но с увеличением средней численности производителей до 1787 тыс. шт. в 1985–1999 гг. такие корреляции отсутствуют (табл. 20). Можно полагать, что особи из-за высокой плотности рыб на нерестилищах с превышением какого-то уровня начинают расширять используемые нерестовые площади (например, находящиеся на большей глубине), которые уступают по своему качеству тем, которые производители нерки предпочитают и занимают для нереста в первую очередь. Тем не менее, можно полагать, что именно такое поведение производителей нерки оз. Курильское и приводит к наличию высокой связи между численностью родителей и численностью поколений, которое отмечено у нерки р. Озерная (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др. 2007a; Дубынин и др., 2007b; Бугаев и др., 2009).

Таблица 20. *Значения коэффициентов корреляции рангов Спирмена (r_s) при анализе влияния численности производителей нерки, отнерестившихся в оз. Курильское в 1973–1999 гг., и средневзвешенным по типам нерестилищ общим засевом икры, гибелью икры и засевом живой икры (по: Бугаев, Дубынин, 2002)*

Показатель	1973–1999 гг.	1973–1984 гг.	1985–1999 гг.
Общий засев икры:			
Пределы (среднее), шт./м²	146–1797 (620)	296–794 (519)	232–1797 (704)
Значения коэффициента	r_s = 0,095	r_s = -0,603*	r_s = 0,316
	–	–	–
	–	–	–
Гибель икры:			
Пределы (среднее), %	9,7–56,5 (21,1)	10,1–36,8 (21,0)	9,7–56,5 (21,1)
Значения коэффициента	r_s = 0,631***	r_s = 0,715*	r_s = 0,646*
	a = 0,009	a = 0,011	a = 0,011
	b = 7,814	b = 9,646	b = 1,343
Засев живой икры:			
Пределы (среднее), шт./м²	74–1611 (504)	190–714 (421)	180–1611(574)
Значения коэффициента	r_s = -0,157	r_s = -0,638*	r_s = 0.050
	–	a = -0,168	–
	–	b- = 599,069	–
Число лет наблюдений	24	11	13
Численность производителей:			
Пределы (среднее), тыс. шт.	260–3420 (1453)	260–2750 (1059)	620–3420 (1787)

Примечание. Не использованы материалы по раскопкам икры за 1978, 1990 и 1994 гг.; r_s – коэффициент корреляции рангов, «a» и «b» – коэффициенты уравнения регрессии Y = ax + b; * – P < 0,05; ** – P < 0,01; *** – P < 0,001. См. примечание к табл. 19.

6.1.5. Пресноводный период жизни

Нагул молоди до ската. Вопросы сезонного роста молоди нерки в оз. Курильское по результатам траловых уловов достаточно подробно описаны в литературе ранее (Бугаев, Дубынин, 1991; Бугаев и др., 1995; Бугаев, 1995a), и с тех пор новых работ подобного типа здесь не проводили. Напомним некоторые положения этих исследований.

Сеголетки нерки в бассейне оз. Курильское, выходящие из грунта с конца марта и до сентября, характеризуются значительной разнокачественностью, что заметно отражается и на структуре чешуи в первый год роста, где число склеритов может варьировать от 1-2 до 10-11 (Бугаев, 1976) и более – до 12-15 (Бугаев, 1995a). Частично это связано с растянутостью нереста (с начала–середины июля и до конца марта), гидрологией нерестилищ и другими причинами (В. В. Азбелев, 1949 – архив КамчатНИРО, цит. по: Селифонов, 1970b; 1949; Селифонов, 1970a-b; Егорова, 1970a-b). Не исключено, что у небольшой части нерки оз. Курильское в некоторые годы нагула возможен пропуск первого годового кольца из-за того, что чешуя у них начала формироваться только после прохождения первой зимы (Бугаев, 1995a).

Линейный рост сеголетков и годовиков нерки в бассейне оз. Курильское по данным многолетних траловых уловов В. А. Дубынина показан на рис. 50. Для сеголетков нерки в течение сезона роста увеличение размеров тела хорошо описывется уравнением регрессии. По линии регрессии можно сделать вывод, что закладка чешуи у них в оз. Курильское происходит в среднем в конце второй – начале третьей декады августа (считая, что она закладывается при длине тела 40 мм).

У годовиков нерки увеличение размеров тела в течение сезона роста носит более сложный характер (рис. 50), т. к. они возобновляют сезонный рост только к концу или после окончания ската смолтов всех возрастных групп в море. В связи с небольшой встречаемостью двухгодовиков (2+) нерки в траловых уловах (после окончания ската смолтов), изучение оставшихся на дальнейший нагул особей этого возраста (2+) в течение сезона роста не проводили (Бугаев, Дубынин, 1991; Бугаев, 1995а).

Так как практически все смолты нерки, мигрирующие из оз. Курильское, имеют годовое кольцо на чешуе, то можно считать, что они первыми возобновляют сезонный рост в этом водоеме (по сравнению с остающейся на дальнейший нагул молодью) (Бугаев, Дубынин, 1991; Бугаев, 1995а).

В других, более мелких озерах Камчатского п-ва и Корякского нагорья сезонный рост молоди нерки начинается сразу после их вскрытия и распаления ледяного покрова или спустя 10–15 дней после него (обычно возобновление роста происходит в конце июня – начале июля, а в очень мелких водоемах – даже в начале июня) (Бугаев, Дубынин, 1991; Бугаев, 1995а).

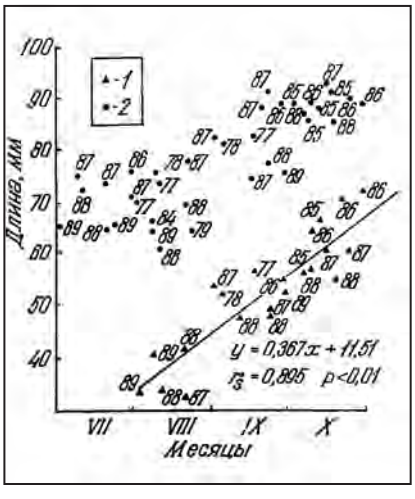


Рис. 50. *Длина тела сеголетков (1) и годовиков (2) нерки оз. Курильское в течение сезона роста – цифрами обозначены годы сбора проб (построено по материалам траловых уловов В. А. Дубынина 1977–1989 гг.) (по: Бугаев, 1995а)*

Анализ темпа роста смолтов нерки до ската (по многолетним данным) свидетельствует о том, что особи, которые скатятся в более старшем возрасте (2-3 года), имеют более низкий темп роста, чем рыбы, скатившиеся в море в возрасте 1-2 года, соответственно (Селифонов, 1970b; Дубынин, Бугаев, 1988).

Это подтверждают и данные о скорости формирования склеритов на чешуе молоди нерки, нагуливающейся в оз. Курильское. Рассматривая сезонный рост рыб разного возраста, можно отметить, что в августе–октябре у нагуливающихся особей один склерит на чешуе в среднем формируется за 11,4 суток (у годовиков) и за 13,9 суток (у двухгодовиков) (Бугаев, Дубынин, 1991; Бугаев, 1995а).

В озере одновременно вместе нагуливается три смежных поколения молоди нерки (Егорова, 1968; Селифонов, 1970b) – сеголетки, годовики (двухлетки) и двухгодовики (трехлетки). Сеголетки после выклева некоторое время живут в литорали озера и в это время пищевыми конкурентами остальной молоди быть не могут. Только к концу летнего сезона (сентябрь–ноябрь) они выходят в пелагиаль и становятся конкурентами годовиков и той небольшой части двухгодовиков, которая скатится трехгодовиками (исключительно редко – четырехгодовиками). Весь нагульный сезон в контакте находятся годовики (1+) и нескатившаяся часть двухгодовиков (2+).

По данным обратных расчислений темпа роста молоди можно проследить, как в некоторые годы одно поколение может влиять на рост другого. Причем установить, что больше влияет – предыдущее поколение на последующее или наоборот, довольно затруднительно, так как на росте молоди сказывается действие условий среды, которые иногда становятся решающими факторами (Селифонов, 1970b).

В тех случаях, когда налицо благоприятные условия среды и малая численность молоди, т. е. когда оба фактора, определяющие темп роста, имеют однонаправленный тренд, – наблюдается усиленный рост молоди. Крайне низкий рост молоди имеет место в тех случаях, когда численность ее велика, а условия среды неблагоприятны. Если эти факторы действуют в разных векторах, решающее влияние одного из них заранее определить трудно (Селифонов, 1970b).

В свое время Т. В. Егорова (1968) сделала допущение, что численность молоди нерки в оз. Курильское положительно коррелирует с численностью отнерестившихся в его бассейне производителей-родителей. В дальнейшем это предположение было развито другими исследователями применительно к сумме всех основных возрастных групп нагуливающихся особей (Бугаев и др., 1995; Бугаев, 1995а) и стало широко использоваться в практике изучения роста нерки этого водоема (Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; Миловская, 2006, 2007; Миловская и др., 2007).

Сведения о сезонном росте молоди нерки в оз. Этамынк, расположенном в бассейне оз. Курильское, в научной литературе отсутствуют. В оз. Этамынк молодь нерки в основном нагуливается 2 года, реже – 3. Анализ струк-

туры чешуи производителей и смолтов (покатников) нерки из оз. Этамынк показал, что молодь нерки, мигрируя в море через оз. Курильское, задерживается в последнем на кратковременный нагул в течение 20–40 суток (Бугаев, 1976).

По данным Т. Л. Введенской и др. (цит. по: Бугаев, 1995a), пищевой спектр молоди нерки разных возрастных групп в пелагиали оз. Курильское относительно узок. Появление новых организмов в пище нерки происходит одновременно с сезонными изменениями в составе зоопланктона в пелагиали озера. Кроме того, вегетационный период у амфибиотических насекомых сопровождается метаморфозом, что также влияет на характер питания нерки. Потребление различных организмов неркой в течение сезона и по годам имеет существенные различия, отмечаются также и возрастные изменения. Основным кормовым объектом для нагуливающейся молоди нерки в пелагиали оз. Курильское является *Cyclops scutifer*, в качестве дополнительного в осенний период – *Daphnia longiremis*.

Многие годы А. С. Николаев (1988a-b, 1990; Николаев и др., 1994) гидроакустическим методом изучал вертикальные и горизонтальные миграции молоди нерки в оз. Курильское. По его данным, летом и осенью в темное время суток пелагическая молодь нерки в озере распределяется достаточно равномерно в диапазоне глубин 0–55 м. При этом нередко имеет место слабо выраженная двухслоевая концентрация этих рыб (0–20 и 28–55 м). В случаях малооблачного небосвода ночью и луны молодь нерки задерживается в подповерхностных водах озера, локализуясь лентовидно на глубинах 7–27 либо 21–45 м. Ночью ядро скоплений занимает диапазон глубин 0–45 м.

Вертикальному распределению молоди в светлое время суток летом и осенью свойственен стайный рассредоточенный тип агрегирования. Независимо от сезона года стаи молоди распространяются в слое воды 15–18 м с максимумом их агрегирования в диапазоне глубин 20–65 м. Днем пелагическая молодь распределена в эпилимнионе до основного термоклина включительно, тогда как ночью она находится только в эпилимнионе (Николаев, 1988a, 1990).

В очагах послеветровых апвеллингов и подъемов вод иного происхождения имеет место опускание верхней границы зоны обитания молоди нерки. Локализация скоплений нагульной нерки в оз. Курильское обязана зонам конвергенции (перемешивания) вод, часто возбуждаемых в прибрежье водоема цугом внутренних волн.

Общей холодноводностью оз. Курильское обусловлен узкий в течение суток температурный диапазон обитания молоди нерки, затрудняющий вычленение эколого-физиологического оптимума «избираемых температур». На это указывают, например, весьма малые перепады температур, при которых в летне-осенний период держатся стаи молоди. Они колеблются обычно от 0,2 °С в начале лета до 3 °С в его конце и осенью. Лишь в аномально теплом по прогреву вод 1981 г. упомянутый диапазон температур в июле расширялся до 6 °С.

Узость температурного диапазона обитания молоди в летне-осенний период (рис. 51), вызванная климатической суровостью природного положения олиготрофного оз. Курильское, возможно, объясняет нечеткость суточной вертикальной миграции пелагической молоди нерки. Приспособительный отклик ее может заключаться в замедлении процессов метаболизма. Поимка В. А. Дубыниным молоди нерки на глубине 100 м в марте-апреле (в период гидрологической зимы) подтверждает гидроакустические наблюдения за ее вертикальным распределением летом и осенью (Николаев, 1990).

По мнению И. А. Носовой (1972a-b), суточная вертикальная миграция старших копеподитов и взрослых особей *Cyclops scutifer* в летний период в оз. Курильское, составляющих основу питания пелагической молоди нерки (данные Т. Л. Введенской – по: Бугаев, 1995a), имеют «среднюю интенсивность». Ядро плотности этих рачков, питаться которыми молодь нерки начинает еще на глубине в светлое время суток, не случайно располагается ночью в слое 0–25 м, а днем в слое 15–70 м, где в летне-осенний период сосредоточено ядро скоплений стай молоди нерки. Совпадение глубин обитания в летне-осенний период скоплений стай пелагической молоди, ядер плотности кормового зоопланктона и «пассивного» фитопланктона (Павельева, Ларионов, 1979; Е. В. Лепская, персональное сообщение) также вряд ли случайно (Николаев, 1990).

Форма группирования пелагической молоди нерки в оз. Курильское в светлое время суток чрезвычайно проста и характеризуется рассредоточенным распределением стай рыб. Летом и осенью это преимущественно мелкие одноразмерные стаи со средней плотностью 25 экз./м³. В зимний период стайные агрегации молоди нерки резко, особенно по высоте, укрупняются (рис. 52).

Эхозаписи молоди в темное время суток состоят из отметок отдельных рыб, разреженно рассредоточенных на большой площади озерной пелагиали. Плотность молоди нерки ночью варьирует от 0,0004 экз./м³ до 0,005 экз./м³ (Николаев, 1988b).

Местоположение локальных участков пелагиали с различной частотой встречаемости стай молоди нерки изменчиво во времени и пространстве. Оно указывает на большую вероятность нагула молоди в очагах аккумуляции кормовых организмов и меньшую вероятность по «пастбищному» типу.

Летом пелагическая молодь нерки совершает круговые миграции, однонаправленные с циклональным непериодическим течением водоема. Поэтому скопления молоди смешиваются. Независимо от года, сезона наблюдений и численности пелагической молоди в озере горизонтальному распределению нерки свойственен окраинный или «кольцевидный» принцип рассредоточения ее стай (Николаев, 1988b; Николаев и др., 1994), который объясняется тяготением ее скоплений к зонам уменьшающихся глубин.

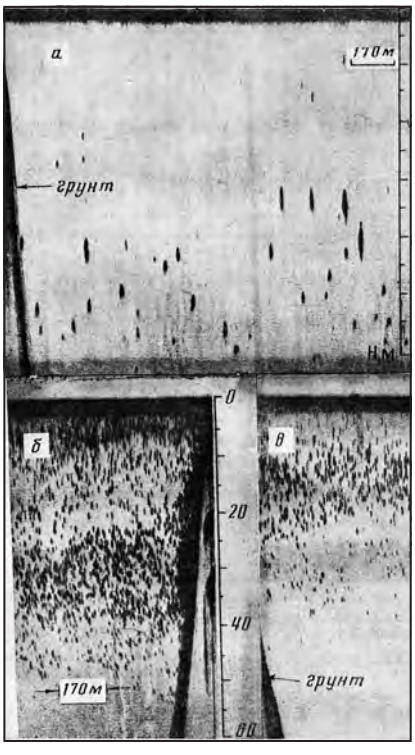


Рис. 51. *Типичные эхограммы записей пелагической молоди нерки в светлое (а) и темное (б, в) время суток в оз. Курильское в летне-осенний период (по: Николаев, 1990)*

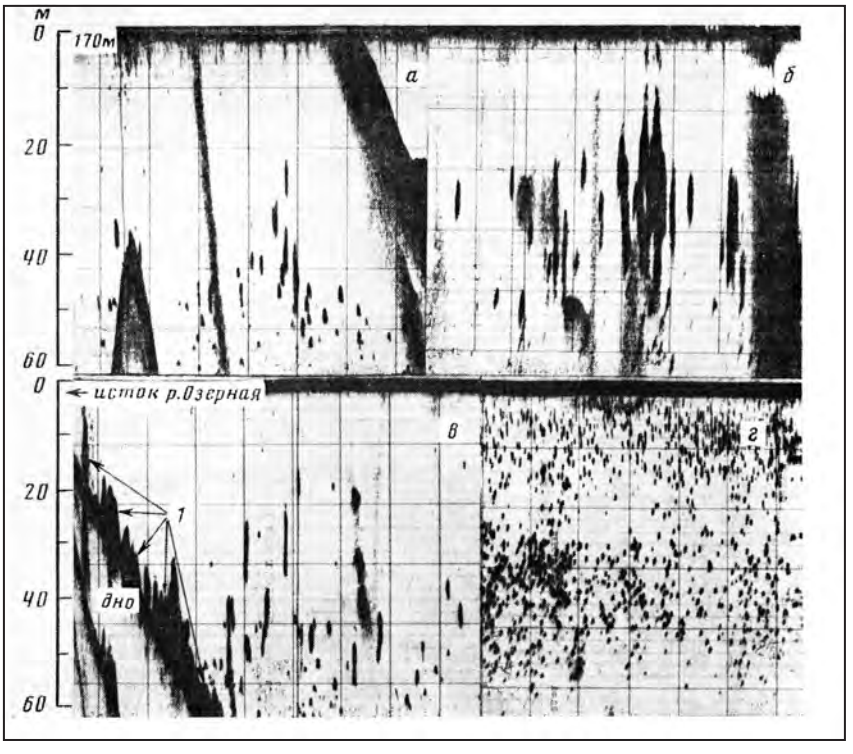


Рис. 52. *Формы группирования пелагической молоди нерки в оз. Курильское в летне-зимний период: а, в – стайное рассредоточенное распределение летом–осенью в светлое время суток; б – то же в начале зимы; в (1) – локальное скопление смолтов на свале глубин вблизи истока р. Озерная; г – рассредоточенное распределение рыб летом–осенью в темное время суток (по: Николаев, 1988b)*

Вне зависимости от темпа ската смолтов, пелагиаль бух. Северная и Восточная является очагами предпочтительного концентрирования пелагической молоди нерки в озере. К концу ската, например, на них приходится от 43 до 70 % остатка молоди. Что касается пелагиали бух. Южная и Гаврюшка, то достаточно существенное количество молоди здесь сохраняется лишь до конца второй – начала третьей декад июня. После ската в них обычно сосредоточено не более 6 % остатка пелагической молоди (Николаев, 1988b).

Значительных концентраций молоди летом в центральном плесе озера почти не бывает, но вследствие его большой площади здесь держится от 18 до 33 % остатка молоди. Пелагиаль бух. Западная Теплая с выходами гидротерм на литорали не играет сколько-нибудь заметной роли в нагуле значительных скоплений озерной молоди нерки, что прежде всего объясняется их слабыми выходами.

Появление пополнения в пелагиали водоема не нарушает кольцевидности горизонтального распределения пелагической молоди нерки. Безотносительно ко времени отхода сеголетков раньше всего ими осваивается пелагиаль бух. Северная и Восточная и, в меньшей мере, бух. Гаврюшка. В отдельные годы только к концу первой декады сентября стаи сеголетков выходят в пелагиаль бух. Южная и Центральный плес, что предполагает наличие летней неоднородности биотопной структуры пелагиали оз. Курильское (Николаев, 1988b).

Пелагиаль бух. Северная и Восточная, очевидно из-за стабильности кормовых условий, более предпочтительна летом для нагула молоди нерки, чем пелагиаль бух. Южная, Гаврюшка и Центральный плес. Повышенная встречаемость молоди в бух. Северная вследствие дополнительной геоморфологической изоляции ее с юга глубоководным порогом Ксу, расположенным на линии «мыс Северный – остров Саманг» (рис. 35), может быть обусловлена спецификой течений, способствующих локальной аккумуляции кормовых организмов. Вероятно, летняя сконцентрированность молоди нерки в бух. Восточная вызвана сходной причиной, тем более, что эту бухту с севера частично изолирует локальное поднятие дна (Николаев, 1988b).

Отдельного анализа заслуживает распределение молоди в бух. Исток, где, помимо всего прочего, заканчивается озерный транзит смолтов (покатной молоди) нерки. Характерной чертой горизонтального распределения молоди в этой части водоема, как, по-видимому, и во всем озере летом – в начале зимы, является пульсирующий во времени приток-отток скоплений рыб. Летом (особенно в его первой половине) контрастный приток молоди в бух. Исток обусловлен волнами подходов смолтифицирующихся особей. Эти волны определяются мощностью, динамикой и абиотическими условиями ската молоди. Появление и последующее исчезновение здесь в конце лета – начале зимы пятен скоплений пелагической молоди отражает ее местные перемещения в процессе питания, обусловленные, как и в других частях озера, пространственной изменчивостью кормовых условий (Николаев, 1988b).

Факторы, влияющие на рост молоди нерки до ската. Межгодовая изменчивость роста молоди нерки в пресноводный период жизни в зависимости от условий нагула у некоторых стад нерки отражается на ее дальнейшей

выживаемости в море и динамике численности. На рост нерки оказывают влияние кормовые условия, температура воды, численность самой молоди нерки и ее пищевых конкурентов и другие факторы (Foerster, 1968; Бретт, 1983; Крогиус и др., 1987; Бугаев и др., 1989; Burgner, 1991; Бугаев, 1995а; и др.).

В табл. 8 (приложение) приведен возраст смолтов нерки оз. Курильское за 1975–2009 гг., а в табл. 9 (приложение) – длина и масса тела смолтов нерки разного возраста, мигрировавших их оз. Курильское в 1965–2009 гг., по данным исследований В. А. Дубынина (Дубынин, Бугаев, 1988; Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Дубынин, Бугаев, 2004, 2005; Антонов и др., 2007а; Бугаев и др., 2009; Дубынин, 2010; и др.). Из этой таблицы видно, что межгодовая изменчивость размерно-массовых характеристик смолтов нерки этого водоема довольно значительна.

В целом, рост молоди нерки в оз. Курильское в годы нагула положительно коррелирует с численностью циклопов и дафний, температурами воды и отрицательно – с численностью популяции (Бугаев и др., 1989, 1995; Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; Дубынин, Бугаев, 2002, 2004, 2005; Миловская, 2006, 2007; и др.). Поэтому длина и масса тела смолтов (покатников) нерки может значительно различаться между годами.

Например, за период 1975–2002 гг. средняя длина (масса) тела у особей возраста 1+ колебалась в пределах 56,1–93,8 мм (1,5–8,0 г), 2+ – 72,1–109,4 мм (3,5–12,6 г), 3+ – 76,0–125,5 мм (4,0–18,2 г) (Дубынин, Бугаев, 1988, 2004).

В период «фертилизационного оптимизма» в 1980–1990-х гг. (Проблемы фертилизации…, 1988), который основывался на наличии в некоторых стадах нерки связи «чем крупнее смолты, тем выше последующие возвраты», было опубликовано несколько работ, посвященных росту нерки озер Азабачье (р. Камчатка) и Курильское (р. Озерная), в зависимости от факторов среды и численности нерки (Бугаев и др., 1989, 1993, 1995; Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; Дубынин, Бугаев, 2002). В эти годы все сотрудники КамчатНИРО, работающие в бассейне оз. Курильское (включая автора данной книги), верили в ее эффективность в будущем увеличении численности нерки оз. Курильское.

На первом этапе исследования провели на чешуе половозрелой нерки, у которой изучали структуру пресноводной зоны чешуи, соответствующей росту молоди нерки в озере до ската (Бугаев и др., 1989, 1995; Бугаев, 1995а). В дальнейшем исследования проводили непосредственно на смолтах (Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; Дубынин, Бугаев, 2002).

Приведенные ниже некоторые факторы среды были выбраны из многих других на основании планомерных исследований структуры пресноводной зоны чешуи нерки оз. Курильское (Бугаев и др., 1989, 1995; Бугаев, 1995а).

Оценивая межгодовые колебания численности нерки в оз. Курильское (р. Озерная), использовали численность отнерестившихся производителей. Такой подход широко применяется исследователями при анализе межгодовой изменчивости роста нерки (Burgner, 1964, 1991; Burgner et al., 1969; Goodlad et. al., 1974; Rogers, 1980; Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; Бугаев, 1995а; и др.).

Для нерки оз. Курильское оценку численности особей (фактор – **N**), от которых происходит одновременно нагуливающаяся в озере молодь нерки (рис. 53), получали по предложенной ранее формуле (Бугаев и др., 1995; Бугаев, 1995а): **N = Nk + Nk1**, где:

N – общая суммарная численность производителей нерки, потомство которых в исследуемый год одновременно нагуливается в озере, тыс. шт.;

Nk – численность производителей нерки, отнерестившихся в бассейне оз. Курильское в год, предшествующий исследуемому году нагула (от которых сеголетки нерки нагуливаются в озере), тыс. шт.;

Nk1 – численность производителей нерки, отнерестившихся в бассейне оз. Курильское за два года, предшествующих исследуемому году нагула (от которых годовики нерки нагуливаются в озере), тыс. шт.

В качестве основного показателя состояния кормовой базы для нерки оз. Курильское использовали среднюю численность *Cyclops scutifer* I–VI стадий (экз./м³) в августе–сентябре – фактор **Cag-sp** (рис. 38).

Как дополнительный показатель, характеризующий состояние кормовой базы для нерки оз. Курильское, использовали среднюю абсолютную численность *Daphnia longiremis* в октябре – фактор **Doc** (рис. 39).

Основываясь на результатах предыдущих исследований (Бугаев и др., 1989; Бугаев, 1995а), в качестве показателя, характеризующего температурный режим в оз. Курильское, выбрана средняя температура воды в сентябре на глубине 20 м – фактор **Tsp(20)** (рис. 37).

Так как на рост молоди нерки в оз. Курильское, помимо температуры воды, значительное влияние оказывают вертикальные градиенты температуры воды в озере, для нерки оз. Курильское использовали данные о градиентах температуры воды в сентябре между глубинами 20 и 50 м – фактор **Gsp(20-50)** (рис. 37).

Кроме этого, применили коэффициент **K = C / N**, характеризующий условную кормовую обеспеченность молоди нерки циклопами – основного ее корма в оз. Курильское (фактор – **K**); где **C** – численность циклопов, экз./м³; **N** – суммарная численность производителей, потомство которых в исследуемый год одновременно нагуливается в озере, тыс. шт. Для нерки этого стада рассчитывали кормовую обеспеченность в августе–сентябре – **Kag-sp** (рис. 54).

В период исследований в бассейне оз. Курильское в 1975–1995 гг. длина тела смолтов нерки возраста 2+ находилась в пределах 86,8–109,4 (в среднем – 97,83) мм, масса тела – 5,6–12,6 (в среднем – 8,31) г (Бугаев, Дубынин, 1999, 2000).

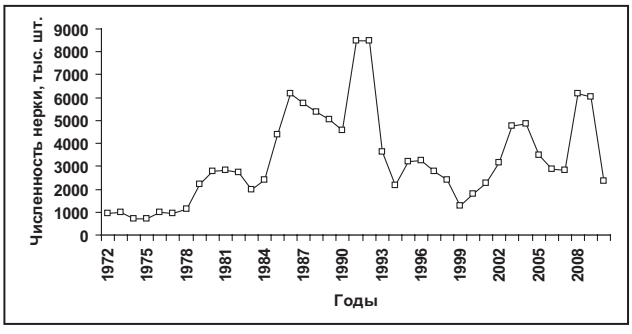


Рис. 53. *Межгодовая изменчивость численности производителей нерки, потомки которых возраста 0+ и 1+ одновременно нагуливались в оз. Курильское в 1972–2010 гг.*

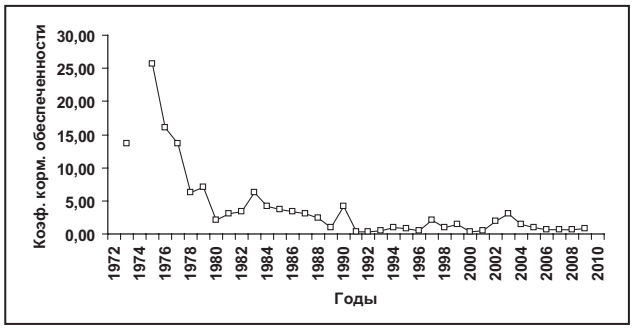


Рис. 54. *Межгодовая изменчивость значений кормовой обеспеченности циклопами молоди нерки в оз. Курильское в августе–сентябре в 1972–2010 гг.*

В 1973–1994 гг., в годы нагула молоди нерки до ската в бассейне оз. Курильское, факторы среды (численности) были следующие: **N** – 710–8500 (в среднем – 3390) тыс. шт.; **Cag-sp** – 1613–20827 (в среднем – 10954) экз./м³; **Doc** – 70–1510 (в среднем – 763) экз./м³; **Kag-sp** – 0,31–25,66 (в среднем – 5,75); **Tsp** – 6,00–10,80 (в среднем – 8,20) °С; **Gsp**(20–50) – 0,10–5,60 (в среднем – 294) °С (Бугаев, Дубынин, 1999, 2000).

В табл. 21 представлены значения коэффициентов корреляции рангов Спирмена (r_s), характеризующие зависимость длины и массы тела смолтов нерки от условий среды (численности) в период нагула в оз. Курильское. Как видно из этой таблицы, здесь прослеживаются низкие и средней силы достоверные связи длины и массы тела смолтов нерки с численностью производителей, циклопов, дафний и кормовой обеспеченностью. С температурами воды и градиентами температуры воды во всех случаях связи были слабыми и недостоверными (табл. 21).

Как указывают М. В. Мина и Г. А. Клевезаль (1976), Д. Р. Бретт (1983), ни один фактор среды не действует сам по себе, а всегда в комбинации с другими. Причем, в разных комбинациях он может действовать по-разному. Этот вывод вполне справедлив и для нерки оз. Курильское.

Таблица 21. *Коэффициенты корреляции рангов Спирмена (r_s), характеризующие зависимость длины и массы тела смолтов нерки от некоторых факторов среды (численности) в период нагула в оз. Курильское в 1973–1994 гг. (по: Бугаев, Дубынин, 1999, 2000)*

Факторы	Показатели	
	длина тела	масса тела
	Первый год	
N	-0,579**	-0,643**
Cag-sp	0,438	0,319
Doc	0,456*	0,412
Kag-sp	0,621**	0,578**
Tsp(20)	-0,130	-0,108
Gsp(20–50)	-0,210	-0,197
	n = 20	n = 20
	Второй год	
N	-0,548*	-0,676**
Cag-sp	0,568*	0,441
Doc	0,399	0,331
Kag-sp	0,785**	0,760**
Tsp(20)	0,087	-0,015
Gsp(20–50)	0,033	-0,111
	n = 20	n = 20
	Первый + второй год	
N	-0,589**	-0,693**
Cag-sp	0,574*	0,393
Doc	0,614**	0,529*
Kag-sp	0,739**	0,718**
Tsp(20)	0,064	-0,032
Gsp(20–50)	-0,422	-0,474
	n = 19	n = 19

Примечание. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; n – число лет наблюдений.

Ранее на основе анализа характеристик структуры чешуи и некоторых факторов среды исследователи (Бугаев и др., 1989, 1993, 1995; Бугаев, 1995а) демонстрировали значительное возрастание силы связи при подразделении

рассматриваемых признаков в зависимости от третьего фактора (выше или ниже средних многолетних значений) и анализе пар признаков в зависимости от состояния этого третьего фактора.

Поэтому косвенное вовлечение в анализ дополнительного фактора (ниже в тексте будем называть его «базовым фактором – БФ»), что еще рекомендовал в свое время В. Рикер (Ricker, 1984), существенно повышало эффективность корреляционного анализа с целью выявления факторов среды, воздействующих на характеристики структуры чешуи и рост молоди нерки в оз. Курильское (Бугаев и др., 1989, 1993; Бугаев, 1995а).

Среднее значение многолетних факторов среды и численности нерки в оз. Курильское, на основании которых определяли принадлежность к определенному уровню базового фактора (выше или ниже среднего значения), оказалось следующим (Бугаев, Дубынин, 1999):

в 1-й год роста – **N** – 3600 тыс. шт., **Cag-sp** – 11400 экз./м³, **Doc** – 800 экз./м³, **K** – 6,0 экз. в 1 м³/тыс. шт., **Tsp(20)** – 8,4 °С, **Gsp(20–50)** – 3,0 °С;

во 2-й год роста – **N** – 3600 тыс. шт., **Cag-sp** – 10800 экз./м³, **Doc** – 770 экз./м³, **K** – 5,4 экз. в 1 м³/тыс. шт., **Tsp(20)** – 8,2 °С, **Gsp(20–50)** – 2,9 °С;

в 1-й + 2-й годы роста – **N** – 3800 тыс. шт., **Cag-sp** – 10900 экз./м³, **Doc** – 770 экз./м³, **K** – 4,8 экз. в 1 м³/тыс. шт., **Tsp(20)** – 8,3 °С, **Gsp(20–50)** – 2,9 °С;

С учетом базовых факторов были рассчитаны 432 значения коэффициентов корреляции рангов Спирмена (Бугаев, Дубынин, 1999), характеризующих зависимость длины и массы тела смолтов нерки от некоторых условий среды в период нагула в оз. Курильское (при значении БФ выше и ниже средних значений). Результаты анализа показали (таблицу здесь не приводим), что при таком подходе выявляется значительно большее количество высоких связей, чем показано для нерки оз. Курильское в табл. 21 при анализе неподразделенных материалов за все годы исследований. Так, если в табл. 21 не представлено ни одного значения коэффициентов корреляции более 0,8; то после анализа по БФ достоверные коэффициенты корреляции рангов встречаются 29 раз (в 6,7 % случаев), и из них в 2 случаях выявлены очень высокие коэффициенты корреляции рангов – более 0,9 (Бугаев, Дубынин, 1999). В табл. 22 представлены наиболее высокие значения коэффициентов корреляции рангов Спирмена (r_s) после проведения анализа с использованием БФ и коэффициенты уравнений найденных взаимосвязей.

В дальнейшем все имеющиеся материалы рассмотрели с применением методов множественной регрессии. Пошаговым регрессионным анализом методом включения (Боровиков, Боровиков, 1998) были продемонстрированы основные факторы влияния на рост молоди нерки оз. Курильское, которые выбрали из большого числа независимых переменных (Бугаев, Дубынин, 2000).

На длину тела смолтов нерки стада оз. Курильское возраста 2+, мигрирующих из оз. Курильское, из 18 рассмотренных факторов наиболее важное влияние оказывали 8 (Бугаев, Дубынин, 2000): 1 – средняя кормовая обеспеченность циклопами в августе-сентябре во второй год роста, 2 – температура воды на глубине 20 м в сентябре во второй год роста, 3 – средняя численность циклопов в августе–сентябре в первый год роста, 4 – средняя численность производителей, от которой в озере одновременно нагуливается молодь нерки в первый-второй годы роста, 5 – средняя численность дафний в октябре в первый-второй годы роста, 6 – средние градиенты температуры в слое 20–50 м в сентябре в первый-второй годы роста, 7 – градиенты температуры в слое 20–50 м в сентябре в первый год роста и 8 – градиенты температуры в слое 20–50 м в сентябре во второй год роста.

На массу тела смолтов нерки стада оз. Курильское из 18 рассмотренных факторов наиболее важное влияние оказывают 7 (Бугаев, Дубынин, 2000): 1 – средняя кормовая обеспеченность циклопами в августе-сентябре во второй год, 2 – средние температуры воды на глубине 20 м в сентябре в первый-второй годы роста, 3 – средние градиенты температуры воды в сентябре в первый-второй годы роста, 4 – градиенты температуры в слое 20–50 м в сентябре в первый год роста, 5 – численность циклопов в августе-сентябре в первый год роста, 6 – численность производителей нерки, от которой одновременно в озере нагуливается молодь нерки во второй год роста и 7 – средняя кормовая обеспеченность циклопами в августе–сентябре в первый-второй годы роста.

На материалах 1984–1995 гг. с использованием меньшего числа факторов на рис. 55 в качестве примера для смолтов нерки стада оз. Курильское графически показано влияние разных факторов среды и в различном их сочетании на размеры смолтов нерки, мигрировавших из озера. Уравнения регрессии для построения контуров сечений, изображенных на рис. 55а–с (размерность факторов см. на графиках), представляли собой полином второй степени и были следующими (Дубынин, Бугаев, 2002):

a–L =16,270971+0,049983**N**+0,008582**Cag-sp**-9,314225**E**-6**N**²-2,156214**E**-7**Cag-sp**²-1,902699**E**-6**NCag-sp**;

b–L=127,997611+0,001792**Cag-sp**-17,072457**G**-1,06871**E**-7**Cag-sp**²-1,549492**Gsp(20–50)²-0,000145Cag-sp Gsp(20–50)**;

c–L=101,951276+3,488985**Kag-sp**-6,170418**Tsp(20)**-0,027381**Kag-sp**²+0,600964Tsp(20)²-0,280477**Kag-sp Tsp(20)**;

где: **L** – длина тела молоди, мм; **N** – суммарная численность производителей, тыс. шт. **Cag-sp** – средняя численность циклопов в августе-сентябре, экз./м³; **T** – температура воды в сентябре на глубине 20 м, °С; **Gsp(20–50)** – градиент температуры воды в сентябре в горизонте 20-50 м, °С; **Kag-sp** – средний коэфициент кормовой обеспеченности в августе-сентябре.

По классификации Фрая (Fry, 1971), у рыб температура воды обусловливает скорости обменных реакций (контролирующий фактор), осложняет процессы внутренней регуляции (маскирующий фактор), суточные циклы

освещенности влияют на функционирование эндокринной системы (направляющий фактор), а каждый из таких факторов, как содержание растворенного кислорода, масса тела и рацион, может тем или иным образом сдерживать рост (лимитирующий фактор).

Таблица 22. *Коэффициенты корреляции рангов Спирмена (r_s) при оценке влияния численности нерки оз. Курильское и факторов среды на рост ее молоди в пресноводный период ее жизни в зависимости от базовых факторов – БФ (по: Бугаев, Дубынин, 1999)*

Показатели и факторы	Уровень БФ	Годы роста	r_s	Y = ax + b		Число лет
				a	b	
БФ – Численность нерки						
L–Doc	выше среднего	1 + 2	0,762*	0,011	85,38	8
W–Doc	выше среднего	1 + 2	0,802*	2,48E-03	4,9	8
L–Cag-sp	ниже среднего	2	0,827**	1,11E-03	87,72	11
W–Cag-sp	ниже среднего	2	0,806**	3,07E-04	5,82	11
L–K	ниже среднего	2	0,855**	0,69	94,06	11
W–K	ниже среднего	2	0,834**	0,218	7,36	11
БФ – Численность циклопов						
L–N	выше среднего	2	-0,758*	-1,95E-03	107,43	10
W–N	выше среднего	2	-0,839**	-7,78E-4	11,67	10
L–Cag-sp	ниже среднего	1	0,950***	1,89E-03	83,95	9
W–Cag-sp	ниже среднего	1	0,840**	5,59E-04	4,98	9
L-K	ниже среднего	1	0,850**	1,98	90,51	9
W–Cag-sp	ниже среднего	2	0,839**	3,26E-04	5,49	10
W–K	ниже среднего	2	0,815**	0,412	6,39	10
БФ – Численность дафний						
L–N	выше среднего	2	-0,745*	-2,24E-03	107,76	10
W–N	выше среднего	2	-0,887**	-8,83E-04	11,81	10
L–K	выше среднего	2	0,721*	0,557	96,38	10
W–K	выше среднего	2	0,717*	0,228	7,25	10
L–Cag-sp	ниже среднего	2	0,867**	6,49E-04	89,08	10
W–Cag-sp	ниже среднего	2	0,827**	1,40E-04	6,18	10
W–N	ниже среднего	1+2	-0,837**	-4,95E-04	9,5	9
L–K	ниже среднего	1+2	0,867**	1,831	89,01	9
W–K	ниже среднего	1+2	0,862**	0,452	6,04	9
БФ – Коэффициент кормовой обеспеченности						
L–K	ниже среднего	2	0,705**	2,158	90,12	14
L–K	ниже среднего	1+2	0,714**	2,84	88,37	14
W–K	ниже среднего	1+2	0,689**	0,725	5,72	14
БФ – Температура воды						
L–K	выше среднего	2	0,709*	0,848	95,03	10
W–K	выше среднего	2	0,770*	0,29	6,94	10
L–N	выше среднего	1+2	-0,833*	-2,48E-03	108,5	8
W–N	выше среднего	1+2	-0,833*	-8,32E-04	11,55	8
L–K	выше среднего	1+2	0,833*	2,694	90,12	8
W–K	выше среднего	1+2	0,857*	0,895	5,4	8
L–K	ниже среднего	1	0,939***	0,639	93,07	10
W–K	ниже среднего	1	0,857**	0,208	6,75	10
L–Doc	ниже среднего	1+2	0,764**	0,015	86,47	11
L–K	ниже среднего	1+2	0,772**	0,895	91,04	11
БФ – Градиенты температуры воды						
L–K	выше среднего	1+2	0,833*	2,432	89,91	8
W–K	выше среднего	1+2	0,833*	0,54	6,08	8
L–Cag-sp	ниже среднего	2	0,891**	1,06E-03	86,45	10
W–Cag-sp	ниже среднего	2	0,869**	2,85E-04	5,62	10
L–K	ниже среднего	2	0,879**	0,777	91,95	10
W–K	ниже среднего	2	0,857**	0,245	6,86	10

Примечание. L – длина тела, мм; W – масса тела, г. В уравнении регрессии Y = ax + b обозначено: Y – длина (масса) тела, мм (г); x – фактор влияния (численность нерки, циклопов, дафний; коэффициент кормовой обеспеченности, температура воды, градиенты температуры воды). * – P < 0,05; ** – P < 0,01; *** – P < 0,001.

Результаты проведенного исследования показали (Дубынин, Бугаев, 2002), что процессы роста молоди нерки оз. Курильское очень четко и достоверно лимитировала численность кормовых организмов, контролировала температура воды и градиенты температуры воды. Численность нагуливавшейся молоди (фактор **N**) и коэффициент кормовой обеспеченности рыб (фактор **K**) в значительной мере определяли (**N**) и характеризовали (**K**) кормовые

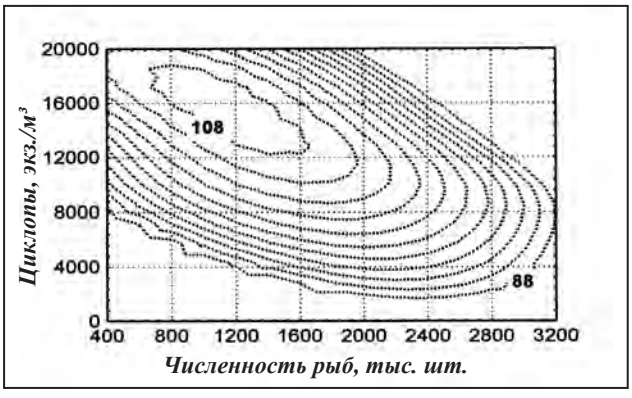
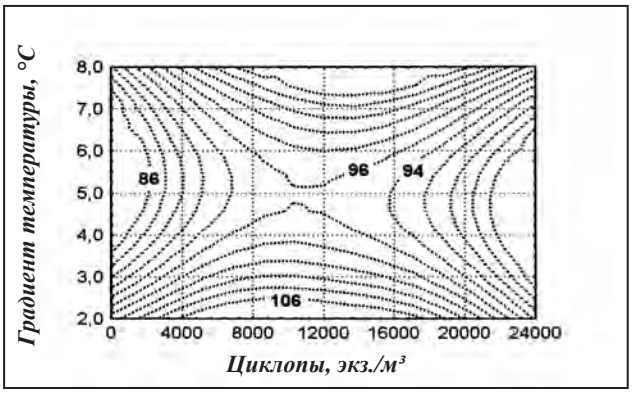
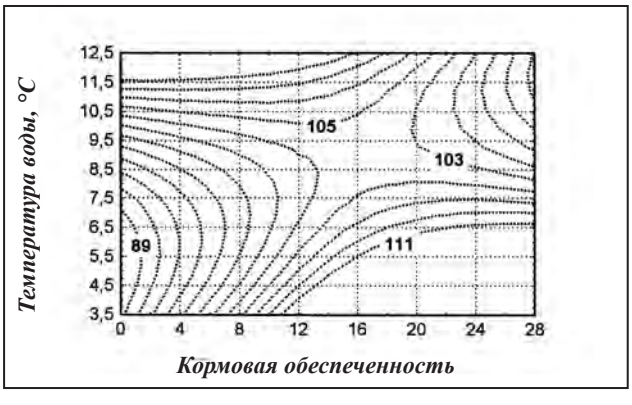


Рис. 55. *Зависимость длины тела смолтов нерки стада оз. Курильское (мм) от некоторых факторов среды (по: Дубынин, Бугаев, 2002)*

a – взаимосвязь размеров тела смолтов нерки стада «К» (фактор ***N*** *ниже средней)* ***с численностью рыб и средней численностью циклопов в августе-сентябре*** *в оз. Курильское во 2-й год роста,* $\mathbf{r}_{LNC} = 0{,}920$ *(P < 0,01; n = 11)*



b – взаимосвязь размеров тела смолтов нерки стада «К» (фактор ***T*** *выше средней)* ***со средней численностью циклопов в августе-сентябре и градиентами температуры воды в сентябре в слое 20–50 м*** *в оз. Курильское в 1-й год роста,* $\mathbf{r}_{LCG} = 0{,}975$ *(P < 0,001; n = 10)*



c – взаимосвязь размеров тела смолтов нерки стада «К» (фактор ***N*** *ниже средней)* ***с кормовой обеспеченностью в августе-сентябре и температурами воды в сентябре на глубине 20 м*** *в оз. Курильское во 2-й год роста,* $r_{LKT} = 0{,}970$ *(P < 0,001; n = 11)*

условия нагула молоди нерки в оз. Курильское. По существу, влияя и находясь в связи с численностью кормовых организмов, они опосредованно выступали как лимитирующие факторы.

Результаты трехфакторного анализа изменения длины и массы тела смолтов нерки в зависимости от факторов среды и численности рыб ввиду высокой достоверности расчисленных взаимосвязей вполне можно использовать на практике для прогнозирования тенденций роста и вероятных размеров и массы тела смолтов, мигрирующих в море.

Полученные результаты по анализу влияния численности нерки и факторов среды на рост нерки оз. Курильское были достаточно хорошего качества, и на основании их авторы предполагали контролировать рост нерки в озере с целью прогнозирования последующих возвратов половозрелых рыб (Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; Дубынин, Бугаев, 2002). Именно на этой концепции построены и все исследования Л. В. Миловской (2006, 2007; и др.).

Но последующее развитие исследований показало (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2009), что у стада нерки оз. Курильское численность возвратов половозрелых рыб от качества смолтов зависит незначительно, а сильнее зависит от численности отнерестившихся производителей (и скатившихся смолтов). Поэтому следует неизбежный вывод: **не касаясь теоретических аспектов, исследование пресноводного роста нерки оз. Курильское от факторов среды, в известной мере, потеряло практическую актуальность**.

Скат смолтов. В связи с наблюдающимся изменением биологических показателей половозрелых особей нерки р. Озерная по отдельным периодам (табл. 12–18), а также различий в выживаемости и засеве икры от нереста производителей, что было продемонстрировано на материалах 1973–1984 и 1985–1999 гг. (табл. 19–20) представляет интерес рассмотреть дифференцированно биологические показатели и динамику ската смолтов нерки, мигрировавших из оз. Курильское.

По данным ловушки, скат смолтов нерки из оз. Курильское начинается в конце мая и заканчивается в середине августа. Динамика ската смолтов нерки из озера значительно различается в отдельные годы. В многолетнем плане основной скат происходит со второй декады июня и заканчивается в начале второй декады июля; в некоторые годы наблюдаются два пика ската (Бугаев, 1995а).

Как показали дальнейшие исследования (Бугаев, Дубынин, 2002), по сравнению с периодом 1975–1984 гг., в 1985–1999 гг. отмечено изменение динамики ската: смещение его на более поздние сроки и снижение размерно-массовых характеристик смолтов нерки, мигрировавших из оз. Курильское.

На рис. 56 показана динамика ската смолтов нерки из оз. Курильское в 1975–1981, 1982–1988, 1989–1994 и 1998–2005 гг., что, в целом, соответствует в массе возврату половозрелых рыб в 1978–1984, 1985–1991, 1992–1997 и 2001–2008 гг. (чаще всего нерка проводит в море 3 года). Как видно из приведенного рисунка, динамика ската нерки в 1975–1981 гг. заметно отличается от таковой во все последующие годы, когда прослеживается два пика ската. Последнее свидетельствует о двух «волнах» ската, что началось с увеличением численности нерки р. Озерная. До этого, в 1975–1981 гг., единственный пик ската приходился на период, когда в последующие годы ската как раз наблюдалось его ослабление. Материалы 1995–1997 гг. в рассчетах (рис. 56) не использовали, т. к. скат был очень слабым (смолты нерки попадали в ловушку плохо, и их приходилось долавливать для биоанализа сачком) (Бугаев и др., 2009).

Интересно то, что динамика ската в 1998–2005 гг., от которых наблюдались максимальные возвраты (2001–2008 гг. – рис. 200), принципиально ничем не отличается от ската в 1989–1994 гг., от которых в 1992–1997 гг. возвраты были значительно ниже (рис. 200). Этот факт свидетельствует, что динамика ската, соответствующая трем последним периодам численности нерки р. Озерная (рис. 200), не связана с последующими возвратами, численность которых, вероятнее всего, формируется и определяется морским периодом жизни нерки (Бугаев и др., 2009).

В скате смолтов нерки из оз. Курильское преобладают двухгодовики (2+), доля трехгодовиков (3+) – значительно ниже, а годовики (1+) – встречаются не во все годы (только в годы хорошего роста особей). В годы

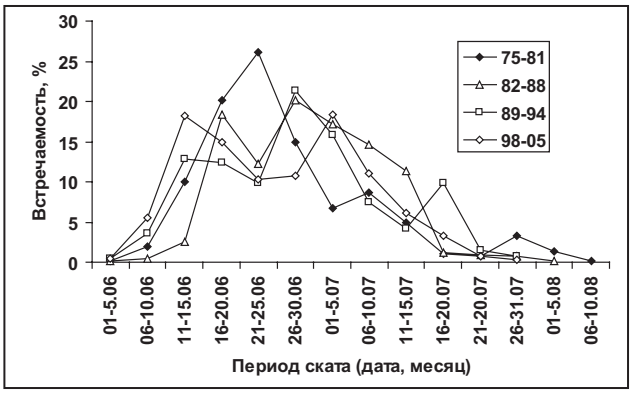


Рис. 56. *Динамика ската смолтов нерки из оз. Курильское в 1975–1981, 1982–1988, 1989–1994 и 1998–2005 гг. – данные учетов В. А. Дубынина (по: Бугаев и др., 2009)*

напряженных пищевых взаимоотношений в скате смолтов нерки оз. Курильское снижается доля рыб возраста 1+, увеличивается встречаемость смолтов – 3+ и даже появляются особи – 4+ (Дубынин, Бугаев, 1988; Бугаев, 1995а; Дубынин, Бугаев, 2004, 2005; Антонов и др., 2007а). В табл. 8 (приложение) представлен возраст смолтов за 1975–2009 гг.

Таблица 23. *Возрастной состав смолтов нерки (самцы + самки), мигрировавших из оз. Курильское в 1975–2007 гг. (по: Бугаев и др., 2009; Дубынин, 2010), %*

Годы ската/годы основного возврата	1+	2+	3+	4+	Всего, %
1975–1981 / 1978–1984	8,5	81,6	9,9	0,0	100
1982–1988 / 1985–1991	14,2	77,8	8,0	0,0	100
1989–1996 / 1992–1999	11,0	81,3	7,7	0,0	100
1997–2007 / 2000–2010	4,8	82,9	12,1	0,2	100

Как видно из табл. 23, у смолтов нерки оз. Курильское не наблюдается каких-либо ярких различий в возрастном составе по отдельным периодам. Тем не менее, можно констатировать, что от 1982–1988 гг. к 1997–2007 гг. встречаемость годовиков несколько снижается, а число двухгодовиков возрастает. В последний период встречаемость трехгодовиков достигает максимума и начинают появляться особи, скатившиеся в возрасте 4+. Таким образом, данные табл. 23 свидетельствуют о некотором ухудшении условий нагула смолтов нерки, мигрировавших из озера в 1997–2007 гг., по сравнению с периодом 1982–1996 гг.

Среднее многолетнее значение размеров (массы) тела за 1975–2009 гг. у смолтов нерки составляет: 1+ – 79,8 мм (4,6 г), 2+ – 95,5 мм (7,7 г), 3+ – 106,6 (10,7 г) (Дубынин, 2010; табл. 9 – приложение). Рис. 57 иллюстрирует многолетние изменения возраста, длины и массы тела смолтов возраста 2+ в 1975–2009 гг.

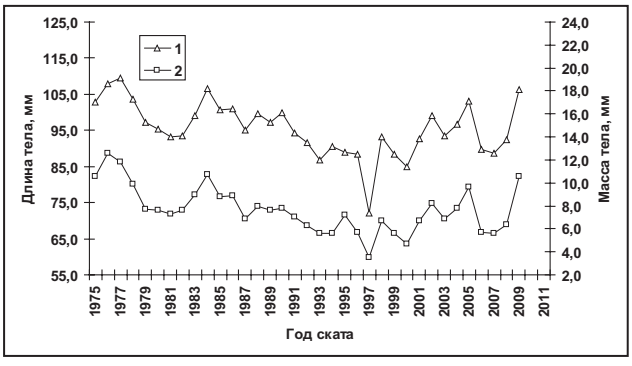


Рис. 57. *Длина (1) и масса (2) тела смолтов нерки (самцы + самки) возраста 2+, мигрировавших из оз. Курильское в 1975–2009 гг. (по: Дубынин, Бугаев, 1988, 2004; Антонов и др., 2007а; Дубынин, 2010)*

Напомним о имеющихся выводах и свидетельствах (Foerster, 1954; Ricker, 1962; Крогиус, 1961; Johnson, 1965; Foerster, 1968; Koenings, Burket, 1987; Burgner, 1991; Koenings et. al., 1993; Ruggerone, Rogers, 2003; Бугаев, 2004а, 2007а; Бугаев и др., 2004а; и др.), что в ряде стад нерки (не во всех!!!) ее выживаемость в море и численность возвратов половозрелых особей в значительной мере определяют размеры и масса тела смолтов: чем крупнее смолты (до определенного предела), тем возвраты выше.

Но, как оказалось, увеличение размеров (массы тела) смолтов нерки оз. Курильское не влияет положительно на динамику численности данного стада; связь, скорее, даже отрицательная (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2009).

Так, например, в последние годы наиболее высокие по численности возвраты были обеспечены отнюдь не самыми крупными смолтами (Бугаев, Дубынин, 2002; Дубынин, Бугаев, 2004, 2005; Антонов и др., 2007а), а кормовая обеспеченность была низкой (рис. 54). Не исключено, что имеющая место ситуация связана с тем, что **у нерки р. Озерная именно особенности нереста (численность производителей, число смен нереста, равномерность распределения рыб по нерестилищам) и инкубации икры в бассейне оз. Курильское в большей мере определяют уровень воспроизводства и последующую динамику численности этого стада, чем кормовые условия в нем**. Запас кормовых ресурсов для молоди нерки в данном водоеме, вероятно, достаточно велик и имеет некоторую инерцию, что связано с исключительно большой средней глубиной водоема и значительной площадью (Бугаев и др., 2009).

Таким образом, **в случае нерки р. Озерная низкие размерно-массовые показатели смолтов являются своеобразным индикатором, свидетельствующим о высокой численности молоди нерки в оз. Курильское. И наоборот, скат крупных смолтов – это тревожный сигнал, предупреждающий о низкой численности молоди нерки в нем** (Бугаев и др., 2009) или о ее снижении.

К сожалению, мониторинг учета численности нагуливающейся и скатывающейся молоди нерки из оз. Курильское до сих пор не налажен, и необходимый ряд наблюдений отсутствует. Последнее пока не позволяет проверить выдвинутое предположение.

Рассмотрим имеющиеся материалы по смолтам нерки, мигрировавших из оз. Курильское, в зависимости от их принадлежности в среднем к более низкочисленной (1971–1994 гг.) и более высокочисленной (1995–2002 гг.) группе поколений нерки р. Озерная (Дубынин и др., 2007а; Антонов и др., 2007а; Бугаев и др., 2009).

Как свидетельствует рис. 58a (поколения 1971–1994 гг.), у нерки р. Озерная с увеличением массы тела смолтов достоверно снижается численность последующих возвратов ($r = -0{,}434$, $P < 0{,}05$, $n = 24$).

Но начиная с поколения 1995 г. и по настоящее время, у нерки этой реки можно предполагать изменение характера связи (с отрицательного на положительный) массы тела смолтов с численностью последующих возвратов ($r = 0{,}291$, $P > 0{,}05$, $n = 8$) (рис. 58b, поколения 1995–2002 гг.). Смолты, скатившиеся в подавляющем большинстве в возрасте 2+ в 1998 г., в основном созрели и вернулись на нерест в 2001 г., который был первым в череде в среднем очень высоких возвратов 2001–2008 гг. (Бугаев и др., 2009; рис. 200).

В связи с вышеизложенным представляется уместным обсудить еще один вопрос: о влиянии на корреляционные показатели самых мелких смолтов оз. Курильское, которые наблюдались во время его ската в 1997 г. (в массе – поколения 1994 г.), что явилось следствием превышения оптимальной численности производителей этого стада в 1990 г., когда отнерестилось 6000 тыс. рыб (Дубынин, Бугаев, 2004, 2005). Более того, возвраты от массового ската смолтов в 1997 г. занимают среднее положение между низкочисленными и более высокочисленными возвратами.

Если убрать точку 1994 г. (масса тела – 3,5 г., численность поколения – 4436 тыс. шт.) из группы поколений 1971–1994 гг. (рис. 58c) и включить ее в совокупность 1995–2002 гг. (рис. 58d), получим две новых совокупности: 1971–1993 и 1994–2002 гг. (рис. 58c-d), где корреляционные связи гораздо выше, чем в предыдущем случае (рис. 58a-b).

Как свидетельствуют данные рис. 58c (поколения 1971–1993 гг.), у нерки р. Озерная с увеличением массы тела смолтов достоверно снижается численность последующих возвратов ($r = -0{,}491$, $P < 0{,}05$, $n = 23$).

Но начиная с поколения 1994 г. и по настоящее время, у нерки этой реки можно предполагать изменение характера связи (с отрицательного на положительный) массы тела смолтов с численностью последующих воз-

вратов (r = 0,507, P > 0,05, n = 9) (рис. 58d – поколения 1994–2002 гг.). Смолты, скатившиеся в подавляющем большинстве в возрасте 2+ в 1997 г., в основном созрели и вернулись на нерест в 2000 г. Данный возврат был достаточно высоким, по сравнению с предыдущими годами, но значительно ниже, чем средние возвраты 2001–2008 гг. (рис. 200).

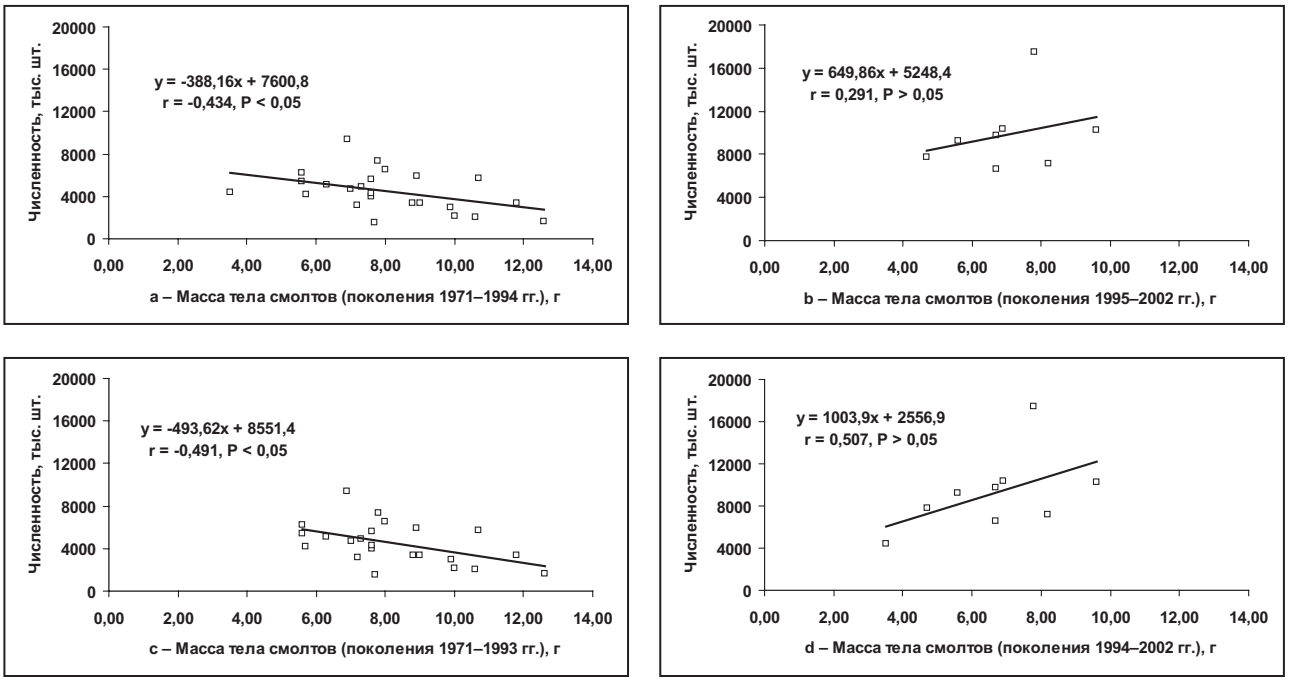


Рис. 58. *Связь между массой тела смолтов нерки возраста 2+, мигрировавших из оз. Курильское, и численностью поколений нерки, вернувшихся в основном через три года (по: Бугаев и др., 2009)*

Безусловно, расширение ряда наблюдений позволит в дальнейшем уточнить наблюдаемый положительный тренд (рис. 58b – поколения 1995–2002 гг.; рис. 58d – поколения 1994–2002 гг.) очень слабого влияния крупных смолтов на увеличение численности нерки р. Озерная. **Но, скорее всего, эта положительная связь (даже если со временем будет показана ее достоверность) не станет иметь никакой практической значимости**.

С одной стороны – наблюдается сильный разброс точек (рис. 58b – поколения 1994–2002 гг.), а с другой – рациональное использование запасов нерки р. Озерная предусматривает пропуск на нерестилища бассейна оз. Курильское порядка 1500–2000 тыс. шт. (по современным представлениям). В данной ситуации любой другой, более высокий пропуск рассматривается как нежелательный и исключительный случай. В связи с этим (при рациональном пропуске производителей на нерестилища), в будущем смолты нерки р. Озерная вряд ли смогут иметь массу тела, какую наблюдали в 1997 г. (в среднем – 3,5 г).

На настоящем этапе исследований, исходя из низких значений (и в большинстве случаев недостоверных) коэффициентов корреляции (все рис. 58a-d), влияние изменчивости массы тела смолтов нерки р. Озерная (оз. Курильское) на численность последующих возвратов этого стада следует считать несущественным. Проведенный параллельно анализ на показателях длины тела смолтов полностью подтвердил выводы, сделанные выше по массе тела (рис. 58a-d), и его здесь не приводим. Во всех случаях использования длины тела получаемые значения коэффициентов корреляции были значительно ниже, чем таковые, полученные по массе тела смолтов (рис. 58a-d) (Бугаев и др., 2009).

Многие годы наличие положительной связи между размерно-массовыми характеристиками смолтов нерки, мигрировавших из оз. Курильское, и численностью поколений этого стада нерки (**с использованием кратностей возвратов**) доказывала Л. В. Миловская (Milovskaya et al., 1998; Миловская, 2006, 2007; Миловская и др., 2007). Но свои исследования она проводила на поколениях, вернувшихся до 2000 г., когда наблюдалась достаточно явная отрицательная связь между размерно-массовыми показателями смолтов и численностью поколений (рис. 58a – поколения 1971–1994 гг.; рис. 58c – поколения 1971–1993 гг.), игнорируя или довольно своеобразно ссылаясь на работы, противоречащие ее воззрениям (Bugaev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Дубынин, Бугаев, 2004; Антонов и др., 2007a; и др.).

После публикации Л. В. Миловской с соавторами (Milovskaya et al., 1998) на ее же материалах было продемонстрировано (Bugayev, Dubynin, 2000), что в поколениях нерки р. Озерная 1971–1992 гг. между длиной и массой тела смолтов нерки и численностью вернувшихся поколений (в пределах численности родителей от 260 до 6000 тыс. шт.) наблюдались слабые и в большинстве случаев недостоверные **отрицательные** ранговые корреляции Спирмена (r_s=-0 ,317 и r_s= -0,450), но при этом **положительные** и высоко достоверные – с «кратностями возвратов» (r_s = 0,693 и r_s= 0,715, P < 0,001). Таким образом, что было показано на одних и тех же исходных

материалах (Milovskaya et al., 1998), высокий положительный показатель «кратности возвратов» (численность половозрелых рыб-потомков / численность отнерестившихся производителей-родителей) для нерки р. Озерная совсем не свидетельствует о росте численности этого стада.

Следует подчеркнуть очень важную особенность стада нерки р. Озерная: в пределах пониженного и оптимального (Р-оптимум) заполнения нерестилищ – это 650–2050 тыс. шт., последующая численность нерки этого стада практически не зависит от массы и длины смолтов нерки, мигрирующих из озера; имеется даже слабый отрицательный тренд (Бугаев, Дубынин, 2002). Последующее развитие событий подтвердило данное предположение: **исключительно высокие по численности возвраты произошли от смолтов, имеющих размерно-массовые характеристики ниже средних многолетних значений** (Дубынин, Бугаев, 2004, 2005).

К сожалению, результаты исследований (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Дубынин, Бугаев, 2004, 2005) Л. В. Миловская игнорировала и продолжала развивать свои идеи (Milovskaya et al., 1998), выдавая рекомендации по заполнению нерестилищ бассейна оз. Курильского производителями нерки (Миловская, 2006, 2007; Миловская и др., 2007) с целью увеличения размерно-массовых характеристик смолтов путем снижения пропуска производителей нерки на нерестилища. По ее мнению, практическая реализация этих рекомендаций должна была привести к увеличению численности нерки р. Озерная.

Высокая корреляция размерно-массовых показателей смолтов нерки р. Озерная с «кратностью возвратов» объясняется тем, что эти показатели (и характеристики структуры чешуи) у нерки данного водоема находятся в кореляционной зависимости с численностью отнерестившихся производителей-родителей (Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; Миловская, 2006). Численность последних (на восходящей ветви связи «родители – потомство») достаточно сильно коррелирует с численностью половозрелых рыб-потомков (Bugayev, Dubynib, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Миловская, 2006). Таким образом, для расчета «кратности возврата» используется два коррелирующих между собой показателя (один из которых находится в явной корреляционной зависимости с размерно-массовыми показателями смолтов и характеристиками их структуры чешуи). Налицо ситуация, когда для оценки корреляционной связи используются зависимые между собой факторы, что недопустимо (Боровиков, Боровиков, 1998).

Напомним, что для увеличения размеров и массы тела смолтов озерновской нерки сотрудники КамчатНИРО в 1981–1989 гг. проводили искусственную фертилизацию оз. Курильское (Куренков, Тарасов, 1986; Проблемы фертилизации…, 1988; Бугаев, 1995а; Миловская, 2007; Бугаев и др., 2009; и др.).

Какой-то период все, включая и автора данной книги, были уверены в успехе этого мероприятия по увеличению численности нерки р. Озерная. Но с начала 2000-х гг. численность нерки реки начала значительно возрастать без какой-либо связи с годами фертилизации. При этом наиболее высокие по численности возвраты происходили от смолтов с размерно-массовыми характеристиками ниже средних многолетних показателей (Бугаев, Дубынин, 2002; Дубынин, Бугаев, 2004, 2005; Антонов и др., 2007а). Возник ряд вопросов, на которые сейчас однозначно ответить нельзя. В настоящее время идет накопление материалов, но когда будут получены окончательные выводы, пока не известно.

Несмотря на то, что нерка в озерах предпочитает питаться зоопланктоном (Burgner, 1991; Бугаев, 1995а; Куренков, 2005; Бугаев, Кириченко, 2008; и др.), в пределах ареала в некоторых водоемах, как вынужденная мера для выживания, у нее отмечены случаи каннибализма – поедание себе подобных (Иванков, 1984; Куренков, 2000; Погодаев, Куренков, 2007).

Напомним, что основным кормом у нерки, нагуливающейся в оз. Курильское, является *Cyclops scutifer*, в отдельные осенние периоды – *Daphnia longiremis* (Бугаев, 1995а). По наблюдения В. А. Дубынина, как редчайшее исключение для молоди этого стада отмечены единичные случаи каннибализма. Последний такой факт имел место в 2008 г. у смолта нерки, пойманного в истоке р. Озерной (Бугаев и др., 2009).

Встреча, именно в 2008 г., редкого случая каннибализма объясняется тем, что в 2007 г. в бассейн озера из-за организационных причин в течение промысла было пропущено исключительно высокое число производителей нерки – 4910 тыс. шт.; последнее явно превышало все Р-П-оптимумы (Егорова, 1968; Селифонов, 1988b; Бугаев, 1995; Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Дубынин и др., 2007b; Бугаев, Кириченко, 2008; Бугаев и др., 2009; гл. 2 «Материалы и методы исследований»; и др.).

Не удивительно, что случай каннибализма смолтом нерки был отмечен именно в истоке р. Озерная, где наблюдались высокие концентрации сеголетков. Здесь в течение летнего периода в 2008 г. встречались множественные мигрирующие скопления сеголетков нерки (поднимавшихся с нерестилищ, расположенных ниже по течению р. Озерная) в оз. Курильское на нагул.

Последнее явилось следствием того, что в 2007 г. на протяжении 5 км вернего течения р. Озерная (ниже ее истока) отнерестилось порядка 200 тыс. экз. производителей нерки. Поэтому и численность мигрирующих в озеро сеголетков нерки в 2008 г. была существенно выше по сравнению с другими годами. Повышенный уровень каннибализма крупными представителями нагуливающейся молоди нерки в 2008 г. (по сравнению с другими годами), вероятно, имел место и в самом оз. Курильское, но об этом можно только догадываться (Бугаев и др., 2009).

Тем не менее, в целом, для нерки оз. Курильское такие случаи очень редки и совершенно не отражают генеральную стратегию питания ее молоди в озере. Но этот пример еще раз подтверждает, что молодь нерки потенциально способна к каннибализму. В природе могут возникать ситуации, когда каннибализм становится одним

из факторов естественного отбора в некоторых популяциях жилых форм нерки, что подтверждают реальные наблюдения (Иванков, 1984; Куренков, 2000; Погодаев, Куренков, 2007).

Изменчивость характеристик структуры чешуи в пресноводный период жизни. Характеристики структуры чешуи (количество склеритов, радиусы) молоди нерки р. Озерная находятся в высокой корреляционной зависимости с ее длиной тела (Бугаев, 1995а).

В связи с наличием межгодовой изменчивости роста у нерки оз. Курильское, что отражается на размерах смолтов, центральная часть чешуи нерки р. Озерная (соответствует структуре чешуи смолтов) в разные годы возврата может заметно различаться (рис. 59): чем больше радиус этой зоны, тем крупнее смолты и наоборот (Бугаев, 1995а).

Имеются различия в структуре чешуи и в морской период жизни. Это важно учитывать при ежегодной идентификации нерки р. Озерная в смешанных дрифтерных уловах в море. Поэтому реперные материалы по нерке из рр. Озерная, Камчатка и многих других, где воспроизводится нерка, собираются ежегодно. С 1995 г. и по настоящее время камчатский исследователь А. В. Бугаев (2003a-b, 2005, 2007, 2011; и др.) ежегодно из уловов российско-японского дрифтерного промысла по структуре чешуи осуществляет идентификацию стад нерки в Северо-Западной части Тихого океана.

В заключение раздела приведем уникальные сведения по изменчивости структуры чешуи нерки р. Озерная, произошедшие после пропуска в оз. Курильское в 1990 г. 6,0 млн производителей нерки (Дубынин, Бугаев, 2004, 2005).

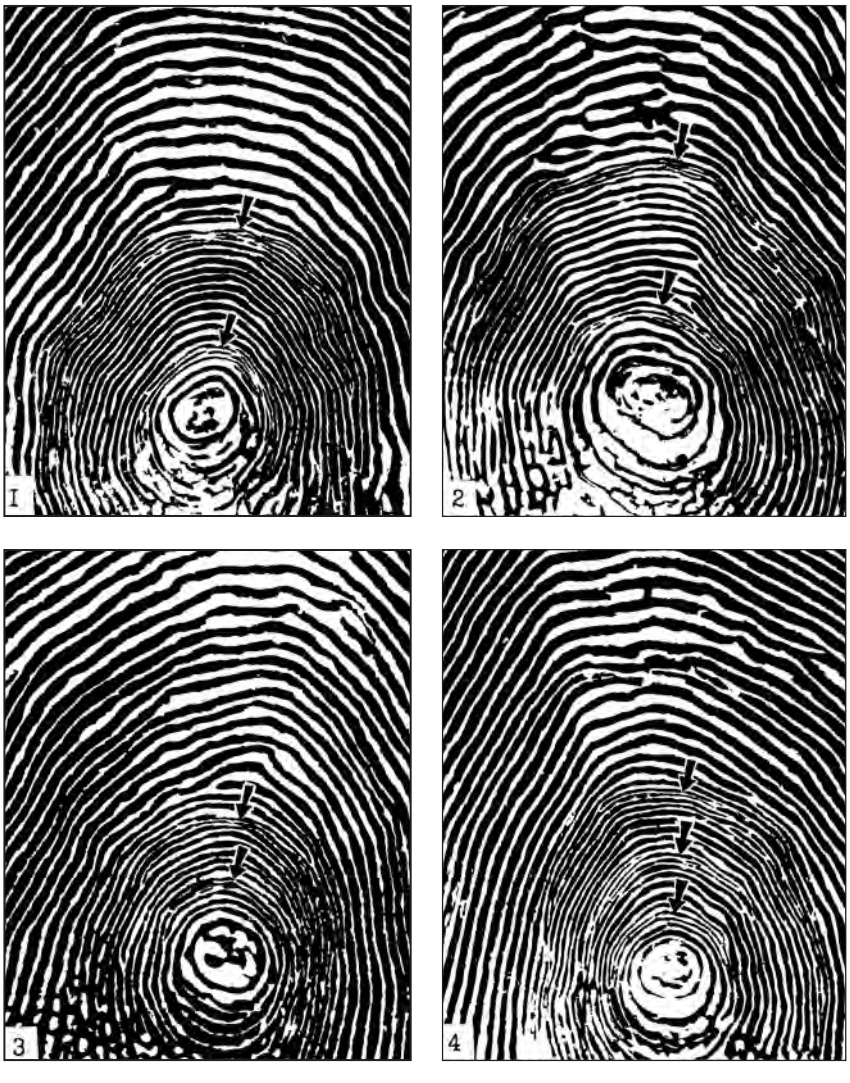


Рис. 59. *Межгодовая изменчивость структуры центральной части чешуи производителей нерки р. Озерная (стрелками обозначены зоны сближенных склеритов – годовые кольца), коррелирующей с размерами смолтов (покатников) нерки оз. Курильское в год ската в море (по: Бугаев, 1995а): 1 – 12.08.1974 г., АС – 630 мм, самец, возраст 2.3; 2 – 05.08.1979 г., АС – 595 мм, самка, возраст 2.3; 3 – 26.08.1983 г., АС – 590 мм, самец, возраст 2.3; 4 – 06.08.1984 г., АС – 600 мм, самка, возраст 3.3*

На рис. 60 иллюстрированы все имеющиеся сведения по размерам и массе тела разновозрастных смолтов нерки стада р. Озерная с 1941 и по 2009 г., построенные по ранее опубликованным и имеющимся архивным материалам (Селифонов, 1970а; Дубынин, Бугаев, 1988; Бугаев, 1995а; Дубынин, 2003; Дубынин, Бугаев, 2004, 2005; Антонов и др., 2007а; Дубынин, 2010). Напомним, что размерно-массовые показатели смолтов нерки из-за отсутствия закономерных различий исследователи рассматривают без подразделения на самцов и самок (Foerster, 1968; Burgner, 1991; Бугаев, 1995а; и др.).

Как можно видеть из рис. 60 и табл. 9 (приложение), с 1992 г. наблюдалось заметное постоянное снижение линейных размеров и массы тела смолтов, которое в 1997 г. достигло минимальных значений: из оз. Курильское

скатились самые мелкие смолты за все годы проводимых на озере наблюдений. Средняя масса тела смолтов-двухгодовиков в 1997 г. равнялась всего 3,5 г и уступала многолетней средней за 1943–1997 гг. в 2,3 раза (Дубынин, Бугаев, 2004, 2005).

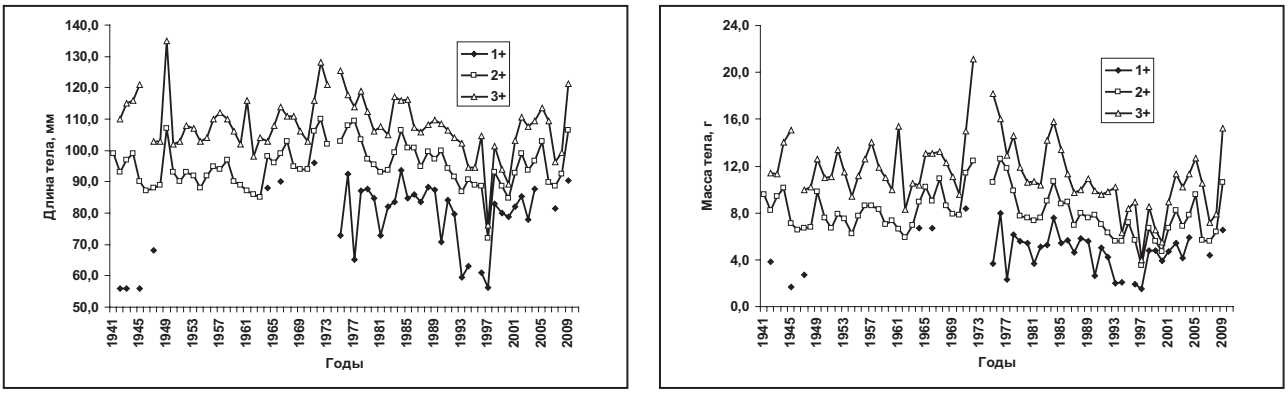


Рис. 60. *Межгодовая изменчивость длины (справа) и массы (слева) тела смолтов нерки (самцы + самки) стада р. Озерная в 1941–2009 гг. (по: Дубынин, Бугаев, 2004, 2005; Антонов и др., 2007а; Дубынин, 2010)*

Несмотря на то, что в 1997 г. у покатников доминировали, как и в прежние годы, особи возраста 2+, у части смолтов-двухгодовиков (13,2 %) оказалось необычно малое общее число склеритов на чешуе во второй год роста: 4–6, в среднем 5,00 (рис. 61a). То же самое отмечали и у смолтов возраста 3+ в 1998 г. Причем, доля рыб с 3–5 склеритами в структуре чешуи во второй год роста молоди в пресной воде была заметно выше, чем у смолтов-двухгодовиков в 1997 г., и равнялась 50,0 % (рис. 62a) (Дубынин, Бугаев, 2004, 2005).

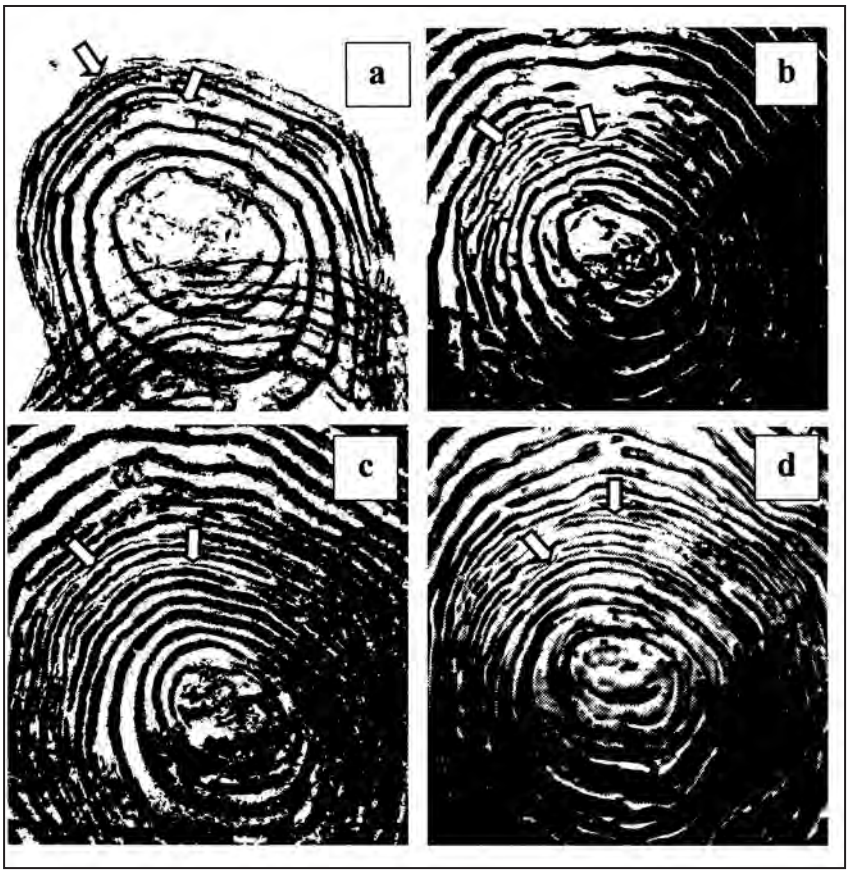


Рис. 61. *Чешуя смолта возраста 2+ (a) и центральная часть чешуи половозрелой нерки возраста 2.2 (b), 2.3 (c) и 2.4 (d) нерки стада р. Озерная поколения 1994 г. (стрелками обозначены ЗСС – годовые кольца) (по: Дубынин, Бугаев, 2004, 2005):*
a – 1997 г., самка, АС – 59 мм; b – 1999 г., самец, АС – 615 мм; c – 2000 г., самец, АС – 560 мм; d – 2001 г., самец, АС – 595 мм

Половозрелые рыбы с небольшим числом склеритов во второй год роста в центральной части чешуи, которая отражает низкий темп роста молоди в пресной воде, встречались в значительном количестве и в 1999–2002 гг., составив 30,8–46,3 % от возврата взрослой нерки поколения 1994 г. с двумя пресноводными годами (рис. 61b-d); и 65,8–73,1 % от возврата рыб названного поколения, но с тремя годами жизни в пресной воде (рис. 62d). Это выше, чем у смолтов возраста 2+ (3+) в 1997 (1998) гг. (Дубынин, Бугаев, 2004, 2005).

Не исключено, что последнее явилось следствием того, что реальный процент рыб с очень небольшими приростами структуры чешуи, особенно среди двухгодовалых мигрантов в 1997 г., был заметно выше, и часть осо-

бей авторами была отнесена к годовикам. Число склеритов в соответствующие годы роста в центральной части чешуи половозрелых рыб поколения 1994 г. в возврате не отличалось от такового из выборки у смолтов возраста 2+ в 1997 г. и смолтов 3+ в 1998 г. ската (Дубынин, Бугаев, 2004, 2005).

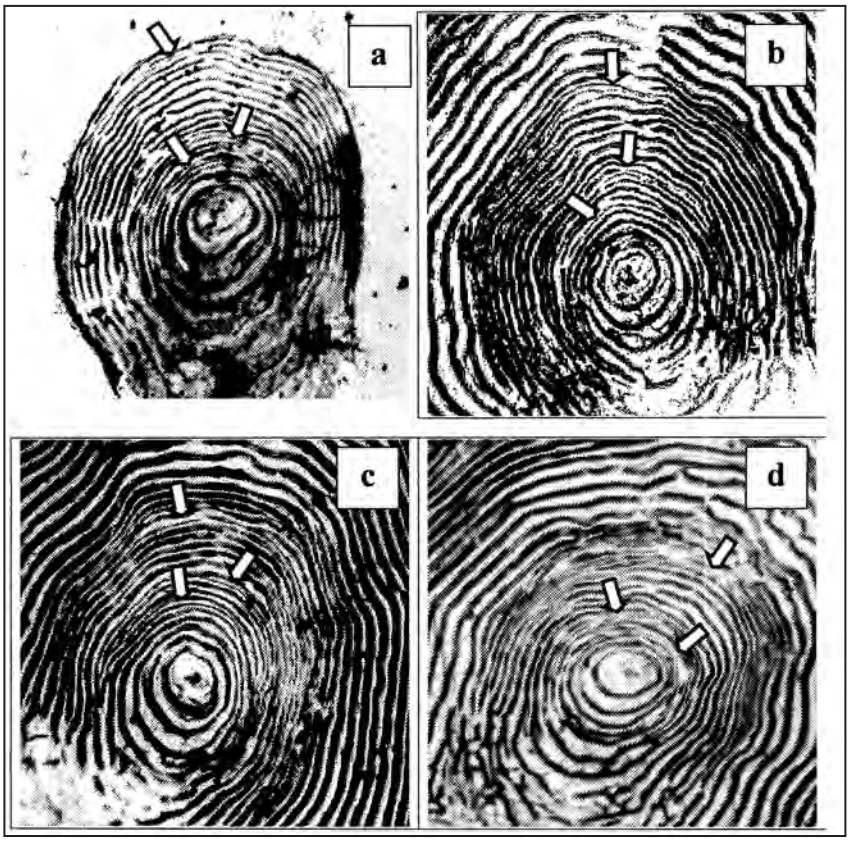


Рис. 62. *Чешуя смолта возраста 3+ (a) и центральная часть чешуи половозрелой нерки возраста 3.2 (b), 3.3 (c) и 3.4 (d) нерки стада р. Озерная поколения 1994 г. (стрелками обозначены ЗСС – годовые кольца) (по: Дубынин, Бугаев, 2004, 2005): a – 1998 г., самки, АС – 101 мм; b – 2000 г., самцы, АС – 495 мм; c – 2001 г., самцы, АС – 580 мм; d – 2002 г., самки, АС – 605 мм*

Корреляционный анализ линейных приростов смолтов-двухгодовиков и смолтов-трехгодовиков во второй год роста от некоторых условий среды в оз. Курильское показал высоко достоверную связь роста молоди с численностью рачков *Cyclops scutifer*, особенно для периода 1994–1999 гг. (табл. 24). Значения парных коэффициентов корреляции рангов Спирмена (r_s) для смолтов возраста 2+ и 3+ соответственно равнялись 0,943 ($P < 0,01$) и 0,829 ($P < 0,05$). Связь величины приростов с численностью одновременно нагуливавшихся рыб и температурами воды в оз. Курильское на глубине 20 м в сентябре была заметно слабее и недостоверна (Дубынин, Бугаев, 2004, 2005).

Таблица 24. *Зависимость линейных приростов за второй год роста у смолтов-двухгодовиков и смолтов-трехгодовиков от некоторых условий среды в оз. Курильское (по: Дубынин, Бугаев, 2004, 2005)*

Годы	Парные коэффициенты корреляции			Число пар
	Средняя численность циклопов в августе–октябре	Численность рыб	Температура воды в сентябре на глубине 20 м	
		Двухгодовики		
1991–1999	0,467	0,234	0,300	9
1994–1999	0,943**	0,065	0,000	6
		Трехгодовики		
1991–1999	0,683*	0,000	0,017	9
1994–1999	0,829*	-0,429	-0,257	6

Примечание. Парные коэффициенты корреляции рассчитаны по Спирмену. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$.

Все вышесказанное в полной мере может быть отнесено и к половозрелой нерке возраста 2.3 и 3.2 из уловов морского ставного невода возле р. Опала в 2000 г. (рис. 63a-b).

Если для специалистов, ежегодно анализирующих возрастной состав нерки оз. Курильское, и не возникало больших трудностей в определении возраста рыб в названные годы, то для ихтиологов (не имеющих реперных образцов озерновской нерки), определяющих возрастной состав нерки из уловов ставных неводов на Западной Камчатке, они были реальны. Это объясняется тем, что в данных неводах всегда содержится некоторый прилов озерновской нерки – чем ближе расположен невод к устью р. Озерная, тем выше ее встречаемость (Бугаев, 1995a; Дубынин, Бугаев, 2004, 2005; Дубынин и др., 2007a).

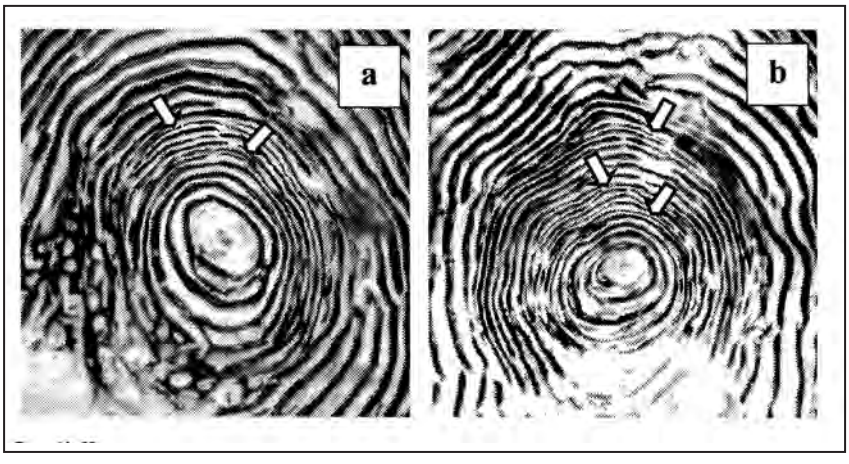


Рис. 63. *Центральная часть чешуи половозрелой нерки стада р. Озерная возраста 2.3 (a) и 3.2 (b) поколения 1994 г., из уловов ставного морского невода возле р. Опала в 2000 г. (стрелками обозначены ЗСС – годовые кольца) (Дубынин, Бугаев, 2004, 2005): a – самка, АС – 640 мм; b – самка, АС – 590 мм*

Так, после просмотра чешуи из уловов морского ставного невода возле р. Опала в 2000 г. (рис. 63) у А. В. Бугаева (2002) получилось, что возврат от покатников-годовиков в пробах составлял 43,2 %, а при просмотре этих же материалов В. А. Дубыниным и В. Ф. Бугаевым (2004, 2005) – только 12,8 % (табл. 25).

Таблица 25. *Возрастной состав половозрелой нерки из уловов ставного морского невода возле р. Опала в июле–августе 2000 г. по результатам определений возраста разными операторами (по: Дубынин, Бугаев, 2004, 2005), %*

Авторы	Возраст								Число рыб
	1.2	1.3	1.4	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	
Бугаев А., 2002	4,1	38,1	1,0	17,8	35,0	1,5	0,5	2,0	197
Дубынин, Бугаев, 2004, 2005	1,0	11,3	0,5	13,3	51,9	1,5	19,0	1,5	197

На основании того, что озерновская нерка скатывается в море преимущественно в возрасте 2+ и реже 3+ (р. Опала – 1+), приведенная оценка возраста послужила А. В. Бугаеву (2002) основанием к ложному заключению, что доля нерки стада р. Озерная в этих уловах составила всего около 60 %, а по данным В. А. Дубынина и В. Ф. Бугаева (2004, 2005) – порядка 90 % (табл. 25).

6.1.6. О влиянии численности камчатской горбуши на длину и массу тела нерки р. Озерная

Влияние численности западнокамчатской горбуши на размеры половозрелой нерки р. Озерная отмечала еще Ф. В. Крогиус (1960, 1965), которая показала, что в годы высокой численности западнокамчатской горбуши (нечетные годы) темп роста нерки р. Озерная и оз. Дальнее (р. Паратунка) в море был ниже, чем в годы низкой численности (четные годы). Однако ей не удалось показать наличие достоверных корреляционных связей с численностью горбуши. Напомним, что у западнокамчатской горбуши в 1985 г. произошла смена доминант и высокочисленные поколения стали наблюдаться в четные годы.

Далее подобные исследования были продолжены В. Ф. Бугаевым (1995а), который показал, что в период 1970–1984 гг. (еще до смены доминантных поколений у западнокамчатской горбуши) высокая численность горбуши этого побережья оказывала негативное влияние на длину и массу тела озерновской нерки. Несколько меньшее негативное влияние на длину и массу нерки оказывали численность нерки р. Озерная (1970–1984 гг.) и р. Камчатка (1978–1984 гг.). С численностью восточнокамчатской горбуши достоверных связей не нашли (Бугаев, 1995а).

Одновременно рассмотрели материалы, относящиеся к периоду после смены доминантных поколений, за 1985–1991 гг. (Бугаев, 1995а), а позже за период 1985–1999 гг. (Бугаев, Дубынин, 2002). Ряд 1985–1991 гг. был слишком короток (Бугаев, 1995а), и его сейчас рассматривать не будем.

Анализ на материалах 1985–1999 гг. показал, что между численностью западнокамчатской (восточнокамчатской) горбуши и **размерно-массовыми характеристиками самцов** озерновской нерки на 15-летнем ряду наблюдений достоверные связи (за исключение одного случая) отсутствуют и только по некоторым позициям они имеют место при сравнении с объединенной численностью западно- и восточнокамчатской горбуши (Бугаев, Дубынин, 2002).

В **случае самок** наблюдалась одна достоверная связь с численностью западнокамчатской и одна достоверная связь с численностью восточнокамчатской горбуши. При сравнении с объединенной численностью западно- и восточнокамчатской горбуши наблюдалось несколько достоверных корреляций (Бугаев, Дубынин, 2002).

Так как у самок горбуши в одних и тех же возрастных группах 2.2, 2.3, 3,2 и 3.3 наблюдалось больше достоверных корреляций, чем у самцов (табл. 26–27), полученные результаты вполне согласуются с имеющимися данными (Ruggerone, Nielsen, 2009), что горбуша сильнее оказывает влияние на рост самок, чем самцов.

Таблица 26. *Значения коэффициентов корреляции Пирсона (r)* ***между численностью камчатской горбуши (нерки) и длиной тела нерки*** *р. Озерная (основных возрастных групп) в год анадромной миграции по периодам 1970–1984 и 1985–2010 гг.*

Вид, район воспроизводства	Самцы						Самки				Все возраста	
	2.1	3.1	2.2	2.3	3.2	3.3	2.2	2.3	3.2	3.3	Самцы	Самки
1970–1984 гг.												
Горбуша, Западная Камчатка	-0,875*** n = 15	-0,773* n = 8	-0,719** n = 15	-0,363 n = 15	-0,764*** n = 15	-0,602* n = 13	-0,844*** n = 15	-0,725** n = 15	-0,866*** n = 15	-0,699** n = 14	-0,356 n = 15	-0,569* n = 15
Горбуша, Восточная Камчатка	-0,619* n = 15	-0,404 n = 8	-0,305 n = 15	-0,005 n = 15	-0,153 n = 15	-0,269 n = 13	-0,475 n = 15	-0,413 n = 15	-0,513* n = 15	-0,562* n = 14	-0,254 n = 15	-0,380 n = 26
Горбуша, Зап. + Вост. Камчатка	-0,876*** n = 15	-0,725* n = 8	-0,651** n = 15	-0,274 n = 15	-0,633* n = 15	-0,686** n = 13	-0,803*** n = 15	-0,692** n = 15	-0,833*** n = 15	-0,724** n = 15	-0,357 n = 15	-0,562** n = 26
Нерка р. Озерная	-0,635* n = 15	-0,215 n = 8	-0,499 n = 15	-0,625* n = 15	-0,499 n = 15	-0,543* n = 15	-0,458 n = 15	-0,703** n = 15	-0,277 n = 15	0,218 n = 14	-0,373 n = 15	-0,458 n = 15
Нерка р. Камчатка	-0,764*** n = 14(15)	-0,402 n = 7(8)	-0,687** n = 14(15)	-0,784*** n = 15	-0,634* n = 14(15)	-0,800*** n = 13	-0,651* n = 14(15)	-0,507* n = 15	-0,677** n = 14(15)	-0,383 n = 14	-0,185 n = 15	-0,147 n = 15
1985–2010 гг.												
Горбуша, Западная Камчатка	-0,125 n = 24	-0,131 n = 10	-0,367 n = 26	-0,127 n = 26	-0,236 n = 26	-0,188 n = 26	-0,305 n = 26	-0,051 n = 26	-0,175 n = 24	-0,082 n = 26	-0,206 n = 26	-0,135 n = 26
Горбуша, Восточная Камчатка	-0,157 n = 24	-0,094 n = 10	-0,168 n = 26	-0,257 n = 26	-0,037 n = 26	-0,248 n = 26	-0,276 n = 26	-0,346 n = 26	-0,291 n = 24	-0,272 n = 26	-0,214 n = 26	-0,353 n = 26
Горбуша, Зап. + Вост. Камчатка	-0,335 n = 24	-0,264 n = 10	-0,603** n = 26	-0,147 n = 26	-0,302 n = 26	-0,525** n = 26	-0,666*** n = 26	-0,525** n = 26	-0,531** n = 24	-0,418 n = 26	-0,484 n = 26	-0,579** n = 26
Нерка р. Озерная	-0,070 n = 26	-0,397 n = 10	-0,314 n = 26	-0,127 n = 26	-0,222 n = 26	-0,304 n = 26	-0,237 n = 26	-0,164 n = 24	-0,249 n = 26	-0,083 n = 26	-0,304 n = 26	-0,026 n = 26
Нерка р. Камчатка	-0,390 n = 24	0,115 n = 10	-0,474* n = 26	-0,475* n = 26	-0,224 n = 26	-0,476* n = 26	-0,455* n = 26	-0,499* n = 26	-0,359 n = 24	-0,437* n = 26	-0,304 n = 26	-0,266 n = 26

Примечание. **При сравнении длины и массы тела озерновской нерки с численностью нерки р. Камчатка (табл. 26–27)** в период 1970–1984 гг. в возрастных группах 2.1, 3.1, 2.2, 3.2 у самцов и самок было удалено значение 1970 г. (выпадающая точка), что в ряде случаев значительно повысило значения коэффициентов корреляции. В 1970 г. имела место очень высокая численность нерки р. Камчатка возраста 0.2, 0.3, 0.4, вернувшихся от ската сеголетками. Не исключено, что это каким-то образом могло повлиять на изъятие нерки р. Озерная в море, т. к. отмечали (Бугаев, 1995а), что в годы высокой численности рыб, вернувшихся от ската сеголетками, доля изъятия нерки р. Камчатка промыслом уменьшается. * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

Таблица 27. *Значения коэффициентов корреляции Пирсона (r)* ***между численностью камчатской горбуши (нерки) и массой тела нерки*** *р. Озерная (основных возрастных групп) в год анадромной миграции по периодам 1970–1984 и 1985–2010 гг.*

Вид, район воспроизводства	Самцы						Самки				Все возраста	
	2.1	3.1	2.2	2.3	3.2	3.3	2.2	2.3	3.2	3.3	Самцы	Самки
1970–1984 гг.												
Горбуша, Западная Камчатка	-0,854*** n = 15	-0,623 n = 8	-0,741*** n = 15	-0,278 n = 15	-0,789*** n = 15	-0,572* n = 13	-0,851*** n = 15	-0,761*** n = 15	-0,884*** n = 15	-0,591* n = 14	-0,234 n = 15	-0,424 n = 15
Горбуша, Восточная Камчатка	-0,680** n = 15	-0,324 n = 8	-0,316 n = 15	-0,010 n = 15	-0,788*** n = 15	-0,572* n = 13	-0,851*** n = 15	-0,751*** n = 15	-0,884*** n = 15	-0,591* n = 14	-0,224 n = 15	-0,424 n = 15
Горбуша, Зап. + Вост. Камчатка	-0,880*** n = 15	-0,584 n = 8	-0,671** n = 15	-0,208 n = 15	-0,663** n = 15	-0,550* n = 13	-0,842*** n = 15	-0,706** n = 15	-0,837*** n = 15	-0,687** n = 14	-0,202 n = 15	-0,416 n = 15
Нерка р. Озерная	-0,613* n = 15	-0,215 n = 8	-0,332 n = 15	-0,051 n = 15	-0,320 n = 15	-0,054 n = 13	-0,226 n = 15	-0,433 n = 15	-0,277 n = 15	-0,218 n = 14	-0,033 n = 15	-0,139 n = 15
Нерка р. Камчатка	-0,841*** n = 14(15)	-0,174 n = 7(8)	-0,650* n = 14(15)	-0,002 n = 15	-0,675** n = 14(15)	-0,496 n = 13	-0,560 n = 14(15)	-0,314 n = 15	-0,677** n = 14(15)	-0,383 n = 14	-0,117 n = 15	-0,383 n = 15
1985–2010 гг.												
Горбуша, Западная Камчатка	-0,371 n = 24	-0,228 n = 10	-0,371 n = 26	-0,105 n = 26	0,297 n = 26	-0,228 n = 26	-0,350 n = 26	-0,097 n = 26	-0,206 n = 24	-0,092 n = 26	-0,228 n = 26	-0,173 n = 26
Горбуша, Восточная Камчатка	-0,030 n = 24	-0,035 n = 10	-0,220 n = 26	-0,325 n = 26	-0,297 n = 26	-0,173 n = 26	-0,350 n = 26	-0,097 n = 26	-0,206 n = 24	-0,093 n = 26	-0,228 n = 26	-0,173 n = 26
Горбуша, Зап. + Вост. Камчатка	-0,502* n = 24	-0,276 n = 10	-0,671*** n = 26	-0,507* n = 26	-0,426 n = 26	-0,588** n = 26	-0,664*** n = 26	-0,548** n = 26	-0,582** N =24	-0,506** n = 26	-0,570** n = 26	-0,605** n = 26
Нерка р. Озерная	-0,110 n = 24	-0,397 n = 10	-0,357 n = 26	-0,106 n = 26	-0,239 n = 26	-0,254 n = 26	-0,225 n = 26	-0,191 n = 26	-0,271 n = 24	-0,083 n = 26	-0,001 n = 26	-0,064 n = 26
Нерка р. Камчатка	-0,384 n = 24	-0,093 n = 10	-0,474* n = 26	-0,484* n = 26	-0,296 n = 26	-0,292 n = 26	-0,445* n = 26	-0,538** n = 26	-0,359 n = 24	-0,437* n = 26	-0,271 n = 26	-0,368 n = 26

Примечание. **При сравнении длины и массы тела озерновской нерки с численностью нерки р. Камчатка (табл. 26–27)** в период 1970–1984 гг. в возрастных группах 2.1, 3.1, 2.2, 3.2 у самцов и самок было удалено значение 1970 г. (выпадающая точка), что в ряде случаев значительно повысило значения коэффициентов корреляции. В 1970 г. имела место очень высокая численность нерки р. Камчатка возраста 0.2, 0.3, 0.4, вернувшихся от ската сеголетками. Не исключено, что это каким-то образом могло повлиять на изъятие нерки р. Озерная в море, т. к. отмечали (Бугаев, 1995а), что в годы высокой численности рыб, вернувшихся от ската сеголетками, доля изъятия нерки р. Камчатка промыслом уменьшается. * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

Как показал проведенный анализ (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002), в период 1970–1984 гг., судя по значениям коэффициентов корреляции, между камчатской горбушей и озерновской неркой наблюдались более напряженные конкурентные взаимоотношения, чем в последующий период 1985–1999 гг.

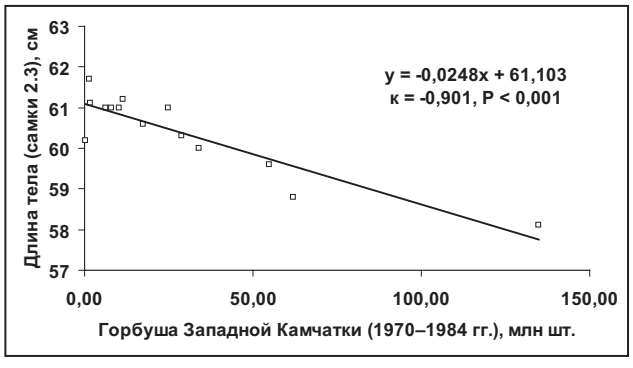


Рис. 64. *Иллюстрация влияния численности горбуши Западной Камчатки на длину самок нерки р. Озерная возраста 2.3 в 1970–1984 гг. (после удаления из анализа 1977 г. – выпадающая точка)*

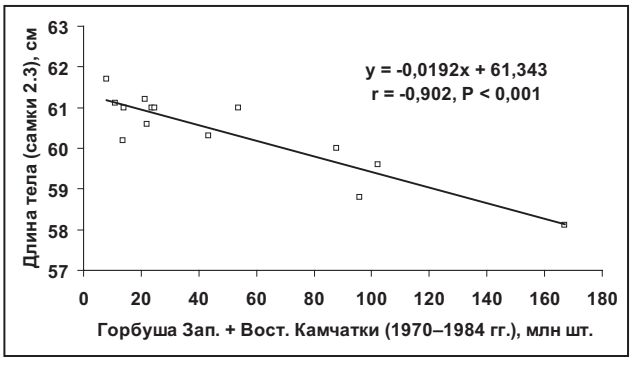


Рис. 65. *Иллюстрация влияния численности горбуши Западной + Восточной Камчатки на длину самок нерки р. Озерная возраста 2.3 в 1970–1984 гг. (после удаления из анализа 1977 г. – выпадающая точка)*

Расширение ряда наблюдений с 1985–1999 гг. (Бугаев, Дубынин, 2002) до 2010 г. (табл. 26–27) сделала ситуацию более определенной по влиянию численности нерки р. Озерная и нерки р. Камчатка на длину и массу тела озерновской нерки. В период 1985–2010 гг. вообще исчезли достоверные корреляции с численностью нерки р. Озерная, но в ряде случаев имели место очень низкие достоверные корреляции при сравнении с численностью нерки р. Камчатка (табл. 26–27).

Как видно из рис. 64, после удалении в период 1970–1984 гг. из анализа 1977 г. (выпадающая точка) значительно повысились показатели коэффициентов корреляции Пирсона: с r = -0,725** (n = 15, табл. 26) до r = -0,901 (n = 14, рис. 64); и с r = -0,692** (n = 15, табл. 26) до r = -0,902*** (n = 14, рис. 65). По массе тела рыб обнаруженный эффект проявляется не так сильно, как по длине тела.

Одной из причин наблюдаемого может служить то, что в 1977 г. из-за задержки начала дрифтерного промысла за пределами вод СССР и полного его временного прекращения в водах СССР его интенсивность в данном году оказалась ниже традиционной (Вронский, Казарновский, 1979; Бугаев и др., 2007а). В водах нашей страны японцы работали крупноячеистыми сетями. Последнее уменьшило изъятие крупных рыб в море, и к берегам Камчатки в 1977 г. подошли, в среднем, более крупные особи. В возрастной группе 3.3 при удалении данных за 1977 г. отмеченный выше эффект также проявился, но в меньшей мере, чем у особей возраста 2.3.

В целом, в период 1970–1984 гг., судя по значениям коэффициентов корреляции, между численностью камчатской горбуши и озерновской неркой наблюдались более напряженные конкурентные взаимоотношения, чем в период 1985–2010 гг. (табл. 26–27, рис. 64–65). То же самое можно сказать и о влиянии численности нерки рек Озерная и Камчатка на размеры и массу тела озерновской нерки, которые в период 1985–2010 гг. значительно понизились.

Все вышесказанное, в известной мере, согласуется с точкой зрения В. П. Шунтова и О. С. Темных (2004b, 2008), что с середины 1980-х гг. и по настоящее время конкурентные взаимоотношения между тихоокеанскими лососями находятся на низком уровне и им хватает корма в океане, по сравнению с 1970–1984 гг. (напомним, что комплексная программа исследований ТИНРО-центра, возглавляемая В. П. Шунтовым, началась только с 1984 г.).

По нашему мнению, в период 1970–1984 гг. (и ранее) конкурентные взаимоотношения между тихоокеанскими лососями (в нашем случае между озерновской неркой и горбушей) были существеннее. Об этом свидетельствуют достаточно высокие достоверные коэффициенты корреляций между численностью горбуши и размерами нерки р. Озерная в 1970–1984 гг., приведенные ранее (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002) и сейчас в табл. 26–27.

В связи с отсутствием необходимых наблюдений в период до 1983 г. включительно специалисты ТИНРО-центра в настоящее время не могут ни подтвердить, ни опровергнуть нашу точку зрения.

6.2. Нерка р. Камчатка

В бассейне р. Камчатка (координаты устья – 56°15' N, 162°30' E) воспроизводится второе по численности стадо азиатской нерки (только в отдельные годы низкой численности вида оно занимало первое место). Это одно из наиболее хорошо исследованных стад нерки не только в Азии, но и в Северной Америке. В отличие от нерки р. Озерная, обобщение результатов исследований по которой появилось уже в 1930-х гг. (Крохин, Крогиус, 1937a), первое достаточно полное представление о биологии нерки р. Камчатка сформировалось только в конце 1970 – начале 1980-х гг. (Бугаев, 1978, 1983, 1986a, 1994, 1995a; и др.).

Кроме нерки, р. Камчатка славится своими чавычей, кижучем и кетой. В ней вылавливают до 90 % чавычи и до 40–50 % всего кижуча в Азии. Местное стадо кеты также достаточно обильно. Численность горбуши р. Камчатка невелика и имеет промысловую значимость только в нечетные годы. Сима отмечена как вид, и у нее нет промыслового значения. В реке воспроизводится крупное региональное стадо арктического гольца (*Salvelinus alpinus* complex) (Савваитова, 1989). Встречаются микижа *Parasalmo mykiss* (Максимов, 1974) и камчатский хариус *Thymallus arcticus mertensii* (Кохменко, Тугарина, 1972), используемые местным населением как объекты спортивного рыболовства (Бугаев и др., 2007a).

Кроме тихоокеанских лососей, в низовьях р. Камчатка (в бассейне оз. Нерпичье) воспроизводятся достаточно крупные стада озерной формы тихоокеанской сельди *Clupea palasii* (Науменко, 2001, Трофимов, 2004), дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* (Новикова, 2007) и азиатской корюшки *Osmerus mordax dentex* (Василец, 2000). Следует упомянуть крупнейшую в регионе и имеющую в отдельные годы промысловое значение популяцию проходной трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, которая в период анадромной миграции поднимается вверх по реке почти на 500 км (Бугаев, 1992b, 1995a).

В бассейне р. Камчатка широко распространены кунджа *Salvelinus leucomaenis*, девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* и малоротая корюшка *Hypomesus olidus*, а в устьевой части реки – звездчатая *Platichthus stellatus* (изредка встречается желтобрюхая *Pleuronectes quadrituberculatus*) камбалы. Обитают дальневосточная ручьевая *Lethenteron reissneri* и тихоокеанская *Lethenteron camtshaticum* миноги. Отмечены единичные поимки тихоокеанского (зеленого) осетра *Acipenser medirostres* (Бугаев и др., 2007a).

Имеется мнение (Бугаев, 1984b, 1995a; Бугаев, Кириченко, 2008; Бугаев, 2010a), что высокая численность нерки из притоков нижнего течения р. Камчатка принципиально несовместима с высокой численностью сельди оз. Нерпичье, а высокая численность трехиглой колюшки (Бугаев, 2004b; Бугаев и др., 2007a) оказывает негативное влияние на численность нерки этой реки.

В 1930 г. по рекомендации ТИНРО в р. Камчатка был перевезен из р. Седанка (Приморье) серебряный карась *Carassius auratus gibelio* (Куренков, 1954), в 1955 г. – амурский сазан *Cyprinus carpio haematopterus*, а в 1958 г. – обская стерлядь *Acipencer ruthenus marsiglii*. В настоящее время в системе реки воспроизводятся акклиматизированные популяции серебряного карася и амурского сазана; первый из них сейчас обычен и имеет устойчивое местное промысловое значение. Попытка акклиматизации обской стерляди оказалась неудачной (Бугаев и др., 2007a). Следует упомянуть и случайного вселенца (вероятно, при акклиматизации сазана) – сибирского усатого гольца *Barbatura toni*, впервые обнаруженного лишь только в 1999 г., но заметно расширяющего в последние годы свой район обитания в реке (Токранов, 2001, 2004a, 2005, 2006).

За многие годы, прошедшие после акклиматизации в бассейне р. Камчатка серебряного карася, стало ясно, что он существенно не влияет на динамику численности тихоокеанских лососей этой реки, что предполагал еще И. И. Куренков (1954).

Неоднократно в бассейне р. Камчатка предпринимались и попытки разведения тихоокеанских лососей. Основанный в 1928 г. в среднем течении реки Ушковский рыбоводный завод (Рассохина, 1988) закрыли в 1988 г. в связи с низкой эффективностью его работы по воспроизводству лососей. Построенный в начале 1960-х гг. рыбоводный завод для воспроизводства нерки в бассейне оз. Азабачье из-за ошибок в проектировании даже не запустили в эксплуатацию (Бугаев и др., 2007a). В настоящее время рыбоводные заводы в системе реки отсутствуют, но предполагается строительство завода с использованием термальных вод по воспроизводству чавычи и кеты в бассейне р. Быстрая.

Особая значимость и уникальность р. Камчатка заключается в том, что здесь в промысловых объемах воспроизводятся наиболее ценные виды тихоокеанских лососей, которые в совокупности (включая арктического гольца) в среднем дают ежегодный вылов порядка 7,4 (в отдельные годы – до 10–14) тыс. т и более.

В 1920–1930-х гг. в пос. Усть-Камчатск организовали масштабный промысел и переработку тихоокеанских лососей. Со временем вырабатываемая здесь продукция стала пользоваться спросом как в нашей стране, так и за рубежом. Добыча и переработка рыбы продолжается и в настоящее время (Бугаев и др., 2007a; Бугаев, 2007a, 2010a).

Промысел тихоокеанских лососей р. Камчатка носит многовидовой характер. Как показывают проведенные исследования (Бугаев, 2005a; Бугаев и др., 2007a; Бугаев, 2010a), нерка р. Камчатка по численности и экономической значимости является «ключевым видом» среди всех лососей этой реки и поэтому заслуживает пристального внимания. Динамика ее численности связана как с особенностями ее собственного жизненного цикла, так и с влиянием присутствия других лососевых рыб, воспроизводящихся в бассейне данной реки.

Факты свидетельствуют (Бугаев и др., 2007а; Бугаев, 2007а, 2010а; и др.), что высокая численность нерки р. Камчатка в известной мере несовместима с высокой численностью большинства других видов лососевых рыб данной реки. Последнее порождает проблему выбора рационального использования запасов лососевых рыб р. Камчатка: следует ли в условиях многовидового промысла (Бугаев, 2005а) создавать оптимальные условия только для нерки (даже в ущерб другим видам) или это надо делать для всех видов на равных условиях.

Физико-географическая характеристика бассейна р. Камчатка. Река берет начало в южной части восточного склона Срединного хребта (за начало реки принят исток р. Озерная Камчатка); впадает в Камчатский залив Тихого океана в 2 км ниже пос. Усть-Камчатск (рис. 66).

Длина р. Камчатка – 758 км, площадь водосбора – 55900 км², средняя высота бассейна – 560 м, общее падение реки – 1200 м, средний уклон – 1,58 ‰. В бассейне реки насчитывается 7707 более мелких рек общей протяженностью 30352 км, средний коэффициент густоты речной сети составляет 0,54 км/км². Большинство из них имеют длину менее 10 км (Ресурсы…, 1973). В подавляющем большинстве крупных и мелких притоков р. Камчатка располагаются нерестилища лососевых и некоторых других видов рыб (Остроумов, 1964, 1970a-b, 1972, 1975a-c, 1984, 1985, 2007; Бугаев, Остроумов, 1990, 1993; Бугаев и др., 2000, 2007а; и др.).

Особенно крупные притоки: Кавыча (правый берег – п. б., 591 км, длина 108 км); Андриановка (левый берег – л. б., 590-й км, длина 92 км); Вахвина Левая (п. б., 562-й км, длина 94 км); Кирганик (л. б., 550-й км, длина 121 км); Большая Кимитина (л. б., 498-й км, длина 105 км); Китильгина (п. б., 473 км, длина 140 км); Щапина (п. б., 400-й км, длина 172 км); Толбачик (п. б., 332 км, длина 148 км); Козыревка (л. б., 299-й км, длина 222 км); Еловка (Матера) (л. б., 144-й км, длина 244 км), Большая Хапица (л. б., 74-й км, длина 111 км); Радуга (л. б., 35-й км, длина 84 км).

При выходе из Срединного хребта река пересекает небольшую межгорную котловину, в пределах которой ее русло огибает оз. Кенужен. Приняв справа приток Правая Камчатка, река вступает в обширную Центральную Камчатскую депрессию, по которой течет в северо-восточном направлении. В среднем течении р. Камчатка огибает Ключевскую группу вулканов, и ниже пос. Красный Яр круто поворачивает на восток. Затем, ниже пос. Ключи, пересекает обширную рифтовую депрессию, где течет несколькими рукавами среди большого количества пойменных озер. Ниже пос. Камаки река прорывается по ущелью Верхние (Большие) Щеки через хр. Кумроч, выходит на прибрежную низменность и впадает в Камчатский залив Тихого океана.

При выходе в море устье реки преграждается широкой песчаной отмелью – морским баром, непрерывно перемещающимся вместе с устьем реки к западу. Образующиеся при этом песчаные косы поворачивают течение реки вдоль морского побережья. На приустьевом участке р. Камчатка соединяется широкой протокой с оз. Нерпичье, аккумулирующим значительные массы морской воды, входящей в устье во время приливов (Ресурсы…, 1973).

Общая площадь озер – 1038 км², что составляет около 2 % площади бассейна. Значительная часть их сосредоточена в долине р. Камчатка и на территории прибрежной низменности. Во многих из этих озер осуществляется воспроизводство и нагул ряда видов рыб. Некоторые из них служат транзитными нагульными водоемами для молоди лососевых рыб, а в отдельных из них расположены нерестилища лососей.

Наиболее значительные озера: солоноватоводное – Нерпичье (включая оз. Култучное) и пресноводные – Азабачье (Ажабачье) и Двухюрточное. Последние два водоема, особенно оз. Азабачье, играют первостепенную роль в нагуле молоди и воспроизводстве нерки бассейна р. Камчатка. Морфологические характеристики этих озер приведены в ряде публикаций (Крохин, 1972; Николаев, Николаева, 1991; Куренков, 2005; Бугаев, Кириченко, 2008; и др.)

В нижнем течении р. Камчатка в районе р. Еловка и озер Камаковской низменности (Куражечное, Каменское, Кобылкино, Собачье, Уроколон и др.), расположенных выше оз. Низовцево, Красиковское, Азабачье и Курсин, в плейстоцене и позднее существовало большое озеро. Пойменные озера Камаковской низменности, по существу, это дно бывшего водоема (Крогиус, 1983; Бугаев, Кириченко, 2008; Бугаев, 2010а).

Болота и заболоченные земли в бассейне р. Камчатка занимают около 4000 км² (7 %). Из болот вытекает достаточно большое количество мелких рек и ручьев. Значительная часть их сосредоточена в долине р. Камчатка и на территории прибрежной низменности.

Река Камчатка имеет преимущественно подземное (50–70 % годового объема) и снеговое питание. В половодье проходит 50–70 % годового стока. Наивысшие уровни воды наблюдаются обычно в конце июня или в начале июля. Высота их над меженным горизонтом воды составляет в среднем 3,0–3,5 м, а в отдельные годы достигает 4,5 м. Заканчивается весенне-летнее половодье в конце августа – середине сентября. Общая продолжительность его составляет 120–140 дней, а в отдельные годы увеличивается до 160–170 дней. Затем наступает осенняя межень, которая отмечается в сентябре–октябре. Зимняя межень начинается с конца октября и продолжается до конца апреля – начала мая. Отличительной особенностью зимней межени является ее высокая водность.

Температура воды в р. Камчатка обычно переходит через 0,2 °С весной в среднем течении (у пос. Долиновка) – 23 апреля, в нижнем течении (у пос. Нижнекамчатск) – 8 мая; осенью этот период отмечается соответственно 30 октября и 7 ноября. Наиболее теплая вода наблюдается в августе; среднемесячная температура ее изменяется от 9,0 °С в верхнем течении и до 14,0 °С – в нижнем (Ресурсы…, 1973).

Первые ледовые явления (забереги, шуга) появляются в конце октября – первой половине ноября. В середине ноября наступает сплошной ледостав; исключение составляет участок от устья р. Правая Камчатка до впадения

р. Левая Вахвина, где ледостав имеет неустойчивый характер. Отдельные полыньи, существующие на середине реки, обычно наблюдаются в конце ноября – начале декабря.

Более устойчивыми являются полыньи, образующиеся у берегов на участках концентрированных выходов подземных вод (у пос. Верхнекамчатск, ниже р. Николка, ниже оз. Ушковское, ниже пос. Ключи и т. д.). В этих районах полыньи наблюдаются в течение всего зимнего периода, при этом размеры их к весне увеличиваются и они служат очагами вскрытия реки. Продолжительность ледостава в среднем течении реки составляет 150, в нижнем – 170 дней. Вскрытие реки происходит в конце апреля – начале мая (Ресурсы…, 1973).

6.2.1. Популяционная структура

Стадо нерки р. Камчатка (в отличие от нерки р. Озерная, все воспроизводство которой сосредоточено практически в бассейне одного оз. Курильское) имеет более сложную популяционную структуру. В свое время Ф. В. Крогиус (1970) сделала предположение о сложной популяционной подразделенности нерки этой реки. Позднее на основании анализа структуры чешуи молоди и производителей нерки, зараженности особей плероцеркоидами паразита-индикатора *Diphyllobothrium* sp., изучения роста и миграций молоди в бассейне р. Камчатка были выделены локальные стада и группировки локальных стад 2-го порядка (Бугаев, 1978, 1983; 1986a, Bugaev, 1987a-b; Бугаев, 1995a; и др.) (рис. 66).

1. Группировка локальных стад **ранней** нерки из притоков верхнего и среднего течения р. Камчатка, молодь которых скатывается в море сеголетками – «С» (рис. 67–1-2).

2. Группировка локальных стад **поздней** нерки из притоков верхнего и среднего течения р. Камчатка, молодь которых до ската в море нагуливается в районе нерестилищ и скатывается в море преимущественно в возрасте 1+ – «В» (рис. 68–1-2).

3. Локальное стадо нерки оз. Азабачье, молодь которого скатывается из озера в море преимущественно в возрасте 2+ – «А» (рис. 69–1, 70–1).

4. Группировка локальных стад нерки из притоков среднего и нижнего течения р. Камчатка, молодь которых сеголетками мигрирует в оз. Азабачье, где нагуливается до ската в море и скатывается в море преимущественно в возрасте 1+ – «Е» (рис. 69–2, 70–2).

5. Локальное стадо нерки оз. Двухюрточное, молодь которого скатывается из озера в море преимущественно в возрасте 2+ – «Д» (рис. 71–1).

6. Группировка локальных стад нерки из притоков среднего и нижнего течения р. Камчатка (район воспроизводства группировки «Е»), молодь из которых в небольшом количестве (оценка по половозрелым рыбам – 8–9 %) сеголетками мигрирует на нагул в оз. Нерпичье и скатывается в море преимущественно в возрасте 1+ (группировка «Н»); локальное стадо оз. Нерпичье, молодь которого скатывается в море преимущественно в возрасте 1+ (стадо «Н»). Особи группировки «Н» и стада «Н» не дифференцируются в уловах. При анализе динамики численности группировки «Е» и «Н» рассматриваются совместно (рис. 71–2).

7. Локальное стадо нерки оз. Курсин, молодь которого скатывается из озера в море преимущественно в возрасте 1+ – «К» (рис. 72–1-2).

Все стада и часть вышеперечисленных группировок нерки 2-го порядка имеют раннюю (весеннюю) и позднюю (летнюю) сезонные расы («Е», «А», «Н», «Д», «К»), однако некоторые гуппировки представлены практически только одной сезонной расой: группировка «С» – только ранней, «В» – только поздней; в целом район их размножения совпадает (рис. 66). Единственное исключение в группировке «С» – это нерка лимнокрена оз. Ушковское (ключевое озеро), поздняя сезонная раса нерки из которого скатывается в море сеголетками.

По многолетним данным авиаучетов и результатам идентификации рыб в уловах установлено: в группировке «Е» и стаде «Д» ранняя нерка составляет в среднем 95,0 %, поздняя – 5,0 %; в стаде «А» – ранняя нерка 70,0 %, поздняя – 30,0 %. В стадах «К» и «Н» и группировке «Н» ранняя нерка составляет 5,0 %, поздняя – 95,0 %.

Чаще всего половой зрелости нерка р. Камчатка достигает после трех лет жизни в море. Наиболее многочисленны особи нерки стада «А» и группировки «Е», составляющие в среднем более 70 % всей нерки р. Камчатка; группировки «С», «В» и стадо «Д» имеют значительно меньшую численность, а стада «Н» и «К» в настоящее время практически ничтожна (Бугаев, 1983, 1984b, 1986a, 1995a).

Несмотря на то, что выделяемые структурные компоненты стада нерки р. Камчатка хорошо идентифицируются в уловах отечественного промысла (Бугаев, 1986a), расширенный мониторинг биологических показателей рыб идентифицируемых стад и группировок 2-го порядка внутри него (даже самых многочисленных – «Е», «А», «С» и «Д») так и не был реализован на практике.

В целом (рис. 66), район воспроизводства нерки группировок «С» и «В» (верхний район) отличается по геологическому строению от такового для группировки «Е» (нижний район) (Геология СССР, 1964; Ресурсы…, 1973; Крогиус, 1983). По геологической карте Камчатской области, составленной Т. Ф. Мороз и Ю. М. Пузанковым (Ресурсы…, 1973), основу образований верхнего района составляют четвертичные рыхлые отложения (в самой верхней его части – палеоген-миоценовые отложения), а нижнего – четвертичные вулканические образования и неогеновые осадочные и вулканические отложения.

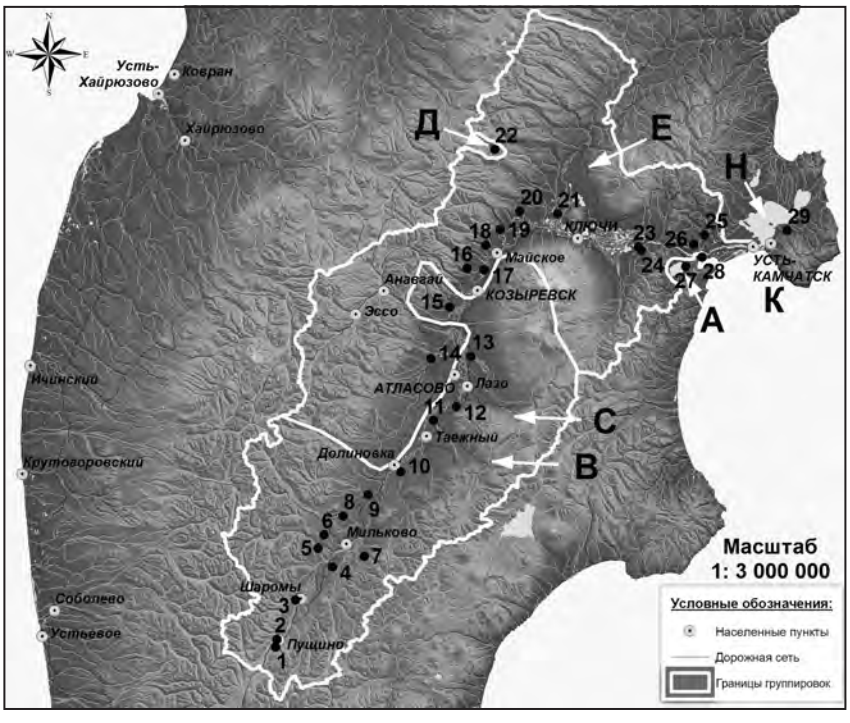


Рис. 66. *Локальные стада и группировки локальных стад нерки 2-го порядка, выделяемые в бассейне р. Камчатка (по: Бугаев, 1995а; Бугаев, Кириченко, 2008):*
1 – р. Камчатка у пос. Пущино; 2 – р. Кашкан; 3 – р. Камчатка у пос. Шаромы; 4 – р. Кавыча; 5 – р. Андриановка; 6 – р. Жупанка; 7 – р. Вахвина Левая; 8 – р. Кирганик; 9 – р. Кимитина; 10 – р. Китильгина; 11 – р. Щапина; 12 – р. Николка; 13 – р. Толбачик; 14 – р. Быстрая-Козыревка; 15 – р. Шехлун; 16 – р. Крерук; 17 – лимнокрен оз. Ушковское; 18 – р. Крюки; 19 – р. Половинная; 20 – р. Белая; 21 – р. Еловка; 22 – оз. Двухюрточное; 23 – р. Большая Хапица; 24 – р. Малая Хапица; 25 – р. Радуга; 26 – оз. Низовцево (бассейн р. Радуга); 27 – оз. Азабачье; 28 – оз. Курсин; 29 – р. Солдатская (бассейн оз. Нерпичье)



Рис. 67. *Центральная часть чешуи нерки группировки «**С**» без зоны сближенных склеритов (ЗСС) – пресноводный возраст 0+ (1) и с одной ЗСС – пресноводный возраст 0+ (2). Здесь и ниже (на рис. 68–72) – стрелками обозначены верхние границы ЗСС (по: Бугаев, 1995а)*

Основной водоносный комплекс в верхней части бассейна р. Камчатка (Козыревский артезианский бассейн) приурочен к четвертичным отложениям разного генезиса. Водовмещающими породами являются пески, пылеватые супеси и галечно-валунные отложения мощностью до 100–120 м. Здесь развито несколько водоносных горизонтов, как напорных, так и безнапорных. Второй (нижний) гидрогеологический этаж Козыревского артезианского бассейна сложен отложениями верхнемиоцен-плиоценового возраста, к которым приурочены горизонты порово-пластовых и трещинно-пластовых вод. Отложения представлены туфогенными песчанниками, туффитами, туфами, аргиллитами, алевролитами общей мощностью до 5 км. Глубина залегания вод колеблется от 18 до 60 м, а величина напора может достигать 80 м (Ресурсы…, 1973).

По гидрологическим характеристикам зона воспроизводства группировок «С» и «В» (рис. 66) характеризуется более низкими нормами зимнего минимального годового стока за 30-дневный период (Ресурсы…, 1973), чем та, где воспроизводится группировка «Е».

Верхний и нижний районы несколько отличаются и климатическими условиями (Ресурсы…, 1973). Среднее число дней со снежным покровом и средние многолетние снегозапасы на дату максимума в зоне воспроизводства группировок «С» и «В» (рис. 66) заметно меньше, чем в таковой воспроизводства группировки «Е» (Муравьев, 1985). В целом, верхний район раньше освобождается от снега, и здесь несколько раньше начинается биологическая весна, чем там, где располагается область воспроизводства группировки «Е» (рис. 66).

С учетом приведенных выше различий в геологическом строении, гидрологических характеристик районов и климатических условий можно предполагать, что нерка бассейна р. Камчатка, размножающаяся в речных притоках (где нет крупных озер), группировок «С», «В» и «Е» в конечном итоге адаптировалась к ситуации и вы-

работала разные достаточно устойчивые (с точки зрения продолжительности человеческой жизни) стратегии биологии пресноводного периода обитания. Это стало возможным только благодаря исключительно высокому «домашнему инстинкту» нерки, приближающемуся к 100 % (Hartman, Raleigh, 1964; Foerster, 1968; Коновалов, 1980; Ильин и др., 1983; Quinn, 1985; Burgner, 1991; Quinn, 2005; и др.).

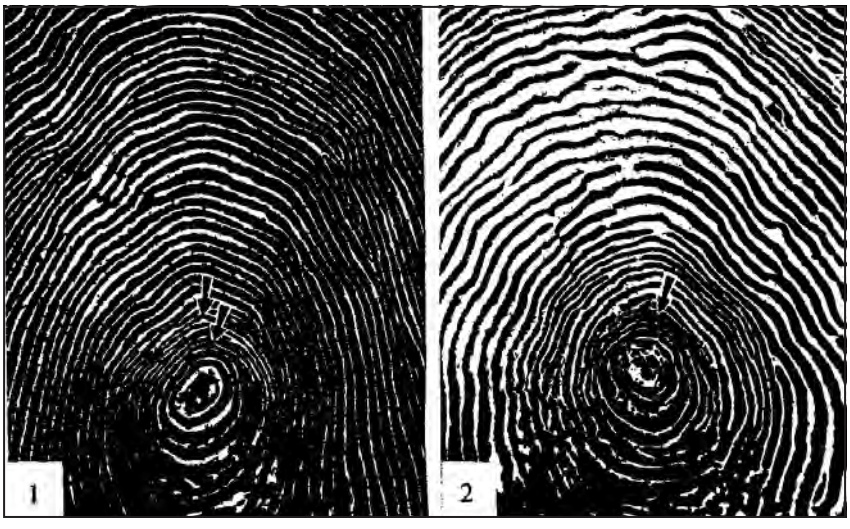


Рис. 68. *Центральная часть чешуи нерки группировки «**B**» с двумя ЗСС – пресноводный возраст 1+ (1) и одной ЗСС – пресноводный возраст 1+ (2) (по: Бугаев, 1995а)*

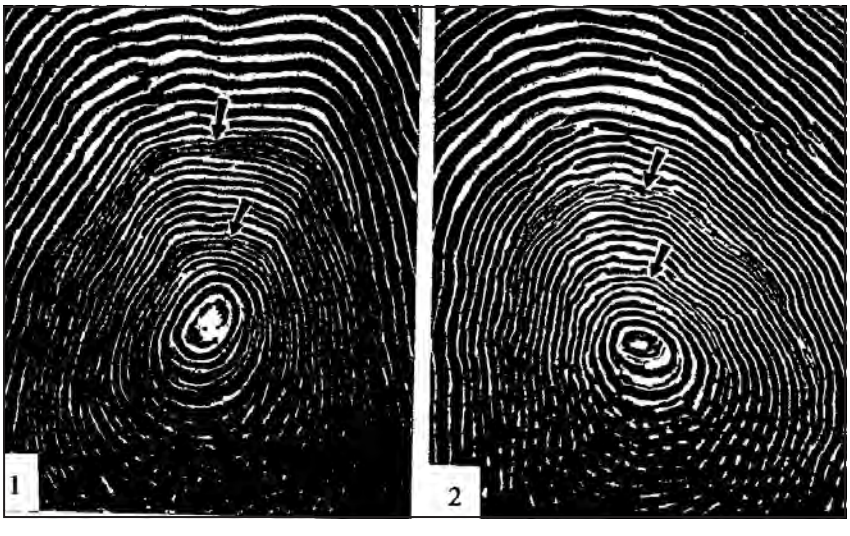


Рис. 69. *Центральная часть чешуи нерки стада «**A**» с двумя ЗСС – пресноводный возраст 2+ (1) и группировки «**E**» с двумя ЗСС – пресноводный возраст 1+ (2) (по: Бугаев, 1995а)*

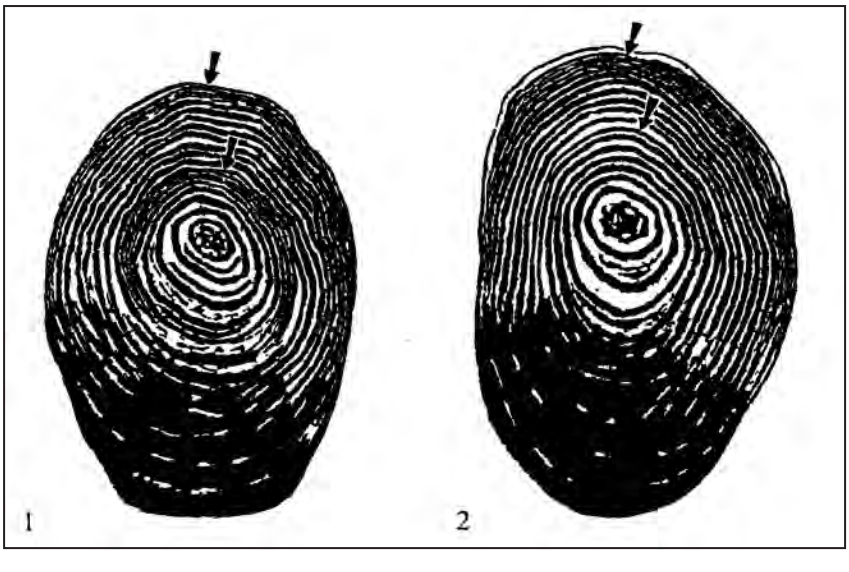


Рис. 70. *Чешуя смолтов (покатников) нерки стада «**A**» с двумя ЗСС – возраст 2+ (1) и группировки «**E**» с двумя ЗСС – возраст 1+ (2), мигрирующих из оз. Азабачье в море (по: Бугаев, 1995а)*

Проведенное районирование (рис. 66), конечно, в известной мере условно, т. к. рыбы по типу биологии группировок «С» и «В» в небольших количествах (от 1,0 до 10–15,0 %) могут встречаться и в зоне воспроизводства группировки «Е» (встречаемость таких рыб в нижних притоках уменьшается). А вот встречаемость рыб с биологией

по типу группировки «Е» в районе воспроизводства группировок «С» и «В» скорее является исключением, чем правилом, что подтверждают исследования зараженности производителей плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. (Бугаев, 1982a, 1995a). При проведении районирования (рис. 66) в конце 1970 – начале 1980-х гг. исходили из соображений преобладания рыб с теми или иными особенностями биологии пресноводного периода (Бугаев, 1983, 1995a). В табл. 10 (приложение) представлен список рек, в которых воспроизводятся стада и группировки нерки 2-го порядка, выделяемых в бассейне р. Камчатка (рис. 66).

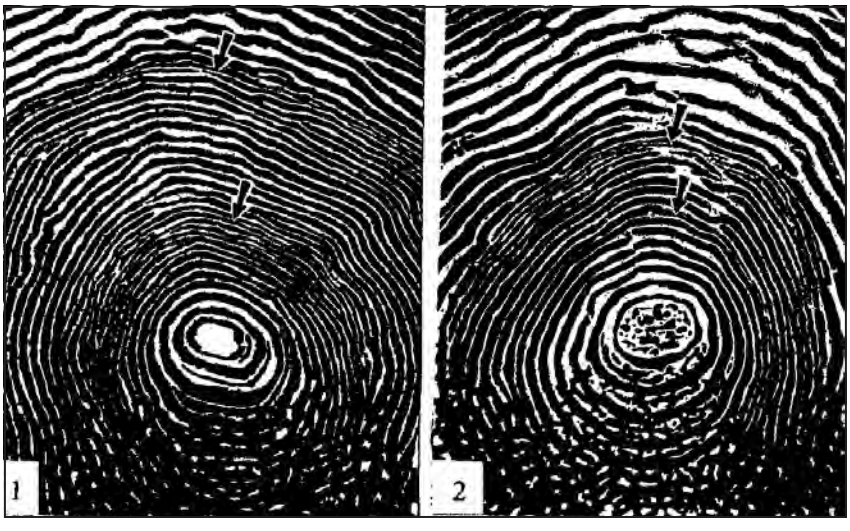


Рис. 71. *Центральная часть чешуи нерки стада «**Д**» с двумя ЗСС – пресноводный возраст 2+ (1); стада и группировки «**Н**» с двумя ЗСС – пресноводный возраст 1+ (2) (по: Бугаев, 1995a)*



Рис. 72. *Центральная часть чешуи ранней нерки стада «**К**» с двумя ЗСС – пресноводный возраст 1+ (1) и поздней нерки стада «**К**» с двумя ЗСС – пресноводный возраст 1+ (2) (по: Бугаев, 1995a)*

Как показал многолетний опыт, прежде всего с практической точки зрения, предложенный подход себя оправдал, т. к. в бассейне р. Камчатка выделяемые стада и группировки нерки 2-го порядка (рис. 66) имеют только присущую каждому или каждой их них, динамику численности (Бугаев, Остроумов, 1986; Bugaev, 1987b; Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2002a-b, 2003a-d, 2004b; и др.), что предполагала еще ранее и Ф. В. Крогиус (1970).

Несмотря на то, что тотальные исследования биологии нерки р. Камчатка и анализ структуры ее чешуи был проведен только в 1976–1980 гг. (Бугаев, 1983d), все последующие годы (и до настоящего времени), В. Ф. Бугаев (2005b, 2006, 2008a, рис. 67–72) по мере возможности проводил анализ структуры чешуи нерки из отдельных рек выделяемых районов (рис. 66). Во все годы все просмотренные образцы без исключения вписывались в ранее предложенную пространственную структуру нерки бассейна этой реки, выделенную на основе различий в пресноводном периоде жизни особей.

Анализ количества склеритов на чешуе половозрелых рыб в зонах роста пресноводной (центральной) части чешуи на материалах 1978–1989 гг. не показал каких-либо закономерных различий у представителей раннего и позднего ходов из промысловых уловов, т. е. ранняя и поздняя сезонная расы нерки этой реки, принадлежащие к одному и тому же стаду или группировке 2-го порядка, не различаются структурой чешуи. Последнее свидетельствует о сходстве в биологии особей ранней и поздней сезонных рас в течение пресноводного периода в бассейне реки (Бугаев, 2010b).

Так, по нерке оз. Азабачье (стадо «А») ведется ежегодный мониторинг и имеются сборы чешуи с 1963 по 2010 г.; р. Николка – с 1964 по 2010 г., оз. Ушковское – с 1965 по 2010 г. (имеются также сборы за 1928–1933 гг.). По рр. – Андриановка, Еловка, Б. Хапица и др. данные носят более эпизодический характер, но имеющиеся

отдельные материалы по этим рекам за 1997–2010 гг. полностью подтверждают выводы, сделанные на сборах 1976–1980 гг.

Нерка оз. Двухюрточное (стадо «Д»), имеющая из-за хорошего роста в озере очень характерный тип чешуи, в промысловых уловах 1978–2010 гг., демонстрирует завидное постоянство ее структуры. Эту чешую по исключительно большому радиусу второго пресноводного года нельзя спутать ни с какой другой (Bugaev, 1987a, 1989; Бугаев, 1990, 1995a, 2005b). За все годы исследований пресноводная зона чешуи особей стада «Д» только несколько нерестовых сезонов в известной мере напоминала чешую рыб стада «А», для молоди которого характерна межгодовая изменчивость роста (Бугаев, Дубынин, 1999, 2000). В эти редкие случаи у рыб стад «Д» и «А» несколько увеличивалась зона трансгрессии по радиусам и числу склеритов в годовых зонах, которая часто отсутствует или невелика.

Можно только предполагать, что в отдельных реках в пограничной зоне воспроизводства разных группировок «С»–«В» и «Е» (рис. 66) могут существовать довольно значительные межгодовые различия по принадлежности к разным группировкам или стадам.

Но имеющиеся факты пока свидетельствуют об обратном – о достаточно высокой стабильности структуры чешуи рыб из отдельных районов воспроизводства. Например, нерка оз. Ушковское, скатывающаяся в море сеголетками (группировка «С»), расположенного в пограничной зоне воспроизводства «С»–«В» и «Е» более 80 лет (имеются сборы 1928–1933 гг.) демонстрирует несомненное постоянство структуры чешуи. То же самое можно сказать и о нерке р. Николка, ряд наблюдений за структурой чешуи которой превышает 40 лет. Более чем 40-летние наблюдения за структурой чешуи производителей нерки стада «А» еще ни разу не показали присутствие особей, скатившихся сеголетками, т. е. относящихся к группировке «С». Поэтому можно считать, что район воспроизводства нерки группировки «С» (рис. 66) оконтурен достаточно корректно.

В 1982 г. был собран генетический материал по нерке оз. Двухюрточное, который показал исключительную уникальность и обособленность популяции этого водоема (Варнавская и др., 1988), что всегда подчеркивали ранее (Бугаев, 1983, 1994, 1995a, 2005b; Bugaev, 1987a, 1989; Бугаев и др. 2007a; и др.), исходя из особенностей пресноводного роста рыб в данном озере.

В конце 1980-х гг. сотрудники лаборатории популяционной генетики Института биологических проблем Севера ДВО РАН исследовали генетическую структуру популяций тихоокеанских лососей, размножающихся в притоках верхнего и среднего течения р. Камчатка, которые показали, что генетические различия ранней (весенней) и поздней (летней) нерки этого района имеют бóльшее значение в дифференциации выборок, чем различия между отдельными локальностями нереста ранней нерки (Пустовойт, 1992, 1993, 1994, 1998; Пустовойт, Макоедов, 1992). В это же время собирали материал по морфометрическому исследованию пространственной структуры нерки данного района. Было выяснено (Пустовойт, 2004), что морфологические признаки в отдельных субпопуляциях распределены мозаично. Последнее не позволяет выделить какие-либо группировки субпопуляций в пределах притоков верхнего и среднего течения р. Камчатка. Вышеназванные исследования подтвердили точку зрения В. Ф. Бугаева (1983, 1994, 1995a) на пространственную структуру нерки р. Камчатка верхнего и среднего течений этой реки, выявленную по структуре чешуи и зараженности паразитом-индикатором *Diphyllobothrium* sp. (рис. 66).

Проведенное районирование, по мнению В. Ф. Бугаева (1995a; Бугаев и др., 2007a; Бугаев, 2010a), адекватно отражает нерест «ядра популяции» каждой группировки локальных стад 2-го порядка и в будущем его менять вряд ли рационально. В противном случае, будет нарушен стандартный подход к исследованиям в отношении анализа динамики численности выделяемых структурных компонентов всего стада нерки р. Камчатка. Если ставить под сомнения устойчивость выделенных границ (рис. 66), это, в свою очередь, ставит под сомнение все представления об исключительно высоком «домашнем» инстинкте у нерки (Hartman, Raleigh, 1964; Foerster, 1968; Коновалов, 1980; Ильин и др., 1983; Quinn, 1985; Burgner, 1991; Wood, 1995; Quinn, 2005; и др.), а эти представления пока еще не опровергнуты.

Об отсутствии темпоральных различий в структуре чешуи. С целью проверки степени влияния сроков сбора биологических проб на получаемые характеристики пресноводной зоны чешуи нерки в промысловых уловах в 1978–1987 гг. были собраны материалы по нерке раннего и позднего ходов, которые рассмотрели дифференцированно по выделяемым стадам и группировкам локальных стад 2-го порядка.

Для анализа по каждому стаду или группировке выбирали только самую массовую возрастную группу: стад «А» и «Д» – 2.3, группировок «Е», «В», «Н» – 1.3, группппировки «С» – 0.3 (во всех случаях первая цифра – продолжительность пресноводного периода жизни, вторая – морского; в годах).

Сведения об объеме использованного материала представлены в табл. 28. Как следует из приведенной таблицы, наиболее многочисленными из рассмотренных выборок по каждой сезонной расе являлись особи стада «А» и группировки «Е». Материалов по другим структурным компонентам 2-го порядка нерки р. Камчатка собрано заметно меньше, что связано с их менее высокой численностью в 1978–1987 гг.

Как видно из табл. 29, наиболее высокие значения коэффициентов корреляции отмечены для нерки стада «А», в меньшей степени – группировки «Е». Графические характеристики по стаду «А» и группировке «Е» иллюстрируют рис. 73–74, из которых видно, что имеющиеся различия не носят закономерного характера. Последнее свидетельствует в пользу вывода об отсутствии заметной специфики по этому признаку у особей различных сезонных рас нерки стада «А» и группировки «Е».

Таблица 28. *Число рыб, рассмотренных на структуру чешуи сезонных рас нерки р. Камчатка в 1978–1989 гг.*

Год, период хода	Стада, группировки, возраст							
	«С» (без ЗСС – 0.3)	«С» (1 ЗСС – 0.3)	«В» (1 ЗСС – 1.3)	«В» (2 ЗСС – 1.3)	«Н» (1 ЗСС – 1.3)	«Е» (2 ЗСС – 1.3)	«А» (2 ЗСС – 2.3)	«Д» (2 ЗСС – 2.3)
1978 (ранний)	3	28	12	17	43	324	55	25
1978 (поздний)	7	68	49	54	28	119	44	19
1979 (ранний)	14	69	18	14	10	159	37	30
1979 (поздний)	13	54	33	48	8	93	21	16
1980 (ранний)	6	21	1	2	12	344	105	38
1980 (поздний)	2	9	6	15	13	103	18	8
1981 (ранний)	8	48	13	7	15	233	123	15
1981 (поздний)	4	26	25	38	9	57	41	4
1982 (ранний)	3	35	9	22	12	301	133	4
1982 (поздний)	6	16	15	20	5	72	87	7
1983 (ранний)	–	47	22	22	4	120	85	11
1983 (поздний)	5	23	11	22	7	134	82	3
1984 (ранний)	4	21	8	14	8	181	120	18
1984 (поздний)	1	9	24	40	6	75	105	12
1985 (ранний)	6	13	18	16	6	85	133	28
1985 (поздний)	–	5	37	44	9	44	117	12
1986 (ранний)	11	32	18	8	16	40	112	57
1986 (поздний)	2	16	30	19	20	42	118	27
1987 (ранний)	18	63	16	10	16	162	122	75
1987 (поздний)	3	31	24	44	7	108	152	25

Примечание. ЗСС – зона сближенных склеритов. Она может быть годовым кольцом или дополнительным образованием на чешуе, не отражающим сезонных ритмов роста (Бугаев, 1995a).

Таблица 29. *Значения коэффициентов корреляции Пирсона (r) при сравнении количества склеритов в зонах роста пресноводной (центральной) части чешуи особей раннего и позднего хода стад и группировок стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 1978–1987 гг. (по: Бугаев, 2010b)*

Группировка, стадо	Возраст	1-я зона	2-я зона	Краевая зона
«С» (без ЗСС)	0.3	0,373	–	–
«С» (1 ЗСС)	0.3	0,289	–	-0,035
«В» (1 ЗСС)	1.3	-0,638*	–	0,609
«В» (2 ЗСС)	1.3	0,414	-0,020	0,480
«Н» (2 ЗСС)	1.3	0,462	0,517	0,491
«Е» (2 ЗСС)	1.3	0,823***	0,953***	0,727*
«А» (2 ЗСС)	2.3	0,905***	0,989***	0,923***
«Д» (2 ЗСС)	2.3	0,660*	0,579	-0,030

Примечание. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Обращают внимание более низкие коэффициенты корреляции у нерки группировки «Е» в первый год роста (до миграции сеголетков в озеро) – $r = 0,823$ и в краевой зоне чешуи в год ската – $r = 0,727$ по сравнению с таковыми у особей стада «А» (соответственно, $r = 0,905$ и $r = 0,923$).

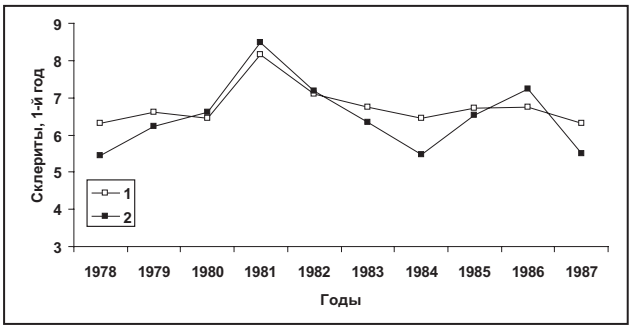
Меньшее сходство в количестве склеритов (в период до миграции в озеро сеголетков группировки «Е») можно объяснить воздействием каких-то случайных факторов, воздействующих на рыб разных рас этой группировки, мигрирующих до оз. Азабачье, в своей основе, более чем за 100 км через озера Камаковской низменности (в отличие от рыб стада «А», выходящих и скатывающихся из гнезд уже в бассейне озера).

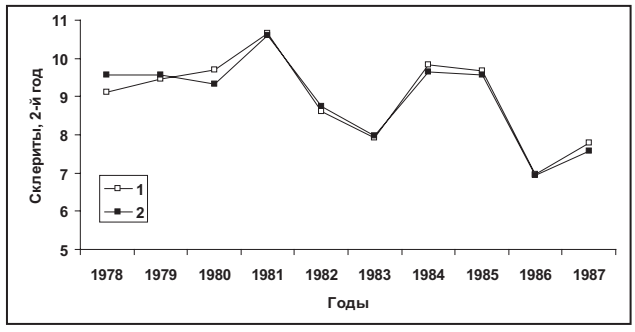
Обращает на себя внимание то, что у рыб стада «Д» значения коэффициентов корреляции значительно ниже, чем в одноименных зонах роста стада «А», хотя особи ранней и поздней нерки стада «Д» нагуливаются в водоемах своего происхождения.

Отсутствие какой-либо корреляции в год ската у рыб стада «Д» объясняется тем, что его молодь практически вся скатывается очень дружно – в момент или сразу же после образования годового кольца (изменчивость признака очень низкая, что повышает фактор субъективной оценки). Кроме того, по нашему мнению, из-за низкой встречаемости рыб стада «Д» в уловах в некоторые годы здесь существенное значение имеет фактор ошибки выборки. Графические данные показывают (рис. 75), что наблюдающиеся различия не носят закономерного характера. Таким образом, имеющиеся материалы пока свидетельствует в пользу вывода об отсутствии систематических ежегодно наблюдающихся различий по этому признаку у особей сезонных рас нерки стада «Д».

В целом (рис. 73–80), графический анализ на 10-летних материалах не показал каких-то закономерных различий у особей ранней и поздней нерки стад «А», «Д» и группировок «Е», «В», «С» и группировки (стада) «Н». Данный факт, в случае необходимости, имеет смысл учитывать при анализе новых материалов на уровне выделяемых популяций, собранных в разные сроки нерестового хода нерки р. Камчатка (Бугаев, 2010b).

Следует принять к сведению, что в ранней публикации (Бугаев, 2010b) в рис. 7 и 9 (Бугаев, 2010b) были допущены технические ошибки (в настоящей книге это рис. 78 и рис. 80).





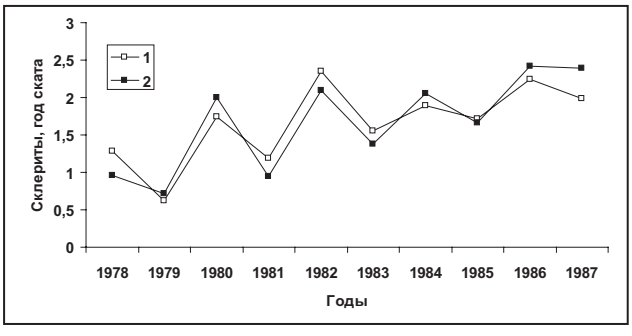
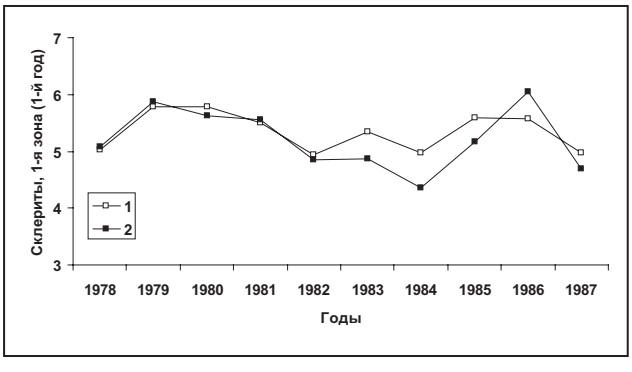
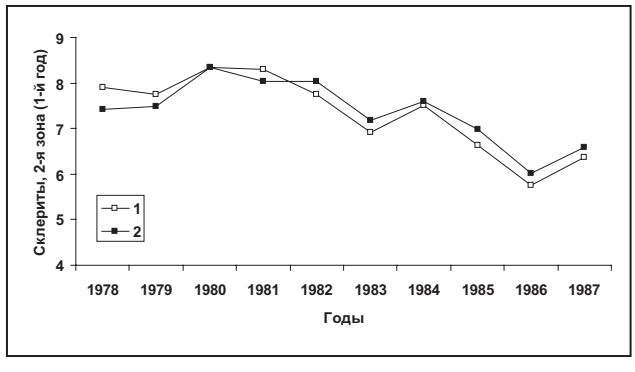


Рис. 73. *Количество склеритов в разные годы роста в пресноводной части чешуи у нерки раннего (1) и позднего (2) хода стада «**А**» возраста 2.3 из промысловых уловов в 1978–1987 гг.*





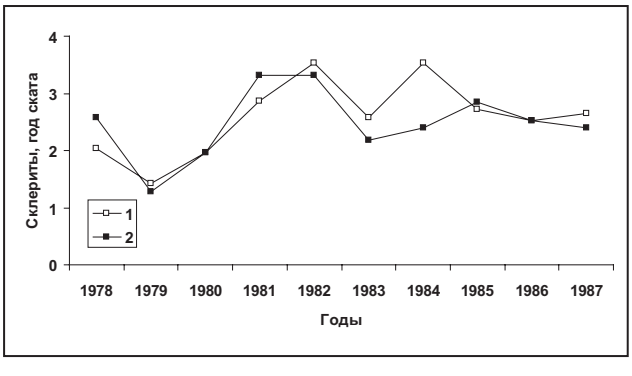
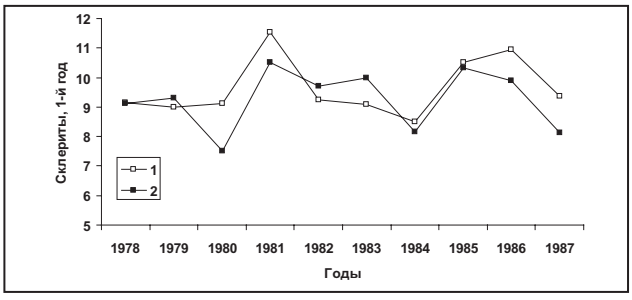
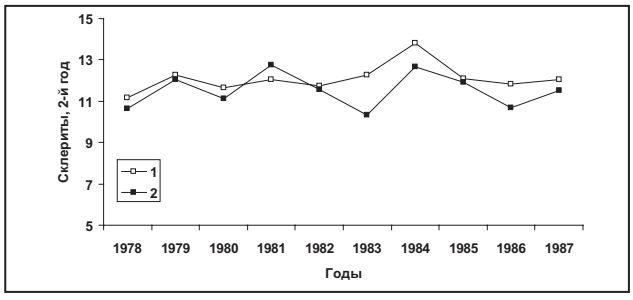


Рис. 74. *Количество склеритов в разные годы роста в пресноводной части чешуи у нерки раннего (1) и позднего (2) хода группировки «**Е**» возраста 1.3 с двумя зонами сближенных склеритов из промысловых уловов в 1978–1987 гг.*

С учетом полученных результатов дальнейший анализ структуры чешуи для немногочисленных стад («Д», «Н») и группировок («С», «В», «Н») мы будем проводить на объединенных данных, собранных в течение всего нерестового хода, а многочисленных (стадо «А», группировка «Е») – на рыбах раннего хода, которые составляют подавляющую основу численности этих популяций. Выбранный подход для немногочисленных популяций позволил увеличить объем выборок для анализа структуры их чешуи. Несмотря на то, что данные по группировкам «С» и «В» рассматриваются на объединенных данных, всегда основу выборок у группировки «С» составляют особи раннего хода, а группировки «В» – позднего.

Сравнительный анализ количества склеритов в зонах роста чешуи локальных стад и группировок нерки 2-го порядка. Начиная с 1978 г. и по настоящее время по структуре пресноводной зоны чешуи, срокам нерестовой миграции, численности отнерестившихся производителей и другим признакам КамчатНИРО ежегодно проводит идентификацию выделяемых локальных стад и группировок в промысловых уловах нерки р. Камчатка (Бугаев, 1986а, 1995а). Подобный подход был использован ранее для идентификации нерки внутри бассейна р. Чигник на Аляске (Narver, 1968). Некоторые вопросы изменчивости структуры чешуи отдельных структурных элементов стада нерки р. Камчатка из промысловых уловов на материалах 1978–1987 гг. уже докладывали (Бугаев, 1990), и все после-





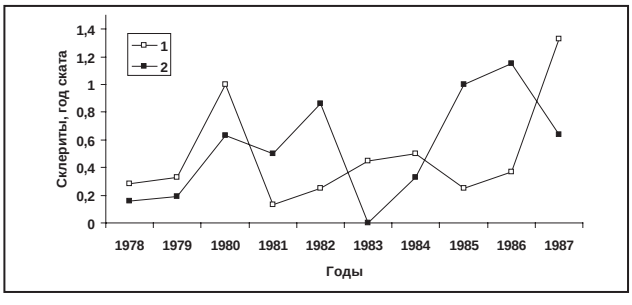
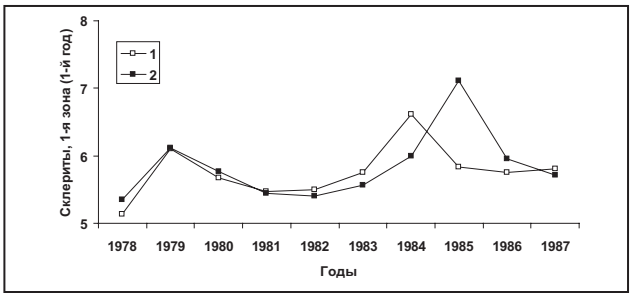
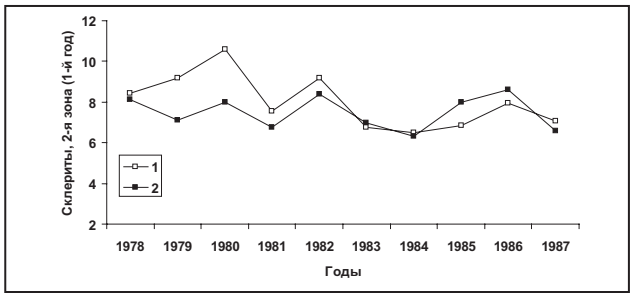


Рис. 75. *Количество склеритов в разные годы роста в пресноводной части чешуи у нерки раннего (1) и позднего (2) хода стада «Д» возраста 2.3 с двумя зонами сближенных склеритов из промысловых уловов в 1978–1987 гг.*





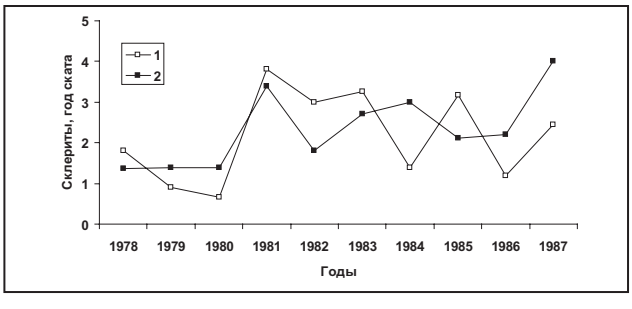
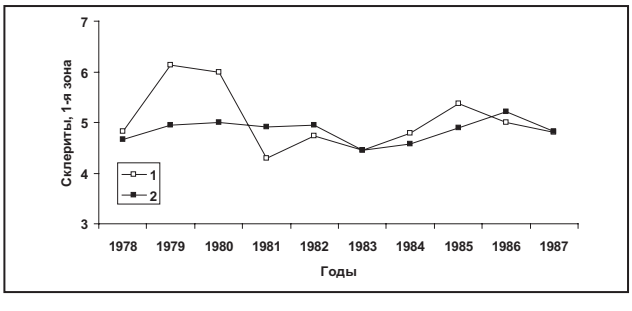
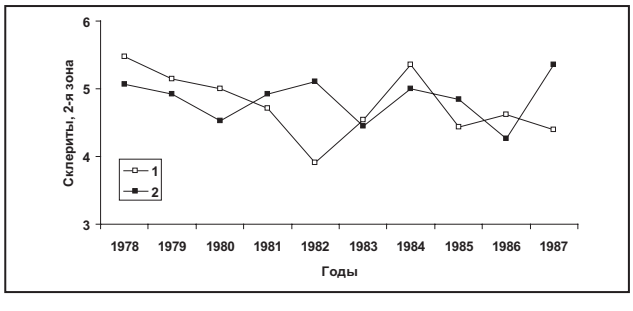


Рис. 76. *Количество склеритов в разные годы роста в центральной части чешуи у нерки раннего (1) и позднего (2) хода стада «Н» и группировки «Н» возраста 1.3 с двумя зонами сближенных склеритов из промысловых уловов в 1978–1987 гг.*





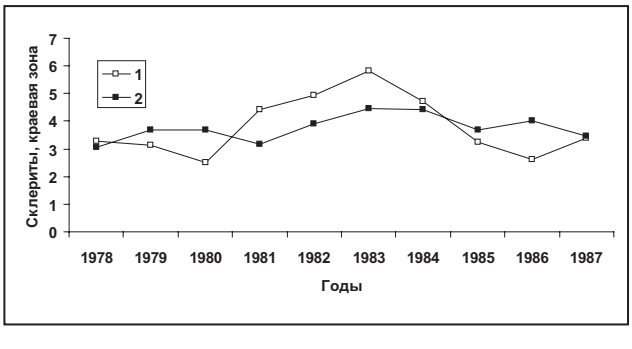


Рис. 77. *Количество склеритов в разные годы роста в пресноводной части чешуи у нерки раннего (1) и позднего (2) хода группировки «В» возраста 1.3 с двумя зонами сближенных склеритов из промысловых уловов в 1978–1987 гг. У рыб этой группировки 1-я и 2-я ЗСС могут быть как годовыми кольцами, так и дополнительными образованиями на чешуе – все зависит от ситуации*

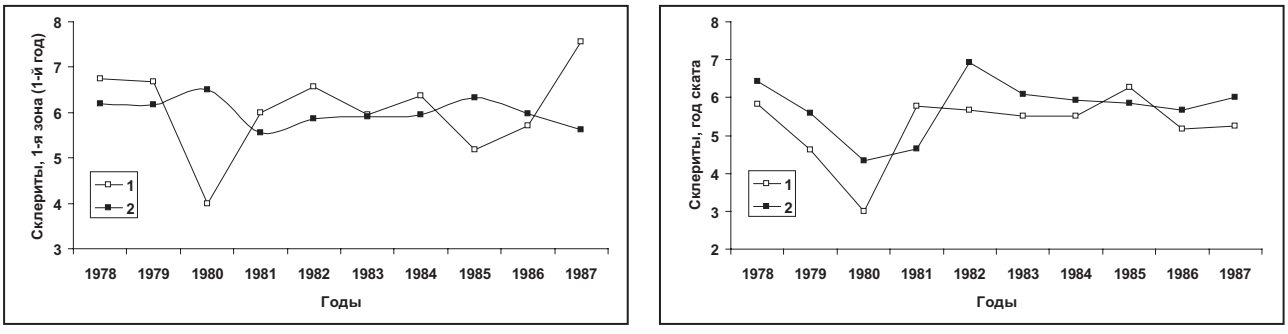


Рис. 78. *Количество склеритов в разные годы роста в пресноводной части чешуи нерки раннего (1) и позднего (2) хода группировки «**В**» возраста 1.3 с одной зоной сближенных склеритов из промысловых уловов в 1978–1987 гг.*

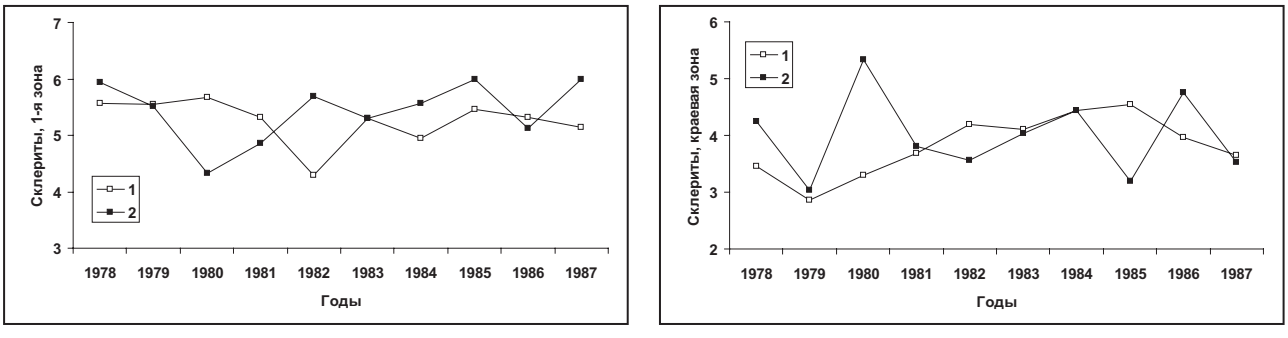


Рис. 79. *Количество склеритов в центральной части чешуи нерки раннего (1) и позднего (2) хода группировки «**С**» возраста 0.3 с одной нечеткой зоной сближенных склеритов из промысловых уловов в 1978–1987 гг.*

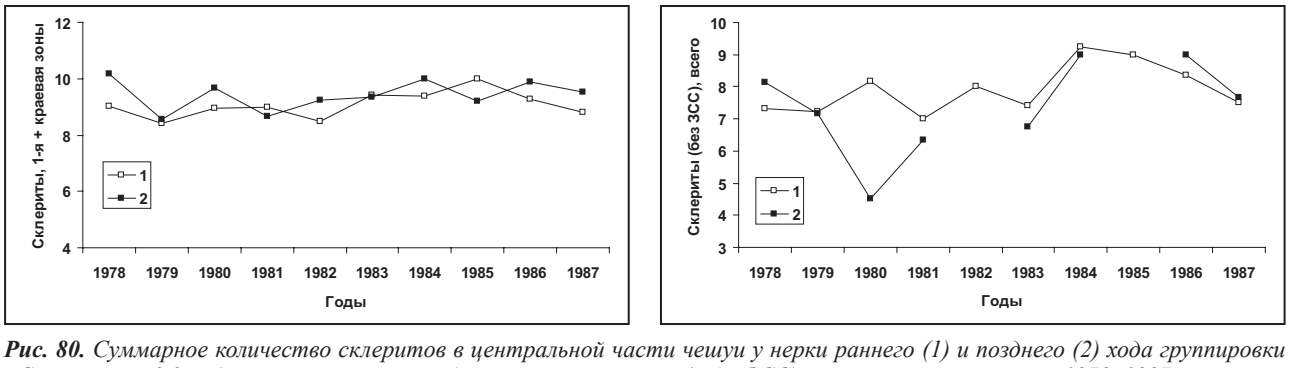


Рис. 80. *Суммарное количество склеритов в центральной части чешуи у нерки раннего (1) и позднего (2) хода группировки «**С**» возраста 0.3 с одной нечеткой зоной сближенных склеритов (и без ЗСС) из промысловых уловов в 1978–1987 гг.*

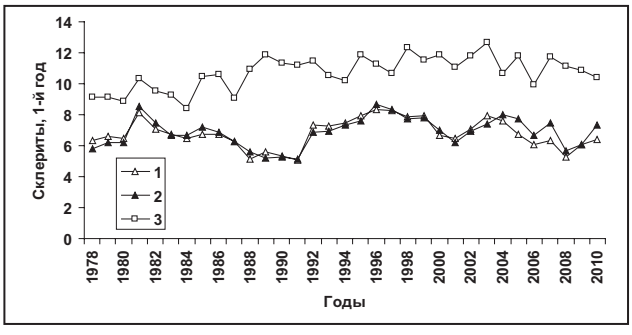
дующие годы шло накопление ряда наблюдений. На рис. 81–91 представлены сведения о количестве склеритов в зонах роста пресноводной (центральной) части чешуи половозрелых рыб, выделяемых стад и группировок (рис. 66). Этот показатель, не умаляя значения линейных приростов (радиусов) и межсклеритных расстояний, является основным в изучении характеристик структуры чешуи нерки при популяционных исследованиях (Бугаев, 1995a).

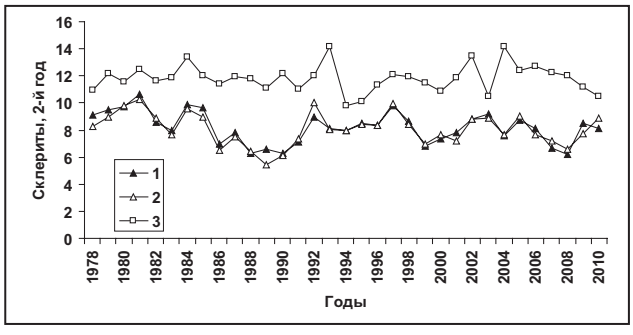
Проведенные выше работы на материалах 1978–1987 гг. показали, что нерка из уловов стад «А», «Д» и группировки «Е» практически не отличалась структурой чешуи в зависимости от сроков хода. Рыбы, пойманные в июне и июле, имели сходные характеристики чешуи. Этот факт свидетельствует о темпоральной устойчивости структуры чешуи у стад «А», «Д» и группировки «Е». Напомним, что особи группировки «С» практически полностью относятся к ранней, а группировки «В» – к поздней нерке р. Камчатка и, воспроизводясь в одном районе, имеют принципиально различающуюся структуру чешуи.

На рис. 81–82 показано количество склеритов в зонах роста чешуи нерки стад «А» и стад «Д» возраста 2.3 и группировки «Е» возраста 1.3 (с двумя ЗСС в первый год роста: первая дополнительная, вторая – годовое кольцо) в 1978–2010 гг. Как видно из этих рисунков, нерка стада «Д» в целом имеет наибольшее количество склеритов в годы роста до ската и наименьшее в год ската; стада «А» (по сравнению с «Е») – большее количество склеритов в первый и второй годы и меньшее количество в год ската. Примечательно то (рис. 81–82), что средние характеристики структуры чешуи стада «А» с нерестилищ и из уловов хорошо совпадают, что, бесспорно, свидетельствует в пользу достоверности идентификации рыб стада «А» в уловах. Значения коэффициента корреляции на материалах 1978–2004 гг. для первого года составляют $r = 0{,}944$, второго – $r = 0{,}938$, года ската – $r = 0{,}909$ (во всех случаях $P < 0{,}001$, $n = 27$) (Бугаев, 2005b).

Из-за сложностей с ежегодным сбором реперных материалов по основным притокам бассейна р. Камчатка еще с начала 1980-х гг. было решено вести сбор ежегодно только в оз. Азабачье, как наиболее важном нагульно-

нерестовом водоеме бассейна р. Камчатка. Этот водоем выбрали не случайно, т. к. нерка стада «А» имеет значительную межгодовую закономерную изменчивость роста в пресноводный период жизни. Тем не менее, контроль только за стадом «А» позволял уже осуществлять практическую стандартную идентификацию основных структурных компонентов всего стада нерки р. Камчатка и использовать выводы на практике, как для регуляции промысла и расчета изъятия, так и для анализа межгодовых тенденций роста.





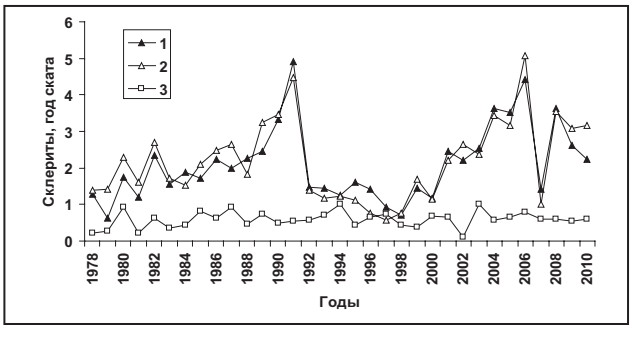
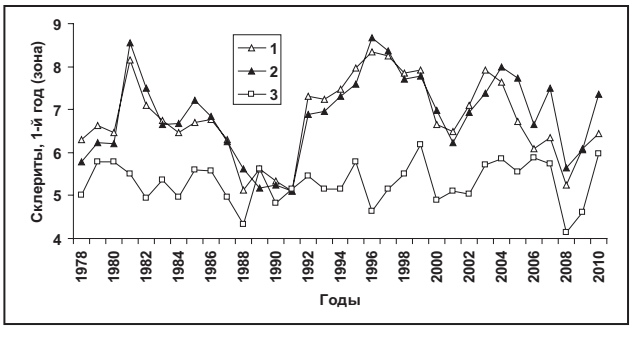
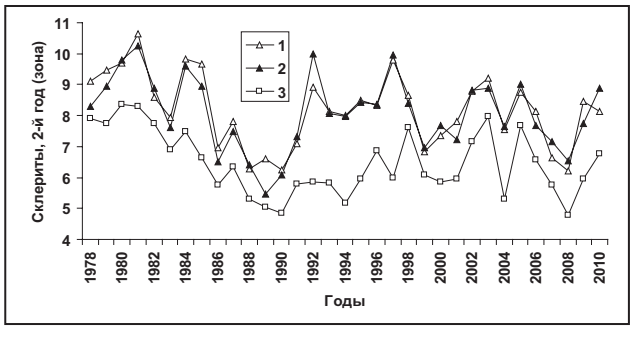


Рис. 81. *Количество склеритов в пресноводный период жизни в зонах роста чешуи половозрелой нерки возраста 2.3 стада «**А**» в уловах (1), стада «А» на нерестилищах оз. Азабачье (2) и стада «**Д**» возраста 2.3 (3) в уловах нерки р. Камчатка в 1978–2010 гг. (по стаду «**А**» материалы по ранней сезонной расе, по стаду «**Д**» – объединенные материалы по рыбам раннего и позднего хода)*





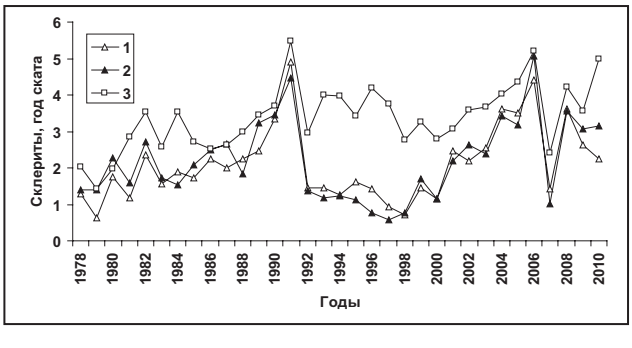


Рис. 82. *Количество склеритов в пресноводный период жизни в зонах роста чешуи половозрелой нерки возраста 2.3 стада «**А**» в уловах (1), стада «**А**» на нерестилищах оз. Азабачье (2) и группировки «**Е**» возраста 1.3 (3) в уловах нерки р. Камчатка в 1978–2010 гг. (все материалы по ранней сезонной расе)*

Среди рыб с двумя ЗСС в пресноводной зоне чешуи особи стада «А» от группировки «Е» отличаются наличием четкого первого годового кольца (первой ЗСС), которое у рыб группировки «Е» чаще нечеткое, т. к. не является годовым кольцом, а относится к дополнительному образованию. Фактически, в подавляющем большинстве случаев вся методика идентификации этих двух групп рыб сводится к простой процедуре определения пресноводного возраста по общепринятым методикам и выявлению дополнительных ЗСС на чешуе, не отражающих годовых ритмов роста (Мина, 1976; Бугаев, 1995а).

Из рис. 82 (год ската) видно, что в 1992–2000 гг. наблюдались значительные систематические различия в числе склеритов в год ската в море (количество в краевой зоне чешуи), что свидетельствует о задержке рыб группировки «Е» в озере и более раннем скате особей стада «А». Следует напомнить, что в 1995–1997 гг. численность подхода нерки стада «А» к устью р. Камчатка была исключительно велика и колебалась от 2504 до 3305 тыс. шт.

Такой численности стадо «А» не имело около 60 лет. Не исключено, что различия в сроках ската особей стада «А» и группировки «Е» в дальнейшем могут служить одним из индикаторов высокой численности нерки стада «А» в год нерестовой миграции.

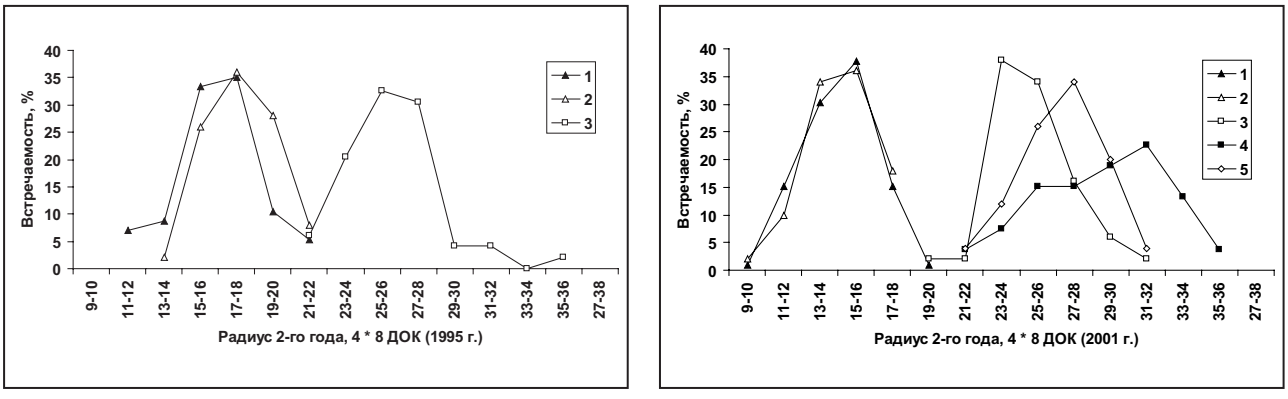


Рис. 83. *Распределение радиусов 2-го пресноводного года в зонах роста чешуи половозрелой нерки возраста 2.3 стада «**А**» на нерестилищах оз. Азабачье (1 – n = 57–106), стада «**А**» (2 – n = 50–50) и стада «**Д**» (3 – n = 49–50) в уловах нерки р. Камчатка в 1995 и 2001 гг. в делениях окуляр-микрометра – ДОК (МБС-1, объектив – 4, окуляр – 8), %. Дополнительно включены: радиусы 2-го пресноводного года чешуи нерки возраста 2.2–2.3 (без подразделения), собранные на нерестилищах оз. Двухюрточное в 1975 (4 – n = 53) и 1982 (5 – n = 50) гг. В случае стада «**А**» (с нерестилищ и из уловов) представлены материалы по ранней сезонной расе; стада «**Д**» из уловов – объединенные данные материалы по ранней и поздней сезонным расам.*

Возможности идентификации без ежегодного сбора реперных стад способствовало то, что нерка группировки «С», скатывающаяся сеголетками (рис. 67–1-2), хорошо выделяется по структуре чешуи (все исследователи нерки Канады, России, США и Японии выделяют особей возраста 0.1, 0.2, 0.3, 0.4 и 0.5 визуально).

Несмотря на то, что чешуя нерки на нерестилищах оз. Двухюрточное была взята только в 1975, 1982 гг., для нерки бассейна р. Камчатка (из-за исключительно больших годовых приростов) вопрос о недостоверности выделения рыб стада «Д» в уловах даже не может стоять, особенно скатившихся в море в возрасте 2+ и 3+ (их доля в стаде «Д» составляет порядка 90 %) (Бугаев, 1986, 1995a). Его особи, по сравнению со всеми остальными рыбами бассейна реки, выделяются большим количеством склеритов (более 10-11) во все годы роста до ската и отсутствием значительных приростов в год ската. Наиболее хорошо особи стада «Д» отличаются от стада «А» радиусами второго годового кольца (Бугаев, 1986, 1995a). В качестве примера таких различий приведены распределения по радиусам второго годового кольца в 1975, 1982, 1995, 2001 гг. (рис. 83).

Выделив в июньских уловах нерку стад «А», «Д» и группировку «С», можно считать всех оставшихся рыб практически принадлежащими к группировке «Е», т. к. по многолетним данным ранняя нерка составляет 93–96 % от всей численности этой группировки и мигрирует в основном в июне.

В июльских уловах ситуация несколько сложнее, т. к. стоит проблема разделения особей группировок «Е» и «В». Но здесь при идентификации особей поздней нерки группировки «Е» в каждый конкретный год мы относим к ней только тех рыб, которые имеют типичную структуру чешуи ранней нерки группировки «Е», т. к. еще на материалах 1978–1987 гг. было показано сходство структуры чешуи нерки группировки «Е», пойманной в июне и июле. В спорных случаях учитывается численность пропущенной на нерест поздней нерки группировки «Е» и группировки «В», относящейся к поздней форме. Выделив в промысловых уловах рыб стад «А», «Д» и группировок «С» и «Е», всех оставшихся рыб относим к группировке «В».

Возможность организации ежегодных сборов половозрелой нерки в бассейне р. Еловка (в месте слияния рр. Киревна и Еловка – у «Горбуна») позволит получать регулярные сборы материалов по группировке «Е», что будет способствовать повышению точности ее идентификации в уловах, а также даст возможность получать возрастной состав рыб стада «Д» и «ядра популяции» группировки «Е», прошедших на нерестилища, что необходимо для целей прогнозирования.

На рис. 84–86 в сравнительном аспекте показано количество склеритов в зонах роста пресноводной (центральной) части чешуи нерки группировок «В», «Е» и стада (группировки «Н») в 1978–2010 и 1978–1987 гг.

На рис. 87–91 графически показана межгодовая изменчивость структуры чешуи основных выделяемых стад и группировок нерки р. Камчатка в 1978–2010 гг.

Соотношение стад и группировок в уловах и на нерестилищах. В табл. 30–31 представлена встречаемость в уловах отдельных локальных стад и группировок в 1978–1984 и 1985–2010 гг. при подразделении на нерку раннего и позднего хода. Из этих таблиц видно, что соотношение некоторых выделяемых структурных компонентов может в отдельные годы очень сильно варьировать и практически никогда не остается постоянным (Bugaev, 1987b; Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2003c-d). Наиболее высокую встречаемость в уловах в 1985–2010 гг. в уловах имели рыбы стада «А», группировок «Е» и «С»; в отдельные годы низкой численности встречаемость особей стада «Д» также была значительной.

В табл. 32 представлено соотношение численности производителей нерки, отнерестившихся в бассейне р. Камчатка в 1970–1984, 1985–1999 и 2000–2010 гг., данные за 1957–1991 и 1985–2002 гг. были опубликованы ранее (Бугаев, 1995а; Бугаев и др., 2007а; и др.).

Данные с 1985 г. и по настоящее время соответствуют современному периоду динамики численности азиатской нерки в зависимости от численности горбуши (Бугаев, Дубынин, 2002; см. гл. 2 «Материалы и методы исследований»).

В связи с низкой численностью стада «К» и отсутствием авиаучетов в 1992–2010 гг. сведений по нему за эти годы в табл. 32 не приводим и в уловах его не идентифицируем.

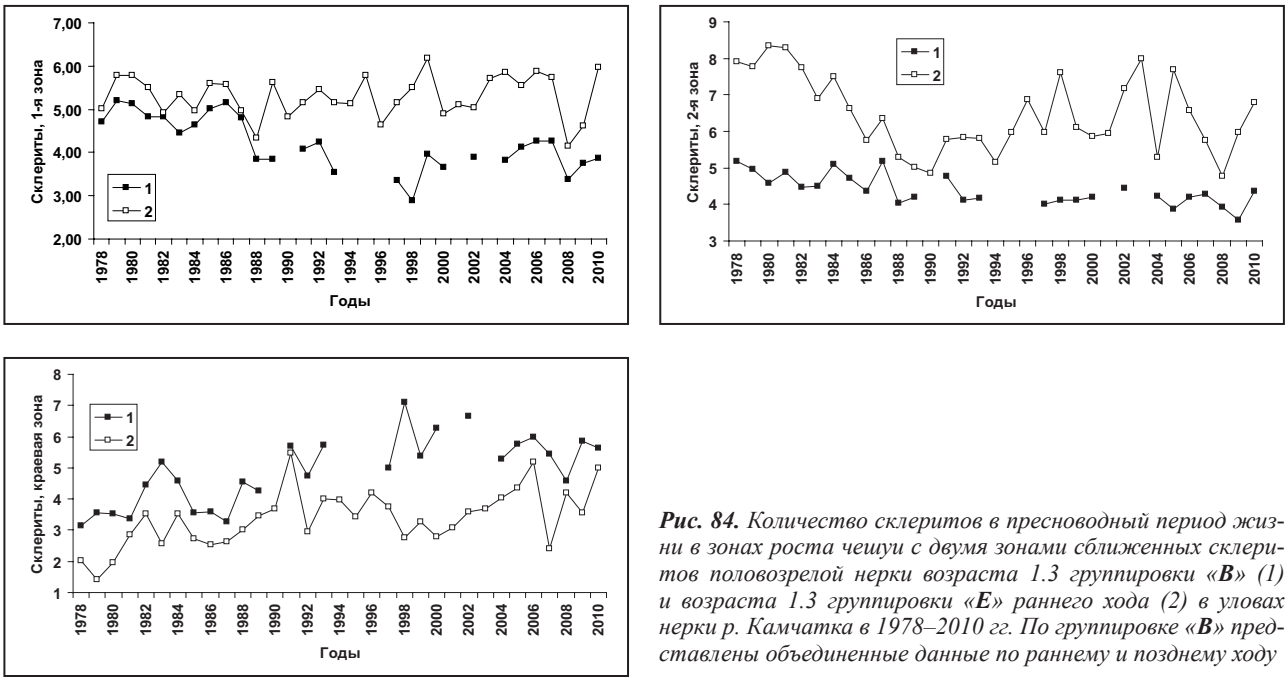


Рис. 84. *Количество склеритов в пресноводный период жизни в зонах роста чешуи с двумя зонами сближенных склеритов половозрелой нерки возраста 1.3 группировки «**В**» (1) и возраста 1.3 группировки «**Е**» раннего хода (2) в уловах нерки р. Камчатка в 1978–2010 гг. По группировке «**В**» представлены объединенные данные по раннему и позднему ходу*

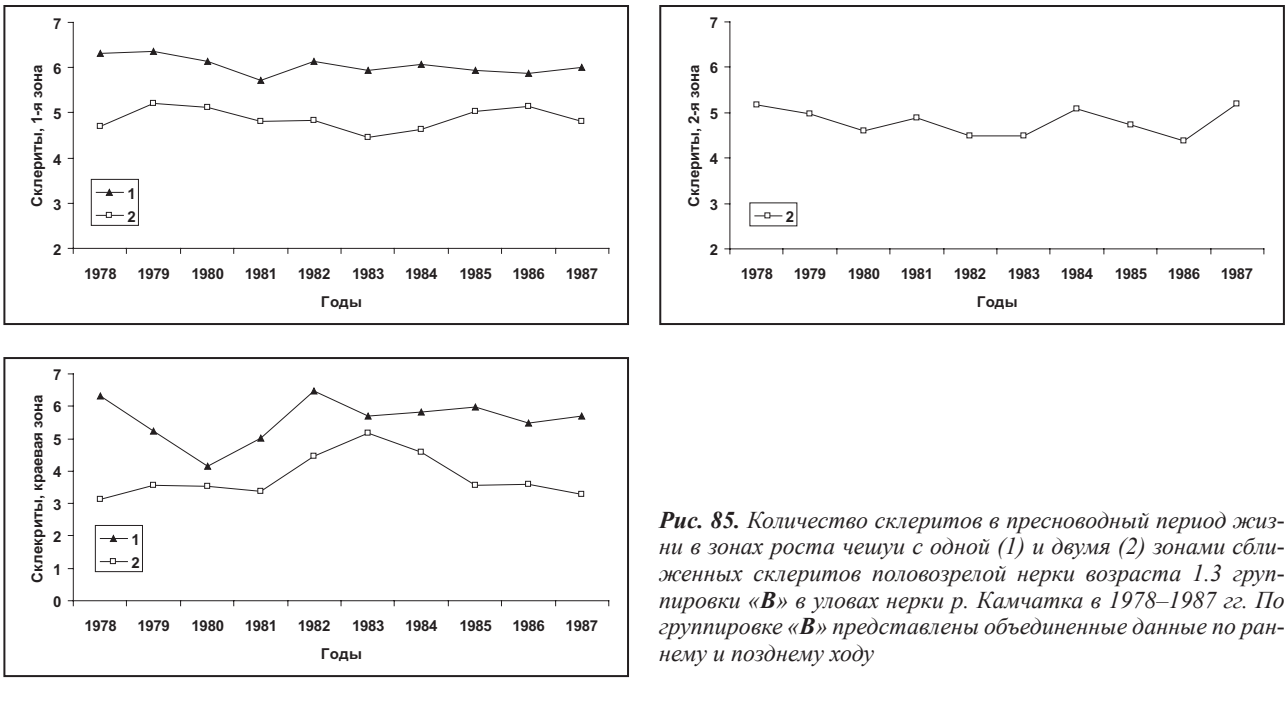
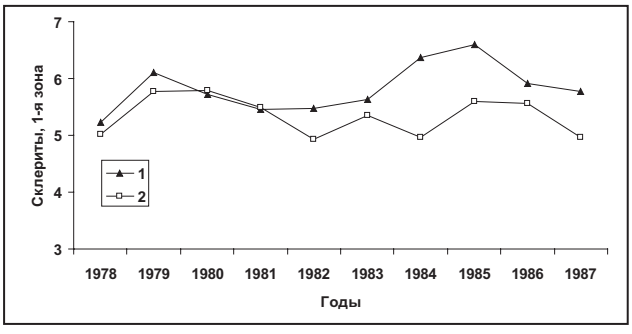
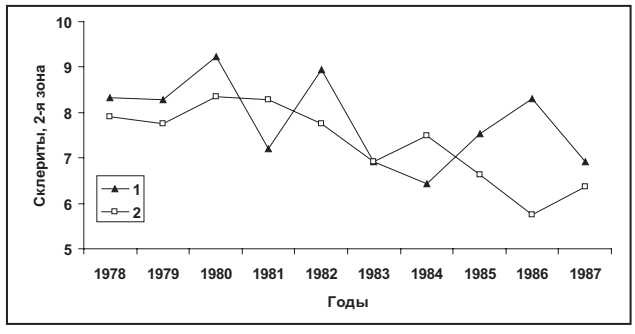


Рис. 85. *Количество склеритов в пресноводный период жизни в зонах роста чешуи с одной (1) и двумя (2) зонами сближенных склеритов половозрелой нерки возраста 1.3 группировки «**В**» в уловах нерки р. Камчатка в 1978–1987 гг. По группировке «**В**» представлены объединенные данные по раннему и позднему ходу*

В периоды 1970–1984, 1978–1984, 1985–1999 и 2000–2010 гг. (табл. 32) можно отметить существенные различия в структуре стада нерки р. Камчатка на нерестилищах. Так, в первом случае основу составляли особи группировки «Е» – 40,8 %, группировки «С» – 28,0 % и стада «А» – 16,4 %; во втором – стада «А» – 22,9 %, группировки «Е» – 48,0 % и группировки – «С» – 15,2 %; в третьем – стада «А» – 33,2 %, группировки «Е» – 25,7 % и группировки – «С» – 19,6 %; в четвертом – стада «А» – 21,0 %, группировки «Е» – 48,3 % и группировки – «С» – 8,8 %





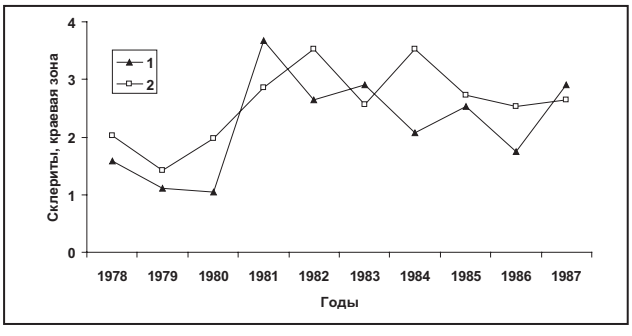


Рис. 86. *Количество склеритов в пресноводный (солоноватоводный) период жизни в зонах роста чешуи с двумя зонами сближенных склеритов половозрелой нерки возраста 1.3 стада и группировки «**Н**» (1) и возраста 1.3 группировки «**Е**» раннего хода (2) в уловах нерки р. Камчатка в 1978–1987 гг. По стаду и группировке «**Н**» представлены объединенные данные по раннему и позднему ходу*

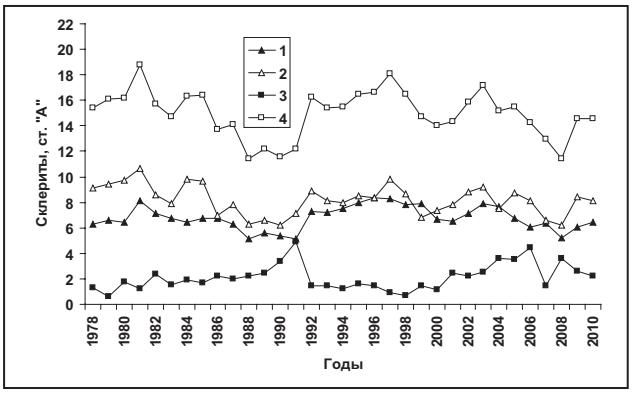


Рис. 87. *Количество склеритов в пресноводной зоне чешуи у ранней нерки стада «**А**» возраста 2.3 с двумя ЗСС (обе ЗСС имеют одинаковую четкость) в уловах в 1978–2010 гг.: 1 – первый год роста, 2 – второй год роста, 3 – краевая зона пресноводной части чешуи (год ската), 4 – первый + второй годы роста*

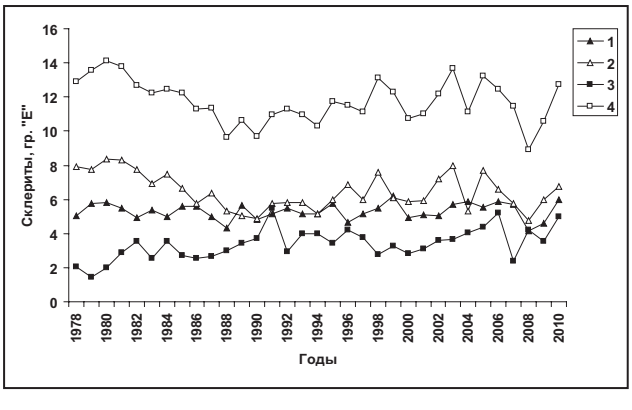


Рис. 88. *Количество склеритов в пресноводной зоне чешуи у ранней нерки группировки «**Е**» возраста 1.3 с двумя ЗСС (четкость первой ЗСС ниже, чем второй) в уловах в 1978–2010 гг.: 1 – первый год роста (до миграции в оз. Азабачье), 2 – первый год роста (после миграции в оз. Азабачье), 3 – краевая зона пресноводной части чешуи (год ската), 4 – первая + вторая зоны – прирост за первый год роста*

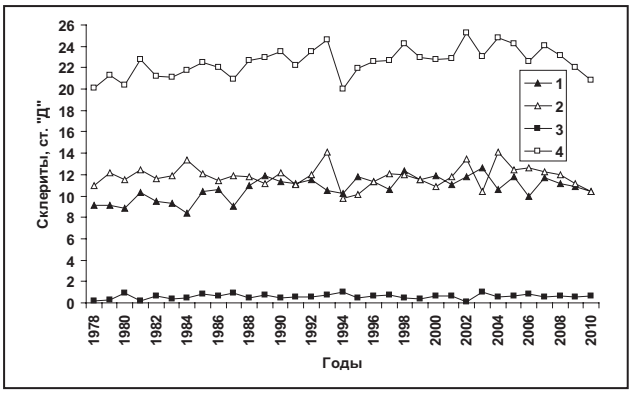


Рис. 89. *Количество склеритов в пресноводной зоне чешуи стада «**Д**» возраста 2.3 с двумя ЗСС (обе ЗСС имеют одинаковую четкость) в уловах в 1978–2010 гг.: 1 – первый год роста, 2 – второй год роста, 3 – краевая зона пресноводной части чешуи (год ската), 4 – первый + второй годы роста. Материалы по нерке раннего и позднего хода объединены*

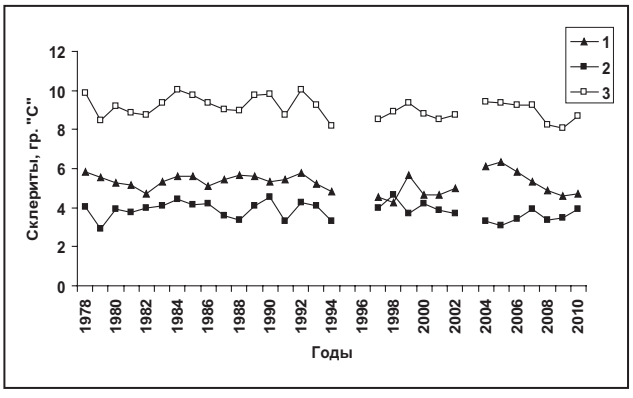


Рис. 90. *Количество склеритов в центральной части чешуи у нерки группировки «**С**» возраста 0.3 (с одной нечеткой ЗСС) в уловах в 1978–2010 гг.: 1 – первая зона роста, 2 – краевая зона центральной части, 3 – первая + краевая зоны роста. Материалы по нерке раннего и позднего хода объединены*

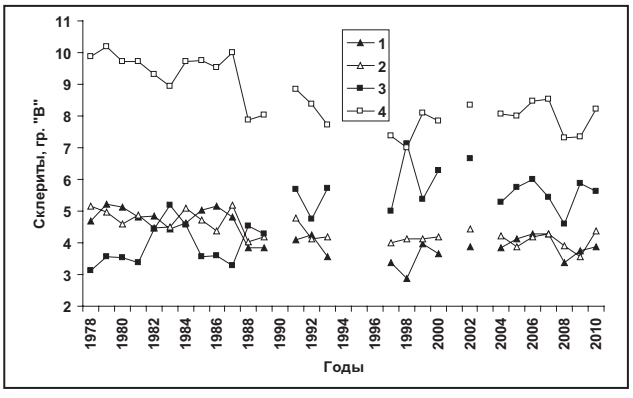


Рис. 91. *Количество склеритов в пресноводной зоне чешуи группировки «**В**» возраста 1.3 с двумя ЗСС (четкость ЗСС высокая) в уловах в 1978–2010 гг.: 1 – первый год роста (первая зона), 2 – первый год роста (вторая зона), 3 – краевая зона пресноводной части чешуи (год ската), 4 – первая + вторая зоны – прирост за первый год роста. Материалы по нерке раннего и позднего хода объединены*

Таблица 30. *Встречаемость и расчетная возрастная структура (Бугаев, 1982b, 1987) **особей раннего хода** локальных стад и группировок нерки р. Камчатка в уловах морских ставных неводов в 1978–1984, 1985–1999 и 2000–2010 гг. (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), %*

Годы	0.3	1.3			2.3		Число рыб
	С	В	Е	Н	А	Д	
1985	4,1	10,3	39,2	2,6	37,1	6,7	194
1986	12,0	10,9	26,1	3,6	26,6	20,8	192
1987	17,7	4,0	40,2	3,6	21,3	13,2	249
1988	22,1	3,1	29,5	6,3	23,2	15,8	95
1989	20,8	0,0	33,6	4,0	20,8	20,8	101
1990*	13,4	2,8	35,7	3,8	30,4	13,9	471
1991*	8,4	0,7	45,0	3,3	30,4	12,2	398
1992	12,1	1,6	26,1	2,8	51,0	6,4	249
1993	17,2	1,4	31,9	2,4	43,0	4,1	291
1994	16,7	4,2	33,3	2,1	42,7	1,0	96
1995	4,2	0	23,1	0,3	56,2	16,2	290
1996	5,8	1,6	31,3	0,8	52,3	8,2	243
1997	16,8	4,1	33,2	0	44,4	1,5	196
1998	9,5	5,4	29,9	3,2	47,9	4,1	465
1999	24,0	1,4	29,9	1,5	33,2	10,0	521
2000	24,2	6,1	31,2	2,1	32,6	3,8	475
2001	12,4	0,8	34,7	1,9	35,7	14,5	614
2002	9,7	2,0	39,6	1,0	45,4	2,3	394
2003	4,3	0,3	25,3	4,1	63,0	3,0	529
2004	5,0	2,1	28,8	3,7	53,2	7,2	426
2005	4,3	0,4	48,8	1,7	33,1	11,7	389
2006	8,7	–	64,1	1,6	18,1	7,5	516
2007	13,9	0,7	41,5	1,4	27,0	15,5	624
2008	5,9	0,7	59,9	1,5	23,7	8,3	648
2009	13,2	2,2	26,7	0,9	48,4	8,6	583
2010	6,4	0,8	42,5	1,5	43,7	5,1	521
1978–1984	9,9	6,2	51,8	2,4	25,7	4,0	–
1985–1999	14,1	3,7	31,3	2,6	38,4	9,9	–
2000–2010	9,8	1,5	40,3	1,9	38,5	8,0	–

Примечание. Данные с 1985 г. и по настоящее время соответствуют современному периоду динамики численности азиатской нерки в зависимости от численности горбуши (Бугаев, Дубынин, 2002; см. гл. 2 «Материалы и методы исследований»). * Выборки из уловов плавных сетей.

Таблица 31. *Встречаемость и расчетная возрастная структура (Бугаев, 1982b, 1987)* ***особей позднего хода*** *локальных стад и группировок нерки р. Камчатка в уловах морских ставных неводов в 1978–1984, 1985–1999 и 2000–2010 гг. (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), %*

Годы	0.3	1.3			2.3		Число рыб
	С	В	Е	Н	А	Д	
1985	2,5	27,4	17,3	4,6	41,1	7,1	197
1986	4,3	16,1	34,4	4,9	32,8	7,5	186
1987	9,8	18,3	24,2	1,7	32,8	13,2	235
1988	10,2	24,5	23,1	4,8	33,3	4,1	147
1989	12,1	26,6	19,6	7,0	25,6	9,1	199
1990	–	–	–	–	–	–	–
1991*	1,8	16,8	23,7	3,6	42,7	11,4	220
1992	6,1	6,1	18,4	1,0	68,4	0	98
1993	5,4	8,1	15,6	2,0	58,1	10,8	148
1994	8,3	9,7	25,5	3,4	49,7	3,4	145
1995	2,9	10,7	11,4	4,8	63,9	6,3	440
1996	3,2	6,4	23,3	0,5	60,2	6,4	533
1997	4,6	4,9	22,0	1,4	64,5	2,6	346
1998	7,3	10,7	19,6	5,7	53,7	3,0	439
1999	24,9	19,7	16,5	3,5	33,6	1,8	345
2000	6,8	24,4	19,0	1,6	44,5	3,7	512
2001	6,3	8,7	33,9	2,1	47,4	1,6	378
2002	2,6	6,1	18,1	3,6	67,9	1,7	586
2003	4,4	7,9	18,2	3,1	66,4	–	239
2004	1,5	8,5	32,8	3,6	37,9	15,7	446
2005	3,1	12,6	20,3	1,3	54,9	7,8	331
2006	9,5	6,3	46,1	2,0	27,3	8,8	396
2007	6,3	3,6	12,7	3,1	61,6	12,7	427
2008	6,8	4,7	33,1	1,5	30,2	23,7	307
2009	7,7	10,2	26,9	2,3	40,9	12,0	326
2010	6,5	9,6	14,4	1,8	56,2	11,5	380
1978–1984	9,9	6,2	51,8	2,4	25,7	4,0	–
1985–1999	7,8	14,6	20,8	3,5	47,5	5,8	–
2000–2010	5,6	9,3	25	2,4	48,7	9,0	–

Примечание. Данные с 1985 г. и по настоящее время соответствуют современному периоду динамики численности азиатской нерки в зависимости от численности горбуши (Бугаев, Дубынин, 2002; см. глава 2 «Материалы и методы исследований»). * Выборка из уловов плавных сетей.

Таблица 32. *Соотношение численности и расчетная возрастная структура (Бугаев, 1982b, 1987)* ***отнерестившихся производителей*** *локальных стад и группировок нерки второго порядка в бассейне р. Камчатка в 1970–1984, 1978–1984, 1985–1999 и 2000–2010 гг. (по: Бугаев, 1995а; Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), %*

Годы нереста	0.3	1.3				2.3	
	С	В	Е*	Н**	К	А	Д
1978	11,4	3,3	65,0	6,3(0,6)	0,1	9,0	4,9
1979	16,3	4,9	48,2	4,9(0,6)	0,3	21,3	4,1
1980	10,4	5,4	56,4	5,5(0,5)	0,2	17,1	5,0
1981	18,1	6,1	45,2	4,7(0,5)	0,3	20,8	4,8
1982	15,2	5,6	44,6	4,7(0,9)	0,2	26,3	3,4
1983	18,4	4,6	36,6	3,5(0,4)	0,1	33,6	3,2
1984	16,4	4,4	40,0	3,9(0,2)	0,1	32,0	3,2
1985	13,2	8,9	24,4	2,6(0,3)	0,1	38,4	12,4
1986	22,9	16,7	18,1	2,9(1,3)	0,1	25,9	13,4
1987	31,8	4,9	22,0	2,6(0,7)	0,2	28,6	9,9
1988	34,5	20,1	19,8	2,7(1,0)	0,4	15,7	6,8
1989	31,9	8,9	23,6	3,6(1,4)	0,2	14,1	17,7
1990	31,9	13,3	28,3	3,3(0,8)	0,1	13,1	10,0
1991	15,3	13,3	33,7	4,0(1,0)	0,3	23,4	10,0
1992	10,0	5,2	14,4	2,3(1,0)	н.д.	57,3	10,8
1993	20,4	2,7	20,2	2,0(0,2)	н.д.	39,9	14,8
1994	20,5	4,1	16,2	1,6(0,2)	н.д.	48,6	9,0
1995	7,5	4,0	25,1	2,6(0,4)	н.д.	48,7	12,1
1996	8,5	1,5	33,2	3,5(0,6)	н.д.	41,3	12,0
1997	11,3	2,4	22,8	2,3(0,3)	н.д.	54,6	6,6
1998	16,4	4,1	41,0	3,6(+)	н.д.	29,4	5,5
1999	18,2	4,7	42,9	3,7(+)	н.д.	18,8	11,7
2000	15,2	4,3	53,6	5,1(+)	н.д.	14,1	7,7

Годы нереста	0.3	1.3				2.3	
	С	В	Е*	Н**	К	А	Д
2001	4,8	2,7	51,0	4,5(+)	н.д.	22,7	14,3
2002	6,8	2,1	35,2	2,9(+)	н.д.	42,8	10,2
2003	3,8	1,3	57,5	5,1(+)	н.д.	30,1	2,2
2004	4,3	3,6	31,2	2,9(+)	н.д.	31,2	26,8
2005	2,6	1,7	45,5	4,3(+)	н.д.	18,5	27,4
2006	7,6	3,7	57,0	4,9(+)	н.д.	16,4	10,4
2007	19,9	0,1	55,3	5,1(+)	н.д.	6,7	12,7
2008	9,1	1,8	66,5	5,8(+)	н.д.	3,2	13,6
2009	14,4	7,6	33,7	2,9(н.д.)	н.д.	20,5	20,9
2010	8,4	1,7	44,9	3,9(+)	н.д.	25,0	16,1
1970–1984	28,0	4,9	40,8	4,4(0,8)	0,2	16,4	5,3
1978–1984	15,2	4,8	48,0	4,8(0,5)	0,2	22,9	4,1
1985–1999	19,6	7,7	25,7	2,9(0,6)	н.д.	33,2	10,8
2000–2010	8,8	2,8	48,3	4,3(+)	н.д.	21,0	14,8

Примечание. * – Особи группировки «Н» сюда не входят; ** – численность нерки стада «Н» и группировки «Н» объединены (в скобках показана доля стада «Н»); н. д. – нет данных. При расчетах принято, что нерка группировки «Н» составляет 8,0 % от численности группировки «Е». Знак «+» – менее 0,1 %. Среднее значение за период 1985–1999 гг. в сумме не составляют 100 %, т. к. не было данных по стаду «К» в 1992–1999 гг.

6.2.2. Анадромная миграция

Нерка р. Камчатка созревает в массе в возрасте 1.3 и 2.3, реже 0.3, 0.4, 1.4 и 1.2 (Бугаев, 1987, 1991b, 1992a, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; и др.). До захода в реки она подвергается вылову дрифтерным промыслом (Бугаев А., 2003a-e, 2005, 2007), который с 1992 г. и по настоящее время базируется в экономической зоне РФ (Курмазов, 2001, 2006; Синяков, 2005, 2008). Без всякого сомнения (Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев А., 2003a-d, 2005, 2007), дрифтерный промысел, особенно в некоторые годы с большими объемами вылова, крайне отрицательно сказывается на численности подходов нерки к устью р. Камчатка.

Как свидетельствует статистика вылова (в тоннах, в штуках), особенность ситуации с переходом дрифтерного промысла в экономическую зону РФ (с 1992 г. и по настоящее время) заключается в том, что применяемые промысловые «рабочие сети» в период промысла ежегодно отбирают большое количество наиболее крупных половозрелых особей нерки со средней массой тела 2,8–3,0 кг (крупные рыбы имеют большую стоимость на международном рынке), а к устью р. Камчатка в основном подходят рыбы со средней массой 2,3–2,6 (в среднем – 2,5) кг (Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2007a, 2010a). Такая высокая селективность промысла должна отрицательно сказываться на уровне воспроизводства нерки р. Камчатка, как это отражается на стадах нерки Северной Америки (Ricker, 1969), но применительно к нерке данной реки этот фактор пока не поддается количественному выражению с целью оценки ущерба от селективности промысла.

Например (по данным КамчатНИРО), средняя масса одной особи нерки в дрифтерных уловах в 2000–2004 гг. была равной, соответственно, 2,67, 2,76, 2,80, 2,90, 2,90 кг (среднее по российским и японским уловам по всем районам промысла, включая и неполовозрелых рыб).

В отношении нерки р. Камчатка можно только предполагать, что современный дрифтерный промысел в экономической зоне РФ, изымающий наиболее крупных половозрелых рыб, наносит наибольший вред нерке из притоков р. Камчатка (группировки «С», «В», «Е», «Н» и стадо «Н»), чем из оз. Азабачье и Двухюрточное (стада «А», «Д»). Особи первых (особенно самцы) в целом имеют несколько большие размеры, массу тела, а самки – большую плодовитость, чем рыбы самого многочисленного стада «А» и, в меньшей степени, менее многочисленного стада «Д» (Бугаев, 1995a – с. 384–387, 410). Не с этим ли, помимо браконьерства, в известной мере частично связано общее снижение численности подходов (и заполнения нерестилищ) речных стад в бассейне р. Камчатка и увеличение численности рыб озерных стад «А» и «Д», наблюдающееся в 1990–2000–2010 гг.

По многолетним наблюдениям сотрудников КамчатНИРО, подобным же образом действует и специализированный речной промысел чавычи р. Камчатка в конце мая – июне (применяются сети 90–110 мм), когда также вылавливаются наиболее крупные особи нерки (Бугаев, 1995a). Но масштабы и объемы этого местного селективного промысла нерки, вероятно, несравнимы с тем, что происходит в экономической зоне РФ при дрифтерном лове с массовым применением рабочих стандартных крупноячеистых сетей.

По наблюдениям сотрудников КамчатНИРО, в р. Камчатка отдельные экземпляры нерки заходят с конца второй декады мая, интенсивный ход начинается с начала второй декады июня и продолжается до начала июля. В уловах нерка стабильно встречается до конца июля – начала августа, а позже (до начала сентября) вылавливаются только отдельные экземпляры.

Промышленный береговой и речной лов нерки р. Камчатка многие десятилетия обычно начинался с конца мая (в настоящее время – позже) и заканчивался в конце первой декады августа. В связи с низкой численностью чавычи с середины 1990-х гг. и до 2009 г. открытие лова нерки приходилось уже на 5–8 (и даже 11) июня. Но с 2010–2011 гг. промысел вновь стал начинаться 1–2 июня. Массовый лов обычно наблюдается во второй декаде

июня. По срокам вылова нерка р. Камчатка подразделяется на рыб раннего (май-июнь) и позднего (июль-август) хода (Бугаев, 1983, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; и др.), что в общем соответствует ходу особей ранней и поздней сезонных рас. Хотя, следует заметить, что в первой декаде июля рыбы ранней расы в уловах еще довольно многочисленны и могут составлять до 20–30 %.

Динамика вылова нерки р. Камчатка ставными неводами за 1978–1999 гг. опубликована ранее (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002); в 1990–1991 гг. в Камчатском заливе по рекомендации КамчатНИРО из-за ожидаемой низкой численности нерки невода не устанавливали.

Проведенные исследования показали (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002), что если в 1978–1984 гг. промысел ставными неводами в июле в среднем давал 21,1 % (n = 7), то в 1985–1999 гг. – в среднем 40,4 % (n = 13). Это свидетельствует о его сдвиге на более поздние сроки. Последнее связано с тем, что (особенно начиная с 1995 г.) в бассейне реки значительно возросла численность нерки, занимающей по срокам нереста промежуточное положение между типичной ранней и типичной поздней формами, но больше тяготеющей к ранней форме. Так, например, в бассейне оз. Азабачье особи этой группы рыб мечут икру во вторую смену в местах нереста типичной ранней формы, но идут на нерест и добываются промыслом частично с неркой позднего хода, т. е. в конце июня – первой декаде июля. При этом проведенный анализ показал, что начало массового промысла нерки р. Камчатка не имеет заметных различий между периодами 1978–1984 и 1985–1999 гг. и в среднем приходится на начало второй декады июня (Бугаев, Дубынин, 2002).

В табл. 33 представлена суммарная (ставными неводами и плавными сетями) динамика вылова нерки р. Камчатка в 1996–2003 гг., а далее в табл. 102 – за 2004–2010 гг.

В современной ситуации интенсивного промысла нерки р. Камчатка (Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2010а) задержка начала промысла на несколько дней не может оказать отрицательного влияния на результаты пропуска. Но если промысел будет начинаться после 7-8 июня и позже (в 2002 г. он начался в ночь с 10 на 11 июня), могут возникнуть ситуации, когда значительная часть предназначенной и планируемой к вылову рыбы может миновать зону промышленного вылова и пройти на нерестилища. Массовый заход нерки в реку обычно начинается 10-11 июня (Бугаев, 1995а). Промысел в последние годы ориентирован на вылов преимущественно ставными неводами в Камчатском заливе и, в случае большого прохода рыбы в реку, существующий ныне речной сетной промысел может просто не справиться с необходимыми объемами вылова (Бугаев, 2010а).

Таблица 33. *Суммарная (ставными неводами и плавными сетями) динамика вылова нерки р. Камчатка в 1996–2003 гг. (по пятидневкам), %*

Даты	1996*	1997*	1998*	1999*	2000**	2001**	2002**	2003**
26–31.05	–	–	–	–	–	–	–	–
01–05.06	–	0,5	–	–	–	–	–	–
06–10.06	–	3,7	12,5	3,1	–	–	–	7,86
11–15.06	8,5	13,1	17,9	11,8	27,53	30,99	22,57	22,21
16–20.06	4,7	21,6	10,7	18,3	16,99	15,02	21,25	27,60
21–25.06	12,9	9,0	13,6	7,1	4,84	17,09	9,53	6,73
26–30.06	18,6	4,3	6,7	10,3	8,25	15,61	0,93	5,75
01–05.07	5,6	12,8	10,0	11,4	5,93	3,78	12,82	0,74
06–10.07	8,9	15,6	13,1	6,7	16,23	1,82	5,04	2,94
11–15.07	27,1	12,4	7,9	4,8	10,72	3,64	8,40	1,50
16–20.07	9,6	1,4	4,2	14,4	6,17	1,73	6,27	2,89
21–25.07	3,6	4,3	2,2	8,7	+	2,55	4,69	7,25
26–31.07	0,2	0,1	1,1	2,9	1,68	4,42	1,59	11,94
01–05.08	0,3	1,2	–	0,4	0,03	1,63	4,47	1,76
0.6–10.08	–	–	–	0,1	0,22	1,05	0,90	0,41
11–15.08	–	–	0,1	–	0,40	0,30	0,81	0,17
16–20.08	–	–	–	–	0,30	0,06	0,11	0,17
21–25.08	–	–	–	–	0,37	0,02	0,10	0,05
26–31.08	–	–	–	–	0,11	+	1,47	0,03
01–05.09	–	–	–	–	0,04	0,29	–	+
06–10.09	–	–	–	–	0,06	–	0,02	–
11–15.09	–	–	–	–	0,13	–	0,03	–
Река, %	32,50	25,04	22,50	18,54	24,58	12,66	14,18	10,18
Море, %	67,50	74,96	77,50	81,46	75,42	87,34	85,82	89.82
Вылов, т	6 038**	4 277**	4 229**	5 536**	4 979**	4 020**	2 536**	3 653**

Примечание. По многолетним наблюдениям, суммарные данные о ежедневной статистике вылова нерки по ставным неводам обычно на 10–15 % меньше, чем представляемые официальные суммарные сведения по вылову ставными неводами в конце путины. Динамика вылова нерки по пятидневкам за 1992–2006 гг. представлена в опубликованных ранее работах (Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007а; Бугаев, 2010а). Знак «+» – менее 0,01 %. Промысел в 2000 г. начался 6 июня, 2001 г. – 7 июня, 2002 г. – 11 июня, 2003 г. – 6 июня. Первые статистические данные в 2000–2002 гг. появились, начиная с 15 июня. * – Вылов только ставными неводами; ** – Суммарный вылов ставными неводами в Камчатском заливе и плавными сетями в реке.

Проведенные ранее попытки (Бугаев, 1995а) выявить отдельные факторы, влияющие на этот процесс, были неудачны. Позже (Бугаев, Дубынин, 2002) для сравнения межгодовых различий в динамике хода нерки р. Кам-

чатка был применен специальный показатель – дата, на которую по нарастающей ежедневных уловов приходится 50 % вылова за сезон промысла (нерестовой миграции). Этот показатель в известной мере характеризует межгодовую динамику хода (табл. 34).

В программе «STATISTICA» пошаговым регрессионным методом включения на материалах 1978–1999 гг. рассчитаны коэффициенты множественной регрессии – R (Боровиков, Боровиков, 1998) между значениями дат достижения 50 % вылова нерки и факторами среды, численности рыб и популяционной структуры (Бугаев, Дубынин, 2002).

Как показал множественный регрессионный анализ, на динамику хода нерки р. Камчатка существенное влияние оказывает популяционная структура, состоящая из ряда стад и группировок нерки 2-го порядка, а также другие факторы (например, число штормовых дней). К сожалению, на динамику вылова нерки р. Камчатка влияет и несовершенство юридической базы РФ, когда из-за несовершенного закона о рыболовстве, в разгар хода нерки происходили остановки промысла (Бугаев, 2005а). В итоге, **для нерки р. Камчатка пока не найдено удовлетворительных связей между мощностью подходов и датами достижения 50 % вылова**.

Таблица 34. *Даты суммарного вылова за путину 50 % нерки р. Камчатка морскими ставными неводами и плавными сетями в реке в 1978–2010 гг.*

Годы	Дата	Годы	Дата	Годы	Дата	Годы	Дата
1978	14 июня	1986	19 июня	1994	18 июня	2002	23 июня
1979	15 июня	1987	19 июня	1995	16 июня	2003	19 июня
1980	23 июня	1988	02 июля	1996	27 июня	2004	20 июня
1981	15 июня	1989	25 июня	1997	18 июня	2005	22 июня
1982	12 июня	1990	20 июня	1998	22 июня	2006	20 июня
1983	18 июня	1991	17 июня	1999	28 июня	2007	27 июня
1984	15 июня	1992	17 июня	2000	26 июня	2008	22 июня
1985	19 июня	1993	19 июня	2001	22 июня	2009	22 июня

Примечание. В 2010 г. – 24 июня.

Нерка заходит в р. Камчатка в основном в III и III–IV стадии зрелости (средние коэффициенты зрелости самцов в разные годы 3,51–3,76 %, самок – 8,38–9,14 %), но особи, мигрирующие в начале июля до начала массового хода (особенно в отдельные, более теплые годы), могут иметь более развитые половые продукты, а у некоторых из них уже при заходе в реку могут быть заметны даже брачные изменения, выражающиеся в изменении окраски и экстерьера рыб.

6.2.3. Биологическая характеристика половозрелых рыб

Возрастная структура. Первые данные о возрастном составе нерки р. Камчатка приведены М. П. Сомовым (1930), который показал, что в 1925–1928 гг. у нерки этой реки преобладали 5-летние (4+ – 64,4–66,0 %) и 6-летние рыбы (5+ – 25,0–26,0 %), а в 1929 г. – 6-летние рыбы (5+ – 71,4 %).

Позднее И. И. Лагунов (1940) в уловах 1937–1938 гг. выделил 12 возрастных групп, различающихся по общему возрасту и соотношению продолжительности пресноводного и морского периодов жизни. Основную долю составляли рыбы в возрасте 1.3 (51,9–79,4 %) и 0.3 (7,4–18,1 %).

Далее совершила методическую ошибку Ф. В. Крогиус (1970), которая на основании анализа структуры чешуи молоди нерки из некоторых водоемов бассейна р. Камчатка пришла к выводу, что рыбы, которых ранее считали возвратом от покатников-сеголетков (Лагунов, 1940; Бирман, 1967), являются возвратом от покатников-годовиков, скатившихся в море еще до образования годового кольца. Исходя из этого, она выделила у нерки р. Камчатка 7 возрастных групп, среди которых преобладали рыбы в возрасте 1.3 и 2.3 и полностью отсутствовали возвраты от ската сеголетками.

При анализе материалов за 1937–1975 гг. из береговых уловов нерки р. Камчатка Н. А. Симонова (1978) по методике Ф. В. Крогиус (1970) выделила также 7 возрастных групп, в которых отсутствовали рыбы, вернувшиеся от ската сеголетками.

В 1978–1983 гг. В. Ф. Бугаевым (1983, 1987, 1995а) была проведена ревизия возраста нерки р. Камчатка, которая возродила определение особей-сеголетков (Лагунов, 1940; Бирман, 1967), а также изменила традиционный подход к определению возраста нерки этой реки. Новизна заключалась в том, что было доказано формирование дополнительной зоны сближенных склеритов (ЗСС) у рыб группировки «Е», которые, имея реальный пресноводный возраст 1+ (рис. 69-2 и 70-2), из-за наличия дополнительной ЗСС внешне, особенно в отдельные годы, очень сильно напоминали особей с пресноводным возрастом 2+ из оз. Азабачье (рис. 69-1 и 70-1). При определении возраста нерки было рекомендовано (Бугаев, 1983, 1995а): в начале по методике идентификации локальных стад и группировок нерки 2-го порядка (Бугаев, 1986) определить вероятное стадо или группировку, к которой принадлежит рассматриваемая рыба, а уж только потом давать заключение о ее возрасте.

В настоящее время КамчатНИРО располагает данными о возрастном составе нерки р. Камчатка, начиная только с 1978 г. (Бугаев, 1987, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2007а; Антонов и др., 2007а) и по

настоящее время. Материалы о возрастном составе за предыдущие годы не рассматриваются в связи с тем, что в них не указаны орудие и место лова. А это является принципиальным для нерки р. Камчатка, у которой возрастной состав уловов половозрелых рыб из плавных сетей и ставных неводов значительно различается. В качестве стандарта приняты материалы, собранные из ставных неводов (Бугаев, 1983, 1987, 1995а).

У половозрелой нерки р. Камчатка в настоящее время отмечено 19 возрастных групп (табл. 35). Наиболее часто встречаются особи в возрасте 1.3 и 2.3, реже 0.3 и 2.2.

Установлено (Бугаев, 1983, 1987, 1995а), что на возрастной состав нерки р. Камчатка прежде всего оказывает влияние соотношение в общем ходе и на нерестилищах численности особей отдельных локальных стад и группировок нерки второго порядка, в ряде случаев имеющих различный возраст, что хорошо иллюстрируют данные табл. 30–32.

Таблица 35. *Возрастной состав нерки р. Камчатка из уловов морских ставных неводов в 1978–2010 гг. (по периодам), %*

Годы	0.2	0.3	0.4	0.5	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	3.2	3.3	3.4	4.2	4.3	Всего, %
Ранний ход																				
1978–1984	0,2	7,5	2,6	–	–	4,8	52,5	2,9	+	0,3	4,9	23,5	0,7	–	–	0,1	–	–	–	100
1985–1991	0,2	10,6	4,4	–	–	1,0	37,0	4,3	–	–	2,7	35,7	3,6	–	–	0,4	0,1	–	–	100
1992–1999	0,1	10,9	2,3	–	–	1,5	29,5	2,8	+	–	4,7	44,0	3,3	–	0,2	0,6	0,1	–	–	100
2000–2010	1,5	6,0	3,9	+	+	3,1	35,7	6,0	+	+	6,2	31,7	6,4	+	0,1	0,6	0,2	–	–	100
Поздний ход																				
1978–1984	0,1	9,2	3,2	0,1	4,9	53,4	2,0	–	0,3	4,6	21,1	0,7	–	+	0,4	–	+	–	–	100
1985–1991	0,2	7,0	1,6	–	–	3,5	42,5	2,9	–	–	5,1	31,5	4,7	–	0,2	0,6	0,1	–	0,1	100
1992–1999	0,3	6,7	0,9	–	–	3,3	26,2	1,6	–	–	7,0	47,8	4,2	–	0,5	1,5	–	–	–	100
2000–2010	0,4	4,2	1,1	–	+	6,7	30,1	2,4	–	0,2	15,6	31,6	6,6	–	0,2	0,7	0,2	+	–	100

Примечание. Знак «+» – менее 0,1 %. Выборки из речных уловов плавных сетей за 1990–1991 гг. при расчете не использовали, т. к. в эти годы ставные невода не устанавливали.

Таблица 36. *Средняя длина тела нерки р. Камчатка (наиболее многочисленных возрастных групп) из уловов морских ставных неводов в 1978–2010 гг. (по периодам), см*

Годы	0.3		0.4		1.2		1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		3.3		Все возраста	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Ранний ход																				
1978–1984	60,41	55,62	61,33	59,74	47,22	49,10	60,00	55,57	62,39	58,53	46,96	50,92	59,39	54,82	64,25	57,50	–	57,75	57,57	55,50
1985–1991	62,79	57,78	67,62	61,98	45,04	53,33	62,47	58,16	67,15	60,75	49,81	51,50	61,75	57,66	67,74	59,83	–	59,67	61,88	58,29
1992–1999	62,53	58,04	67,08	60,95	47,33	56,15	61,69	58,04	63,39	59,98	49,81	52,24	62,25	57,72	66,24	59,22	59,40	59,38	60,86	58,01
2000–2010	59,96	55,43	63,96	59,04	46,59	50,72	59,56	55,50	64,31	58,68	47,57	50,20	59,29	55,05	62,95	57,66	59,61	55,29	58,27	55,78
Поздний ход																				
1978–1984	63,07	57,84	67,50	61,94	49,48	50,41	61,96	57,94	66,94	61,02	53,16	53,07	62,82	58,36	58,00	62,17	–	59,25	60,34	57,66
1985–1991	64,57	60,45	72,25	61,98	50,20	51,61	64,34	59,83	69,99	63,25	55,39	54,98	64,67	60,60	70,08	63,93	63,50	55,00	63,56	60,45
1992–1999	62,76	59,15	66,64	61,85	51,15	52,62	63,17	58,64	65,45	61,32	52,93	53,86	63,78	59,51	68,53	62,14	66,25	60,22	62,09	58,92
2000–2010	60,90	56,94	66,48	60,19	48,82	50,26	60,05	56,60	63,59	60,03	50,05	50,98	60,50	57,25	65,23	59,85	60,89	58,11	56,87	56,72

Примечание. Выборки из речных уловов плавных сетей за 1990–1991 гг. при расчете не использовали, т. к. в эти годы ставные невода не устанавливали.

Таблица 37. *Средняя масса тела нерки р. Камчатка наиболее многочисленных возрастных групп из уловов морских ставных неводов в 1978–2010 гг. (по периодам), кг*

Годы	0.3		0.4		1.2		1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		3.3		Все возраста	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Ранний ход																				
1978–1984	2,84	2,22	3,16	2,79	1,22	1,54	2,81	2,20	3,19	2,57	1,25	1,62	2,63	2,02	3,46	2,28	–	2,47	2,51	2,18
1985–1991	2,92	2,22	3,49	2,64	1,09	1,65	2,88	2,31	3,92	2,54	1,39	1,60	2,67	2,15	3,47	2,38	–	2,25	2,78	2,27
1992–1999	2,82	2,25	3,53	2,73	1,19	1,88	2,71	2,17	2,90	2,42	1,35	1,48	2,72	2,15	3,33	2,30	2,34	2,30	2,60	2,19
2000–2010	2,83	2,21	3,42	2,66	1,30	1,68	2,76	2,18	3,44	2,59	1,36	1,57	2,65	2,09	3,21	2,42	2,65	2,18	2,61	2,21
Поздний ход																				
1978–1984	3,20	2,37	4,38	3,11	1,47	1,69	3,01	2,41	3,77	2,85	1,95	1,84	3,18	2,45	1,98	2,90	–	2,71	2,87	2,39
1985–1991	3,20	2,38	3,66	2,65	1,30	1,43	3,13	2,45	3,81	2,80	2,01	1,75	3,09	2,48	3,86	3,01	2,70	2,32	3,02	2,51
1992–1999	2,95	2,45	3,53	2,86	1,59	1,70	3,01	2,36	3,46	2,69	1,77	1,79	3,05	2,46	3,79	2,88	3,51	2,44	2,89	2,40
2000–2010	3,00	2,42	3,96	2,82	1,49	1,60	2,87	2,35	3,42	2,88	1,62	1,70	2,90	2,44	3,66	2,78	2,95	2,45	2,48	2,38

Примечание. Выборки из речных уловов плавных сетей за 1990–1991 гг. при расчете не использовали, т. к. в эти годы ставные невода не устанавливали.

Таблица 38. *Коэффициенты зрелости нерки р. Камчатка наиболее многочисленных возрастных групп из уловов морских ставных неводов в 1978–2010 гг. (по периодам), %*

Годы	0.3		0.4		1.2		1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		3.3		Все возраста	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Ранний ход																				
1978–1984	3,25	8,55	2,99	8,41	5,37	7,99	3,06	8,35	3,09	9,12	5,06	8,03	3,03	7,95	3,90	8,64	–	8,46	3,52	8,38
1985–1991	3,95	8,84	3,00	9,86	6,54	10,57	3,55	9,22	3,17	9,00	5,76	7,45	3,75	9,05	3,53	11,36	3,90	9,52	3,81	9,23
1992–1999	3,68	8,72	4,76	10,03	5,41	7,57	3,53	8,36	3,94	9,12	4,66	7,80	3,56	8,98	3,06	8,70	6,21	9,17	3,72	8,81
2000–2010	3,18	8,26	2,82	8,91	4,28	6,36	5,21	8,13	2,81	8,59	4,52	7,29	3,11	8,35	2,77	8,93	3,10	8,27	3,26	8,30
Поздний ход																				
1978–1984	3,01	9,71	2,60	8,27	4,92	8,67	3,11	8,14	3,41	9,75	4,03	6,94	3,04	8,51	4,04	6,61	–	4,84	3,34	7,50
1985–1991	4,06	8,45	2,08	11,48	5,27	7,60	3,77	8,88	3,88	9,80	3,27	6,77	3,40	8,43	3,09	9,47	3,81	11,23	3,65	8,70
1992–1999	3,42	8,36	3,13	10,26	5,14	7,73	3,08	8,66	3,07	9,58	4,14	7,43	3,15	8,40	2,81	7,69	2,77	9,05	3,28	8,37
2000–2010	2,99	8,27	2,86	8,64	3,61	7,53	2,70	7,79	2,57	7,80	4,21	6,45	2,93	7,62	2,82	7,75	2,93	7,91	3,26	7,65

Примечание. Выборки из речных уловов плавных сетей за 1990–1991 гг. при расчете не использовали, т. к. в эти годы ставные невода не устанавливали.

Таблица 39. *Абсолютная плодовитость нерки р. Камчатка из уловов морских ставных неводов в 1978–2010 гг. (по периодам), шт. икринок*

Годы	0.2	0.3	0.4	0.5	1.2	1.3	1.4	1.5	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	3.4	4.3	Все возраста
Ранний ход																
1978–1984	3817	3523	4018	4180	2074	3507	3865	3472	3069	3338	3352	–	4062	–	–	3482
1985–1991	–	3824	4515	–	2922	3857	3865	–	2857	3361	4658	–	–	5114	–	3784
1992–1999	–	3266	3770	–	2616	3265	4022	3396	2923	3158	3066	2443	2939	3315	–	3244
2000–2010	–	3295	4032	–	–	3416	3976	–	2776	3122	3630	–	–	–	–	3396
Поздний ход																
1978–1984	–	5388	5494	–	4047	4534	4728	–	3380	4281	4692	–	3238	–	–	4454
1985–1991	6030	4570	4184	–	4762	4512	4470	–	3649	4243	4973	–	–	3960	4260	4390
1992–1999	3555	4229	4065	–	3586	4097	4184	–	3877	4020	3877	2843	3998	–	–	3987
2000–2010	–	4168	4259	–	–	3925	4020	–	3220	3687	4792	–	–	–	–	3732

Примечание. Выборки из речных уловов плавных сетей за 1990–1991 гг. при расчете не использовали, т. к. в эти годы ставные невода не устанавливали.

Таблица 40. *Соотношение полов у нерки р. Камчатка из уловов морских ставных неводов (по данным биологических анализов) в 1992–1999 и 2000–2010 гг., %*

Годы	Ранний ход		Число рыб	Поздний ход		Число рыб
	Самцы	Самки		Самцы	Самки	
1992–1999	48,4	51,6	–	45,1	54,9	–
2000	55,2	44,8	475	38,5	61,5	512
2001	52,6	47,4	586	38,9	61,1	427
2002	48,2	51,8	394	52,1	47,9	584
2003	53,3	46,7	546	38,2	61,8	199
2004	49,3	50,7	298	43,0	57,0	430
2005	41,7	58,3	667	56,3	43,7	286
2006	43,4	56,6	516	36,0	64,0	394
2007	46,5	53,5	576	32,1	67,9	427
2008	51,5	48,5	645	49,2	50,8	244
2009	50,6	49,4	583	48,5	51,5	305
2010	41,3	58,7	521	41,6	58,4	382
2000–2010	48,5	51,5	–	43,1	56,9	–

Но, как уже указывалось выше, не исключено, что увеличение в подходах нерки к устью р. Камчатка доли рыб возраста 2.3 (и снижение возраста 1.3) частично связано и с селективностью дрифтерного промысла, целенаправленно ежегодно изымающего наиболее крупных особей нерки, большинство из которых относится к группировкам «С», «В», «Е» и «Н» и имеет возраст 1.3 и 0.3.

Порядка 85–95 (в среднем – 88) % рыб, вылавливаемых в настоящее время дрифтерным промыслом в экономической зоне РФ, составляют половозрелые особи (Бугаев А., 2003а-е).

Как и в случае с неркой р. Озерная, в данной работе рассмотрен имеющийся многолетний возрастной состав нерки этой реки за 1978–2010 гг. по отдельным периодам (1978–1984, 1985–1991 и 1992–1999 и 2000–2010 гг.), связанным как с объемами вылова (рис. 35) и дислокацией ежегодного дрифтерного промысла, так и с состоянием численности горбуши на Западной и Восточной Камчатке. Обоснование выделения данных периодов приведено в главе 2 «Материалы и методы исследований».

Следует подчеркнуть, что КамчатНИРО не располагает сведениями о возрастном составе нерки р. Камчатка в 1957–1977 гг., когда дрифтерный промысел в северо-западной части Тихого океана имел более обширную зону облова и более высокие объемы вылова, чем в последующие периоды и, безусловно, облавливал в значительно большей степени нерку американского происхождения (Harris, 1987; Курмазов, 2001, 2006; Синяков, 2005; 2008; и др.).

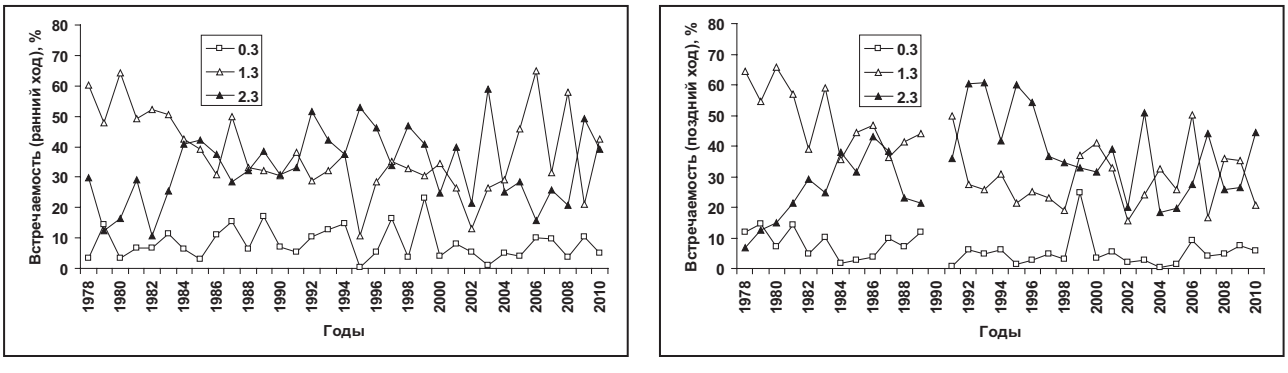


Рис. 92. *Динамика возрастного состава основных возрастных групп ранней и поздней нерки р. Камчатка (0.3, 1.4, 2.3) из уловов морских ставных неводов в 1978–2010 гг. (по ранней нерке за 1990–1991 гг. – материалы из плавных сетей), %*

Рис. 92 характеризует изменение состава основных возрастных групп ранней и поздней нерки р. Камчатка (0.3, 1.3 и 2.3) за период 1978–2010 гг. Возрастание в некоторые годы численности особей возраста 2.3 связано прежде всего с увеличением численности нерки оз. Азабачье (Бугаев, 1995а, 2002а, 2003а, 2010а) и, вероятно, в какой-то мере, с селективным дрифтерным промыслом в экономической зоне РФ. Заметное увеличение численности рыб в 1999 г. в возрасте 0.3 связано с тем (рис. 92), что в 1996 г. воды в Камчатском заливе были более теплыми, чем обычно, и у сеголетков нерки в результате оказалась повышенная выживаемость в море в этом году (Бугаев, Дубынин, 2002). Межгодовая изменчивость возрастного состава нерки позднего хода, по сравнению с ранним, имеет в целом сходный характер, о чем свидетельствуют средние достоверные коэффициенты корреляции между возрастным составом рыб раннего и позднего хода: соответственно, 3.0 – $r = 0{,}662$, 1.3 – $r = 0{,}666$, 2.3 – $r = 0{,}670$ (во всех случаях $P < 0{,}001$; $n = 32$).

В табл. 11 (приложение) приведен ежегодный возрастной состав ранней и поздней нерки р. Камчатка за 1999–2010 гг. Материалы за 1978–2006 гг. опубликованы ранее (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2006).

Длина и масса тела. Для нерки р. Камчатка, где в некоторых стадах и группировках 2-го порядка существуют четко различающиеся сезонные расы, как самцы, так и самки позднего хода в целом имеют большие размеры и массу тела, чем особи раннего хода (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007а; и др.).

В табл. 36–37 представлена средняя длина и масса тела нерки р. Камчатка из уловов морских ставных неводов в 1978–2010 гг. по периодам, связанным с дислокацией дрифтерного промысла и условиями нагула молоди лососей в море. Как видно из этих таблиц, как самцы, так и самки позднего хода гораздо чаще имеют большие размеры и массу тела, чем особи раннего.

В целом, рассматривая длину тела (табл. 37), по периодам различной дислокации дрифтерного промысла в море можно отметить, что в 1985–1991 гг. у нерки р. Камчатка наблюдается увеличение размеров тела, по сравнению с 1978–1984 гг., но в последующий период 1992–1999 гг. с переводом дрифтерного промысла в экономическую зону РФ вновь наблюдается снижение длины особей. Не исключено, что такое снижение размеров рыб связано с усилением селективности дрифтерного промысла, ориентированного на вылов более крупных рыб. Подобный анализ, проведенный по массе тела (табл. 38), не показывает таких четких различий по периодам, как это было продемонстрировано выше по длине тела (табл. 37).

В табл. 12–13 (приложение) приведена ежегодная длина и масса тела половозрелой нерки р. Камчатка из уловов морских ставных неводов в 1999–2010 гг. Материалы за 1978–2006 гг. опубликованы ранее (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2006).

До настоящего времени автору не удалось выделить один какой-либо основной фактор, определяющий длину и массу тела нерки этой реки.

Ранее предполагали (Бугаев, 1995а), что на размеры и массу тела нерки р. Камчатка влияют: численность зрелой части стада нерки рр. Камчатка и Озерная, численность горбуши Западной и Северо-Восточной Камчатки, соотношение различных стад и группировок нерки 2-го порядка в общем стаде этого вида р. Камчатка, климатические, наследственные и некоторые другие факторы.

Позднее (Бугаев, Дубынин, 2002) пошаговым регрессионным методом включения на материалах 1985–1998 гг. (n = 12, без данных за 1990–1991 гг.), по которым отсутствовали материалы, рассчитали коэффициенты множественной регрессии – R (Боровиков, Боровиков, 1998) между значениями средней длины и массы тела самцов и самок нерки р. Камчатка (объединенные данные по всем возрастным группам) и факторами среды, численности рыб и популяционной структуры. Результаты этих исследований показали, что количество факторов (и их сочетание), влияющих на длину и массу тела половозрелой нерки (объединенные данные по всем возрастным группам), может быть различным у самцов и самок, особей одного пола ранней и поздней форм нерки. С уравнениями регрессии можно ознакомиться в оригинале (Бугаев, Дубынин, 2002).

Коэффициенты зрелости. Как было показано ранее (Бугаев, 1995а), коэффициенты зрелости у половозрелой нерки зависят от возраста рыб. Особо следует отметить, что самцы нерки с менее продолжительным морским периодом жизни (с меньшими размерами) обычно имеют значительно большие коэффициенты зрелости, чем рыбы с более продолжительным периодом жизни (с большими размерами).

Например (Бугаев, Дубынин, 2002), у самцов ранней нерки возрастов 1.2 и 2.2 в 1978–1999 гг. их средние значения составляли 5,06–5,68 (в среднем – 5,29) %, у поздней – 3,75–5,21 (4,48) %. При этом у самцов других возрастных групп (исключая редко встречающихся особей возраста 3.3) средние значения коэффициентов зрелости колебались у ранней нерки в пределах 2,99–4,02 (в среднем – 3,43) %, поздней – 2,60–4,04 (3,23) %.

Показано (Бугаев, Дубынин, 2002), что на значения коэффициентов зрелости нерки р. Камчатка влияет комплекс факторов: возраст, условия среды, численность рыб, популяционная структура и другие. При этом не удалось выделить один какой-то основной фактор, определяющий его изменчивость. Средние значения для самцов ранней нерки в 1978–1984 (1985–1999) гг. из уловов морских ставных неводов составляли 3,52 (3,73) %, самок – 8,38 (8,95) %; поздней, соответственно, 3,34 (3,42) и 7,50 (8,38) %.

Средние коэффициенты зрелости у самцов ранней (поздней) нерки р. Камчатка всех возрастных групп по периодам составили (табл. 38): в 1978–1984 гг. – 3,52 (3,34) %, 1985–1991 гг. – 3,81 (3,65) %, 1992–1999 гг. – 3,72 (3,28) %, 2000–2010 гг. – 3,26 (3,26); самок ранней (поздней) в 1978–1984 гг. – 8,38 (7,50) %, 1985–1991 гг. – 9,23 (8,70) %, 1992–1999 гг. – 8,81(8,37) %, 2000–2010 – 8,30 (7,65) %.

В табл. 14 (приложение) приведены ежегодные данные о коэффициентах зрелости в 1999–2010 гг. Материалы за 1978–2006 гг. опубликованы ранее (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2006).

Плодовитость. В табл. 39 представлена средняя плодовитость самок нерки р. Камчатка в 1978–2010 гг. по выделяемым периодам. Ежегодные данные за 1978–2006 гг. были опубликованы ранее (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007а). В табл. 15 (приложение) приведены ежегодные данные о плодовитости нерки р. Камчатка за 1999–2010 гг.

Проведенное изучение плодовитости азиатской нерки по собственным и литературным данным показало (Бугаев, 1995а), что абсолютная плодовитость самок прежде всего зависит от их размеров. Не является исключением и нерка р. Камчатка.

Пошаговым регрессионным методом включения на материалах 1985–1998 гг. (n = 12, без данных за 1990–1991 гг.) исследователи (Бугаев, Дубынин, 2002) рассчитали коэффициенты множественной регрессии – R (Боровиков, Боровиков, 1998) между средними значениями абсолютной плодовитости самок нерки р. Камчатка (объединенные данные по всем возрастным группам) и факторами среды, численности рыб и популяционной структуры. С уравнениями регрессии можно ознакомиться в оригинале (Бугаев, Дубынин, 2002).

Исследование показало (Бугаев, Дубынин, 2002), что, помимо длины и массы тела, на плодовитость самок нерки р. Камчатка влияют: численность зрелой части стада нерки рек Камчатка и Озерная, численность горбуши Западной и Северо-Восточной Камчатки, соотношение различных стад и группировок нерки 2-го порядка в общем стаде нерки р. Камчатка, климатические и некоторые другие предикторы.

У ранней и поздней форм нерки р. Камчатка количество факторов (и их сочетание), влияющих на абсолютную плодовитость самок (объединенные данные по всем возрастным группам) может быть различным (Бугаев, Дубынин, 2002).

Половая структура. Как отмечал И. И. Кузнецов (1928), в 1927 г. у нерки р. Камчатка преобладали самки, которые в июне составляли в среднем 53,9 %, а в июле – 55,10 %.

По данным биологической статистики, у нерки р. Камчатка раннего хода в 1978–1984 гг. самки составили 46,0 %, позднего – 52,2 %. В 1985–1999 гг. у нерки раннего хода самки в среднем составили 48,3 %, позднего – 52,4 % (Бугаев, Дубынин, 2002). Увеличение доли самок среди нерки позднего хода в обоих случаях можно объяснить присутствием среди них самок ранней сезонной расы, мигрировавших в конце хода. Следует напомнить, что подразделение в уловах на нерку раннего и позднего хода довольно условно, т. к. нерестовый ход особей этих сезонных форм частично совпадает (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002).

Анализ полового состава рыб на более полных материалах за 1985–2002 гг. при подразделении на различные периоды дислокации дрифтерного промысла в море показал (Бугаев и др., 2007а), что в 1985–1991 (в скобках – 1992–2002) гг. доля самок у ранней нерки р. Камчатка в уловах ставных неводов составила 38,4 (50,6) %, поздней – 44,9 (55,4) %. Увеличение встречаемости самок как ранней, так и поздней нерки в подходах в 1992–2002 гг., по сравнению с периодом 1985–1991 гг., можно объяснить тем, что с переходом дрифтерного промысла в экономическую зону РФ в порядках рабочих сетей был значительно увеличен размер ячеи, что привело к селективному изъятию наиболее крупных рыб. В результате пресс промысла был несколько снижен на мелких и средних самок, что привело к значительному возрастанию их встречаемости в 1992–2002 (по сравнению с 1985–1991) гг. в подходах к устью р. Камчатка: у ранней нерки с 38,4 до 50,6 %, поздней – с 44,9 до 55,4 % (Бугаев и др., 2007а).

Как видно из табл. 40, средняя встречаемость самок у нерки р. Камчатка в 2000–2010 гг. еще более возросла: до 51, 5 % – у ранней и 56,9 % – у поздней. Последнее довольно близко к среднему половому составу нерки в период 1992–1999 гг.

6.2.4. Нерестовый фонд и размножение

Характеристика совместных нерестилищ нерки и кеты. Размножение нерки и ряда популяций кеты связано с выходами грунтовых вод, поэтому нередко оба вида используют одни и те же нерестовые площади. Среди нерестилищ всех типов в бассейнах подавляющего большинства рек п-ва Камчатка, которые посещаются неркой и кетой, важнейшая роль принадлежит речным протокам, значительно меньшая часть – главным руслам и ключам (Остроумов, 1975а; Бугаев и др., 2007а).

Распределение нерестилищ кеты (в отличие от таковых у нерки) выглядит иначе: в одних реках первое место принадлежит протокам, в других ключам или же значение нерестилищ обоих типов приблизительно одинаково. Эти соотношения не являются постоянными, а меняются в зависимости от гидрологических условий года и количества производителей, зашедших в водоем.

Оба вида лососей нерестятся как в разное время, так и одновременно. По наблюдениям А. Г. Остроумова (1975а), в бассейне р. Камчатка в некоторых протоках и главных руслах рек нерка может нереститься на глубине 2–3 м (в июле и августе), а кета – на глубине 1,5–2,0 м (в августе и сентябре). Позднее глубина в таких местах уменьшается, соответственно, до 1,0–2,0 и 0,8–1,5 м.

Речные нерестилища часто располагаются в протоках, прилегающих к бортам долин, образованных водоаккумулирующими отложениями и породами, вскрытыми эрозионной деятельностью рек (Крохин, 1960). В наибольших количествах нерка и кета встречаются в крайних протоках придаточной системы рек, наиболее удаленной от главного русла реки, то есть в таких, режим которых наименее «речной». Чем сложнее сеть проток, тем более они устойчивы по отношению к размыву их текучими водами, тем лучше условия для воспроизводства нерки и кеты. Как правило, в тех протоках, особенно крайних, где нерестует много нерки, не бывает много кеты и наоборот.

Прежде существовало предположение, что использование одних и тех же нерестилищ разными видами лососей представляет собой явление, в какой-то мере лимитирующее их численность (Кузнецов, 1928). Наибольшее наложение нерестилищ обоих видов наблюдается в средних протоках.

В очень многих реках имеется территориальное разделение. Например, в протоках и главном русле нижнего и частично среднего течения р. Крерук нерестится нерка (в основном ранняя), а на участках нижнего течения – кета.

Плотность заполнения нерестилищ обоими видами лососей варьирует в очень широких пределах: у нерки – от десятков и сотен квадратных метров, приходящихся на одну самку, до 2-3 самок на 1 м²; у кеты – от крайней разреженности, до одной самки на 1 м² (Остроумов, 1975а).

Величина плотности заполнения нерестилищ связана главным образом с интенсивностью грунтового стока: чем он обильнее, тем значительнее плотность. Особенно четко эта зависимость проявляется у нерки.

Многочисленные аэровизуальные наблюдения позволяют утверждать, что на небольших нерестовых площадях воспроизводятся разные по численности локальные группировки нерки, если нет равенства в уровне питания нерестилищ грунтовыми водами (при прочих равных условиях).

Чем обильнее грунтовый сток, чем интенсивнее водопитание данных нерестилищ, тем больше нерки на них нерестится, тем выше плотность заполнения нерестилищ. Расположенные в той же географической зоне морфологически сходные водоемы будут постоянно посещаться по-разному, если количественные характеристики грунтового питания в них неодинаковы.

На рис. 93 изображен типичный участок верхнего течения р. Камчатка, находящийся между пос. Шаромы и пос. Пущино. В длинной левобережной ключевой протоке нерестится ранняя нерка (иногда тысячами штук), поздняя (сотнями штук), а кета в нее не заходит. Протока достигает 25–30 м ширины, имеет плоское дно, единообразные глубины 0,25–0,5 м (местами 0,5–0,8 м), течение здесь значительно медленнее, чем в соседних протоках, где нерестуют нерка и кета.

В широких изогнутых протоках с глубинами от 0,25–0,4 до 0,5–1,0 м нерка нерестится вблизи вогнутого берега. В прямых протоках с замедленным течением и глубинами от 0,25 до 0,5 м по всей площади дна нерка нерестится по всему руслу, придерживаясь более тихих мест, чем кета, которая чаще располагается в верхней части проток, распределяясь по всей площади дна или прижимаясь к берегам. В местах слияния и разделения проток

сначала воспроизводится ранняя нерка, а затем поздняя нерка и кета, которые нерестятся поблизости друг от друга, держась обособленно или группами вперемежку.

В бассейне р. Камчатка ранняя нерка нерестится в июле – начале августа, поздняя – во второй половине августа, сентябре, а в некоторых водоемах (оз. Ушковское) и в октябре.

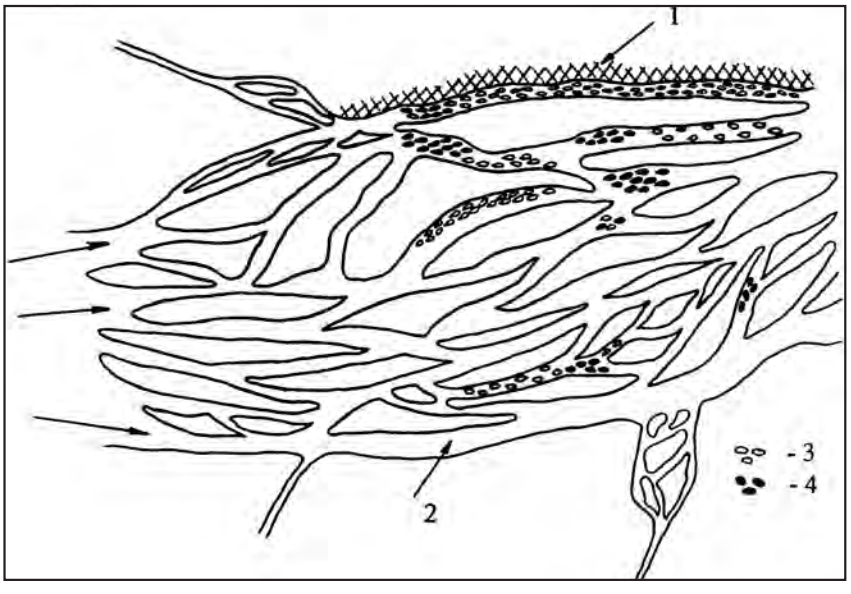


Рис. 93. *Участок верхнего течения р. Камчатка. Типичные нерестилища нерки и кеты (по: Остроумов, 1975а; Бугаев и др., 2007а): 1 – надпойменная терраса, 2 – главное русло, 3 – нерестовые бугры нерки, 4 – нерестовые бугры кеты*

Ранняя нерка воспроизводится в протоках и основных руслах рек, в ключах, в притоках озер и, значительно реже, в самих озерах. Поздняя нерка (*А. Г. Остроумов имел в виду позднюю форму – азабач.* – Курсив автора) нерестится в речных протоках, ключах (*группировка «Е».* – Курсив автора) и озерах *(стада «Д», «А».* – Курсив автора).

При этом ранняя нерка никогда не бывает многочисленна на нерестилищах озер, а для поздней – нерест больших ее количеств в озерах характерен. Одна из форм поздней нерки – арабач (*группировка «В».* – Курсив автора) (Остроумов, 1970b) – нерестится преимущественно в самых крайних протоках основного русла р. Камчатка, имеющих небольшие скорости течений и повышенное грунтовое питание (в курьях-протоках, верхний конец которых замыт). В протоках с хорошей проточностью арабач воспроизводится большей частью у самого берега на мелководье, нередко разрывая при устройстве гнезда часть береговой полосы. В курьях нерестится по всей площади дна.

Осенняя кета в бассейне р. Камчатка нерестится в основном в больших по площади, обильно снабжаемых грунтовыми водами ключах-лимнокренах, известных в качестве «озер» – оз. Ушковское (Остроумов, 1975с).

Еще И. И. Кузнецов (1928) обратил внимание на случаи совместного нереста кеты и нерки. Четырежды в разные годы А. Г. Остроумов (1975а) во время наземных работ наблюдал это явление в протоках верхнего течения р. Камчатка (в первой половине сентября). В трех случаях самцы кеты нерестились с самками нерки, а в одном – самец нерки с самкой кеты. В этом же районе нерест кеты и нерки отмечен с воздуха. Во всех пяти случаях совместный нерест происходил в нижних частях самых крайних левых проток вблизи от места их впадения в р. Камчатка, в 2-3 м от береговой террасы на глубине около 0,5 м. Места совместного икрометания находились в самой нижней части нерестового района кеты и нерки, имея в виду речные нерестилища верховьев р. Камчатка, а по времени это было завершение массового нереста кеты и самым окончанием нереста нерки.

Соотношение нерестовых площадей, занимаемых неркой и кетой, и распределение рыб в бассейнах разных рек весьма различно и не остается постоянным от года к году. Оно находится в зависимости от количества лососей, зашедших в реку, и от гидрологических условий года, от размерно-массового, возрастного и расового состава нерестовых частей популяции, от сроков хода лососей в реки. В бассейнах рек п-ва Камчатка исторически сложилась обстановка, благоприятствующая размножению и численному преобладанию того или иного вида лососей, что связано с геологическим прошлым полуострова и сопредельных районов.

В р. Камчатка нерке принадлежат значительно большие нерестовые площади, чем кете. Вообще же, в большинстве рек Камчатского края площади, занимаемые кетой, в несколько раз превосходят по величине те, которые бывают заняты неркой. Исключение составляют только рр. Камчатка, Озерная (оз. Курильское), Палана, Столбовая. Можно предполагать (Бугаев, 1995а), что эти исключения связаны только с тем, что в бассейнах вышеназванных рек имеются крупные глубокие выростные озера, используемые неркой для нагула.

Характеристика нерестилищ, где нерестится только нерка. Такие нерестилища нерки располагаются в основном русле р. Камчатка и основных руслах притоков 1-го, 2-го и т. д. порядков, впадающих в реки и озера (Остроумов, 1975а; Бугаев и др., 2007а).

Основное русло р. Камчатка. В нижнем и среднем течении главного русла нерестилищ нет (исключение, в отдельные годы десятки-сотни штук нерки воспроизводится в 2-3 протоках среднего течения). В главном рус-

ле верхнего течения нерестилища нерки встречаются на отдельных небольших участках от пос. Мильково до пунктов, отстоящих на 12–15 км от истока р. Озерная Камчатка и от истока р. Правая Камчатка (протяженность русла 170 км). Больше всего нерки нерестится между оз. Кенужен и слиянием рек Озерная и Правая Камчатка (до 10–20 тыс. шт. на протяжении 10–15 км). От слияния обоих истоков до пос. Мильково в главном русле реки нерестится до 10–15 тыс. шт., а всего в главном русле и протоках нерестится до 100–200 тыс. шт. нерки. На участке между слиянием истоков реки и пос. Мильково нерка воспроизводится вблизи того или иного берега, а выше истоков – нередко занимает русло во всю ширину, что объясняется мелководностью, единообразием глубин, однородностью грунта (гравийно-галечно-песчаного), наличием грунтовых вод, сбрасываемых в месте выхода р. Камчатка из гор.

Основные русла в притоках р. Камчатка 1-го, 2-го и т. д. порядков, впадающих в реки и озера. Нерестилища нерки могут располагаться в притоках, впадающих в реки, и в притоках, впадающих в озера.

Притоки, впадающие в реки. В притоках 1-го и 2-го порядков нерестилища иногда могут располагаться начиная от устья до верховьев включительно, а несколько чаще – в среднем и верхнем течении рек. Обычно нерестовые участки чередуются со значительно большими по площади и протяженности незанятыми рыбой участками реки. Иногда нерестилища, перемежаясь с очень короткими «пустыми» участками, занимают вместе с ними несколько сот метров русла или несколько километров. Затем на протяжении многих километров нерестятся единичные особи, а потом вновь насыщенность рыбой резко возрастает и сохраняется такой на протяжении нескольких сот метров или нескольких километров. Нерестящаяся нерка большей частью не образует очень плотных скоплений, обычно на пару рыб приходится 4–8 м² нерестовой площади, но на отдельных участках 2–3 м² и менее.

В широких многоводных притоках, у которых глубины преобладают то у одного, то у другого берега, участки с десятками, сотнями и даже тысячами нерестящихся рыб располагаются обыкновенно дисперсно: в средней части русла или вдоль берегов почти никогда не занимая все русло от берега до берега. В нешироких мелководных притоках с довольно единообразными глубинами по всей ширине русла нерест обычен от берега до берега на участках самой различной длины.

Приведем несколько примеров:

а) Нерка нерестится почти на всем протяжении притока (р. Андриановка длиной 92 км, впадает в р. Камчатка в 590 км от ее устья). Река берет начало в Срединном хребте, протекает по дну широкой долины. В нижней части среднего течения реки и особенно в низовье имеется множество проток. Выше протоки встречаются редко, размеры их малы. На больших участках протоки вообще отсутствуют. В низовье реки грунт галечный и галечно-песчаный. В среднем течении, где протоки редки, и на отдельных участках верхнего течения грунт крупно-каменистый и крупно-галечный с небольшими участками галечно-песчаного грунта вдоль самых берегов.

Выше устья ключа Подсопочный р. Андриановка имеет среднюю ширину 20–25 м, глубины от 0,5 до 1,0 м, скорость течения 1,2 м/сек. Основная масса нерки воспроизводится в низовье, где нерестилища занимают большие участки вдоль одного или обоих берегов. В ширину нерестилища кое-где простираются до середины русла. В среднем течении нерестилища располагаются у самых берегов. На каждом участке нерестится от 2–10 до 20–60, очень редко 100–400 штук нерки. Нерестовые участки, особенно в верхней части среднего течения, разделены большими «пустыми» промежутками. В верховье нерка воспроизводится на небольших участках, как у берегов, так и в средней части главного русла – единичными экземплярами или группами по 10–25 рыб.

Всего в бассейне р. Андриановка в 1957–1972 гг. ежегодно нерестилось от 10–20 до 100–150 тыс. шт. ранней и поздней нерки. В главном русле реки и ее притоков нерестится от 10 до 30 % всего количества нерки. На долю ранней приходится 90–95 % от общего количества нерки, воспроизводящейся в главном русле, на долю поздней – 5–10 %.

б) Нерка нерестится в нижнем и среднем течении притока (р. Быстрая длиной 154 км, впадает в р. Козыревка в 5 км от ее устья, а последняя впадает в р. Камчатка в 299 км от ее устья).

В верховье и особенно в среднем течении река имеет очень быстрое течение, слабо извилистое русло, проток мало. Грунт дна крупно-каменистый и каменисто-галечный, но в верховье, где река течет главным образом одним руслом по дну широкой, террасированной, полого-всхолмленной долины, находятся очень значительные по протяженности галечно-гравийно-песчаные участки. После того как река прорезает небольшой хребет (в 94 км от устья), грунт ее дна укрупняется. В среднем течении река достигает нескольких десятков метров ширины, глубины – менее 1 м и довольно единообразные по всему руслу от берега до берега. Ниже пос. Анавгай река сужается до 10–25 м и далее течет по дну глубокого каньона с обрывистыми, отвесными и скалистыми стенками. Дно реки выполнено коренными породами, русло загромождено скалистыми рифами, грядами и плоскими плитами, торчащими над водой и выстилающими дно очень извилистой реки. Течение чрезвычайно быстрое. На выходе реки из каньона она течет по аллювиальной равнине вплоть до впадения в р. Козыревка. Река здесь разбивается на множество средней извилистости проток, ширина которых варьирует от 10–15 до 100 м. Глубины нарастают в направлении от одного берега к другому, достигая 1–1,5 м. Дно каменисто-галечное и галечно-песчаное. Течение в самом низовье 1,5 м/сек. Выше пос. Анавгай нерестилища нерки встречаются редко, занимают небольшие участки у берегов, на которых нерестует 2–10 реже по 10–25 рыб.

Выше притока Улавкавчан (89 км от устья р. Быстрая) нерка нерестится единичными экземплярами. Между пос. Анавгай и началом каньона от 0,05 до 2–3 тыс. шт. нерки нерестится на очень широких плессах. В каньоне,

где бурный поток пробивается через скалистые преграды, есть небольшие ниши, заливы, иногда типа улова, где течение в несколько раз слабее, чем в центре потока. Грунт в них галечно-песчаный. В некоторых из них нерестится 2–6 штук нерки, а всего в пределах каньона воспроизводится максимум до 0,7–0,8 тыс. штук. Основная масса нерки нерестится, начиная от выхода р. Быстрая из каньона до устья. Нерестилища располагаются как в нескольких метрах от берега на участках с меньшими глубинами, так и в пределах наибольших глубин на участках, где русло сохраняет известную прямолинейность на протяжении 0,5–1,0 км. В центральной части русла нерестилища нерки располагаются редко. Это излюбленное место нереста чавычи.

В 1957–1972 гг. в р. Быстрая ежегодно нерестилось от 5–10 до 100–140 тыс. штук ранней и поздней нерки. В том числе в главном русле в низовье 20–30 %. Численность поздней нерки обычно не превышает 10–20 % от численности ранней. В главном русле нерестится 5–10 % поздней нерки, основная масса – в протоках (Остроумов, 1975а).

в) Нерка нерестится в среднем и верхнем течении рек. Нерка заходит в некоторые из притоков р. Быстрая-Козыревка сотнями или тысячами штук и нерестится в среднем и верхнем течении, где в отличие от нижнего течения имеются обширные участки с галечно-песчаным грунтом.

Одна из важнейших нерестовых рек бассейна р. Камчатка – р. Двухюрточная, длиной 112 км. Сливаясь с р. Киревна, она впадает в р. Еловка в 9 км от ее устья. Последняя впадает слева в р. Камчатка в 144 км от устья. Ниже одноименного озера р. Двухюрточная имеет ширину 15–20 м, глубину 0,7–1,0 м и скорость течения 1–1,5 м/сек. В 200 м от озера начинаются пороги и на протяжении 5–7 км очень извилистая река течет бурным потоком среди крутых моренных холмов и гряд. Русло загромождено грудами крупных валунов, местами вдоль берега протянулись узкие галечные полосы, нередко пороги перемежаются плесами с крупно-каменистым и галечным днем и несколько замедленным течением. На этом отрезке реки нерестится от 0,1–0,5 до 2–4 тыс. штук нерки. Затем на протяжении нескольких километров река крайне извилиста, широка и глубока, дно илисто-песчаное. Нерестилищ на этом участке нет. Далее, на протяжении 40 км, расположены основные нерестилища нерки в бассейне р. Двухюрточная. Река слабо извилиста, образует немногочисленные протоки, русло шириной в десятки метров глубиной до 1–1,5 м. От места выхода реки из предгорий до устья (40 км) нерестилищ нет. Река здесь очень извилистая, с обрывистыми берегами, глубиной до 1,5–2 м, дно илисто-песчаное.

Река Верхняя Двухюрточная, впадающая в оз. Двухюрточное, в низовье, где расположены нерестилища, имеет ширину до 15–25 м, глубину 0,3–1 м. Дно выполнено крупной и мелкой галькой, валунами. Здесь воспроизводится от 2–5 до 15–30 тыс. шт. нерки (Остроумов, 1975а).

В 1957–1972 гг. в р. Двухюрточная ежегодно нерестилось от 10–20 до 150–200 тыс. шт. ранней и от 0,2–0,5 тыс. штук поздней нерки.

Притоки, впадающие в озера. Из всего количества нерки, воспроизводящейся в водоемах Камчатской области (включая Корякский автономный округ), около 67 % размещается в озерах и их притоках. При этом в озерных притоках нерестится около 50 % всего количества нерки, размножающейся в бассейнах озер п-ва Камчатка. Таким образом, в озерах нерестится в среднем около одной трети всей нерки, заходящей в водоемы области.

Из всех притоков, впадающих в озера различного генетического типа, за исключением лагунно-лиманных озер, образовавшихся на месте морских заливов, наибольшее нерестовое значение имеет приток, представляющий собой верховье (исток) той реки, которая вытекает из озера. Он чаще всего носит название р. Верхняя и впадает в озеро в той ее части, которая наиболее удалена от истока реки, берущей в нем начало. Все остальные притоки, как правило, уступают по размерам р. Верхняя, но встречаются и исключения. В озерах, образовавшихся на месте больших морских заливов, выделить приток-аналог р. Верхняя не всегда представляется возможным.

У многих озер есть притоки, средне- и слабоизвилистые, почти на всем протяжении текущие одним руслом. Ширина таких притоков не превышает 5–10 м в низовье и 3–5 м в среднем течении; глубина в них от 0,25 до 0,5–0,7 м.

Все притоки озер в бассейне р. Камчатка можно подразделить на несколько типов (Остроумов, 1975а):

а) Протекают в основном в пределах прибрежной низменности, выполненной их же аллювием. Только верховья лежат в предгорьях и частично в горах. В нижнем и среднем течении образует умеренное количество проток (рр. Ольховые в бассейне оз. Нерпичье).

б) Лишь в самом низовье протекает в пределах упомянутой низменности. Проток на этом участке образует мало. Выше текут в предгорьях и горах почти все время одним слабоизвилистым, глубоко врезанным руслом шириной до 3–5 м (р. Верещагина и другие в бас. оз. Нерпичье).

в) Тундровые реки, почти целиком протекающие в пределах топких мокрых тундр. Очень извилистые, узкие, с малым числом проток, с илисто-песчаным грунтом, с глубинами до 1 м и более (р. Онучина и другие в бас. оз. Нерпичье).

г) Почти на всем протяжении река протекает по дну узкого ущелья-каньона с обрывистыми отвесными стенками (коренными берегами) высотой до нескольких сот метров (р. Лотная в бас. оз. Азабачье). Протекает по плоскому дну, заполненному аллювием, образует много небольших проток, разделенных галечниковыми островами. В среднем течении и в верховьях все лето сохраняются обширные отдельные толщи плотного фирнообразного снега, прочные снежные мосты через реку. На коротком отрезке от выхода реки из гор до впадения в озеро она

протекает по приозерной низменности. Очень извилистое русло разделяется здесь на протоки и рукава, размывающие легко подвижный аллювий долины.

д) Протекает в пределах гористого мыса (р. Белая в бас. оз. Нерпичье). От верховьев до выхода из предгорий на приозерную аккумулятивную равнину течет по плоскому дну довольно широкой слабо извилистой троговой равнины, глубоко прорезающей горы. В верховье в пойме реки у самой воды и на поверхности надпойменной террасы в течение всего лета лежат длинные пласты снега. Река здесь делится на немногочисленные протоки, но местами течет одним руслом. В среднем и нижнем течении она образует множество проток, разделенных галечниковыми островами. Часть крайних проток к концу лета пересыхает. В средней и особенно в нижней части долины дно ее представляет собой легко подвижную галечную толщу. Течение везде быстрое, глубины от 0,3 до 0,5 м, изредка до 1 м.

Следует отметить, что в притоки многих озер заходит не только нерка, но также горбуша, кета, кижуч и даже чавыча (А – до сотен тысяч штук, В – до десятков тысяч штук, С – до тысяч штук, Д – до сотен штук, Е – до десятков штук).

В р. Верхняя Двухюрточная выше ледникового оз. Двухюрточное, кроме нерки (В), идут чавыча (Е) и кижуч (С).

В р. Бушуева выше лагунно-лиманного оз. Азабачье проходят, кроме нерки (А), кижуч (В), горбуша (С) и кета (Д).

Во многие притоки, впадающие в лагунно-лиманное оз. Нерпичье, кроме нерки (В), заходит горбуша (В), кета (В) и кижуч (В).

В заключение раздела приведем примеры необычных мест нереста у нерки. Так, в конце июля 1967 г. А. Г. Остроумовым был обнаружен с воздуха нерест ранней нерки на участке бывшей дороги, проложенной в лиственничной тайге. Здесь по колее, проделанной колесами лесовозных машин, устремилась вода одной из проток р. Крерук. В результате обнажился галечный грунт. В такой колее на протяжении 300 м нерестилось 50 рыб.

В р. Лотная (бассейн оз. Азабачье) ежегодно часть нерки нерестится под сплошными толщами снега – снежными мостами, перекрывающими русло на многих участках. Расстояние от нижней кромки до воды в разных местах составляет от 15–20 см до 1 м. В 2,5 км к юго-западу от устья р. Лотная в озеро впадает 1-й Рыбоводный ключ. Это ручей горного характера длиной 1,5 км. Берет начало в узком ущелье, круто уходящем вверх. От водораздела и почти до места выхода ручья из гор ущелье бывает заполнено сплошной массой снега. В июле толщина нижней кромки очень плотного снега не превышает 0,5–1,0 м, но резко возрастает по направлению в верхней части ущелья. В месте выхода ручья из-под снега его ширина достигает 3 м. Нижняя кромка снега находится в 5–25 см от поверхности воды. Нерка нерестится в разных местах русла ручья, начиная от края снежного языка и на протяжении нескольких сот метров вниз по ручью. Ежегодно здесь нерестится от 0,1–0,5 до 2,0–3,0 тыс. шт. ранней нерки, в том числе 0,01–0,1 (возможно до 0,15) тыс. шт. нерестится в нижнем отделе верхнего течения ручья, скрытого под снегом (Остроумов, 1975а).

Сроки нереста. По данным А. Г. Остроумова (Бугаев, Остроумов, 1990), площадь нерестилищ нерки в бассейне р. Камчатка составляет 1506,2–1843,1 га (в том числе ранней расы – около 1229,5–1459,1 и поздней – 277,0–384,0 га). Нерестилища нерки в бассейне р. Камчатка были подробно описаны ранее (Остроумов, 1975а; Бугаев, Остроумов, 1990; Бугаев и др., 2007а; Бугаев, 2010а; Маслов, Бугаев, 2011), и мы не будем останавливаться здесь на этом вопросе.

В целом, начало нереста ранней нерки приходится на конец июня – начало июля, при массовом нересте в середине июля и его окончании в конце июля – начале августа. Нерест поздней нерки начинается с середины июля – начала августа при массовом в середине августа и его окончании в начале–середине–конце сентября (Остроумов, 1972; Бугаев, 1995а).

Надо отметить (А. В. Маслов, устное сообщение), что в последние 1995–2010 гг. массовый нерест ранней формы нерки из притоков верхнего и среднего течения стал отмечаться на 5–10 дней позже, по сравнению с предыдущим периодом 1957–1994 гг. По мнению исследователей (Бугаев, Дубынин, 2002), некоторый сдвиг в сроках массового нереста ранней нерки на более поздние сроки мог произойти, начиная с 1985 г. (изменения колебаний численности горбуши на Камчатке), но он из-за своей незначительности (2–4 дня) не был зафиксирован А. Г. Остроумовым (персональное сообщение).

В последнее время появилось несколько примеров готовности к экстремально позднему (раннему) нересту нерки в бассейне р. Камчатка. Так, 12 декабря 2009 г. в р. Еловка житель г. Петропавловск-Камчатский А. В. Петров при ловле арктического гольца поймал самку нерки, находившуюся в IV стадии зрелости, что крайне необычно для бассейна р. Камчатка в целом. Нерест этой особи, вероятнее всего, должен был начаться в конце декабря. Рыба была доставлена в КамчатНИРО. По структуре чешуи это была типичная особь группировки «Е» и имела возраст 1.3 (длина АС – 52,0 см). В краевой зоне пресноводной части чешуи у этой особи наблюдалось 7 склеритов, что свидетельствует о ее достаточно позднем скате из оз. Азабачье (вероятнее всего, в начале–середине августа 2006 г.). У нерки намечается тенденция: смолты, скатившиеся в море позже, в дальнейшем уже половозрелыми рыбами мигрируют на нерест и нерестятся позже (Бугаев, 1995а). Третий морской год на чешуе самки нерки завершался некоторым сближением склеритов, но оно не являлось типичным годовым кольцом, т. к. не было склеритов «нового роста».

2 февраля 2011 г. в оз. Азабачье В. В. Шапошниковым (Усть-Камчатская инспекция рыбоохраны) была поймана самка нерки в брачном наряде. Эта особь была сохранена в холодильнике и в июле 2011 г. предоставлена

автору этой книги. Возраст самки равнялся 3.3 (длина АС – 52,2 см), причем последний морской третий год не завершался третьим морским годовым кольцом, самка была текучей.

И, наконец, 28 апреля 2011 г. в оз. Азабачье С. А. Петров (КамчатНИРО) также поймал текучую самку-серебрянку нерки. К сожалению, сотрудник научно-исследовательского института не догадался измерить эту особь и взять у нее чешую.

Последний пример можно рассматривать как ситуацию очень ранней миграции нерки на нерест, а вот поимка текучей особи в феврале может толковаться двояко: как пример очень поздней, так и очень ранней готовности нерки к нересту. Обращает на себя внимание, что во всех трех случаях отклонения в сроках созревания имели самки. Интересно то, что случаи аномальных сроков созревания у нерки р. Камчатки стали появляться только в последнее время, когда нерка этой реки стала находиться на высоком уровне численности. Необходимо дальнейшее накопление материалов о таких особях-трангрессорах у нерки.

Размножение. Гнезда нерка устраивает от самого уреза воды, в массе – на глубинах от 0,3–0,7 и до 1,5–2,0 м.

Если говорить об оптимальной плотности заполнения нерестилищ в период нереста, то необходимым условием для ее определения является конкретизация обстановки: следует принимать во внимание геологию района, геоморфологию водоема, величину грунтового стока, характер грунта, скорость течения и уровень воды в водоеме. Даже очень высокая плотность заполнения нерестилищ (0,5–0,7 м²) и менее на одну самку во многих случаях бывает оптимальной (Остроумов, 1970а).

В пределах полуострова «нормальную» плотность заполнения речных нерестилищ нерки, по обобщенной осредненной оценке, можно считать 1,5–2,0 м² на пару рыб-производителей (0,75–1,0 м² на одну самку).

Размер расчищаемых при откладке икры площадок варьирует в зависимости от размера камней, уплотненности грунта, скорости течения и величины рыбы. Ширина нерестовых бугров колеблется от 0,9 до 1,7 м (в среднем – 1,25), длина от 1,5 до 4,5 (в среднем – 2,45) м. Икра выметывается отдельными порциями и закапывается на глубине от 10–15 см до 30 и даже 40 см. При подвижном грунте чаще насчитывается 4-5 отдельных групп икринок (кладок), объединенных в общий нерестовый бугор (Кузнецов, 1928; Семко, 1954; Смирнов, 1975). У нерки отмечаются и «ложные» кладки, в которых икра отсутствует (Симонова, 1972а).

В устройстве нерестовых бугров активная роль принадлежит самкам. Около каждой из них держится по нескольку самцов, которым в расчистке нерестилищ принадлежит меньшая роль. Когда рыбы бывает очень много, самки поздних подходов могут разрушать некоторые гнезда, устроенные ранее. При нормальном заполнении нерестилищ они копают грунт в стороне от имеющихся гнезд. При массовом продолжительном нересте обеспечивается хорошая фронтальная расчистка грунта нерестилищ, что благотворно сказывается на водоснабжении гнезд и развитии икры (Кузнецов, 1928; Смирнов, 1975).

Как показывают многолетние вскрытия сотрудниками Севвострыбвода погибших отнерестовавших самок нерки на нерестилищах р. Николка, в них остается в среднем невыметанными от 3 до 10 икринок, что составляет 0,1–0,3 % от средней абсолютной плодовитости самок данной популяции.

Согласно модели, разработанной на нерке оз. Азабачье (Паренский, 1992), имеется оптимум частоты контактов между производителями территориально-агонистического характера, при котором отмечается наиболее быстрое достижение икрометания и закапывания икры. При низкой частоте контактов между производителями наблюдается недостаток общения с себе подобными (сенсорный голод), в результате чего нерестовое поведение замещается поисковой миграционной активностью. При очень высокой частоте территориально-агонистических контактов между особями происходит рассеивание внимания и угасание ориентировочных реакций рыб к ухаживанию и гнездостроению, а в результате нерестовые пары распадаются. В реалиях нерестового поведения это выражается в стремлении особей поддержать поток сенсорной информации на оптимальном уровне. При низкой плотности рыб на нерестилищах отражается тенденция к их интеграции, а при высокой – к изгнанию лишних рыб (Паренский, 1992).

Переполнение нерестилищ нерки сопровождается усложнением иерархической структуры нерестовых групп, а также образованием агрегаций особей (стрессконтагиатов), подвергающихся воздействию стресса, вызванного высокой плотностью. Особи, составляющие агрегацию, временно или полностью исключаются из нереста. Группировки особей, нерестящихся на наиболее пригодных для развития икры участках при отсутствии дефицита площади можно назвать контагиатами (Паренский, 1992).

При снижении плотности заполнения нерестилищ вследствие посленерестовой гибели производителей или в результате выедания их хищниками входящие в состав агрегаций стрессконтагиатов особи покидают их и могут отнереститься. При этом некоторая часть гнезд производителей, отнерестившихся ранее, перекапывается, а их икра гибнет. Кратность перекапывания нерестилищ приблизительно определяется отношением количества самок на них к количеству нерестовых пар (Паренский, 1992).

Чрезмерное увеличение плотности заполнения нерестилищ производителями нерки наряду со значительными отклонениями соотношения полов от нормального ведет к снижению эффективности нереста воспроизводящейся группировки за счет таких показателей, как ограничение числа одновременно нерестующих пар (уменьшение нерестовой емкости) и снижение интенсивности нереста производителей вследствие зоосоциальных взаимодействий между особями, а также из-за перекапывания гнезд. Таким образом, важнейшую регулирующую роль у нерки играют плотностные факторы. Их влияние может быть настолько сильным, что при чрезмерно большой

численности производителей, зашедших для размножения, эффективная продуктивность их нереста будет фактически нулевой (Паренский, 1992).

Влияние плотности скоплений производителей нерки на урожайность поколений имеет одинаковый характер как в процессе нереста, так и в процессе последующей инкубации икры; не исключено, что он сохраняется вплоть до выхода личинок из бугра. Наименьшие потери икры и эмбрионов отмечены при низкой плотности нерестовых скоплений, наибольшие – при высокой. При высокой плотности скоплений нерки наименьшие потери икры при нересте и в ходе инкубации икры имеют место у мелких и относительно большие – у среднеразмерных и крупных самок-производителей (Чебанов, 1984, 1991).

Превышение оптимальной численности производителей. В устройстве нерестовых бугров активная роль принадлежит самкам. Около каждой из них держится по нескольку самцов, которым в расчистке нерестилищ принадлежит меньшая роль. Когда рыбы бывает очень много, самки поздних подходов могут разрушать некоторые гнезда, устроенные ранее. При нормальном заполнении нерестилищ они копают грунт в стороне от имеющихся гнезд. При массовом продолжительном нересте обеспечивается хорошая фронтальная расчистка грунта нерестилищ, что благотворно сказывается на водоснабжении гнезд и развитии икры (Кузнецов, 1928; Смирнов, 1975).

Периодически, но нерегулярно превышение оптимальной численности производителей в системе р. Камчатка отмечается в бассейне оз. Азабачье, а также в бассейне оз. Двухюрточное; в последнем наблюдается дефицит нерестовых площадей (Бугаев, Остроумов, 1993; Бугаев, 1995a, 2007a; Бугаев и др., 2007a; Бугаев, 2010a; и др.). По другим районам воспроизводства в системе р. Камчатка данных об этом явлении нет, или они не привлекали внимания исследователей своими достаточно незначительными масштабами.

В качестве примера экстремально высокого переполнения нерестилищ можно привести ситуацию, случившуюся в 1984 г. в бассейне оз. Азабачье в ключе Банный (на территории пункта КамчатНИРО), когда в него одновременно зашли 457 шт. производителей нерки (при оптимуме 40–50 шт.), которые все поголовно погибли, практически не начав нерест.

6.2.5. Пресноводный период жизни и комплексные исследования смолтов и половозрелых рыб, связанных с нагулом и воспроизводством нерки в бассейне оз. Азабачье

В природе время выхода личинок нерки из грунта очень растянуто, что является следствием продолжительности нереста, различий в термике нерестилищ. В бассейне р. Камчатка самый ранний выход нерки из бугров отмечен в январе–феврале (Смирнов, 1975), а самый поздний приходится на начало–середину июля – период начала и основного нереста производителей ранней нерки следующего поколения (Кузнецов, 1928; Шевляков, 2001).

На примере рыб оз. Азабачье выявлено (Кузнецов, 1928; Шевляков, 2001), что при постройке гнезд производители нерки могут высвобождать часть молоди, которая самостоятельно не могла выбраться из гнезд. Эта группа рыб уступает по размерам молоди, самостоятельно выбравшейся из гнезд, чем увеличивает общую разнокачественность молоди в первый год жизни. Самостоятельно выбравшаяся из гнезд молодь также довольно разнообразна и может состоять из нескольких размерных групп.

Так как конкретные места нереста ранней и поздней нерки не совпадают, на основании данных И. И. Кузнецова (1928) и Е. А. Шевлякова (2001) можно предполагать, что поздняя нерка при нересте также высвобождает какое-то количество молоди нерки, которая самостоятельно не могла выбраться из гнезд. Но никаких фактических материалов по этому вопросу пока нет.

Начиная с личиночного возраста, нерка живет стайно, но в стаи объединяется менее активно, нежели кета и горбуша. Личинки предпочитают затененные участки с ослабленным течением. Днем они уходят в глубокие места водоемов или укрываются под камнями и корягами среди прибрежной растительности.

В конце этапа смешанного питания личинки мигрируют из районов нерестилищ. С ключевых нерестилищ молодь мигрирует в тихие прибрежные участки рек или озер, с прибрежных озерных – в пелагиаль. Скат с речных и ключевых нерестилищ у нерки, как и у других видов лососей, происходит в темное время суток, он в бассейне р. Камчатка наблюдается с конца февраля по начало июля (Симонова, 1972b; Смирнов, 1975; Бугаев, 1995a; Бугаев и др., 2007a).

Подробные данные о сроках ската и размерно-массовых характеристиках скатывающейся с нерестилищ и нагуливающейся молоди нерки из ряда районов бассейна р. Камчатка приведен в ранее опубликованной сводной работе (Бугаев и др., 2007a), и здесь мы их не приводим.

У сеголетков нерки в устье р. Камчатка ежегодно наблюдается пик ската, обычно приходящийся на 15–20 июня. Скат происходит как в светлое, так и темное время суток. В это время скатываются сеголетки нерки в основном без чешуи. В июле скат значительно ослабевает, но в первой декаде августа наблюдается его усиление. Динамика ската сеголетков нерки в устье р. Камчатка была показана ранее (Бугаев, Карпенко, 1983).

Сеголетки нерки в устье р. Камчатка в 1978–1979 гг. в июне имели среднюю длину 28,3–54,0; в июле – 30,9–38,4; в августе – 51,2–54,8 мм (Бугаев, 1995a).

Миграции распределения по местам нагула сеголетков нерки (после ската с нерестилищ) происходят как в светлое, так и темное время суток. К районам откорма молодь может двигаться как вниз по течению, так и против, если районы нагула находятся выше нерестилищ (Andrew, Green, 1960; Крогиус, 1954; Семко, 1954; Крохин,

Крогиус, 1956; McCart, 1967; Смирнов, 1975; Бугаев, 1981b, 1983, Бугаев, 1995a). Если нагульный водоем находится выше по течению, миграция сеголетков нерки происходит днем (Brannon, 1972).

Принципиальное значение для роста и нагула молоди нерки бассейна р. Камчатка имеет миграция сеголетков нерки в бассейн оз. Азабачье. В этот водоем сеголетки нерки со средней длиной 40,0–60,0 мм из притоков среднего и нижнего течения р. Камчатка (район воспроизводства группировки «Е») поднимаются как в дневное, так и ночное время (Бугаев, 1995a). Миграцию сеголетков нерки в оз. Азабачье отмечали и ранее (Белоусова, 1974; Н. А. Симонова, архив КамчатНИРО; Коновалов, 1980), но до проведения специальных работ (Бугаев, 1982a, 1984a, 1995a) район, откуда нерка мигрирует в озеро, не был известен.

В большинстве пойменных водоемов бассейна р. Камчатка молодь нерки не обитает круглогодично, и особи одних и тех же возрастных групп в них встречаются довольно ограниченное время. Практика показала, что, взяв пробу молоди из такого водоема, в большинстве случаев после 10–20-дневного промежутка в этом же водоеме можно или вообще ее не встретить, или выловить молодь явно другой возрастной группы, или той же возрастной группы, но значительно меньших размеров, чем в первый раз. Это типично для большинства пойменных озер, проток и стариц бассейна р. Камчатка, где молодь нерки встречается только в теплый период года (Бугаев, 1983, 1995a).

Попытки наблюдения линейного роста у нерки в отдельных водоемах бассейна р. Камчатка оказались успешными только для групп особей из некоторых мест, где возможен облов значительной части популяции и молодь обитает в течение всего года (лимнокрены р. Коханок, оз. Ушковское, оз. Кулпик, старица р. Радуга и др.). В большинстве водоемов бассейна р. Камчатка молодь нерки не обитает круглогодично, и одни и те же возрастные группы в них встречаются довольно ограниченное время.

В связи с тем, что сотрудники КамчатНИРО проводили тщательные обловы в водоемах (обычно 5–10 заметов невода в разных точках), в ряде случаев можно предполагать скат молоди одной возрастной группы и вселение другой. В крупных водоемах, например в оз. Азабачье, не зная закономерностей распределения, а также миграции в озеро молоди нерки из притоков нижнего течения р. Камчатка, выловить рыб одной и той же группировки (особенно в береговых обловах) по истечении нескольких дней часто не представлялось возможным (Бугаев, 1983, 1995a).

Основным выростным водоемом нерки р. Камчатка является оз. Азабачье (рис. 94), где нагуливается подавляющая часть всей молоди нерки бассейна реки.

Напомним, что зоны сближенных склеритов (ЗСС) на чешуе рыб, образующиеся в период возобновления роста (после его остановки в осенне-зимне-весенний период) исследователями классифицируются как годовые кольца. ЗСС, образующиеся на чешуе в период сезонного роста, не являются годовыми кольцами, а классифицируются как дополнительные образования на чешуе (Никольский, 1974a; Мина, 1976; Бугаев, 1981b, 1991a, 1995a, 1997; Бугаев, Дубынин, 1991).

Начало сезонного роста и образование годовых колец на чешуе молоди нерки бассейна р. Камчатка в разных типах водоемов отмечено в среднем с середины марта (в ключевых незамерзающих водоемах) до начала июля (в оз. Азабачье – глубоком замерзающем водоеме). В неглубоких пойменных озерах, старицах и протоках рек начало сезонного роста и образование годовых колец происходит в период вскрытия этих водоемов и в разных районах может происходить с конца апреля до начала июня (Бугаев, 1981a, 1983, 1995a; 2007a).

У молоди, мигрирующей сеголетками на нагул в оз. Азабачье из притоков нижнего течения р. Камчатка, часто уже в период нахождения в верхней части протоки Азабачьей (у кл. Дьяконовский), формируется дополнительная ЗСС на чешуе (Бугаев, 1981b, 1995a). Приведенные данные подтверждают точку зрения Г. В. Никольского (1974a) о том, что смена условий обитания может привести к образованию дополнительных ЗСС на чешуе рыб.

Закладка чешуи у сеголетков нерки (центральная площадка оконтурена одним склеритом) в бассейне р. Камчатка происходит при средней длине тела 40 мм (Бугаев, 1995a).

Исходя из большого разнообразия размеров сеголетков можно предполагать, что сроки закладки чешуи у них сильно варьируют. По нашим наблюдениям, закладка чешуи (центральная площадка ограничена одним склеритом) у сеголетков в бассейне р. Камчатка происходит с конца мая по конец сентября, при средних сроках в конце июня – начале июля (Бугаев, 1995a).

Наблюдающееся разнообразие размеров сеголетков можно объяснить как различными сроками выхода личинок из грунта в связи с гидрологическими особенностями отдельных нерестилищ, наличием сезонных рас нерки, так и различной скоростью роста молоди в разных типах водоемов, о чем свидетельствует неодинаковая скорость формирования склеритов на чешуе и изменчивость межсклеритных расстояний (Бугаев, 1995a).

Качественно пища молоди нерки в бассейне р. Камчатки довольно разнообразна и представлена планктонными ракообразными, куколками хирономид, веснянок, ручейников, поденок и имаго наземных насекомых. У молоди, обитающей в озерах, основу питания составляют планктонные ракообразные (Бугаев, Николаева, 1989; Бугаев, 1995a).

В пойменных озерах и старицах бассейна р. Камчатка планктонными ракообразными молодь питается только летом в период массового их развития. Хирономиды, веснянки и наземные насекомые существенно дополняют рационы сеголетков при уменьшении количества планктонных организмов. Доля амфибиотических насекомых в пище особенно заметно возрастает в период массового их вылета. Молодь нерки, нагуливающаяся в районе не-

рестилищ или русловых участков бассейна реки, питается в основном хирономидами (Бугаев, Николаева, 1989; Бугаев, 1995a).

Как свидетельствуют многочисленные работы российских и зарубежных исследователей, молодь нерки всегда предпочитает питаться планктоном и потребляет другой корм только в случае отсутствия или малых его концентраций.

По классификации И. И. Куренкова (1978a, 2005), большинство озер Камчатки по особенностям экосистем пелагиали делятся преимущественно на два типа – мелкие (глубиной до 13–18 м) и глубокие (более 13–18 м).

Большинство озер бассейна р. Камчатки относятся к типично мелким: старицы – Дедова Юрта, оз. Кулпик, старица без названия выше пос. Таежный; пойменные озера – Куражечное и Кобылкино, все другие озера Камаковской низменности; оз. – Низовцево и Красиковское и др. Типично глубокими являются только два водоема: оз. Азабачье и Двухюрточное. Одно – оз. Курсин – относится к промежуточному типу (скорее, ближе к глубоким). Для пелагиали мелких озер характерны впадающие зимой в диапаузу виды планктеров (Куренков, 1978a, 2005).

Зоопланктон пелагиали глубоких озер представляют ракообразные эупелагических форм, которые зимой лишь снижают свою численность и несколько задерживаются в развитиии. Основным объектом питания молоди нерки в пелагиали оз. Азабачье являтся рачок-копепода *Cyclops scutifer*, которых молодь нерки потребляет круглогодично. Питание дафниями *Daphnia galeata* носит сезонный характер, т. к. приходится в основном на август–сентябрь (Белоусова, 1972, 1974, 1975; Базаркина, 1993; Bazarkina, Travina, 1994; Бугаев, 1995a; Базаркина, 2002, 2004a-b,2007; и др.).

В этой связи понятно, что **кормовая база для молоди нерки в оз. Азабачье в противоположность старицам и пойменным озерам бассейна р. Камчатка более обильна и устойчива в течение всего года. Последнее, вероятно, является одной из основных причин массовой миграции в него сеголетков нерки из притоков р. Камчатка.**

Исследования в бассейне оз. Азабачье. Наибольший практический интерес представляют исследования в бассейне оз. Азабачье (рис. 94), где нагуливается молодь стада «А» и группировки «Е», составляющая в сумме до 70 % всей молоди нерки нерки этой крупной реки (Бугаев, 1981b, 1995a, Бугаев, 2010a). Это третье по величине акватории пресное озеро п-ва Камчатка. Соединено с р. Камчатка рекой-протокой Азабачья длиной 11 км. В настоящее время относится к ряду наиболее изученных озер полуострова.

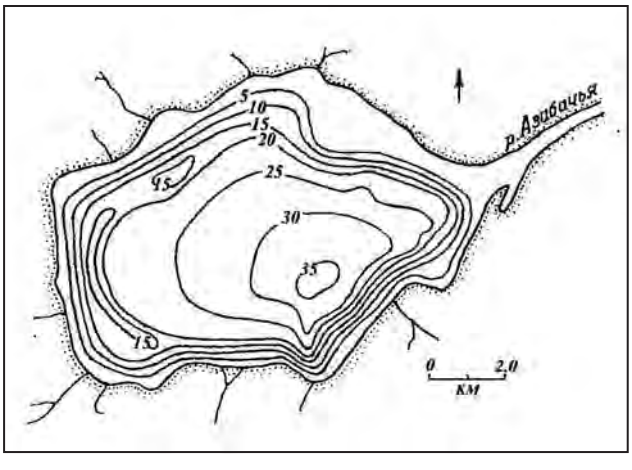


Рис. 94. *Морфологическая характеристика ложа оз. Азабачье (по: Николаев, Николаева, 1991)*

Первая морфологическая характеристика этого водоема дана Е. М. Крохиным (1972). По уточненным данным (Николаев, Николаева, 1991), оз. Азабачье имеет площадь 56,45 км², объем – 1,026 км³, максимальную глубину – 36,8 м, среднюю глубину – 18,2 м, площадь водосбора – 486 км²; период времени полной смены воды водосбором – 1,8 года, площадь литорали (глубины 0–5 м) – 16,5 %, среднюю прозрачность в летний период по диску Секки – 3,0 м, высоту над ур. м. – 6,0 м.

Продолжительность весенней циркуляции в зависимости от погодных условий может значительно изменяться. Несмотря на значительную площадь при относительно небольшой глубине в озере часто возникает резкое и устойчивое температурное расслоение. Причина этого – укрытость водоема от сильных ветров. Вода на поверхности прогревается до 14–16 °С, мощность эпилимниона – 9–10 м. Осеннее охлаждение начинается в конце августа. В конце сентября при сравнительно высоких температурах (7–8 °С) возникает гомотермия, однако перед замерзанием вода сильно выхолаживается (Крохин, 1972) (рис. 95–96).

Летом в озере отмечается высокое содержание кислорода практически на всех горизонтах, что обусловлено значительным развитием фитопланктона (на мелководьях – макрофитов), а также наличием полной циркуляции в весенний период (Куренков, 1972, 2005).

Озеро Азабачье в далеком прошлом – морской залив, но сейчас это типичный пресноводный водоем (Куренков, 1972, 2005). Анализ многолетней фрагиляриевой сукцессии (изменений) позволил сделать предварительный вывод о слабой эвтрофикации оз. Азабачье за исследованный период (Лепская, 2000).

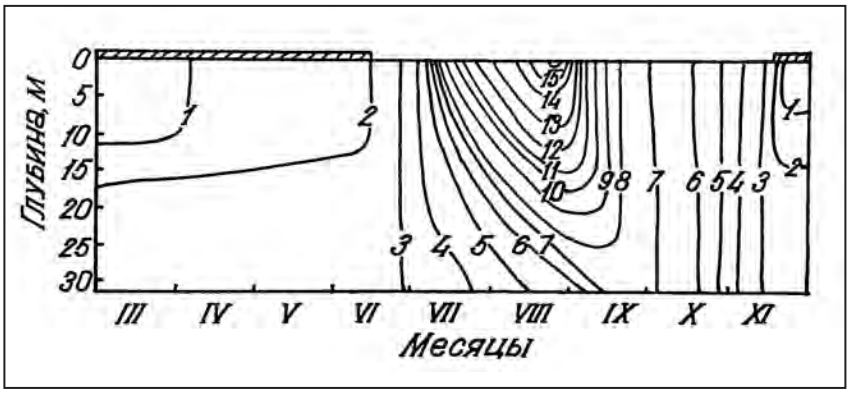
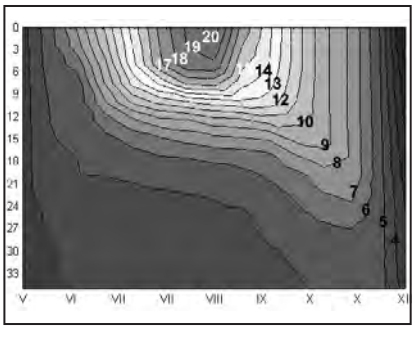


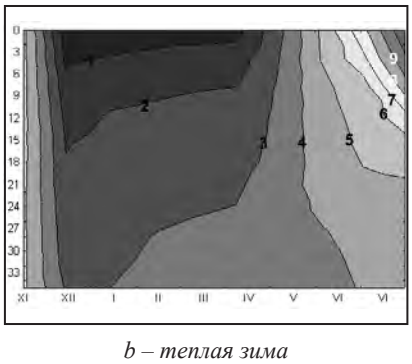
Рис. 95. *Схема сезонного хода вертикального распределения температуры воды в оз. Азабачье по объединенным данным за 1951–1957 гг. (на изолиниях – температура воды, °С; штриховка в верхней части диаграммы – ледяной покров) (по: Крохин, 1972; с дополнениями Л. А. Базаркиной)*

На первоначальных этапах исследований в фитопланктоне оз. Азабачье было выделено 23 вида (Еленкин, 1914; Куренков, 1972, 2005), но позже Е. В. Лепская (2000) показала, что в озере присутствуют диатомовые водоросли 54 видов, принадлежащие к 23 родам, 8 семействам, 5 порядкам и 2 классам. Из них доминантными в фитопланктоне являются *Aulacoseira italica* и *Stephanodiscus minutulus*. Они же представляют собой главный кормовой объект зоопланктонного сообщества, а именно: аулякозеиру потребляют взрослые стадии циклопов *Cyclops scutifer*, а стефанодискусом активно питаются копеподиты циклопов и разноразмерные особи *Daphnia galeata* (Лепская, 2000).

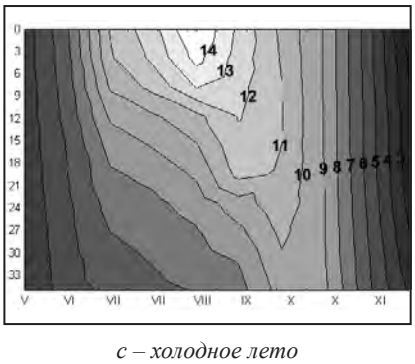
Сезонный ход развития фитопланктона характеризуется вспышкой численности диатомовых сразу же после вскрытия, а иногда до вскрытия озера. Весенний максимум диатомей и зеленых водорослей наблюдается обычно в июле. В конце августа – сентябре следует летний минимум, а в октябре – осенняя вспышка диатомей. Синезеленые водоросли (анабена) появляются в период максимального прогрева озера (Куренков, 1972, 2005; Лепская, 2000; Базаркина, 2002, 2004a-b, 2007).



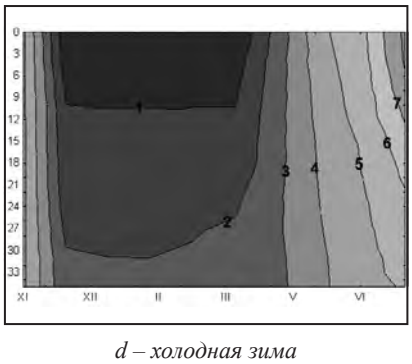
a – теплое лето



b – теплая зима



c – холодное лето



d – холодная зима

Рис. 96. *Примеры сезонного хода вертикального распределения температуры воды в оз. Азабачье в «теплые» и «холодные» годы (по данным Азабачинского наблюдательного пункта КамчатНИРО за 1999–2006 гг. – версия С. В. Шубкина): по оси абсцисс – месяцы; по оси ординат – водный горизонт, м; цифрами на изолиниях указана температура воды, °С*

По последним опубликованным данным (Лепская, 2003), в пелагическом фитопланктоне оз. Азабачье найдено уже 60 видовых и внутривидовых таксонов, относящихся к 4 отделам: Bacillariophyta (49); Cyanophyta (6); Chlorophyta (4); Chrysophyta (1), а также неидентифицированные представители последнего отдела. В зависимости от температуры и соотношения биогенов в течение вегетационного периода структурообразующими видами могут быть *Aulacoseira subarctica* (бывшая *A. italica*), *Stephanodiscus minutulus*, *Asterionella formosa*, *Microcystis* sp. Сразу после таяния льда в воде развивается мелкоклеточный *S. minutulis*, по мере истощения запасов минерального фосфора его замещает *A. subarctica*. Как субдоминанта *A. formosa* всегда обнаруживается в летний период, но при попадании в озеро пеплов от извержения вулкана Безымянный (в 1956 г.) численность астерионеллы достигала даже 104 клеток/мл. Микроцистис (*Microcystis* sp.) интенсивно развивается в середине лета в период наибольшего прогрева водной толщи (9,0–10,0 °С). Для сезонного развития фитопланктона

характерно два более или менее выраженных пика: весенний – в начале июня и осенний – в сентябре–октябре (Лепская и др., 2003).

Зоопланктон оз. Азабачье имеет свои особенности: в его составе присутствуют отдельные эстуарные формы, прежде всего эвритемора (*Evritemora kurenkovi*). Среди планктонных коловраток каких-либо специфических форм не обнаружено. Из ракообразных ведущим по численности видом является циклоп *Cyclops scutifer*, затем дафния *Daphnia galeata*. Эвритемора и лептодора (*Leptodora kindti*) малочисленны. Прочие рачки встречаются значительно реже. Некоторые из них – прибрежные или придонные формы, и появление их в пелагиали можно рассматривать как случайное явление (Куренков, 1972, 2005).

Cyclops ckutifer – в оз. Азабачье важнейший кормовой организм для обитающих здесь молоди нерки, малоротой корюшки и трехиглой колюшки. Максимальной численности циклоп достигает осенью (сентябрь–октябрь) (Куренков, 1972, 2005; Белоусова, 1972, 1974, 1975; Bazarkina, Travina, 1994; Бугаев, 1995a; Базаркина, 2002, 2004a-b, 2007; и др.).

Daphnia galeata – в оз. Азабачье появляется в июле, достигая максимума в сентябре и выпадает из планктона к концу октября. Численность *L. kindti* невелика, но из-за крупных размеров молодь нерки ее охотно потребляет.

В целом, кормовую ценность ракового планктона оз. Азабачье в летнее время следует признать весьма высокой: по отношению к молоди нерки это один из наиболее обеспеченных кормом водоемов на Камчатке (Куренков, 1972, 2005).

Исследования зоопланктона оз. Азабачье показали (Bazarkina, Travina, 1994; Базаркина, 2002, 2004a-b, 2007), что за период 1981–2000 гг. его состав практически не изменился. Ведущий по численности вид *C. scutifer* имеет однолетний жизненный цикл, в течение которого существуют две генерации с одинаковой длительностью развития. *D. galeata* и *L. kindti* зимуют в озере на стадии покоящихся яиц, *C. scutifer* – в активном состоянии, за исключением копеподитов V стадии, которые так же, как и яйценосные самки *E. kurenkovi*, пребывают в иловых отложениях водоема в марте–апреле в состоянии диапаузы.

В питании *C. scutifer* ведущую роль играет диатомовая водоросль *Aulacoseira subarctica*. При невысокой ее численности в летне-осенние месяцы *C. scutifer* и *E. kurenkovi* переходят к зоофагии, а *D. galeata* потребляет мелкие диатомовые и зеленые водоросли, а также цианобактерии. Предпочитаемой пищей *L. kindti* является молодь дафний, что оказывает существенный пресс на популяцию *D. galeata* (Базаркина, 2002, 2004a-b, 2007).

Соотношение факторов, контролирующих состояние планктонных ракообразных в экосистеме оз. Азабачье (обеспеченность пищей и пресс хищников), непостоянно. Фазы депрессии планктонного сообщества являются следствием воздействия численности рыб, нагуливающихся в озере, и дефицита биогенных элементов для *A. subarctica*.

Очень характерной особенностью экосистемы оз. Азабачье является ее периодическая, но непредсказуемая зависимость от окрестных вулканов – Ключевской, Безымянный, Шивелуч и Толбачик, когда их пеплом в период извержений происходит фертилизация (удобрение) бассейна озера. Непредсказуемость ситуации заключается в том, что не каждое извержение вулкана и не каждый пеплопад приводит к фертилизации бассейна озера. «Роза ветров» (преобладающие ветры) способствует разгрузке пепловых туч обычно в стороне от его бассейна и акватории.

Влияние вулканизма на жизнь рыб сложно и многогранно. Вулканические извержения изменяют гидрологический режим рек и озер, влияют на грунт и растительность водоемов, приводят к изменению кормовой базы рыб и их численности.

Повышение биологической продуктивности оз. Азабачье в результате его фертилизации вулканическим пеплом подтверждает основное положение классической концепции функционирования водных экосистем. Необходимо подчеркнуть очень важную деталь, что **приток биогенных элементов в этот водоем за счет минерализации трупов отнерестившейся нерки существенного значения не имеет** (Базаркина, 2002, 2004a-b, 2007), что, в известной мере, связано с относительно невысокой численностью пропускаемых в озеро производителей нерки и достаточно высокой численностью жилой и анадромной форм трехиглой колюшки, нерестящейся и погибающей в озере после нереста.

Рассмотрим динамику разнообразия ихтиофауны оз. Азабачье в 2002–2010 г. Мониторинг состава ихтиофауны оз. Азабачье был начат в начале 1980-х гг. с использованием ночных близнецовых тралений (мальковый трал – длина 3,5 и раскрытие 1,0*1,3 м) (Бугаев, 1988, 1995a), но затем он был прерван и возобновлен только в 2002 г. и продолжается по настоящее время. Результаты последних исследований и приведены в настоящей книге.

Активизации ежегодных траловых исследований способствовал сильный пеплопад, случившийся над бассейном оз. Азабачье в ночь с 9 на 10 мая 2004 г., когда в районе наблюдательного пункта КамчатНИРО выпало 15–18 мм пепла от вулкана Шивелуч. На наш взгляд, этот пеплопад стал новой точкой отсчета в качественных и количественных изменениях ихтиофауны оз. Азабачье. Поэтому сотрудники КамчатНИРО усилили контроль за составом ихтиофауны.

В таблице 41–42 представлены уловы (на усилие) молоди лососей и других видов рыб при тралениях на акватории оз. Азабачье в 2002–2010 гг.

Как видно (табл. 41), во все годы основу уловов на станции № 2 (в центре озера, глубина порядка 20 м) и станции № 3 (в районе «тундры» – глубина 1–3 м) составляет молодь нерки, трехиглая колюшка (жилая форма

представлена молодью и половозрелыми рыбами; проходная – половозрелыми и, в отдельные годы, сеголетками) и молодь малоротой корюшки. Девятииглая колюшка (молодь и половозрелые особи) обычна на станции № 3 и очень редка на станции № 2 (связано это с тем, что в пелагиали она не питается). Молодь кижуча присутствует в траловых уловах в очень небольших количествах. Другие виды встречаются еще реже и менее регулярно.

Таблица 41. *Результаты траловых ловов в июне-сентябре в оз. Азабачье* ***на станции № 2*** *в 2002–2010 гг. (по: Бугаев, Базаркин, 2006b, с дополнениями), экз./мин. траления*

Даты	Нерка	Трехиглая колюшка		Малоротая корюшка	Кижуч	Девятииглая колюшка	Прочие	Всего
		leiurus (жилая)	trachurus (проходная)					
15.07.02	0,60	4,00	0,40	1,40	–	–	–	6,40
05.07.03	0,30	1,60	0,30	–	–	–	–	2,2
09.07.03	0,93	67,14	0,21	1,36	0,14	–	–	69,78
21.07.03	0,86	12,14	0,50	64,29	–	3,43	–	81,22
26.06.04	35,00	2,00	2,00	1,00	–	–	–	40,00
18.07.04	5,92	2,83	1,58	0,83	–	–	–	11,16
08.07.05	8,40	0,20	4,00	1,00	–	–	–	13,6
10.07.05	38,33	6,67	34,17	0,83	0,50	–	–	80,5
22.07.05	19,00	3,00	2,6	0,20	–	–	–	24,8
11.08.05	3,6	32,30	0,20	0,40	–	–	–	36,5
21.08.05	1,2	32,30	–	–	–	–	–	33,50
12.07.06	4,82	0,91	22,73	–	0,09	–	–	28,55
20.07.06	0,20	0,20	9,20	–	0,20	–	–	9,80
31.07.06	2,20	0,20	4,00	–	–	–	–	6,40
19.08.06	0,05	0,75	0,20 + 10,50*	0,05	–	–	–	11,55
04.07.07	0,10	–	0,50	–	0,30	–	–	0,90
14.07.07	0,67	0,17	1,50	–	0,08	–	–	2,42
02.08.07	1,60	1,60	0,80	0,10	–	–	–	4,10
16.08.07	0,10	1,70	0,70 + 3,4*	2,10	–	1,00 + 0,20	–	9,20
02.09.07	3,00	1,00	0,50 + 19,5*	0,10	–	–	–	24,10
01.07.08	0,40	–	–	–	–	–	0,40 кета	0,80
03.07.08	2,40	0,20	3,00	–	–	–	–	5,60
31.07.08	0,10	–	0,10 + 0,10*	0,20	–	–	–	0,50
15.08.08	3,50	0,20	0,10 + 3,8*	–	0,40	–	0,10 карась	8,10
02.09.08	–	–	3,10*	–	–	0,10	–	3,20
26.06.09	5,50	–	–	–	–	–	–	5,50
10.07.09	3,58	0,25	0,25	0,50	–	–	–	4,58
26.07.09	11,00	3,10	0,20	0,30	0,10	0,10	–	14,80
23.06.10	4,8	–	0,2	0,1	–	–	–	5,1
10.07.10	71,1	6,0	1,5	0,1	–	0,1	–	78,8
26.07.10	0,4	2,2	2,8	1,0	–	–	–	6,4
15.08.10	2,3	1,4	–	10,9	–	0,5	–	15,1
07.09.10	15,8	0,8	–	14,8	–	–	0,2 голец	31,6

Примечание. * – сеголетки проходной формы (во всех остальных случаях – производители).

Рис. 97 (по данным табл. 41) иллюстрирует встречаемость в уловах в июле молоди нерки, жилой формы трехиглой колюшки (молодь и половозрелые особи), проходной формы трехиглой колюшки (половозрелые особи) и малоротой корюшки (молодь и половозрелые особи) на глубоководной ст. № 2 на одну минуту траления в 2002–2010 гг. Июль достаточно удобен для межгодового сравнения, т. к. по этому периоду имеются наиболее полные материалы – в это время в верхних слоях озера из-за недостаточного еще прогрева пелагиали и начала активного питания и роста в ночное время концентрируются разные виды рыб. Такое поведение обеспечивает достаточно высокие уловы для сравнения встречаемости отдельных видов.

Уже давно выяснено (Бугаев, 1995a), что траловые уловы молоди нерки ни в истоке протоки Азабачьей, ни на акватории озера не отражают в межгодовом аспекте численность производителей нерки, от которых одновременно нагуливается молодь нерки в озере (см. ниже рост молоди). Действительно, по материалам встречаемости нерки в траловых уловах в 2002–2010 гг. (рис. 97) и названным показателем нет корреляции ($r = -0,243$; $P > 0,05$; $n = 8$). Последнее связано с достаточно мобильным горизонтальным распределением молоди нерки в оз. Азабачье, сильно зависящим от преобладающих ветров (Николаев, Бугаев, 1985), и для адекватной оценки численности необходимы ночные траления по целой сети станций, что из-за трудоемкости проведения таких работ просто нереально в исполнении и здесь должны использоваться гидроакустические методы оценки численности. Но такой мониторинг тоже пока не налажен.

Тем не менее, материалы табл. 41–42 дают представление о соотношении разных видов рыб, нагуливающихся в контролируемых зонах водоема, что позволяет использовать эти сведения в сравнительных исследованиях выедаемости зоопланктона разными представителями ихтиофауны.

Таблица 42. *Результаты траловых ловов в июне–сентябре в оз. Азабачье* ***на станции № 3*** *в 2003–2010 гг. (по: Бугаев, Базаркин, 2006b, с дополнениями), экз./мин. траления*

Даты	Нерка	Трехиглая колюшка		Малоротая корюшка	Кижуч	Девятииглая колюшка	Прочие	Всего
		leiurus (жилая)	trachurus (проходная)					
15.07.03	2,40	4,50	0,50	0,60	–	–	3,70 карась	11,70
10.08.03	0,10	5,30	–	13,20	–	29,50	–	48,10
26.06.04	10,54	6,15	1,00	–	0,08	0,15	–	17,92
18.07.04	0,57	2,29	1,57	12,57	–	0,14	–	17,14
10.07.05	6,00	1,50	2,30	5,40	0,20	–	–	15,40
22.07.05	–	5,60	1,10	150,00	0,20	0,40	–	157,30
11.08.05	–	2,90	1,30	1,90	–	8,50	–	14,60
21.08.05	1,10	64,60	–	8,10	–	10,40	–	84,20
12.07.06	0,83	–	7,33	–	–	0,17	–	8,33
20.07.06	0,60	0,80	7,50	0,70	0,10	–	–	9,70
31.07.06	13,20	3,60	13,60	2,80	–	35,80	–	69,00
19.08.06	–	–	0,25 + 0,95*	0,25	–	0,75	–	2,20
04.07.07	–	–	0,17	–	–	–	–	0,17
14.07.07	0,30	0,20	2,10	0,10	–	–	–	2,70
02.08.07	9,70	3,20	1,50	0,50	–	4,70	–	19,60
16.08.07	2,90	0,20	0,50 + 6,9*	0,10	1,10	69,50 + 9,6*	0,10 карась	90,90
02.09.07	1,30	0,50	0,20 + 1,70*	–	–	3,10 + 0,9*	–	7,70
01.07.08	1,60	0,20	1,60	–	0,40	–	–	3,80
03.07.08	1,00	0,20	1,40	1,60	–	0,20	0,20 кета	4,60
31.07.08	0,50	0,50	1,37 + 0,37*	21,13	0,13	0,50	–	24,50
15.08.08	–	–	–	10,0	–	64,50	–	74,50
02.09.08	0,70	–	0,10 + 0,50*	3,30	0,40	2,10	–	7,10
26.06.09	1,00	0,20	0,20	8,10	0,40	–	–	9,90
10.07.09	1,00	0,08	0,25	333,33	0,42	–	–	335,08
26.07.09	2,00	2,70	0,20	1,10	–	1,40	–	7,40
23.06.10	2,8	4,0	7,3	1,4	1,4	2,2	0,1 голец	19,2
10.07.10	1,1	0,5	1,4	3,0	–	0,2	–	6,2
26.07.10	0,20	4,40	2,30	0,50	–	3,9	–	11,3
15.08.10	1,1	3,2	0,2	3,3	–	2,1	–	9,9
07.09.10	0,4	3,0	–	2,2	–	1,8	–	7,4

Примечание. * – сеголетки проходной формы (во всех остальных случаях – производители).

В пелагиали оз. Азабачье выеданию рыбами-планктофагами подвержены все размерно-возрастные группы циклопов и крупные дафнии. Независимо от численности циклопов в пелагиали озера наибольшее воздействие со стороны рыб испытывают дафнии. Максимальный пресс на сообщество ракообразных оказывают двухгодовики нерки азабачинского стада (стадо «А»). В годы вспышек численности трехиглой колюшки (преимущественно жилой формы) этот планктофаг в оз. Азабачье является наиболее активным пищевым конкурентом молоди нерки (Бугаев, 1995a; Базаркина, 2002, 2004a-b, 2007; Бугаев и др., 2004a; Бугаев, 2010a; и др.).

Ранее (Бугаев, Базаркин, 1987) в смешанных траловых уловах в оз. Азабачье на основании анализа размеров особей, структуры чешуи, сроков и места вылова особей была разработана методика идентификации и проведена идентификация молоди стада «А» и группировки «Е». Это позволило, в определенных пределах, провести изучение сезонного роста молоди нерки в бассейне озера.

В оз. Азабачье одновременно нагуливаются сеголетки и годовики стада «А» и сеголетки группировки «Е». Пределы средней длины тела **сеголетков стада «А», годовиков стада «А» и сеголетков группировки «Е» в пробах, собранных на станции № 2** в разные годы, составляли: в конце июня – 27–68 мм, в июле – 30–75 мм, августе – 33–74 мм, сентябре – 35–74 мм, октябре – 36–85 мм (Бугаев, 1995a – рис. 52; рис. 98). Вероятно, такую разнокачественность в длине тела молоди нерки, нагуливающейся в бассейне оз. Азабачье, следует рассматривать как адаптацию к кормовым условиям в водоеме. Существует высокая селективность в питании молоди нерки (Бугаев, 1995a) и других видов лососей, когда наиболее крупная молодь потребляет более крупные организмы, а более мелкая, соответственно, помельче.

Сеголетки нерки группировки «Е» несколько крупнее, чем стада «А» (Бугаев, 1995a – рис. 53; рис. 99). Изучение длины тела сеголетков нерки стада «А» (из оз. Азабачье на станции № 2) и группировки «Е» (из протоки и оз. Азабачье на станции № 2) в течение сезона роста (по материалам 1979–1990 гг.) показало (Бугаев, 1995a), что средние размеры молоди стада «А» (в скобках – группировки «Е») в конце июня составляли 25–28 (40–50) мм, июле – 38–30 (40–55) мм, августе – 35–45 (48–67) мм, сентябре – 40–52 (52–74) мм, октябре – 35–60 (58–72) мм.

Уравнение регрессии зависимости средней длины тела сеголетков нерки стада «А» (на станции № 2) от даты вылова имеет вид: $Y_A = 0{,}192*X + 24{,}97$ ($r_s = 0{,}741$, $P < 0{,}01$); группировки «Е» (в протоке и в озере на станции № 2) – $Y_E = 0{,}168*X + 42{,}69$ ($r_s = 0{,}688$, $P < 0{,}01$); где X (в обоих случаях) – дата вылова сеголетков нерки в период

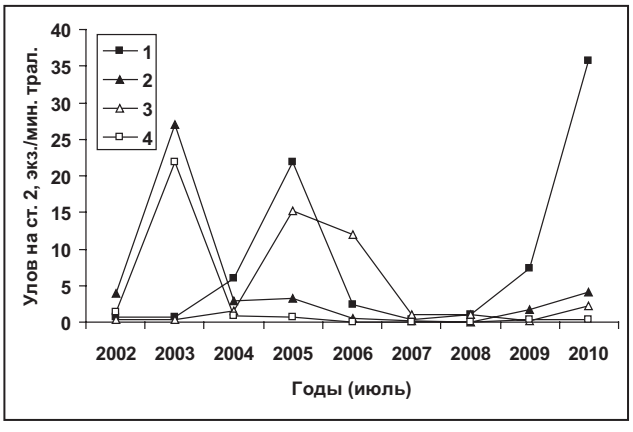


Рис. 97. *Траловые уловы (экз.) в оз. Азабачье в июле на ст. № 2 на одну минуту траления в 2002–2010 гг.: 1 – нерка, 2 – жилая трехиглая колюшка (leiurus), 3 – проходная трехиглая колюшка (trachurus), 4 – малоротая корюшка*

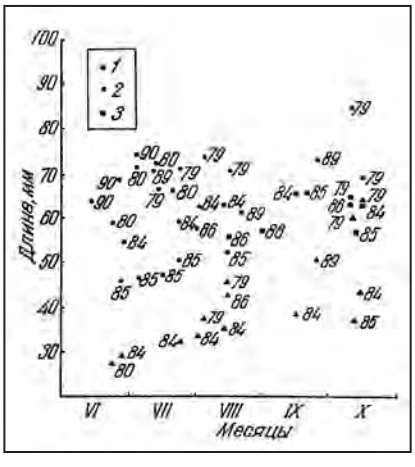


Рис. 98. *Длина тела сеголетков и годовиков нерки стада «А» и сеголетков нерки группировки «Е» из оз. Азабачье в течение сезона роста (по материалам 1979–1990 гг., собранных на станции № 2 (числа у точек – годы лова): 1 – сеголетки стада «А»; 2 – годовики стада «А», 3 – сеголетки группировки «Е» (по: Бугаев, 1995а)*

с конца июня – начала июля и по конец октября (число суток, считая от 01 июня). Линии регрессии длины тела для особей стада «А» и группировки «Е» идут почти параллельно друг другу со сдвигом показателей длины тела особей: сеголетки группировки «Е» в среднем на 15–18 мм крупнее таковых стада «А», нагуливающихся в это время в пелагиали озера (Бугаев, 1995а, рис. 99).

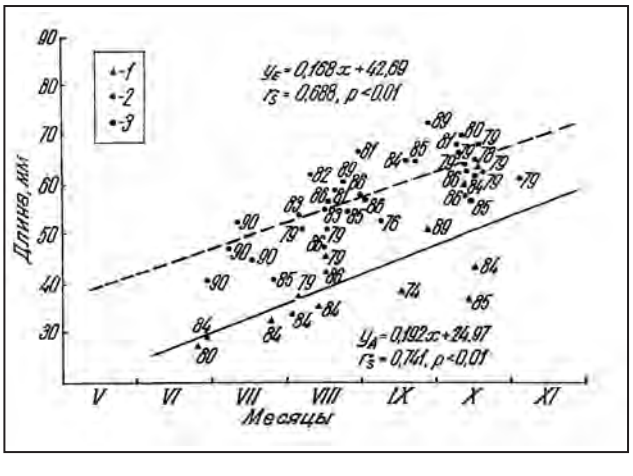


Рис. 99. *Длина тела сеголетков нерки стада «А» и группировки «Е» из оз. Азабачье и протоки Азабачья в течение сезона роста (по материалам 1976–1990 гг., числа у точек – годы лова; в уравнении регрессии: x – число суток, считая от 1 июня; y – длина тела, мм) (по: Бугаев, 1995а):*
1 – сеголетки стада «А», выловленные на акватории озера (станция № 2); 2 – сеголетки группировки «Е», выловленные в протоке Азабачьей (в основном у кл. Дьяконовский); 3 – сеголетки группировки «Е», выловленные на акватории озера (станция № 2) (по: Бугаев, 1995а)

Наблюдающееся разнообразие и значительную трансгрессию даже средних значений размеров молоди нерки бассейна р. Камчатка с различным числом ЗСС на чешуе можно объяснить растянутым во времени выходом личинок из грунта, разнообразными ритмами сезонного роста и различной скоростью роста в отдельных водоемах. Все это усугубляется еще и тем, что в отдельные годы темп роста молоди нерки и размеры покатников, мигрирующих из оз. Азабачье, могут изменяться в зависимости от уровня кормовой базы, численности молоди и температурных условий в год нагула (Бугаев и др., 1993; Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; Дубынин, Бугаев, 2002; и др.).

В июле–августе 1985 г. в литорали оз. Азабачье автор отмечал необычно высокое количество сеголетков нерки стада «А», которое исчислялось сотнями на один замет малькового невода (обычно они отсутствуют или встречаются единично). За многолетнюю историю исследований с 1975 по 2010 г. такое явление было отмечено

всего один раз. Возврат нерки стада «А» от этих сеголетков в 1990 г. был очень низким (Бугаев, 1995а; Бугаев и др., 2007а).

Помимо всего прочего, у смолтов нерки стада «А» и группировки «Е», а также у годовиков нерки из других районов бассейна р. Камчатка в год ската имеет место наличие истинного компенсационного роста, что было показано на примере анализа структуры их чешуи (Бугаев, 1995а; и др.). Напомним, что истинный компенсационный рост – это рост, идущий в темпе, превышающем средний рост нормально растущих особей не только данного возраста, но и данного размера (массы) (Мина, Клевезаль, 1976). На чешуе молоди нерки он проявляется в увеличении скорости формирования склеритов и межсклеритных расстояний (Бугаев, 1995а)

Из-за многочисленности разнообразных факторов воздействия для нерки бассейна р. Камчатка размеры молоди, исключая сеголетков в летний период, не могут служить основной характеристикой при определении возраста, как это рекомендовали некоторые исследователи (Коновалов и др., 1971; Коновалов, 1980). Обязательно необходим анализ структуры чешуи (Бугаев, 1995а).

Эпизодические гидроакустические съемки в 1978 и 1982 гг. на акватории оз. Азабачье с помощью эхолота «Язь» (частота 87 кГц) показали, что безотносительно к сезону и году наблюдений в светлое время суток в озере постоянен приповерхностный слой рыб (рис. 100а). С середины лета формируется второй слой у дна, полностью стабилизировавшийся к осени (рис. 100b). Любопытно, что нижний слой рыб в 1982 г. наметился с начала июля, тогда как в 1978 г. его не было до конца второй декады июля, что, скорее всего, обусловлено межгодовой флюктуацией численности и сроков захода в оз. Азабачье рыб-иммигрантов. Оба слоя днем образовали мелкие стаи рыб. Стаи верхнего слоя обычно равномерно распределялись в диапазоне глубин 0–14 м. Иногда в нем наблюдали два слабо локализованных субслоя (Николаев, Бугаев, 1985).

С наступлением темноты стаи обоих слоев распадаются, рыбы из придонного слоя мигрируют к поверхности, образуя единый слой рыб от поверхности до глубины 5–8 м. Вечерний распад стай обоих слоев, как и утреннее скосячивание рыб, протекают скоротечно.

Вблизи устьев впадающих в озеро рек эхолот фиксировал речной сток в форме специфичного приповерхностного звукорассеивающего слоя – ЗРС (рис. 101). На эхограммах прослеживается основная струя паводкового стока р. Бушуева и ее ветви. Видно, что нижняя часть шлейфа речной струи, насыщенной, несомненно, минеральными взвесями и компонентами дрифта, почти не смешиваясь с озерной водой, обособленно распространялась вдоль свала большой крутизны ко дну. У низа шлейфа-стока, ощущаемого эхолотом в 170–200 м от устья реки, на глубинах 7–16 м фиксировали локальные стаи придонных рыб. Подобные скопления могли состоять из молоди гольца и, в меньшей мере, хариуса (Николаев, Бугаев, 1985).

Выяснено (Бугаев, 1995а), что скат молоди нерки начинается приблизительно через 12–14 суток после полного вскрытия озера и приходится в среднем на конец июня – начало июля при температуре воды в истоке протоки 7–8 °С и выше. Массовый скат обычно наблюдается 5–20 июля. Динамика ската нерки зависит от температуры воды в истоке протоки и в случае повышения температуры выше 18–20 °С в тихие безветренные дни может временно ослабевать и даже прекращаться совсем до наступления ветреных дней или ненастной дождливой погоды. Окончание ската происходит, вероятно, в начале–середине августа, но из-за низких уровней воды траловые обловы в истоке протоки Азабачьей в это время проводить невозможно.

Не исключено, что фактор нагула в мелководных озерах бассейна реки в период миграции (и ее сроки) в оз. Азабачье в существенной мере и определяет выживаемость и существующие различия в динамике численности нерки группировки «Е» и стада «А». Эти различия наблюдаются несмотря на то, что особи стада и группировки значительный период своей жизни нагуливаются в одном озере (Бугаев, 1983, 1995а, 2006, 2008а).

Факторы, влияющие на длину и массу смолтов. Рассмотрим межгодовую изменчивость роста молоди нерки стада «А» и группировки «Е» (табл. 43), скатившихся из оз. Азабачье в 1979–2010 гг. (в 1981–1983 и 1997 гг. лов не проводили). Как можно видеть из этой таблицы, для смолтов нерки, мигрирующих из озера, характерна значительная межгодовая изменчивость показателей. Максимальные характеристики длины и массы тела смолты нерки стада «А» имели в 1994 г., минимальные – в 1986 г.; смолты группировки «Е» максимальные – в 1979 г., минимальные – в 1986 г.

Как показали исследования (Бугаев и др., 1993; Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 1999, 2000), длина и масса тела смолтов нерки, мигрирующих из оз. Азабачье, зависит от численности нагуливающейся молоди этого вида в озере, численности *Cyclops scutifer* и *Daphnia galeata*, температуры воды, ее вертикальных градиентов и некоторых других факторов.

Несмотря на то, что исследования (Бугаев, Дубынин, 1999, 2000) проведены достаточно давно, они до сих пор не потеряли своей актуальности и практической ценности, т. к. пределы колебаний межгодовых показателей роста молоди нерки за 1979–1985 гг. до сих пор не превзойдены (даже после фертилизации оз. Азабачье вулканическим пеплом вулкана Шивелуч в 2004 г. самые высокие размерно-массовые характеристики смолтов нерки стада «А» были меньше – табл. 43).

Характеристику длины и массы тела смолтов нерки стада «А» и группировки «Е», мигировавших из оз. Азабачье в 1979–2010 гг., иллюстрируют рис. 102–103. Из этих рисунков видно, что не во все годы наблюдается синхронная изменчивость показателей смолтов стада «А» и группировки «Е». Особи стада «А» имеют бóльшие пределы изменчивости длины и массы тела, чем группировки «Е» (рис. 102–103).

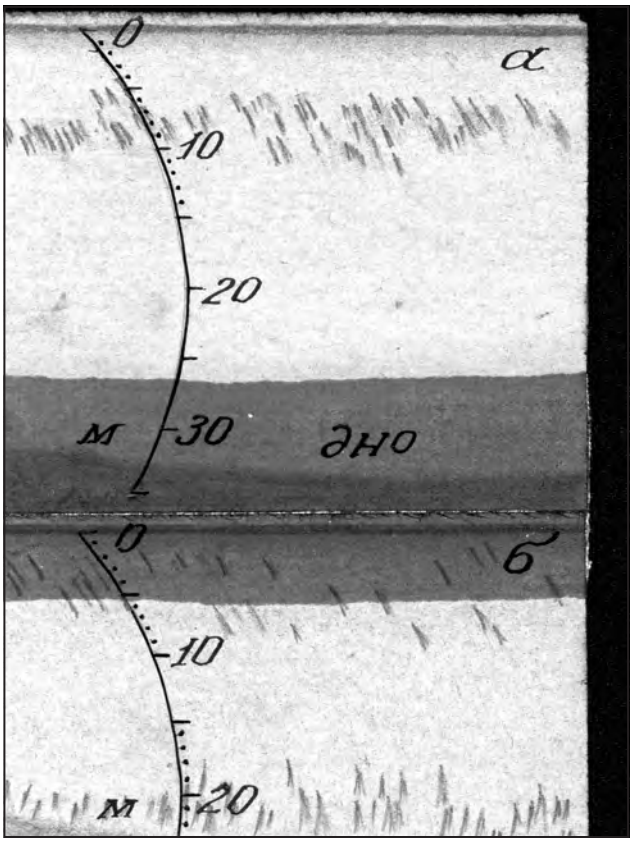


Рис. 100. *Типичное распределение молоди нерки в пелагиали оз. Азабачье в 1978 и 1982 гг.: а – приповерхностный слой, б – двуслойное распределение (по: Николаев, Бугаев, 1985).*

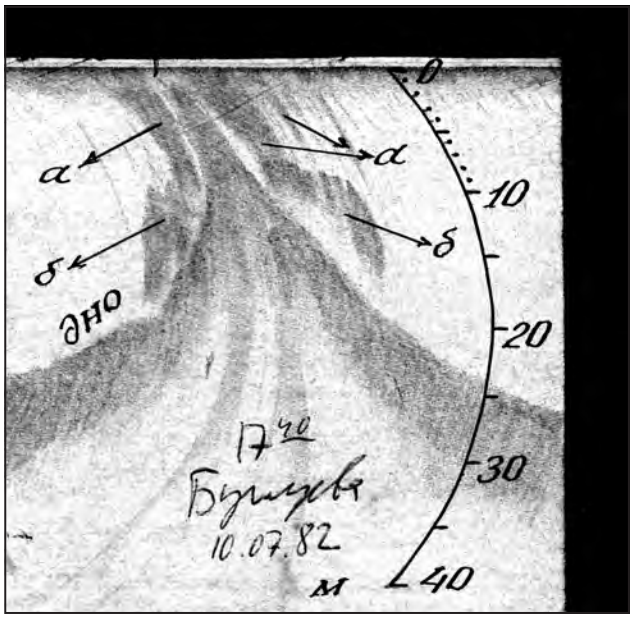


Рис. 101. *Пример эхолотных записей в оз. Азабачье у р. Бушуевой в 1982 г.: а – бентосток, б – стаи рыб (гольца, хариуса) (10 июля 1982 г., 17 час 40 мин) (по: Николаев, Бугаев, 1985)*

На рис. 104 представлена межгодовая изменчивость длины и массы тела смолтов нерки стада «А» за более длительный период, чем это показано в табл. 43, скатившихся из оз. Азабачье в 1964–2003 гг. по расчетным (1964–1978, 1981–1983 и 1997 гг.) и фактическим (1979–1980, 1984–1996, 1998 гг.) характеристикам особей. Следует иметь ввиду, что характеристики смолтов за 1964–1978, 1981–1983 гг. восстановлены по формулам для особей возраста 2.3, а 1997 г. – возраста 2.2 и 2.3 (Бугаев, Бугаев А., 2000).

В конце 1980–1990-х гг. исследователями издано несколько работ, посвященных росту нерки озер Азабачье (р. Камчатка) и Курильское (р. Озерная), в зависимости от факторов среды и численности нерки (Бугаев и др., 1989, 1993, 1995; Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; Дубынин, Бугаев, 2002).

На первом этапе исследования провели на чешуе половозрелой нерки, у которой изучали структуру пресноводной зоны чешуи, соответствующей росту молоди нерки в озере до ската (Бугаев и др., 1989, 1993, 1995; Бугаев, 1995а). В дальнейшем исследования проводили непосредственно на смолтах (Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; Дубынин, Бугаев, 2002).

Приведенные ниже некоторые факторы среды выбраны из многих других на основании исследований структуры пресноводной зоны чешуи нерки оз. Азабачье (Бугаев и др., 1993, Бугаев, 1995а).

В качестве показателя межгодовых колебаний численности нерки в оз. Азабачье, как и в случае с неркой оз. Курильское, использовали численность отнерестившихся производителей. Такой подход широко применяется исследователями при анализе межгодовой изменчивости роста нерки (Burgner, 1964; Burgner et.al., 1969; Goodlad et. al., 1974; Rogers, 1980; Бугаев, 1983; Burgner, 1991; Бугаев и др., 1993, 1995а; Бугаев, 1995а; и др.).

Для нерки оз. Азабачье оценку численности особей (фактор – **N**), от которых происходит одновременно нагуливающаяся в озере молодь нерки (рис. 105), получали по предложенной ранее формуле (Бугаев и др., 1993; Бугаев, 1995а): **N = Na + Ne + Na1**, где:

N – общая суммарная численность производителей нерки стада «А» и группировки «Е», потомство которых в исследуемый год одновременно нагуливается в озере, тыс. шт.;

Na – численность производителей нерки, отнерестившихся в бассейне оз. Азабачье в год, предшествующий исследуемому году нагула (от которых сеголетки нерки стада «А» нагуливаются в озере), тыс. шт.;

Ne – численность производителей нерки, отнерестившихся в районе воспроизводства группировки «Е» в год, предшествующий исследуемому году нагула, потомки которых (сеголетки группировки «Е») нагуливаются в оз. Азабачье, тыс. шт.

Na1 – численность производителей нерки, отнерестившихся в бассейне оз. Азабачье за два года, предшествующих исследуемому году нагула (от которых годовики нерки стада «А» нагуливаются в озере), тыс. шт.

Таблица 43. *Длина и масса тела смолтов нерки стада «А» и группировки «Е» (самцы + самки), мигрировавших из оз. Азабачье в 1979–2010 гг. (по: Бугаев, 1995а, с дополнениями)*

Годы ската	Стадо «А», возраст – 2+			Группировка «Е», возраст – 1+		
	Длина тела, мм	Масса тела, г	Число рыб	Длина тела, мм	Масса тела, г	Число рыб
1979	102,60	11,61	149	97,7	10,59	197
1980	95,30	8,57	57	89,3	7,28	130
1981*	103,78	12,11	–	–	–	–
1982*	103,41	11,99	–	–	–	–
1983*	90,23	7,80	–	–	–	–
1984	88,90	6,84	88	83,20	5,53	69
1985	78,40	4,43	91	77,60	4,19	129
1986	76,60	4,16	11	74,20	3,83	54
1987	82,09	6,08	68	77,67	5,04	172
1988	95,59	8,77	140	92,25	8,92	101
1989	99,23	10,21	178	93,38	8,85	105
1990	98,42	9,76	84	81,58	5,88	81
1991	100,86	11,25	136	88,24	7,42	197
1992	103,85	11,54	171	97,24	9,91	223
1993	112,05	15,67	287	97,19	10,29	224
1994	118,76	18,18	195	86,77	7,56	132
1995	98,86	9,58	278	91,50	8,24	104
1996	86,61	7,61	74	69,17	4,09	35
1997**	95,13	9,44	–	87,70	8,90	–
1998	96,85	9,45	123	98,40	9,95	82
1999	101,37	10,65	177	77,42	4,91	76
2000	104,62	11,94	230	79,37	5,35	68
2001	106,37	13,50	292	81,00	5,50	3
2002	103,09	12,96	106	91,36	8,63	33
2003	90.10	7,40	42	81,53	5,81	107
2004	82,20	5,73	163	77,72	4,60	181
2005	85,37	6,38	198	78,67	4,96	70
2006	101,46	11,22	211	97,19	10,06	32
2007	108,97	14,07	246	99,27	11,26	139
2008	118,06	17,1	262	86,76	7,06	37
2009	107,65	12,93	318	87,07	7,14	41
2010	103,05	10,57	458	86,60	6,48	60

Примечание. * – значения длины и массы тела смолтов нерки стада «А» восстановлены по характеристикам центральной части чешуи производителей нерки оз. Азабачье возраста 2.3; ** – в 1997 г. взято среднее значение двух восстановленных характеристик длины и массы тела смолтов, рассчитанных по центральной части чешуи производителей возраста 2.2 и 2.3 (Бугаев, Бугаев А., 2000). Значения длины и массы смолтов нерки группировки «Е» за 1997 г. восстановлены по формулам множественной корреляции факторов среды с длиной и массой тела смолтов нерки (Бугаев, Дубынин, 2000).



Рис. 102. *Межгодовая изменчивость длины тела смолтов стада «А» – возраста 2+ (1) и группировки «Е» – возраста 1+ (2), мигрировавших из оз. Азабачье в 1979–2010 г. (по: Бугаев, 1995а, 2010а, с дополнениями)*



Рис. 103. *Межгодовая изменчивость массы тела смолтов стада «А» – возраста 2+ (1) и группировки «Е» – возраста 1+ (2), мигрировавших из оз. Азабачье в 1979–2010 г. (по: Бугаев, 1995а, 2010а, с дополнениями)*

В качестве основного показателя состояния кормовой базы для нерки оз. Азабачье использовали среднюю численность *Cyclops scutifer* I–VI стадий (экз./м³) в сентябре – фактор **Csp** и октябре – фактор **Coc** (рис. 106).

В качестве дополнительного показателя, характеризующего состояние кормовой базы для нерки оз. Азабачье, использовали среднюю абсолютную численность *Daphnia galeata* (экз./м³) в августе – фактор **Dag** и сентябре – фактор **Dsp** (рис. 107).

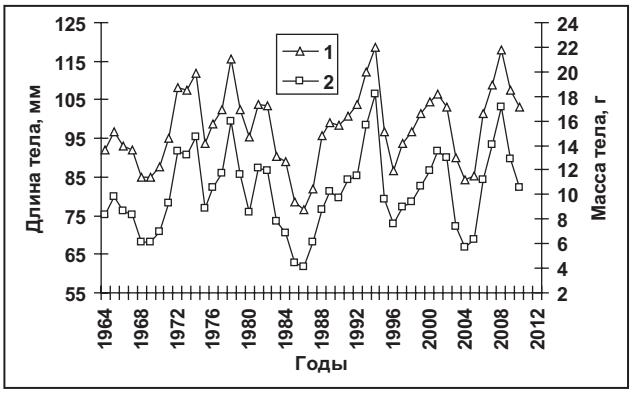


Рис. 104. *Длина (1) и масса (2) тела смолтов нерки (самцы + самки), мигрировавших из оз. Азабачье в 1964–2010 гг. (по: Бугаев, 1995а, 2010а, с дополнениями)*

Основываясь на результатах предыдущих исследований (Бугаев и др., 1993, 1995а), в качестве показателя, характеризующего температурный режим в оз. Азабачье, выбрана средняя температура воды в августе на глубине 10 м – фактор **Tsp(10)** (рис. 108).

Так как на рост молоди нерки в оз. Азабачье, помимо температуры воды, значительное влияние оказывают вертикальные градиенты температуры воды в озере, для нерки оз. Азабачье использовали данные о градиентах температуры воды в августе между глубинами 0 и 10 м – фактор **Gag(0–10)** (рис. 109).

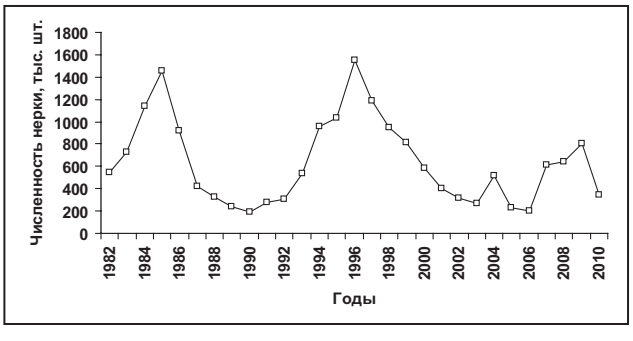


Рис. 105. *Межгодовая изменчивость численности производителей нерки стада «А» и группировки «Е», потомки которых возраста 0+ и 1+ одновременно нагуливались в оз. Азабачье в 1982–2010 гг.*

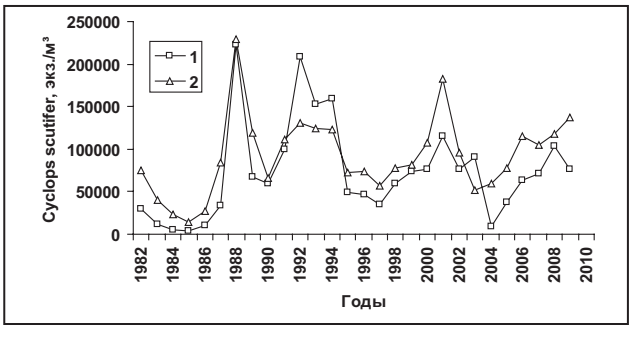


Рис. 106. *Средняя численность Cyclops scutifer в оз. Азабачье в сентябре (1) и октябре (2) в 1982–2009 гг. (по: Бугаев, 1995а; Бугаев и др., 1993; с дополнениями Л. А. Базаркиной), экз./ м³*

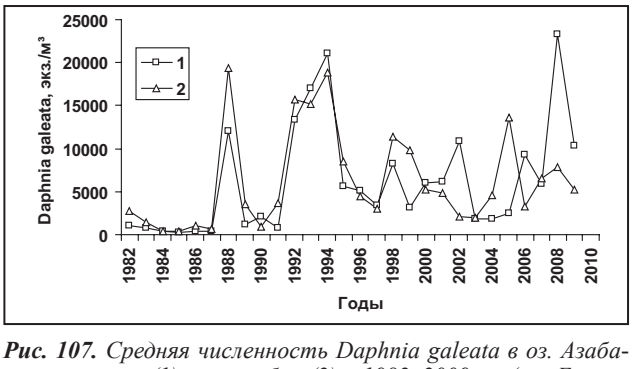


Рис. 107. *Средняя численность Daphnia galeata в оз. Азабачье в августе (1) и сентябре (2) в 1982–2009 гг. (по: Бугаев, 1995а; Бугаев и др., 1993; с дополнениями Л. А. Базаркиной), экз./ м³*

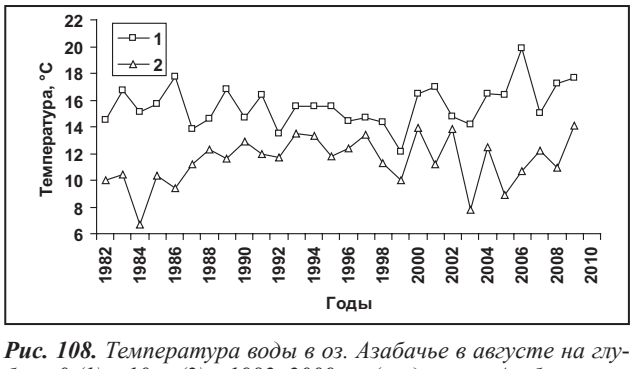


Рис. 108. *Температура воды в оз. Азабачье в августе на глубине 0 (1) и 10 м (2) в 1982–2009 гг. (по данным Азабачинского наблюдательного пункта), °С*

В период исследований в бассейне оз. Азабачье в 1984–1995 гг. длина смолтов нерки возраста 2+ стада «А» (табл. 43) колебалась от 76,60 мм (в 1986 г.) и до 118,76 мм (в 1994 г.); масса тела, соответственно, – от 4,16 до 18,18 г. Что касается смолтов группировки «Е» возраста 1+ (табл. 43), то длина тела в эти годы варьировала от 74,20 мм (в 1986 г.) и до 97,19 мм (в 1993 г.); масса тела, соответственно, – от 3,83 до 10,29 г.

В качестве основного показателя состояния кормовой базы для нерки оз. Азабачье использовали среднюю численность *Cyclops scutifer* I–VI стадий (экз./м³) в сентябре – фактор **Csp**, октябре – фактор **Coc** (стадо «А», группировка «Е»). Эти периоды были выбраны ранее как стандартные для характеристики ежегодно изменяющихся условий нагула молоди нерки в названных озерах (Бугаев и др., 1993; Бугаев, 1995а).

Для нерки стада «А» и группировки «Е» на основании результатов предыдущих исследований (Бугаев и др., 1993; Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2000) выбрали и использовали вертикальные градиенты тем-

пературы воды в оз. Азабачье в августе между глубинами 0–10 м – фактор **Gag(0–10)** и 10–30 м – фактор **Gag(10–30)**.

Кроме этого, применили коэффициент **K = C / N**, характеризующий условную кормовую обеспеченность молоди нерки циклопами – основного ее корма в оз. Азабачье (фактор – **K**); где **C** – численность циклопов, экз./м³; **N** – суммарная численность производителей, потомство которых в исследуемый год одновременно нагуливается в озере, тыс. экз. Для нерки стада «А» и группировки «Е» рассчитывали кормовую обеспеченность в сентябре – **Ksp** и октябре – **Koc** (рис. 110).

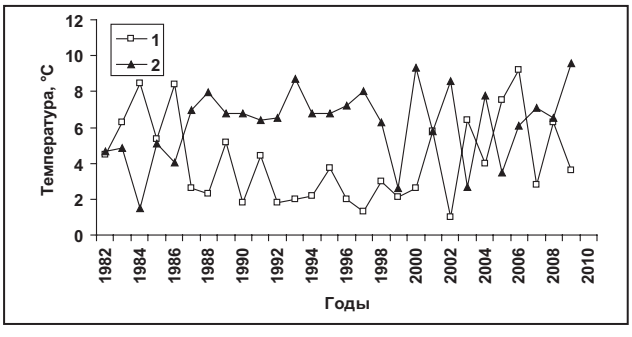


Рис. 109. *Градиеты температуры воды в августе в слое 0–10 (1) и 10–30 м (2) 1982–2009 гг. (по данным Азабачинского наблюдательного пункта), °С*

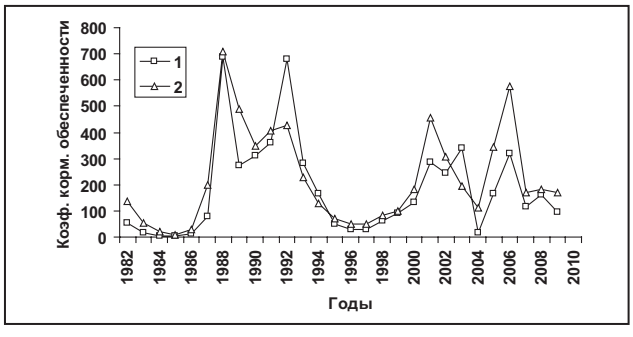


Рис. 110. *Межгодовая изменчивость значений кормовой обеспеченности циклопами молоди нерки в оз. Азабачье в сентябре (1) и октябре (2) 1982–2009 гг.*

Между характеристиками длины и массы тела смолтов, мигрирующих из оз. Азабачье, и факторами среды рассчитали коэффициенты корреляции рангов Спирмена – r_s (Бугаев, Дубынин, 1999).

Как видно из табл. 44, для нерки стада «А» в 1-й год роста высокие коэффициенты корреляции рангов (r_s > 0,800) между длиной (массой) тела и рассматриваемыми факторами, соответственно, выявлены в 37,5 (37,5) %, 2-й год – в 12,5 (12,5) % и 1–2-й годы – в 25,0 (25,0) % случаев. Наиболее высокие значения коэффициентов корреляции рангов (как с длиной, так и массой тела) для стада «А» в 1-й год роста отмечены с численностью производителей и циклопов в сентябре; во 2-й год – с численностью циклопов в сентябре; за 1–2-й годы роста – с численностью циклопов в сентябре и градиентами температуры воды в августе. У нерки группировки «Е» высокие коэффициенты корреляции рангов (r_s > 0,800) отмечены между массой тела и численностью циклопов в сентябре и октябре в 25,0 % случаев; связи с длиной тела были несколько слабее (табл. 44).

В табл. 45 представлены уравнения регрессии для наиболее значимых из выявленных связей.

Как указывают М. В. Мина и Г. А. Клевезаль (1976), Д. Р. Бретт (1983), ни один фактор среды не действует сам по себе, а всегда в комбинации с другими. Причем, в разных комбинациях факторы среды могут действовать по-разному. Этот вывод вполне справедлив и для нерки из оз. Азабачье (Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; Дубынин, Бугаев, 2002).

Проведенные исследования комплексного влияния биотических и абиотических условий на рост молоди нерки стада «А» и группировки «Е», мигрирующих из оз. Азабачье, с применением методов множественной регрессии (Боровиков, Боровиков, 1998) убедительно продемонстрировали, что на показатели длины и массы тела смолтов воздействует комплекс факторов. Причем, сочетание этих факторов, воздействующих на показатели длины и массы тела, различается (Бугаев, Дубынин, 2000).

На длину тела смолтов нерки стада «А» возраста 2+, мигрирующих из оз. Азабачье, из 30 рассмотренных факторов наиболее важное влияние оказывают 8 (Бугаев, Дубынин, 2000): 1 – средние градиенты температуры в слое 0–10 м в августе в первый-второй годы роста; 2 – численность производителей, от которой в озере одновременно нагуливается молодь нерки во второй год роста; 3 – кормовая обеспеченность циклопами в октябре во второй год роста; 4 – средние температуры воды на глубине 10 м в августе в первый-второй годы роста; 5 – средняя кормовая обеспеченность циклопами в сентябре в первый-второй годы роста; 6 – средняя кормовая обеспеченность циклопами в октябре в первый-второй годы роста; 7 – численность циклопов в сентябре во второй год роста; 8 – градиенты температуры в слое 0–10 м в августе в первый год роста (Бугаев, Дубынин, 2000).

На массу тела смолтов нерки стада «А» из 30 рассмотренных факторов наиболее важное влияние оказывают 6 (Бугаев, Дубынин, 2000): 1 – средние градиенты температуры воды в слое 0–10 м в августе в первый-второй годы роста; 2 – кормовая обеспеченность циклопами в сентябре в первый год роста; 3 – численность циклопов в сентябре в первый год роста; 4 – численность дафний в августе в первый год роста; 5 – численность дафний в августе в первый год роста; численность дафний в сентябре в первый год роста; 6 – температура воды в августе на глубине 10 м в первый год роста.

Как свидетельствуют полученные результаты, на длину тела смолтов нерки группировки «Е» возраста 1+, мигрирующих из оз. Азабачье, из 12 рассмотренных факторов наиболее важное влияние оказывают 7 (Бугаев, Дубынин, 2000): 1 – численность циклопов в сентябре в первый год нагула; 2 – численность производителей, от которой в озере одновременно нагуливается молодь нерки в первый год роста; 3 – кормовая обеспеченность циклопами в октябре в первый год роста; 4 – численность дафний в сентябре в первый год роста; 5 – численность

циклопов в октябре в первый год роста; 6 – градиенты температуры воды в слое 0–10 м в августе в первый год роста; 7 – температура воды на глубине 30 м в июне в первый год роста.

Таблица 44. *Коэффициенты корреляции рангов Спирмена (r_s), характеризующие зависимость длины и массы тела смолтов нерки стада «А» и группировки «Е» 1984–1995 гг. ската от некоторых условий среды (численности) в период нагула в оз. Азабачье до ската (по: Бугаев, Дубынин, 2000)*

Факторы	Стадо «А»		Группировка «Е»	
	L	W	L	W
		Первый год		
N	-0,881***	-0,881***	-0,594*	-0,580*
Csp	0,867***	0,867***	0,790**	0,804**
Coc	0,727*	0,727*	0,776**	0,804**
Dag	0,427	0,427	0,454	0,454
Dsp	0,483	0,483	0,620*	0,613*
Ksp	0,832***	0,832***	0,825***	0,797**
Koc	0,804**	0,804**	0,727*	0,734**
Tjn(30)	–	–	-0,343	-0,364
Tag(10)	0,671*	0,671*	0,615*	0,601*
Toc(5)	–	–	0,021	0,028
Gag(0-10)	-0,757**	-0,757**	-0,673*	-0,673*
Gag(10-30)	0,559	0,559	0,510	0,559
	n = 12	n = 12	n = 12	n = 12
		Второй год		
N	-0,720*	-0,720*	–	–
Csp	0,811**	0,811**	–	–
Coc	0,713*	0,713*	–	–
Dag	0,699*	0,699*	–	–
Dsp	0,683*	0,683*	–	–
Ksp	0,853***	0,853***	–	–
Koc	0,734**	0,734**	–	–
Tag(10)	0,769**	0,769**	–	–
Gag(0-10)	-0,764**	-0,764**	–	–
Gag(10-30)	0,636*	0,636*	–	–
	n = 12	n = 12	–	–
		Первый и второй годы		
N	-0,797**	-0,797**	–	–
Csp	0,867***	0,867***	–	–
Coc	0,748**	0,748**	–	–
Dag	0,699*	0,699*	–	–
Dsp	0,706*	0,706*	–	–
Ksp	0,881***	0,881***	–	–
Koc	0,755**	0,755**	–	–
Tag(10)	0,783**	0,783**	–	–
Gag(0-10)	-0,837***	-0,837***	–	–
Gag(10-30)	0,650*	0,650*	–	–
	n = 12	n = 12	–	–

Примечание. L (W) – длина (масса) тела смолтов нерки; N – численность производителей нерки; Ksp – коэффициент условной кормовой обеспеченности молоди нерки в сентябре; Koc – коэффициент условной кормовой обеспеченности молоди нерки в октябре; Cag – численность циклопов в августе; Csp – численность циклопов в сентябре; Dag – численность дафний в августе; Dsp – численность дафний в сентябре; Tjn(30) – температура воды в июне на глубине 30 м; Tag(10) – температура воды в августе на глубине 10 м; Toc(5) – температура воды в октябре на глубине 5 м; Gag(0–10) – градиент температуры воды в августе в слое 0–10 м; Gag(10–30) – градиент температуры воды в августе в слое 10–30 м; n – число сравниваемых пар признаков. * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$.

На массу тела смолтов нерки группировки «Е» из 12 рассмотренных факторов наиболее важное влияние оказывают 3 (Бугаев, Дубынин, 2000): 1 – градиенты температуры в слое 0–10 м в августе в первый год роста; 2 – температура воды на глубине 30 м в июне в первый год роста; 3 – кормовая обеспеченность циклопами в сентябре в первый год роста.

На материалах 1984–1995 гг. с использованием меньшего числа факторов на рис. 111 в качестве примера для нерки стада «А» и группировки «Е» графически показано влияние разных факторов среды и в различном их сочетании на размеры смолтов нерки, мигрировавших из оз. Азабачье. Уравнения регрессии для построения контуров сечений, изображенных на рис. 111а-с (размерность факторов см. на графиках), представляли собой полином второй степени и были следующими (Дубынин, Бугаев, 2002):

a–L=-569,638785-0,004128**Coc**+147,517221**Tag(10)**-7,642431**E**-9**Coc**^{2}-8,4409021**Tag(10)**^{2}+0,000507**CocTag(10)**;

b–L=-98,225537+0,231964**N**+0,002915**Coc**-0,000081**N**^{2}-9,56501**E**-9**Coc**^{2}-1,663874**E**-6**NCoc**;

c–L=532,688163-0,001157**Coc**-203,193249**Tjn(30)**-5,4165**E**-10**Coc**^{2}+22,231753**Tjn(30)**^{2}+0,000334**CocTjn(30)**,

где **L** – длина тела молоди, мм; **N** – суммарная численность производителей, тыс. шт. **Coc** – численность циклопов в октябре, экз./м^3; **Tag(10)** – температура воды в августе на глубине 10 м, °С; **Tjn(30)** – температура воды в июне на глубине 30 м, °С.

Таблица 45. *Параметры уравнений вида y = ax + b, характеризующие зависимость длины и массы тела смолтов нерки стада «А» и группировки «Е» в 1984–1995 гг. от некоторых условий среды (численности) в период нагула молоди в оз. Азабачье до ската (по: Бугаев, Дубынин,1999)*

Факторы	Длина тела			Масса тела			Число лет
	r_s	a	b	r_s	a	b	
Группировка «Е», первый год							
Csp	0,790**	7,56E-05	80,47	0,804**	2,14E-05	5,37	12
Coc	0,776**	9,40E-05	78,36	0,804**	2,63E-05	4,79	12
K	0,727**	0,022	81,11	0,734**	6,34E-03	5,55	12
Стадо «А», первый год							
N	-0,881**	-0,024	110,38	-0,881**	-7,31E-03	14,02	12
Csp	0,867**	1,66E-04	83,13	0,867**	5,32E-05	5,58	12
K	0,804**	0,039	86,16	0,804**	0,012	6,65	12
Gag(0–10)	-0,757**	-3,417	111,73	-0,757**	-1,047	14,37	12
Стадо «А», второй год							
Csp	0,811**	1,13E-04	86,64	0,811**	3,57E-5	6,75	12
Tag(10)	0,769**	5,213	37,38	0,769**	1,589	-8,15	12
Gag(0–10)	-0,764**	-3,971	112,88	-0,769**	-1,233	14,96	12
Стадо «А», первый и второй год							
N	-0,797**	-0,028	113,02	-0,797**	-8,29E-03	14,74	12
Csp	0,867**	1,66E-04	83,13	0,867**	5,32E-05	5,58	12
Coc	0,748**	1,77E-04	80,59	0,748**	5,21E-05	5,17	12
K	0,755**	0,042	85,79	0,755**	0,012	6,68	12
Tag(10)	0,783**	6,742	21,12	0,783**	2,041	-12,95	12
Gag(0–10)	-0,837**	-5,726	120,9	-0,837**	-1,768	17,4	12

Примечание. r_s – коэффициент корреляции рангов Спирмена; a, b – коэффициенты уравнения y = ax + b; n – число сравниваемых пар; остальные обозначения, как в табл. 44

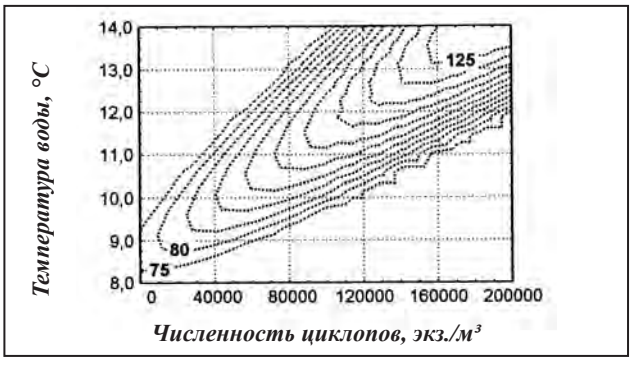
По классификации Фрая (Fry, 1971), у рыб температура воды обусловливает скорости обменных реакций (контролирующий фактор), осложняет процессы внутренней регуляции (маскирующий фактор), суточные циклы освещенности влияют на функционирование эндокринной системы (направляющий фактор), а каждый из таких факторов, как содержание растворенного кислорода, масса тела и рацион, может тем или иным образом сдерживать рост (лимитирующий фактор).

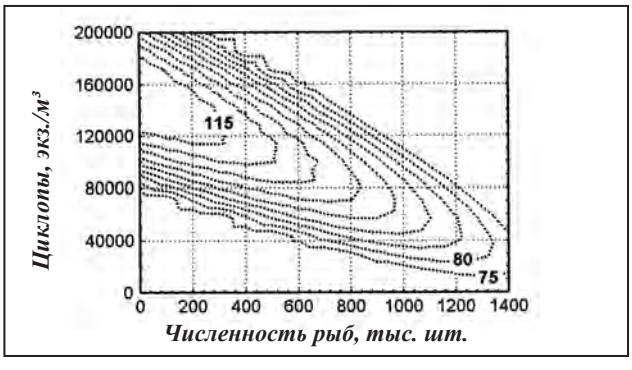
Результаты проведенного исследования показали (Дубынин, Бугаев, 2002), что процессы роста молоди нерки оз. Азабачье очень четко и достоверно лимитировала численность кормовых организмов, контролировала – температура воды и градиенты температуры воды. Численность нагуливавшейся молоди (фактор ***N***) и коэффициент кормовой обеспеченности рыб (фактор ***K***) в значительной мере определяли (***N***) и характеризовали (***K***) кормовые условия нагула молоди нерки в оз. Азабачье. По существу, влияя и находясь в связи с численностью кормовых организмов, они опосредованно выступали как лимитирующие факторы.

Результаты трехфакторного анализа изменения длины и массы тела смолтов нерки в зависимости от факторов среды и численности рыб ввиду высокой достоверности расчисленных взаимосвязей вполне можно использовать на практике для прогнозирования тенденций роста и вероятных размеров и массы тела смолтов, мигрирующих в море. Это в свою очередь поможет уточнить перспективные прогнозы и заблаговременно внести коррективы в количественные оценки будущих возвратов половозрелых рыб.

Несмотря на большую изменчивость роста в пресноводный период жизни нерки стада «А» пресноводный возраст производителей нерки, воспроизводящихся в бассейне оз. Азабачье, значительно не меняется: во все годы у особей этого стада преобладают рыбы, скатившиеся двухгодовиками (Бугаев, 1995b; табл. 46, табл. 16–17 – приложение) и только однажды (в 1997 г.) их доля была аномально высокой. В этом году произошел массовый возврат от самых крупных за 1979–2010 гг. смолтов нерки стада «А», скатившихся из оз. Азабачье в 1994 г. Приведенный факт позволяет предполагать, что условия пресноводного нагула этого стада нерки могут влиять на продолжительность пресноводного периода стада «А», но это влияние заметно проявляется только при исключительно хороших условиях нагула для молоди нерки в озере.

Помимо этого, существует предположение (Bugayev, 2000), что высокая встречаемость нерки возраста 1.3 в 1997 г. в оз. Азабачьем связана не с изменением возрастного состава рыб стада «А», а с повышенным стреингом части половозрелых рыб группировки «Е», которые молодью нагуливались в этом водоеме, но она нуж-





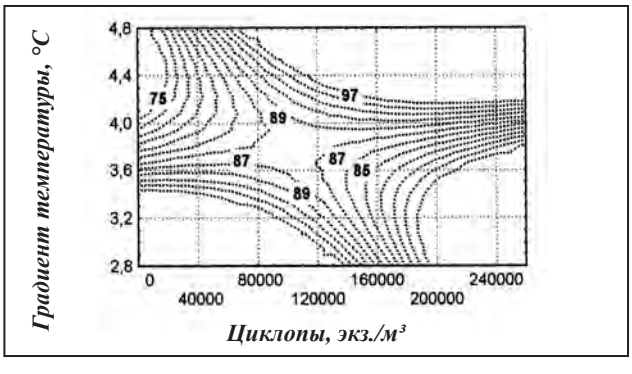


Рис. 111. *Зависимость длины тела смолтов стада «А» и группировки «Е» (мм) от некоторых факторов среды (по: Дубынин, Бугаев, 2002)*

a – Взаимосвязь размеров тела смолтов стада «А» ***с численностью циклопов в октябре и средней температурой воды в августе на глубине 10 м*** *в оз. Азабачье в 1–2-й годы роста,* $r_{LCT} = 0{,}914$ *(*$P < 0{,}01$*;* $n = 12$*);*

b – Взаимосвязь размеров тела смолтов стада «А» ***с численностью рыб и средней численностью циклопов в октябре*** *в оз. Азабачье в 1–2-й годы роста,* $r_{LNC} = 0{,}937$ *(*$P < 0{,}001$*;* $n = 12$*);*

c – Взаимосвязь размеров тела смолтов группировки «Е» ***с численностью циклопов в октябре и температурой воды в июне на глубине 30 м*** *в оз. Азабачье в 1-й год роста,* $r_{LCT} = 0{,}868$ *(*$P < 0{,}01$*;* $n = 12$*)*

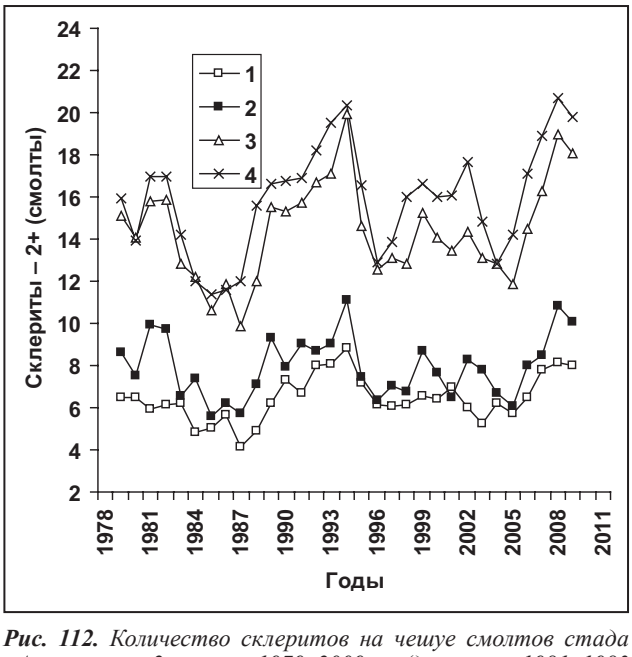


Рис. 112. *Количество склеритов на чешуе смолтов стада «А» возраста 2+ ската 1979–2009 гг. (данные за 1981–1983 и 1997 гг. восстановлены по структуре чешуи производителей нерки возраста 2.3 одноименных поколений): 1 – первый год роста, 2 – второй год роста, 3 – первый + второй годы роста, 4 – год ската*

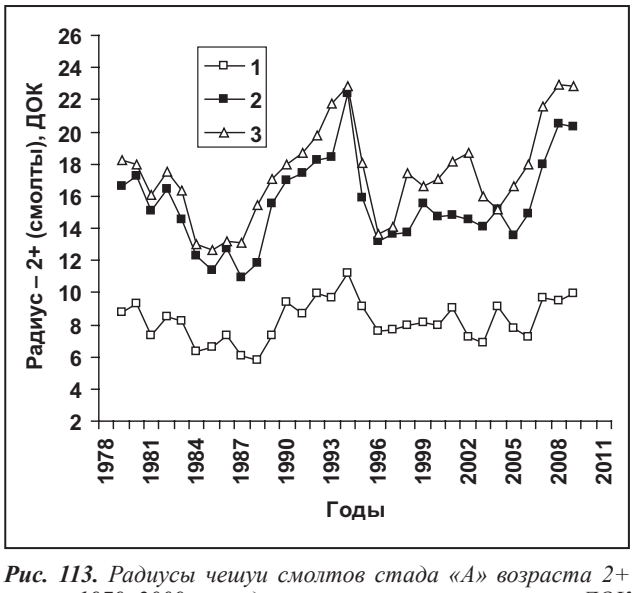


Рис. 113. *Радиусы чешуи смолтов стада «А» возраста 2+ ската 1979–2009 гг. в делениях окуляр-микрометра – ДОК (МБС-1, объектив – 4, окуляр – 8; данные за 1981–1983 и 1997 гг. восстановлены по структуре чешуи производителей нерки возраста 2.3 одноименных поколений): 1 – первый год роста, 2 – второй год роста, 3 – общий радиус чешуи*

дается в проверке. Ее можно выполнить только с помощью мечения мигрирующих в оз. Азабачье сеголетков группировки «Е» и последующего поиска помеченных половозрелых рыб на нерестилищах оз. Азабачье.

Рисунки 112 и 113 иллюстрируют количество склеритов и радиусы чешуи в годовых зонах роста смолтов нерки стада оз. Азабачье возраста 2+, скатившихся из озера в 1979–2009 гг.

В табл. 18–19 (приложение) представлены данные о количестве склеритов и радиусы чешуи у смолтов стада «А» возраста 2+ и половозрелой нерки стада «А» возраста 2.3, пойманных в бассейне оз. Азабачье в 1982–2010 гг.

Рисунок 114 демонстрирует количество склеритов в годовых зонах роста чешуи смолтов стада оз. Азабачье возраста 2+ и вернувшихся половозрелых рыб возраста 2.3, пойманных у нерестовых притоков в бассейне оз. Азабачье.

Таблица 46. *Возрастной состав производителей ранней нерки (самцы + самки) в бассейне оз. Азабачье (у нерестовых притоков) в 1982–2010 гг. (по: Бугаев, 1995b; Bugayev, 2000; с дополнениями), %*

Годы	Возраст											Число рыб
	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	3.2	3.3	3.4	
1982	–	1,2	–	–	32,5	63,9	2,4	–	–	–	–	83
1983	1,0	1,0	–	–	7,0	88,0	2,0	–	–	1,0	–	100
1984	–	2,5	–	–	10,2	83,1	–	–	–	4,2	–	118
1985	–	5,1	–	–	10,1	76,8	2,0	1,0	–	4,0	1,0	99
1986	–	2,2	–	–	13,0	80,4	3,3	–	1,1	–	–	92
1987	–	0,7	–	–	8,7	86,6	4,0	–	–	–	–	150
1988	–	–	0,6	0,6	14,4	76,9	6,3	–	0,6	0,6	–	173
1989	–	2,5	0,5	–	7,5	78,4	8,6	–	0,5	2,0	–	199
1990	1,0	1,0	–	–	39,3	44,1	9,2	–	0,5	4,4	0,5	206
1991	11,6	2,2	–	–	34,8	43,4	2,2	–	4,4	1,4	–	362
1992	2,3	12,8	–	–	7,1	72,9	1,5	–	–	3,4	–	266
1993	1,3	2,6	0,4	–	14,7	72,3	6,9	–	–	0,9	0,9	231
1994	1,6	15,3	–	–	7,1	71,1	1,6	–	0,4	2,5	0,4	242
1995	7,0	1,7	–	–	30,4	46,8	4,1	–	4,7	5,3	–	171
1996	5,8	12,7	–	0,4	13,1	57,0	2,0	0,4	2,9	5,7	–	244
1997	2,8	40,6	1,6	–	6,5	44,1	1,6	–	–	2,8	–	322
1998	2,0	14,3	2,9	–	13,3	66,6	0,6	–	–	0,3	–	308
1999	1,1	4,2	0,3	–	7,0	80,8	6,0	–	0,3	0,3	–	285
2000	0,7	7,0	0,3	–	8,6	65,2	17,5	–	–	0,7	–	302
2001	0,8	4,0	0,8	–	7,2	76,0	8,0	–	0,8	2,4	–	125
2002	0,6	8,6	2,3	–	8,6	48,3	31,6	–	–	–	–	174
2003	–	8,9	–	–	1,8	81,0	8,3	–	–	–	–	169
2004	–	5,1	0,4	0,4	3,0	72,3	16,6	–	–	0,9	0,9	235*
2005	9,0	15,5	–	–	12,3	57,4	1,9	–	1,3	1,9	0,7	155
2006	2,3	4,0	–	–	17,8	66,7	3,5	–	–	5,7	–	174
2007	0,5	0,5	0,5	–	17,5	74,5	4,5	–	–	2,0	–	200
2008	0,8	4,0	–	–	20,0	72,8	2,4	–	–	–	–	125
2009	5,3	0,3	–	–	32,4	60,1	1,6	–	–	0,3	–	376
2010	2,9	6,7	–	–	18,0	67,3	2,5	–	1,3	1,3	–	239
1982–2010	2,1	6,4	0,4	0,1	14,6	68,1	5,6	0,1	+	0,6	1,8	–

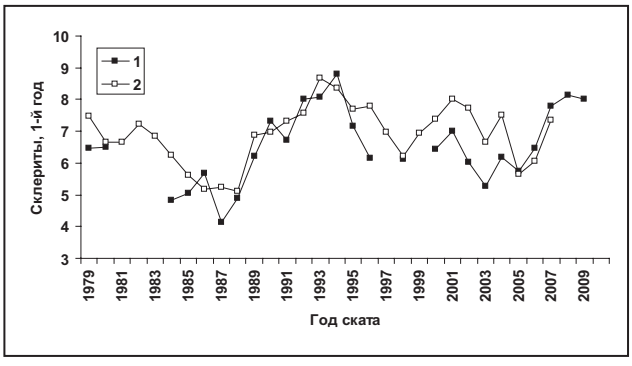
Примечание. Возрастной состав нерки по самцам и самкам раздельно за эти годы помещен в табл. 16–17 (приложение). * Не включены в табл. 46 особи (самцы) за 2004 г. возраста 3.1 – 0,4 %. Знак «+» – менее 0,1 %.

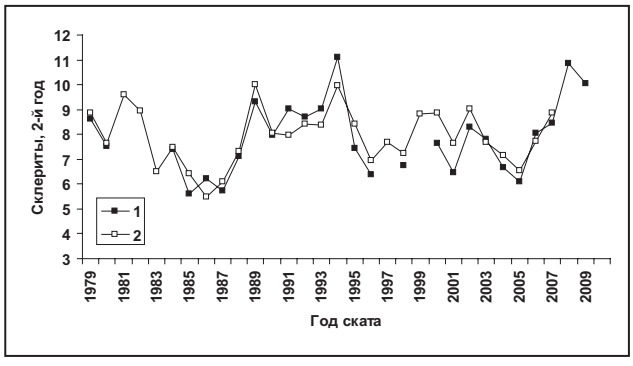
Пониженное значение коэффициентов корреляции в первый год роста объясняется разнокачественностью роста молоди нерки в первый год жизни, а в год ската тем, что смолтов нерки ловили в истоке протоки Азабачьей – в 45 км от устья р. Камчатка (эти особи до миграции в море, в массе, могут проводить в реке еще от 5 до 15 суток). Из рис. 114 видно, что чаще число склеритов в год ската у половозрелых рыб выше, чем у смолтов.

Рисунок 115 дает представление о корреляции между числом склеритов у смолтов возраста 2+ и вернувшихся через три года производителей нерки возраста 2.3 стада «А» в период роста в оз. Азабачье (в одноименные годы).

Как видно из рис. 115 и 116, наибольшее совпадение характеристик чешуи у взрослых и смолтов нерки одного поколения наблюдается во второй и первый годы роста, в год ската оно минимально. Подобную закономерность отмечали и ранее (Бугаев, 1995a). В обоих случаях половозрелые рыбы собраны в бассейне озера у нерестовых притоков.

Взаимосвязь между ростом молоди нерки и трехиглой колюшки, нагуливающихся в бассейне оз. Азабачье. Большое влияние на выживаемость молоди нерки в пресноводный период жизни оказывают ее конкуренты в питании. Наиболее существенным из них является трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* – ее пресноводная жилая форма – морфа leiurus (Burgner et. al, 1969; Q'Neil, Hyatt, 1987; Rogers et al., 1991; Бугаев, 1995a; Бугаев и др., 2004a; Бугаев, Базаркин, 2006a-b; Бугаев, 2010a; и др.) и в меньшей степени – малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (Burgner et. al., 1969; Белоусова, 1972; Бугаев, 1995a).





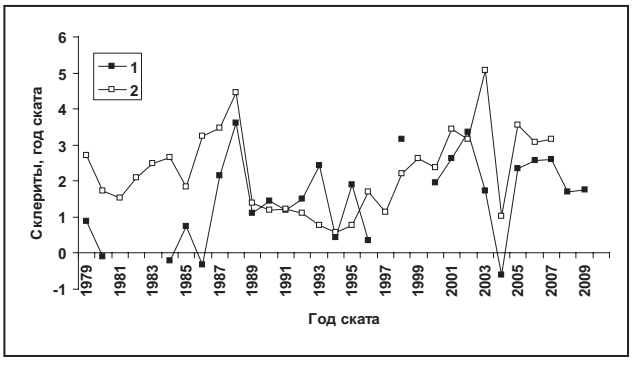
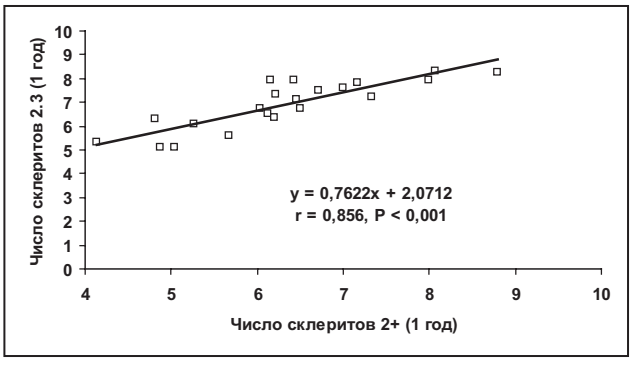
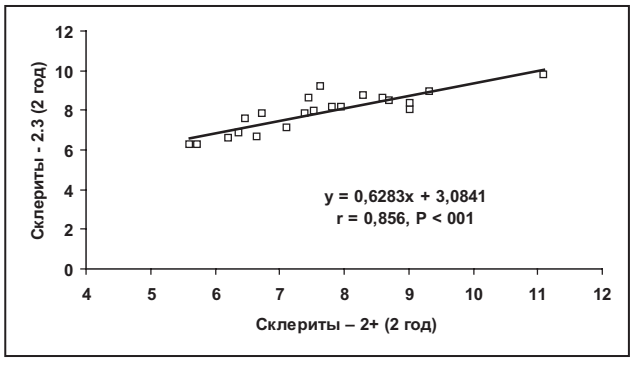


Рис. 114. *Количество склеритов у смолтов возраста 2+ (1) ската 1979–2009 гг. и вернувшихся через три года производителей нерки возраста 2.3 (2) возврата 1982–2010 гг. стада «А» в период роста в оз. Азабачье (годы роста и ската смолтов и половозрелых рыб совмещены).* ***Половозрелые рыбы собраны в бассейне озера.*** *В год ската: «0» – годовое кольцо только сформировалось (сезонный рост уже начался), «-1» – без годового кольца (сезонный рост еще не начался)*





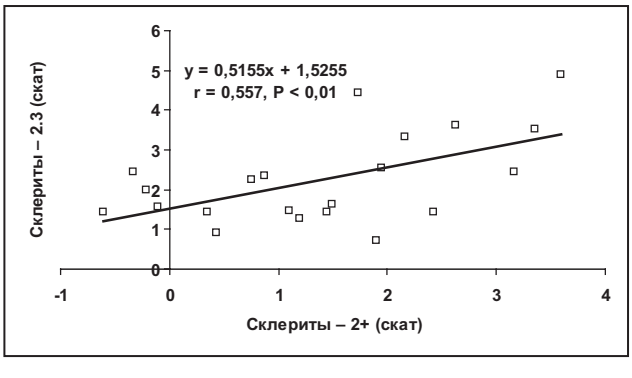
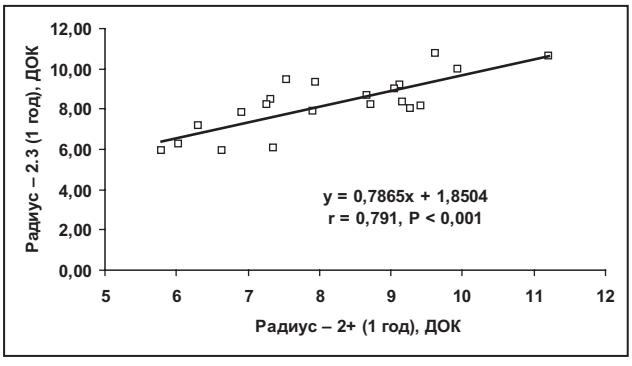


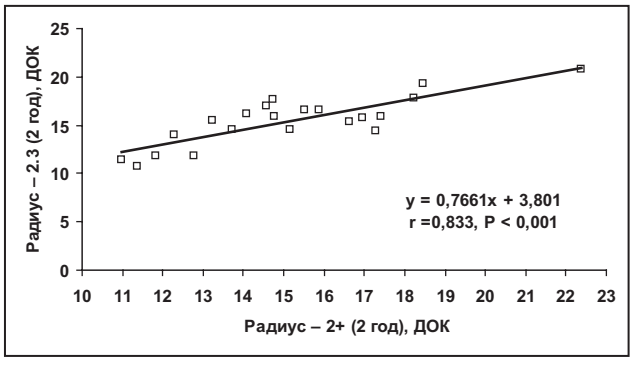
Рис. 115. *Корреляция между количеством склеритов у смолтов нерки стада «А» возраста 2+ ската 1979–2007 гг. и вернувшихся через три года производителей нерки стада «А» возраста 2.3 возврата 1982–2010 гг. в период роста в оз. Азабачье (в одноименные годы).* ***Половозрелые рыбы собраны в бассейне озера****. В год ската: «0» – годовое кольцо только сформировалось (сезонный рост уже начался, «-1» – без годового кольца) сезонный рост еще не начался)*

Известно (Бугаев и др., 2004а; Бугаев, Базаркин, 2006а; Бугаев и др., 2007а; Бугаев, 2007а, 2010а; рис. 117–118), что длина и масса тела смолтов группировки «Е» высокодостоверно коррелируют с длиной тела годовиков жилой трехиглой колюшки возраста 1+, выловленной в оз. Азабачье в стандартную дату (1 июля). Связь размеров трехиглой колюшки с длиной и массой тела стада «А» несколько ниже. Последнее объясняется тем, что молодь нерки стада «А» в оз. Азабачье в большей степени потребляет планктонные организмы, по сравнению с таковыми особей группировки «Е» и молодью жилой трехиглой колюшки.

Наличие достоверных корреляций между размерами годовиков жилой формы трехиглой колюшки (морфа leiurus) и размерами смолтов нерки стада «А» (рис. 117) возраста 2+ и группировки «Е» возраста 1+ (рис. 118), мигрирующих из озера, достаточно наглядно подтверждают существование межвидовой конкуренции между молодью нерки и трехиглой колюшки.

Это дополнительно подтверждает и влияние численности циклопов в осенний период в оз. Азабачье на длину тела годовиков leiurus на следующий год (рис. 119). Для молоди нерки стада «А» и группировки «Е», мигрирую-





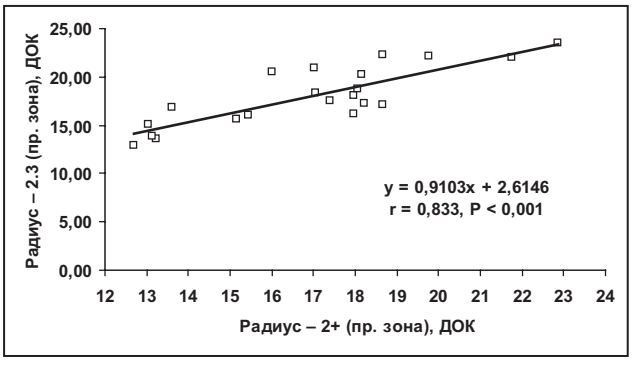


Рис. 116. *Корреляция между радиусами чешуи у смолтов нерки стада «А» возраста 2+ ската 1979–2007 гг. и вернувшихся через три года производителей нерки стада «А» возраста 2.3 возврата 1982–2010 гг. в период роста в оз. Азабачье (в одноименные годы) в делениях окуляр-микрометра – ДОК (МБС-1, объектив – 4, окуляр – 8).* ***Половозрелые рыбы собраны в бассейне озера***

щих из оз. Азабачье, влияние численности циклопов на длину и массу тела смолтов нерки является обычным явлением (Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; табл. 44–45).

При построении рис. 118 автор удалил «выпадающую» точку, относящуюся к 2006 г. (длина колюшки – 31,88 мм, нерки – 97,19 мм). По нашему мнению, высокие размеры особей трехиглой колюшки в 2006 г. объясняются гибелью части азабачинской колюшки в результате мощного пеплопада влк Шивелуч, прошедшего над оз. Азабачье в ночь с 9 на 10 мая 2004 г. В результате этого пеплопада в районе озера выпало 15–18 мм вулканического пепла, воздействующего как химический реагент, и, как абразивный материал, повреждающего жабры и чешую рыб. В результате, значительная часть популяции жилой формы трехиглой колюшки (морфа leiurus) разных возрастов, скопившаяся на хорошо прогреваемых мелководьях оз. Азабачье для нагула и нереста, погибла. Это подтверждают и траловые уловы ихтиофауны в бассейне озера (Бугаев, Базаркин, 2006b; Бугаев и др., 2007a). Снижение численности жилой трехиглой колюшки привело к снижению уровня меж- и внутривидовой конкуренции в 1995 г., что и отразилось на высоких размерах трехиглой колюшки возраста 1+ в 2006 г. Безусловно, в 2004 г. в известной мере пострадала и популяция анадромной формы трехиглой колюшки (морфа trachurus), заходящая на нерест в оз. Азабачье, но основной удар стихии пришелся на жилую форму этого вида.

Помимо трехиглой колюшки, пеплопад 2004 г. в последующие годы привел к снижению численности популяций серебряного карася и амурского сазана, в период пеплопада находившихся в значительном числе в тех же или близких стациях, что и трехиглая колюшка. Несколько лет потом немногочисленные выжившие особи серебряного карася в большом числе случаев имели на теле опухоли, вероятно, связанные с химическим и абразивным воздействием вулканического пепла (Бугаев, 2007a).

Однозначных выводов относительно влияния последствий пеплопада на численность малоротой корюшки сделать нельзя в связи с нестабильной ее встречаемостью в уловах. В прошлом, в 1960-х гг., численность малоротой корюшки в оз. Азабачье была высокой, а трехиглой колюшки – низкой, т. к. последнюю не рассматривали даже как пищевого конкурента молоди нерки (Белоусова, 1972, 1974, 1975).

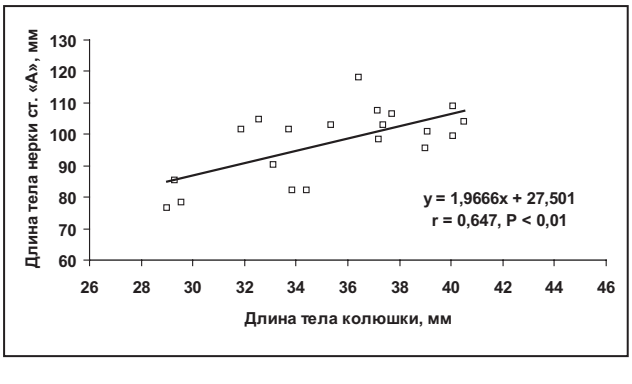


Рис. 117. *Взаимосвязь между межгодовыми изменениями длины тела жилой формы трехиглой колюшки (морфа leiurus) возраста 1+, пойманной 1 июля в литорали оз. Азабачье и длины смолтов нерки стада «А» возраста 2+, мигрировавших из оз. Азабачье в 1985–1992 и 2000–2009 гг., мм*



Рис. 118. *Взаимосвязь между межгодовыми изменениями длины тела жилой формы трехиглой колюшки (морфа leiurus) возраста 1+, пойманной 1 июля в литорали оз. Азабачье, и длины смолтов нерки группировки «Е» возраста 1+, мигрировавших из оз. Азабачье в 1985–1992 и 2000–2009 гг. (без данных за 2006 г. – выпадающая точка – следствие пеплопада влк Шивелуч в 2004 г.), мм*

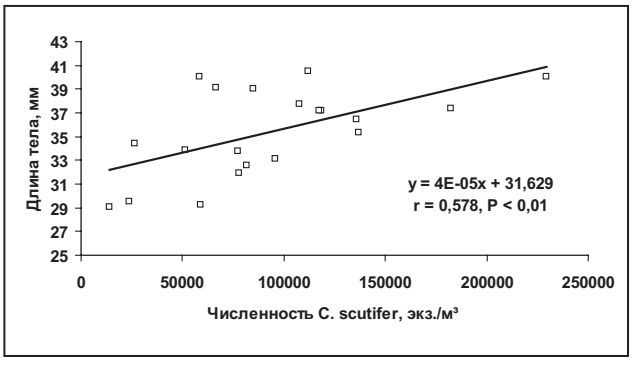


Рис. 119. *Взаимосвязь между численностью Ciclops scutifer в октябре и длиной тела жилой формы трехиглой колюшки (морфа leiurus) возраста 1+, пойманной 1 июля в литорали оз. Азабачье на следующий год, в 1985–1992 и 2000–2010 гг., мм*

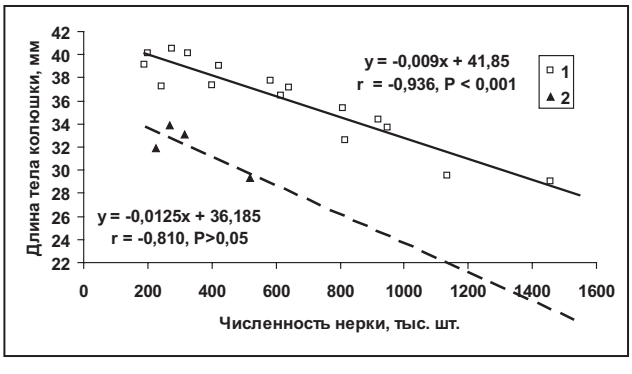


Рис. 120. *Взаимосвязь между численностью производителей, от которых в оз. Азабачье одновременно нагуливается молодь нерки (AE1A), и длиной тела жилой формы трехиглой колюшки (морфа leiurus) возраста 1+, пойманной 1 июля в литорали оз. Азабачье на следующий год (в 1985–1992, 1999–2002 и 2007–2010 гг.) при подразделении на две группы: 1 – 1985–1992, 1999–2002 и 2007–2010 гг.; 2 – 2003–2006 гг.; мм*



Рис. 121. *Распределение длины тела по Смитту у годовиков жилой формы трехиглой колюшки в литорали оз. Азабачье в разных районах лова в 2004 г.: 1 – Тимофеевский залив (01.07.2004 г., M = 33,87 мм, n = 832); 2 – пляж у р. Лотная (01.07. 2004 г., M = 33,60 мм, n = 958); 3 – Тимофеевский залив (01.08 2004 г., M = 37,96 мм, n = 629); 4 – пляж у р. Лотная (01.08.2004 г., M = 36,55 мм, n = 591); 5 – Тимофеевский залив (20.07.2004 г., M = 38,00 мм, n = 1120), %*

При анализе длины годовиков жилой формы трехиглой колюшки оз. Азабачье, в зависимости от суммарной численности производителей нерки, потомство которых одновременно нагуливается в оз. Азабачье – **N = A + E + 1A** (см. гл. 2 «Материалы и методы исследований») мы обнаружили очень интересную ситуацию, связанную с последствиями вулканического пеплопада 2004 г. Так, в 1985–2002 и 2007–2010 гг. наблюдалась очень высокая корреляция между численностью нерки и длиной трехиглой колюшки возраста 1+, а период 2003–2006 гг. явно выпадал из этой зависимости – годовики трехиглой колюшки были заметно мельче (рис. 120). Причины, которые привели к снижению размеров колюшки в 2003–2006 гг., предстоит еще выяснить, т. к. ситуация явно не простая. Напомним, что в мае 2004 г. произошла фертилизация оз. Азабачье пеплом влк Шивелуч, поэтому 2005–2006 гг. относятся к постфертилизационному периоду, но 2003 г. никаким образом не связан с влиянием фертилизации.

Проведенные исследования показали (Бугаев, Базаркин, 2006а; рис. 121), что место сбора годовиков жилой трехиглой колюшки в бассейне оз. Азабачье не влияет на получаемые характеристики средних размеров особей.

Как видно из рис. 121, средняя длина тела годовиков жилой трехиглой колюшки, собранной в литорали оз. Азабачье 1 июля 2004 г. в Тимофеевском заливе (мелководная часть озера) и в районе пляжа р. Лотная (сразу же начинается глубоководная часть озера), были очень близки: в первом случае средняя длина равнялась 33,87 мм (n = 832 экз.), во втором – 33,60 мм (n = 958 экз.).

Массовые пробы, собранные 1 августа, показали (рис. 121), что в более поздние даты сборов проб различия в средних размерах рыб увеличиваются: особи из Тимофеевского залива имели длину тела 37,96 мм, а из района пляжа р. Лотная – 36,55 мм. Учитывая, что прибрежные температуры воды в июле–августе несколько выше в первом районе, можно предполагать, что более крупные размеры годовиков колюшки из Тимофеевского залива, по сравнению с таковыми из района р. Лотная, в какой-то мере связаны с этим фактором.

Сравнивая размеры трехиглой колюшки, собранной в зал. Тимофеевский 20 июля и 1 августа (рис. 121), можно отметить, что несмотря на 12-суточный промежуток в сборе проб, размеры рыб, собранных в разные даты, были очень близки: 20 июля – 38,00 мм, 1 августа – 37,96 мм. Складывается впечатление, что рыбы не росли. Ранее предполагали (Бугаев, 1995а), что достаточно стабильные размеры трехиглой колюшки (leiurus) в литорали оз. Азабачье в июле–августе связаны с тем, что по достижению определенных размеров наиболее крупные особи этой формы мигрируют из литорали в пелагиаль, где происходит ее основной сезонный нагул. Там она питается преимущественно зоопланктоном, где в августе-сентябре-октябре обычно складываются хорошие для этого вида кормовые условия (Бугаев, 1995а; Базаркина, 2004a-b, 2007).

Предыдущие исследования показали (Бугаев, Дубынин, 1999, 2000), что размеры и масса тела смолтов нерки группировки «Е», мигрирующих из оз. Азабачье, в значительно меньшей степени зависят от развития кормовой базы для молоди нерки в озере, по сравнению с неркой стада «А», что может быть связано с разными сроками миграции молоди группировки «Е» в озеро и ее стартовым нагулом в мелководных озерах Камаковской низменности. Поэтому в вопросе о влиянии размеров и массы тела смолтов на возвраты нерки стада «А» и всей нерки р. Камчатки в целом следует, прежде всего, ориентироваться на биологические показатели особей нерки стада «А». Именно возвраты нерки стада «А» в отдельные годы в значительной мере и определяют численность подходов всего стада нерки этой реки (Бугаев, 2004а; Бугаев и др., 2007а; Бугаев, 2010а).

На рис. 122 показана длина тела годовиков жилой трехиглой колюшки, собранных в стандартную дату 1 июля в 1985–2010 гг. в зал. Тимофеевский оз. Азабачье. Отсутствовавшие за 1993–1998 гг. данные (Бугаев и др., 2007а) восстановлены по достоверной линии регрессии (рис. 120) между численностью производителей, от которых в озере одновременно нагуливается молодь нерки, и длиной тела годовиков жилой формы трехиглой колюшки за 1985–1992, 1999–2002 и 2007–2010 гг. Не исключено, что в будущем эти сведения могут быть использованы при оценке динамики численности нерки р. Камчатка как один из дополнительных факторов.

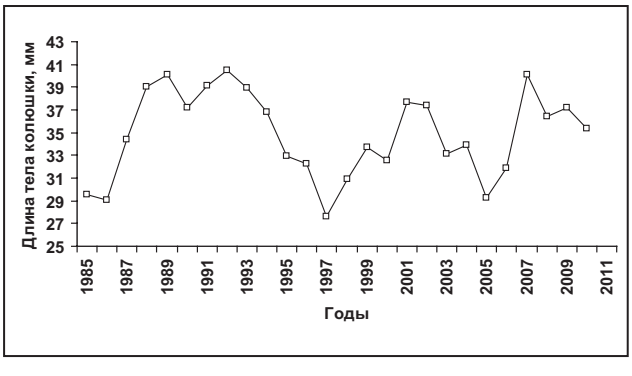


Рис. 122. *Длина тела жилой формы трехиглой колюшки (морфа leiurus) возраста 1+, пойманной 1 июля в литорали оз. Азабачье в 1985–2010 гг. (по: Бугаев, Базаркин, 2006а, с дополнениями), мм*

Влияние вулканических пеплопадов на воспроизводство нерки р. Камчатка. В бассейне р. Камчатка расположено несколько наиболее крупных и активных вулканов п-ва Камчатка (Влодавец, 1949; Пийп, 2006; Нечаев, 2008; и др.).

Влияние вулканизма на жизнь рыб сложно и многогранно. Вулканические извержения изменяют гидрологический режим рек и озер, влияют на грунт и растительность водоемов, приводят к изменению кормовой базы рыб (Kurenkov, 1966; Куренков, 1975; Бугаев, 1995а; Базаркина, 2004a-b; Бугаев и др., 2007а; Бугаев, 2010а; и др.).

После проведения комплекса работ по выяснению популяционной структуры стада нерки р. Камчатка (Бугаев, 1983, 1994, 1995а), когда было показано, что в озере, помимо собственного стада 2-го порядка, нагуливается и молодь из притоков среднего и нижнего течения р. Камчатки, стала ясна истинная роль оз. Азабачье в воспроизводстве нерки всей этой реки. По-существу, в значительной мере динамика численности нерки всей р. Камчатка зависит от условий нагула молоди нерки в названном водоеме.

На рис. 114 представлена изменчивость нерки стада «А» по количеству склеритов в пресноводной зоне чешуи (годы нагула взрослых рыб совмещены с таковыми смолтов).

Существующая изменчивость роста молоди нерки оз. Азабачье отражается и на структуре чешуи половозрелых рыб, где радиусы пресноводной зоны чешуи, соответствующей размерам смолтов в период ската в разные

годы в море, могут заметно варьировать (рис. 123). В годы хороших кормовых условий эти радиусы больше (рис. 123-1), плохих – меньше (рис. 123-4): чем лучше условия нагула, тем крупнее молодь. Если по длине тела смолты нерки стада «А» разных лет ската могут различаться в 1,5 раза, то по массе тела – в 4,4 раза (рис. 104).



Рис. 123. *Межгодовая изменчивость структуры центральной (пресноводной) части чешуи производителей нерки оз. Азабачье возраста 2.3 (стрелками обозначены зоны сближенных склеритов – годовые кольца), в период ската смолтов нерки из оз. Азабачье в море (по: Бугаев, 1995а):*
1 – 05.07.1981 г., АС – 660 мм, самец;
2 – 30.06. 1985 г., АС – 570 мм, самка;
3 – 01.07.1986 г., АС – 655 мм, самец;
4 – 01.07.1986 г., АС – 575 мм, самка

Особи стада «А» и группировки «Е» имеют различную динамику численности (Бугаев, Остроумов, 1986; Бугаев, 1995а; Бугаев и др., 2007а; Бугаев, 2006, 2008а, 2009а; и др.).

Исследованиями И. И. Куренкова (Kurenkov, 1966; Куренков, 1975) выяснено, что пеплопад во время извержения влк Безымянный в марте 1956 г. чрезвычайно положительно повлиял на развитие озерного фито- и зоопланктона в оз. Азабачье, что со временем существенно сказалось на увеличении уровня численности локального стада нерки 2-го порядка, воспроизводящегося в этом водоеме. Сколько пепла тогда выпало в бассейне озера неизвестно, но за его пределами в 80 км к северо-востоку слой составил около 20 мм. Но это совсем не значит, что такой же слой пепла выпал в районе оз. Азабачье.

В первые годы после извержения 1956 г. в озере произошло увеличение численности фитопланктона, затем наступило увеличение численности циклопов и дафний (питающихся фитопланктоном) и являющихся основным кормом молоди нерки в оз. Азабачье. Увеличение численности зоопланктона, в свою очередь, в дальнейшем положительно сказалось на качественных показателях длины и массы тела смолтов (покатников) нерки и их выживаемости в море. В результате – численность нерки оз. Азабачье в 1966–1970 (особенно – 1968) гг. значительно возросла (Куренков, 1975).

В бассейне р. Камчатка довольно часто происходят извержения вулканов, но над бассейном озера пеплопады случаются не всегда – это зависит от направления ветра. Более того, сильные пеплопады достаточно редки, что еще сильнее уменьшает вероятность фертилизации бассейна оз. Азабачьего вулканическим пеплом.

Например, сильный пеплопад, случившийся 1 января 1945 г. во время извержения влк Ключевской, из-за сильного восточного ветра засыпал пос. Ключи и долину р. Камчатка, а в бассейн оз. Азабачье не попал. Именно по этой причине такое значительное извержение заметно не отразилось на воспроизводстве нерки оз. Азабачье, а доказательств, что оно повлияло на увеличение численности нерки в других районах бассейна р. Камчатка, пока не найдено (Бугаев, 2007а). Не попал на оз. Азабачье и шлейф мощной пепловой тучи влк Ключевской в 2000 г., который хорошо было видно на снимке из космоса, представленном в вышедшей ранее монографии (Бугаев, 2010а – рис. 172).

После извержения влк Безымянный в 1956 г. над оз. Азабачье прошло только несколько сильных пеплопадов: в июле 1975 г. извергался влк Толбачик, в апреле 1990 г. – влк Ключевской, в мае 2004 г. – влк Шивелуч, в мае

2006 г. – влк Безымянный, в начале декабря 2008 г. – влк Ключевской, в конце октября 2010 г. – влк Ключевской. Надо отметить, что в 2000-х гг. пеплопады стали чаще попадать на акваторию и в бассейн оз. Азабачье. Не исключено, что это связано с изменениями климата и «розы ветров».

Естественная фертилизация пеплом влк Толбачик в 1975 г. (в районе пункта КамчатНИРО выпало 1,0–1,5 мм черного пепла) привела к значительному увеличению численности нерки оз. Азабачье в 1983–1985 гг., а влк Ключевской в 1990 г. (в районе пункта выпало 5–6 мм черного пепла) – исключительно высокой численности – в 1993–2000 гг.

По нашим предположениям, основанным на результатах естественной фертилизации пеплами влк Толбачик и Ключевской, в результате извержения влк Безымянный в 1956 г. в районе озера выпало 2–4 мм черного пепла (больше, чем в 1975 г., но меньше, чем в 1990 г.).

Неординарный пеплопад 2004 г. случился над оз. Азабачье в ночь с 9 на 10 мая. По всем объективным показателям этот пеплопад являлся более мощным, чем те, которые наблюдались в 1975 и 1990 гг.: толщина выпавшего розового пепла в 2004 г. в районе Азабачинского пункта по наблюдениям С. А. Петрова составляла порядка 15–18 мм. Документальных данных о таком большом количестве пепла, выпавшем в этом районе, еще не было.

Очередной пеплопад прошел над оз. Азабачье 9 мая 2006 г. в результате извержения влк Безымянный. Толщина пепла розового цвета, выпавшего в районе Азабачинского наблюдательного пункта, по наблюдениям С. А. Петрова составила 4–5 мм.

Существенный пеплопад прошел над оз. Азабачье 8 декабря 2008 г. в результате извержения влк Ключевской. Толщина черного пепла, выпавшего в районе Азабачинского наблюдательного пункта, по наблюдениям С. А. Петрова составила 1,0–1,5 мм. (Бугаев, 2010а).

И, наконец, последний пеплопад над оз. Азабачье (от влк Ключевской), прошедший 27 октября 2010 г., был довольно слабым – слой пепла серого цвета составил 0,8–1,0 мм (С. А. Петров, персональное сообщение).

Особенностью стада нерки оз. Азабачьего является то, что оно имеет очень низкую Р-П-оптимальную численность производителей 50–100 тыс. шт., определяемую не превышением оптимальной численности рыб на нерестилищах (переполнением нерестилищ), хотя это и случается в некоторых случаях, а прежде всего нехваткой кормовых ресурсов для молоди нерки в озере (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2003а; Бугаев и др., 2007а; Бугаев, 2007а, 2010а; и др.).

Теоретически, по подсчетам А. Г. Остроумова (1972), в бассейне озера для нереста может нормально разместиться 400–500 тыс. производителей нерки, но полноценно прокормить до ската оз. Азабачье может только поколения молоди от 50–100 тыс. шт. (изредка – до 150 тыс. шт.) производителей. Последнее, вероятно, связано с тем, что в этом озере, кроме нерки, нагуливаются и воспроизводятся и другие рыбы-планктофаги, конкуренты в питании – трехиглая колюшка (жилая и проходная формы) и малоротая корюшка, имеющие высокую численность. В низкой численности производителей нерки, необходимых для оптимального воспроизводства, и состоит трагедия этого водоема, вокруг которого периодически происходят бескомпромиссные столкновения мнений ученых, экологов, администраторов, политиков и рыбаков (Бугаев, 2000, 2001а, 2009b).

Как показали многолетние исследования (Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2003а), в зависимости от ситуации конкретного года, суммарный П-оптимум для всех стад и группировок 2-го порядка нерки р. Камчатка составляет от 530 до 580–650 тыс. шт. Но если осуществлять такой пропуск в бассейн р. Камчатка, то в бассейне оз. Азабачье неизбежно будут происходить локальные превышения оптимальной численности, что хорошо видно из рис. 124.

При пропуске в р. Камчатка 600 тыс. шт. производителей, ориентируясь на данные рис. 124, в оз. Азабачье пройдет в среднем 300 тыс. шт. производителей, а П-оптимальный пропуск в озеро – до 100 тыс. шт. возможен только при пропуске в бассейн реки 377 тыс. шт. производителей. Это близко к Р-оптимуму для всей нерки р. Камчатка. И такой вариант гораздо предпочтительнее, т. к. в данном случае отсутствует риск неоправданно высокого пропуска производителей в оз. Азабачье. Ранее приведенная взаимосвязь между пропуском производителей нерки в оз. Азабачье и общим пропуском нерки на нерестилища р. Камчатка (Бугаев, 2003а) была приведена без учета специализированного вылова нерки в протоке Азабачья и на акватории оз. Азабачье в 1993–2000 гг. Рис. 124 точнее характеризует ситуацию с пропуском производителей нерки в озеро, чем ранее опубликованные (Бугаев, 2003а, 2010а).

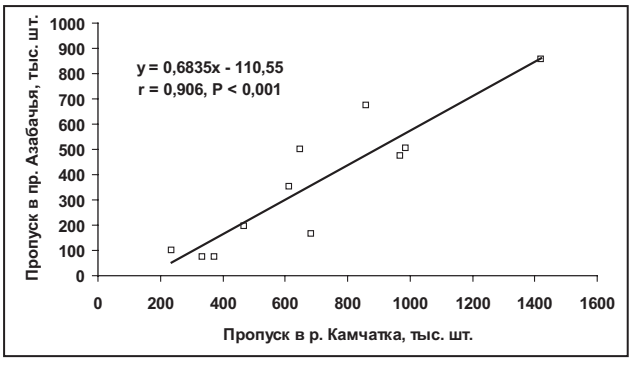


Рис. 124. *Численность захода половозрелой нерки стада «А» в протоку Азабачья в зависимости от ее пропуска в бассейн р. Камчатка в 1992–2002 гг. (по: Бугаев, 2003а,2010а, с изменениями), тыс. шт.*

С учетом данной точки зрения (Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2003а), которую поддержали специалисты ВНИРО (г. Москва), начиная с путины 2006 г. и по настоящее время, КамчатНИРО стал ежегодно планировать общий пропуск в р. Камчатка порядка 300–400 тыс. производителей нерки, что близко к Р-оптимуму для всей популяции нерки этой реки.

Напомним, что в некоторые годы численность нерки оз. Азабачье в береговых и речных уловах может составлять более 60 %, поэтому превышение оптимальной численности в озере крайне нежелательно, т. к. в дальнейшем это может отражаться на снижении уловов всей нерки р. Камчатка, чему есть немало примеров (Бугаев, 1995а, 2003а; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2007а; Бугаев, 2010а).

Как еще предлагали в середине 1980-х гг. (Бугаев, 1995а, 2001а), гарантированно решить проблему регуляции численности нерки стада оз. Азабачье можно только путем проведения в некоторые годы для особей этого стада специализированного промысла нерки закидным неводом в протоке Азабачья, вытекающей из озера, и лова производителей на акватории озера у устьев ручьев и рек, впадающих в озеро (главным образом у р. Бушуева).

И такие попытки специализированного промысла по рекомендации КамчатНИРО имели место: в устье протоки Азабачья в 1985–1986 и 1993–1995 гг., в протоке Азабачья и на акватории озера у нерестовой р. Бушуева – в 1996 г., в протоке Азабачья – в 1997 гг. (Бугаев, 2001а, 2007а, 2010а).

В некоторые годы специализированный промысел показал высокие уловы: в 1985 г. – 340 т, 1993 г. – 217 т, 1995 г. – 370 т, в 1996 г. – 550 т и в 1997 г. – 490 т. Но поставленные цели ни разу не были достигнуты – численность производителей в бассейне озера в результате специализированных ловов ни разу не была доведена до оптимальной.

Наилучшие результаты оказались в 1996 г., когда промысел закидным неводом велся в протоке оз. Азабачье, на акватории озера и у р. Бушуева. В результате накопленного опыта выработалась оптимальная схема специализированного промысла: облов закидным неводом в устье протоки Азабачья, затем облов на протяжении 11 км в самой протоке и, наконец, облов в литорали озера у некоторых наиболее крупных нерестовых притоков (Бугаев, 2001а).

Рекомендации КамчатНИРО и реализация специализированного промысла нерки оз. Азабачье встретили много противников, которые считали, что такой промысел проводить не следует – пусть природа регулирует сама себя, а более того – оз. Азабачье имеет охранный статус «Памятник природы» и не надо нарушать законодательство.

Наиболее последовательно против специализированных ловов выступали – О. А. Чернягина (Камчатская Лига Независимых Экспертов), В. А. Паренский и В. А. Островский (ИБМ им. А. В. Жирмунского ДВО РАН), П. Е. Веричева и Н. В. Казаков (Камчатоблкомэкология) и др. В результате специализированный лов нерки в протоке Азабачьей с 1998 г. прекратили до изменения охранного статуса оз. Азабачье или до внесения изменений в паспорт этого памятника природы, разрешающего на его территории проводить такой лов.

В связи с прекращением специализированного лова нерки в оз. Азабачье с 1998 г. КамчатНИРО вынужденно ежегодно стало рекомендовать стратегию перелова всего стада нерки р. Камчатка (Бугаев, 1995а, 2003а; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др. 2007а; Бугаев, 2007а, 2010а). Эти рекомендации полностью согласуется со стратегией рационального использования запасов рыб со сложной структурой популяций, когда регулируется вылов наиболее многочисленных компонентов в связи с возможностью превышения их оптимальной численности (Burgner et. al., 1969; Ройс, 1975; Мина, 1986; Бугаев, 1995а, 2005а; и др.).

Но времена меняются. Следует отметить, что, помимо сотрудников КамчатНИРО, идею регуляции численности нерки на нерестилищах и доведение ее до оптимальной в бассейне оз. Азабачье в настоящее время поддерживают и сотрудники ИБМ ДВО РАН (к. б. н. В. А. Паренский, к. б. н. М. Ю. Ковалев и др.). Но идею об искуственной фертилизации оз. Азабачье ученые этого института до получения, на их взгляд, убедительных данных о том, что она не повредит озеру, пока не поддерживают, но и не отвергают (Бугаев, 2007а).

По предположению (Бугаев, 2007а, 2009b), в 2010–2012 гг. и позже может произойти «вспышка численности» нерки оз. Азабачье (последствие фертилизации оз. Азабачье вулканическим пеплом влк Шивелуч в 2004 г. и влк Безымянного в 2006 г.), и проблема со специализированным ловом нерки этого водоема возникнет вновь. В оз. Азабачье могут быть пропуски в 400–500 тыс. шт. производителей нерки и более. Вероятно, зная историю вопроса, имеет смысл всем заинтересованным сторонам заранее решить юридические проблемы оз. Азабачьего – этой особо охраняемой природной территории и подготовиться к назревающей ситуации (Бугаев, 2007а).

В 2007–2008 гг. Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН (ответственный исполнитель А. С. Валенцев) подготовил биологическое обоснование на создание в бассейне оз. Азабачье общебиологического заказника краевого значения «Озеро Ажабачье», статус которого позволял проводить в озере рыбохозяйственные эксперименты, в том числе и отлов «лишней» рыбы.

Основной целью заказника являлось сохранение, восстановление, воспроизводство и рациональное использование ценных в хозяйственном, научном и культурном отношении лососевых видов рыб и бурого медведя; сохранения среды их обитания и средообразующих естественных природных комплексов.

Проект прошел все согласования во всех имеющих к этому отношение природоохранных организациях, но в 2009 г., на заключительном этапе, администрации Усть-Камчатского района и Камчатского края по какой-то причине потеряли к нему интерес, и проект не получил практического продолжения.

Не исключено, что когда рыбаки и администрация Усть-Камчатского района осознают важность происходящего или вновь столкнутся с падением численности нерки р. Камчатка, к проекту создания заказника «Озеро

Ажабачье» вернутся вновь, т. к. только после его государственной регистрации станут возможны работы по регуляции численности производителей нерки в бассейне озера.

Как и предполагал автор этой книги (Бугаев, 2009b, 2010a), в 2010 г. в бассейне оз. Азабачье возникло превышение оптимальной численности производителей нерки: в озеро пропустили 197 тыс. рыб. Но в 2011 г. ожидаемое значительное превышение численности производителей не произошло, что объясняется сильнейшим прессом берегового и речного промысла на нерку этой реки: при рекордном вылове за 1934–2011 гг. в 9051 (3620) тыс. шт., в р. Камчатка на нерестилищах учли всего 155 тыс. шт. производителей этого вида (в том числе в оз. Азабачье – 90 тыс. шт.) (рис. 125). Надо признать, что такое неожиданное развитие событий до настоящего случая казалось (подтверждается многолетней статистикой вылова) просто невозможным. Река Камчатка – это одна из самых крупных рек в Азии, где воспроизводятся тихоокеанские лососи. Но оказалось, что невозможное в современных технических условиях возможно.

Тем не менее, пока нельзя отбрасывать версию недоучета нерки на нерестилищах р. Камчатка в 2011 г. из-за совпадения ряда неблагоприятных факторов: общих плохих погодных условий, высокой мутности и аномально высоких уровней воды, позднего начала авиаучетных работ и др. После возврата основной части половозрелых рыб поколения 2011 г. (в 2015–2018 гг.), вероятно, могут быть произведены некоторые корректировки полученных ныне представлений о численности производителей нерки р. Камчатка в 2011 г.

По мнению автора настоящей работы, несмотря на перелов нерки р. Камчатка в 2011 г., в 2012 г. в бассейне оз. Азабачье из-за достаточно крупных размеров смолтов в 2009 г. (рис. 104) вновь следует ожидать превышение оптимальной численности производителей нерки.

Влияние численности производителей нерки на нерестилищах на численность бурых медведей и некоторые виды хищных птиц в бассейне оз. Азабачье. Известно, что медведи, орланы, беркуты и чайки (и другие птицы и животные) широко используют в качестве сезонного корма тихоокеанских лососей (в том числе и нерку) в период их нахождения на нерестилищах (Остроумов, 1966; Коновалов, Шевляков, 1980; Островский, 1980; Пажетнов, 1990; Лобков, 2002, 2008).

В настоящее время имеется один конкретный пример, связанный с влиянием численности производителей нерки, пропущенных на нерест в бассейн оз. Азабачье, на численность бурого медведя *Ursus ursus arctos*, беркута *Aquila chrysaetos*, орлана-белохвоста *Haliaeetus albiculla* и белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus*, кормящихся в летне-осенний период в бассейне этого озера. Материалами для данного исследования послужили результаты авиаучетов А. Г. Остроумова, проведенных им в 1957–1996 гг. в бассейне оз. Азабачье, по учету численности нерки (рис. 125) и попутно (с перерывом в 1991–1995 гг.) – бурого медведя и некоторых видов птиц (табл. 47).

Как свидетельствует статистика, начиная с 1977–1978 гг. и по настоящее время, в связи с увеличением общей продуктивности Северной Пацифики (Climate variability…, 2006), введением 200-мильных экономических зон и ограничением японского дрифтерного промысла в море, существенно возросла численность всех видов лососей на Камчатке по сравнению с предыдущими годами. Поэтому весь материал был рассмотрен по двум основным периодам 1957–1976 и 1977–1996 гг., соответствующим различным уровням численности подходов тихоокеанских лососей к берегам Камчатского полуострова.

В свою очередь, период 1977–1996 гг. также подразделили на два субпериода 1977–1984 и 1985–1996 гг., соответствующих различному состоянию численности горбуши на западном и восточном побережьях Камчатки. Многими годами ранее, в 1957–1976 гг., а также в 1977–1984 гг., одновременно по нечетным годам на обоих побережьях наблюдалась высокая численность горбуши, а в четные – низкая (Бугаев, Дубынин, 2002).

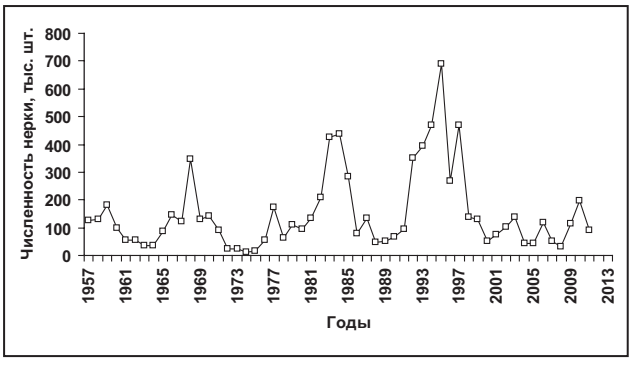


Рис. 125. *Численность производителей нерки, пропущенных на нерест в бассейн оз. Азабачье в 1957–2011 гг., тыс. шт. (по: Бугаев, Остроумов, 2004, Бугаев, 2010a, с дополнениями А. В. Маслова и С. В. Шубкина)*

Начиная с 1985 г. и по настоящее время у западнокамчатской горбуши произошла смена доминант, и на Западной Камчатке высокая численность горбуши стала наблюдаться по четным годам, а по нечетным – низкая. В результате, высокую численность горбуши с 1985 г. стали отмечать на Камчатке ежегодно, но на разных побережьях (Бугаев, 1995a, Бугаев, Дубынин, 2002).

Такое перераспределение доминантных поколений численности горбуши на Западной Камчатке по предположению (Бугаев, Дубынин, 2002) положительно отразилось на численности нерки на Камчатке, а также на миграциях и численности некоторых видов птиц в этом регионе. После 1985 г. с наибольшей вероятностью крупные

скопления птиц возникают на реках восточного побережья Камчатки в нечетные годы, а западного – в четные сезоны, что, в общем, соответствует динамике численности самого многочисленного вида лососевых на Камчатке – горбуши (Лобков, 2002, 2008).

Анализ связи между численностью нерки и птиц не показал достоверных корреляций в 1957–1996 и 1957–1976 гг., но в период 1977–1996 гг. был отмечен ряд достоверных положительных корреляций (табл. 48). Анализ материалов 1977–1996 гг. по субпериодам 1977–1984 и 1985–1996 гг. показал гораздо более высокие и достоверные корреляции, чем в случае анализа неподразделенного материала за эти годы (Бугаев, Остроумов, 2004).

Таблица 47. *Численность некоторых видов хищных птиц и бурого медведя в бассейне оз. Азабачье в 1957–1996 гг. (по: Бугаев, Остроумов, 2004), шт.*

Годы	Птицы			Бурые медведи			
	белоплечий орлан	орлан-белохвост	беркут	одиночные	самки с медвежатами		
					1–2	3	4
1957	29	3	0	28	2	0	0
1958	24	4	0	25	4	1	1
1959	21	6	1	42	4	1	1
1960	28	10	1	29	3	0	0
1961	27	7	0	40	2	0	0
1962	26	2	0	22	3	0	0
1963	22	2	0	24	3	0	0
1964	23	1	1	26	4	0	0
1965	31	10	1	25	2	1	0
1966	28	7	3	42	4	0	0
1967	26	4	1	35	3	0	0
1968	34	6	1	38	4	1	0
1969	26	3	2	40	3	0	0
1970	22	2	0	24	4	1	0
1971	28	4	0	30	3	1	0
1972	25	2	0	27	2	0	0
1973	27	3	0	36	3	0	0
1974	26	4	1	28	4	0	0
1975	29	5	1	23	3	0	0
1976	22	3	0	24	3	0	0
1977	19	4	1	33	3	0	0
1978	18	3	0	19	4	0	0
1979	23	3	0	18	1	0	0
1980	17	4	0	16	2	0	0
1981	21	2	1	26	3	0	0
1982	23	3	1	29	4	1	0
1983	25	4	0	36	3	1	0
1984	27	5	0	34	4	0	0
1985	30	6	2	24	5	1	0
1986	19	4	1	18	4	0	0
1987	24	5	2	29	6	2	0
1988	23	3	1	15	2	0	0
1989	21	2	1	16	2	1	0
1990	24	4	0	17	2	0	0
1991	–	–	–	–	–	–	–
1992	–	–	–	–	–	–	–
1993	–	–	–	–	–	–	–
1994	–	–	–	–	–	–	–
1995	–	–	–	–	–	–	–
1996	25	3	0	28	4	1	0

Примечание. Медведи, которые попадали в поле зрения, находились в руслах рек, на открытых поймах и косогорах. В бассейнах таких рек, как, например, Култучная, только отдельные звери доступны для учета. По мнению А. Г. Остроумова, ежегодно в бассейне озера при стандартных облетах происходит недоучет с воздуха до 20–30 % медведей (главным образом – одиночных и медведиц с двумя медвежатами).

Таким образом, увеличение численности нерки в бассейне оз. Азабачье будет приводить к увеличению численности медведей. На основании имеющихся корреляционных взаимосвязей (табл. 49) можно предполагать, что максимальные пропуски производителей нерки в озеро станут особенно благоприятны для медведей, кормящихся в бассейне этого водоема. Но пропуски нерки более 150 тыс. шт. нецелесообразны для воспроизводства нерки стада оз. Азабачье, т. к. Р-П-оптимальная численность ее здесь составляет всего 50–100 (предельно допустимая в отдельные годы – 150) тыс. шт. (Бугаев, 1995а, 2003а; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2007а).

Таблица 48. *Значения коэффициентов корреляции Пирсона (r) между численностью производителей нерки и численностью некоторых видов птиц в бассейне оз. Азабачье в 1957–1996 гг. (по периодам) (по: Бугаев, Остроумов, 2004)*

Годы	Белоплечий орлан	Орлан-белохвост	Орланы (оба вида)	Беркут, шт.	Все птицы
1957–1996	0,250	0,200	0,264	0,064	0,259
1957–1976	0,363	0,283	0,366	0,300	0,395
1977–1996	0,642**	0,465	0,661**	0,147	0,600*
1977–1984	0,839**	0,648	0,905**	0,193	0,900**
1985–1996	0,777*	0,507	0,759*	0,164	0,725

Примечание. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$.

Таблица 49. *Значения коэффициентов корреляции Пирсона (r) между численностью производителей нерки и численностью бурого медведя в бассейне оз. Азабачье в 1957–1996 гг. (по периодам) (по: Бугаев, Остроумов, 2004)*

Годы	Одиночные медведи	Самки с 1–2 медвежатами	Самки с 3 медвежатами	Самки с 4 медвежатами	Все медведи (включая медвежат)
1957–1996	0,409	0,358	0,403	0,062	0,457
1957–1976	0,484	0,375	0,576**	0,262	0,554*
1977–1996	0,828**	0,357	0,261	0,000	0,802**
1977–1984	0,832**	0,361	0,469	0,000	0,822*
1985–1996	0,764*	0,625	0,445	0,000	0,737

Примечание. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$.

Естественный отбор на размеры тела у нерки оз. Азабачье изучали С. М. Коновалов и А. Г. Шевляков (1980), которые показали, что в некоторые годы медведи на нерестилищах и на подходах к ним в бассейне озера могут выедать очень значительное количество производителей.

Детально анализ выедаемости нерки медведями в оз. Азабачье проводил В. И. Островский (1980), который выяснил, что способы лова рыбы медведями ограничены конкретными условиями в местах нереста и различаются на нерестилищах ранней и поздней сезонных рас нерки. На озерных нерестилищах ранней нерки медведи могут поймать только тех рыб, которые нерестятся ближе к берегу. Чаще это рыбы, которые прожили один или два года в море, поскольку размеры их тела позволяют им нереститься на мелководье (Островский, 1980).

На речных и ключевых нерестилищах (ранняя сезонная раса) медведи ловят рыбу, выгоняя ее на мелководье, либо поджидают ее там, поэтому значительную долю пойманных ими рыб могут составлять крупные особи. Абсолютное значение коэффициента отбора возрастает с уменьшением количества мелководных участков на нерестилищах. Для ранней сезонной расы это происходит потому, что на более глубоких нерестилищах крупную высокотелую рыбу поймать легче. На самых мелководных нерестилищах жертвою медведей могут одинаково легко стать как крупные, так и мелкие рыбы. Интенсивность элиминации в таких местах обычно очень высока, иногда до 90 % (чаша Тимофеевская-3). В таких случаях селективные преимущества, выраженные в размерах тела, отступают на задний план, а коэффициент отбора близок к нулю (Островский, 1980).

По многолетним наблюдениям В. Ф. Бугаева (2007а, 2010а), выедаемость медведями нерки в отдельные, особенно маловодные, годы в бассейне оз. Азабачье бывает крайне велика. Приведем некоторые из самых впечатляющих примеров за период наблюдений в бассейне оз. Азабачье в 1975–2005 гг. Так, в 2004 г. в р. Пономарка прошло 1100 производителей нерки, но до нерестилищ (Пономарская чаша) не добралась ни одна особь. Все рыбы были съедены в период их миграции по реке медведями.

Аналогичная ситуация произошла в 2004 г. и с неркой р. Тимофеевская, куда, по оценке В. Ф. Бугаева (2007а, 2010а), прошло около 1500 шт. производителей нерки, а до нерестилища Тимофеевская-2 прошло всего 12 шт. На нерестилищах Тимофеевская-1 и Тимофеевская-3 рыбы отсутствовали совсем.

В целом, в бассейне оз. Азабачье (не рассматривая ситуацию с р. Бушуева) более сильному выеданию подвержена нерка из небольших притоков, воспроизводящаяся на нерестилищах, до которых рыбам надо мигрировать относительно далеко – до 1,0 км и более (Пономарская чаша, Тимофеевские чаши), чем на нерестилищах, расположенных в пределах 0,08–0,1 км от озера (Банный ключ, Заводские ключи). В последних, несмотря на то, что рыба здесь также выедается медведями, она все же, хотя бы частично, может отнереститься. Например, в 2004 г. в Банный ключ рыба трижды заходила (в сумме в ключ прошло около 60 шт.) и трижды на 2–3-й день после захода ее съедали медведи. Но до того, как ее съели, она частично успевала отнереститься.

Всего в бассейне оз. Азабачье в 2004 г. на нерестилищах методом авиаучета было учтено 25 тыс. шт. производителей ранней и 18 тыс. шт. поздней нерки. Причем, раннюю нерку отмечали, преимущественно, в бассейне р. Бушуева, где подход рыб в район нерестилищ обеспечен по достаточно глубокой воде. Остальные речные и ручьевые нерестилища ранней нерки бассейна оз. Азабачье в 2004 г. оказались практически пусты, т. к. всю рыбу там съели медведи. По подсчетам В. Ф. Бугаева (2007а), в этих реках в 2004 г. медведями было съедено от 7 до 10 тыс. шт. ранней нерки, что составляет 20–30 % от всех рыб, пропущенных в бассейн озера на нерест, что сходно с оценками выедаемости, сделанными предыдущими исследователями (Коновалов, Шевляков, 1980).

Пример 2004 г. по исключительно сильной выедаемости производителей нерки (относительно к общему пропуску рыб в озеро) следует признать сугубо нетипичным, что связано прежде всего с особым гидрологическим режимом, сложившимся в бассейне озера и реках, впадающих в него. Данная ситуация образовалась как следствие раннего таяния снегового покрова в районе гидросети озера, что, в свою очередь, явилось следствием исключительно мощного удобрения района озера вулканическим пеплом влк Шивелуч, прошедшего в ночь с 9 на 10 мая 2004 г. В результате весенне-летний сброс вод из притоков оз. Азабачье произошел намного раньше, чем обычно.

К моменту захода рыб в притоки (1 июля) уровень воды в этих реках был значительно более низким, чем обычно, несмотря на то, что в озере уровень оставался высоким и не препятствовал заходу рыб в эти реки. Низкие уровни воды в притоках озера способствовали более эффективному отлову медведями производителей нерки в период их миграции из озера на нерестилища. Кроме того, в бассейне озера в 2004 г., по сравнению с 2002–2003 гг., наблюдалось повышенное количество медведей (вероятно, транзитных мигрантов). Последнее может быть связано с миграциями медведей с одного на другое побережья Камчатки из-за относительно высокой численности горбуши на Западной Камчатке в 2003 г., какой там в нечетные годы уже не наблюдалось много лет (Антонов и др., 2006; Шунтов, Темных, 2004a; Бугаев и др., 2007a).

К сожалению, ситуация 2004 г. с проходом нерки на нерестилища и сильной ее выедаемостью медведями полностью повторилась в 2006 г., когда из-за фертилизации бассейна озера пеплом влк Безымянный 9 мая 2006 г. и быстрого таяния снега произошел преждевременный весенне-летний сброс вод из притоков оз. Азабачье. К моменту начала захода рыб из озера на нерестилища притоки озера сильно обмелели. В результате в ряде притоков западного мелководного берега озера производителей нерки практически полностью съели медведи.

Как свидетельствуют наблюдения автора, подобная ситуация с уровнями воды и сильной выедаемостью нерки медведями в бассейне оз. Азабачье имела место и в июле 1990 г. Это можно связать с извержением влк Ключевской и прошедшим над озером пеплопадом (в апреле), который также способствовал преждевременному таянию снега.

Извержение влк Толбачик и пеплопад над озером, прошедший в третьей декаде июля 1975 г. (автор при этом присутствовал), никаким образом не повлияли на уровни воды в реках, впадающих в оз. Азабачье, т. к. к этому времени снег в горах растаял. В результате выедаемость нерки медведями в бассейне оз. Азабачье в 1975 г. оказалась достаточно низкой.

На основании изложенных примеров можно предполагать, что извержение влк Безымянный и пеплопад над озером, прошедший в марте 1956 г., также привели к преждевременному таянию снега и сильной выедаемости нерки медведями в бассейне оз. Азабачье в 1956 г.

Приведенные закономерности должны учитываться при составлении прогнозов численности нерки бассейна р. Камчатки и стада оз. Азабачье, в частности.

Но если смотреть дальше в будущее, потепление климата может нарушить баланс захода производителей нерки в нерестовые притоки оз. Азабачье, что внесет свои коррективы в будущую численность поколений нерки этого водоема и всей р. Камчатка. При этом нерестовая значимость самой крупной р. Бушуева, за счет снижения эффективности захода и нереста нерки в большинстве других мелководных притоков оз. Азабачье, возрастет.

6.2.5.1. О связи зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов и половозрелой нерки с их численностью в море в год массового полового созревания

Рыбы-планктофаги могут быть дополнительными (вторыми) промежуточными хозяевами лентецов рода *Diphyllobothrium*. Они заражаются в результате питания веслоногими рачками Copepoda, инвазированными процеркоидами (Догель, 1947; Коновалов, 1971, 1980).

Проведенные исследования показали, что возможность инвазии плероцеркоидами молоди нерки в бассейне р. Камчатка следует рассматривать скорее в связи с наличием в водоемах бассейна реки различных видов веслоногих рачков Copepoda, а не окончательных хозяев – рыбоядных птиц и млекопитающих (Бугаев, 1982a, 1995a – с. 237-248). Имеются сведения (А. М. Сердюков, персональное сообщение), что у нерки оз. Азабачье в форме плероцеркоида паразитирует *Diphyllobothrium ditremum* (Creplin, 1825).

В бассейне р. Камчатка находится только два водоема – оз. Азабачье и Двухюрточное, где в массовых количествах происходит заражение молоди нерки плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. (Бугаев, 1982a, 1995a).

Diphyllobothrium sp. – это хорошо зарекомендовавший себя паразит-индикатор, позволяющий в комплексе со структурой чешуи идентифицировать в море (Коновалов, 1971) и бассейнах крупных рек (Бугаев, 1982a, 1986a, 1995a, 2005b) некоторые популяции нерки. Смолты нерки (одних и тех же поколений), прожившие большее число лет в озере, заражены сильнее, чем особи, скатившиеся в более молодом возрасте (Коновалов, 1971; Бугаев, 1995a).

Как показали недавние исследования (Бугаев, 2008b), имеется слабая положительная связь длины (массы) тела смолтов стада «А» возраста 2+ с их зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. Данный факт позволяет, в свою очередь, предполагать наличие взаимосвязи между зараженностью смолтов этим паразитом и возвратами половозрелых рыб (одноименных поколений) данного стада.

В настоящей сводке продолжен начатый ранее анализ (Бугаев, 2008b, 2009a) корреляционной связи между зараженностью смолтов нерки стада «А» и группировки «Е» (какой-то период времени нагуливающихся совместно) плероцеркоидами *Diphyllobothriun* sp. и численностью нерки стада и группировки в море в год массового полового созревания.

Материалом для настоящего исследования послужили сборы смолтов (за 1979–2009 гг.) и производителей (за 1982–2010 гг.) нерки, многие годы собираемые автором в бассейне оз. Азабачье. Напомним, что в работе исследованы характеристики зараженности половозрелых рыб стада «А» возраста 2.3 (самой массовой возрастной группы, ежегодно составляющей в среднем около 70 % всех особей данной популяции) (Бугаев, 1995b; Bugayev, 2000).

Размерно-массовые характеристики смолтов нерки стада «А» и группировки «Е» изучали без подразделения по полу особей, т. к. достоверных различий здесь не наблюдается, что согласуется с мировой практикой подобных исследований (Foerster, 1968; Крогиус и др., 1969; Смирнов, 1975; Burgner, 1991; Бугаев, 1995a).

В табл. 50 представлены материалы о зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов нерки стада «А» возраста 2+, мигрировавших из оз. Азабачье в 1979–2009 гг., и идентифицированных в мальковых траловых уловах.

Таблица 50. *Зараженность плероцеркоидами Diphyllobothrium sp. смолтов нерки* ***стада «А»*** *(возраста 2+), мигрировавших из оз. Азабачье в море в 1979–2009 гг.*

Годы ската	Самцы				Самки			
	Число рыб*	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.		Число рыб*	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	
			пределы	среднее			пределы	среднее
1979	72 (65)	90,3	1–22	3,71	70 (61)	87,1	1–10	3,31
1980	30 (26)	86,7	1–13	4,00	23 (21)	91,3	1–12	3,29
1981	–	–	–	–	–	–	–	–
1982	–	–	–	–	–	–	–	–
1983	–	–	–	–	–	–	–	–
1984	50 (26)	52,0	1–8	2,35	36 (26)	72,2	1–5	1,65
1985	36 (5)	13,9	1–4	1,80	49 (25)	51,0	1–2	1,32
1986	6 (1)	16,7	1–1	1,00	4 (0)	0,0	1–1***	1,00***
1987	25 (9)	36,0	1–2	1,33	23 (6)	26,1	1–1	1,00
1988	76 (21)	27,6	1–3	1,29	48 (12)	25,0	1–3	1,33
1989	98 (68)	69,4	1–9	2,65	68 (51)	75,0	1–9	2,47
1990	42 (33)	78,6	1–9	3,12	42 (41)	97,6	1–8	3,10
1991	72 (50)	69,4	1–12	2,88	55 (36)	65,5	1–8	2,83
1992	87 (68)	78,2	1–5	2,38	83 (67)	80,7	1–14	2,95
1993	156 (124)	79,5	1–10	3,02	131 (109)	83,2	1–10	3,15
1994	114 (70)	61,4	1–6	2,14	81 (58)	71,6	1–5	2,36
1995	215 (138)	64,2	1–7	1,79	125 (62)	49,6	1–5	1,98
1996	35 (21)	60,0	1–6	2,62	39 (20)	51,3	1–8	1,95
1997**	–	52,2	–	1,53	–	54,3	–	2,13
1998	73 (37)	50,7	1–7	1,95	50 (26)	52,0	1–6	2,08
1999	86 (51)	59,3	1–7	2,27	91 (63)	69,2	1–4	1,97
2000	111 (59)	53,2	1–7	1,93	119 (65)	54,6	1–4	1,89
2001	163 (137)	84,0	1–9	2,83	129 (111)	86,0	1–12	3,00
2002	122 (50)	41,0	1–11	3,78	94 (47)	50,0	1–12	4,02
2003	24 (5)	20,8	1–8	3,20	17 (2)	11,8	1–4	3,00
2004	99 (21)	21,2	1–3	1,28	66 (19)	28,8	1–3	1,37
2005	134 (32)	23,9	1–3	1,56	69 (29)	42,0	1–5	1,59
2006	122 (32)	26,2	1–5	1,28	86 (22)	25,6	1–3	1,41
2007	155 (67)	43,2	1–3	1,49	100 (51)	51,0	1–3	1,49
2008	169 (66)	39,1	1–5	1,68	113 (56)	49,6	1–3	2,34
2009	213 (28)	13,1	1–4	1,32	156 (35)	22,4	1–4	1,51

Примечание. * – Здесь и в табл. 51–52 (в графе «Число рыб») первая цифра – общее число рыб, по которым рассчитывали экстенсивность заражения (%), в скобках – по которым рассчитывали интенсивность заражения (экз.). ** – Данные восстановлены по связи зараженности смолтов и половозрелых рыб стада «А» одноименных поколений: 1992–1999 гг. ската и 1995–2002 гг. возврата. *** – Данные восстановлены по средней связи экстенсивности и интенсивности заражения у смолтов нерки стада «А».

Как видно из табл. 50 (не принимая во внимание малочисленные сборы за 1986 г.), экстенсивность заражения за период исследований у самцов колебалась от 13,1 до 90,3 %, самок – от 11,8 до 97,6 %. Средняя интенсивность заражения изменялась: у самцов – от 1,28 до 4,0 экз., у самок – от 1,0 до 4,02 экз. плероцеркоидов на одну особь.

Приведенные материалы свидетельствуют о наличии существенной межгодовой изменчивости в зараженности рыб, что в значительной степени определяется межгодовой численностью рачков *Cyclops scutifer* в озере (Бугаев, 1995a).

В табл. 51 представлены данные о зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов нерки группировки «Е» возраста 1+, мигрировавших из этого водоема в 1979–2009 гг., и идентифицированных в траловых

уловах. При сравнении с особями стада «А» (табл. 50) особи группировки «Е» (табл. 51), как правило, имеют меньшие показатели зараженности (экстенсивности и интенсивности).

Таблица 51. *Зараженность плероцеркоидами Diphyllobothrium sp. смолтов нерки* ***группировки «Е»*** *(возраста 1+), мигрировавших из оз. Азабачье в море в 1979–2009 гг.*

Годы ската	Самцы				Самки			
	Число рыб*	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.		Число рыб*	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	
			пределы	среднее			пределы	среднее
1979	111 (58)	52,3	1–9	3,45	83 (47)	56,6	1–7	3,13
1980	68 (52)	76,5	1–14	3,56	58 (47)	81,0	1–12	3,74
1981	–	–	–	–	–	–	–	–
1982	–	–	–	–	–	–	–	–
1983	–	–	–	–	–	–	–	–
1984	39 (9)	23,1	1–4	2,33	30 (6)	20,0	1–4	2,00
1985	67 (8)	11,9	1–2	1,13	54 (5)	9,3	1–2	1,20
1986	28 (2)	7,1	1–1	1,00	24 (0)	0,0	1–1**	1,00**
1987	79 (10)	12,7	1–2	1,10	61 (4)	6,6	1–2	1,25
1988	59 (11)	18,6	1–2	1,09	37 (10)	27,0	1–2	1,10
1989	42 (13)	30,9	1–5	2,46	28 (10)	35,7	1–4	1,60
1990	41 (6)	14,6	1–6	2,67	34 (2)	5,9	1–2	1,50
1991	114 (40)	35,1	1–7	1,87	73 (40)	54,8	1–6	2,00
1992	150 (57)	38,0	1–5	1,60	71 (27)	38,0	1–4	1,59
1993	164 (88)	53,7	1–5	1,75	60 (33)	55,0	1–5	1,79
1994	85 (32)	37,6	1–4	1,50	46 (14)	30,4	1–3	1,29
1995	65 (33)	50,8	1–4	1,82	39 (13)	33,3	1–2	1,46
1996	23 (11)	47,8	1–6	1,67	13 (5)	38,5	1–4	2,40
1997	–	–	–	–	–	–	–	–
1998	47 (6)	12,8	1–3	1,50	35 (6)	17,1	1–3	1,50
1999	39 (11)	28,2	1–2	1,18	37 (13)	35,1	1–3	1,54
2000	36 (3)	8,3	1–1	1,00	32 (0)	0,0	1–1**	1,00**
2001	–	–	–	–	–	–	–	–
2002	24 (6)	25,0	1–8	2,83	19 (5)	26,3	1–4	1,80
2003	75 (12)	16,0	1–3	1,67	44 (8)	18,2	1–3	1,25
2004	118 (12)	10,2	1–3	1,25	70 (7)	10,0	1–1	1,00
2005	42 (1)	2,4	1–1	1,00	29 (4)	13,8	1–2	1,50
2006	14 (2)	14,3	1–1	1,00	19 (5)	26,3	1–2	1,20
2007	88 (8)	9,1	1–1	1,00	55 (9)	16,4	1–2	1,11
2008	35 (2)	5,7	1–1	1,00	7 (2)	28,6	1–1	1,00
2009	26 (5)	19,2	1–1	1,00	25 (1)	4,0	1–1	1,00

Примечание. * – Здесь и в табл. 51–52 (в графе «Число рыб») первая цифра – общее число рыб, по которым рассчитывали экстенсивность заражения (%), в скобках – по которым рассчитывали интенсивность заражения (экз.). ** – Данные восстановлены по средней связи экстенсивности и интенсивности заражения у смолтов нерки группппировки «Е».

В табл. 52 помещены материалы о зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. производителей нерки стада «А» возраста 2.3, вернувшихся в 1982–2010 гг. (скатившихся смолтами в возрасте 2+ в 1979–2007 гг.).

Наличие высокой корреляционной связи между характеристиками зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов стада «А» возраста 2+ и половозрелыми рыбами этих же поколений возраста 2.3 показано ранее (Бугаев, 1995а – с. 244), и мы не будем здесь останавливаться на этом вопросе. Без всякого сомнения, данная связь по отдельным периодам может и изменяться, но это не является целью данных исследований, т. к. в настоящей работе зараженность плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. не рассматривается в аспекте паразита-индикатора для идентификации рыб в море.

Характеристику длины и массы тела смолтов нерки стада «А» и группировки «Е», мигрировавших из оз. Азабачье в 1979–2009 гг., иллюстрируют рис. 102–103. Из этих рисунков видно, что не во все годы наблюдается синхронная изменчивость показателей смолтов стада «А» и группировки «Е». Особи стада «А» имеют большие пределы изменчивости длины и массы тела, чем группировки «Е» (рис. 102–103).

И, наконец, рис. 126 иллюстрирует колебания численности зрелой части стада «А» и группировки «Е» в море в 1982–2010 гг. (до начала дрифтерного промысла). Анализ этого рисунка показывает, что у нерки стада «А» и группировки «Е» за рассмотренный период наблюдались синхронные и асинхронные колебания численности.

В 1982–1991 гг. численность зрелой части стада «А» и группировки «Е» была довольно близка, а вот 1992–1997, 2000–2003 и 2009–2010 гг. выделяются исключительным преобладанием по численности стада «А»; 1999–2000 и 2006–2008 гг. – группировки «Е» (рис. 126).

Когда поднимаемые вопросы находились в связи с численностью зрелой части стада нерки р. Камчатка (табл. 53), то весь рассматриваемый массив данных по годам возврата в настоящей работе анализировали по нескольким периодам: 1982–1994 гг., 1995–2002 гг., 2003–2010 гг. и другим. Период 1995–2002 гг. отделили от периода

1982–1994 гг. по той причине, что в 1995 г. произошла и несколько лет наблюдалась очень высокая численность особей стада «А», многие десятки лет не поднимавшаяся до такого уровня.

Таблица 52. *Зараженность плероцеркоидами Diphyllobothrium sp. половозрелой нерки* ***стада «А»*** *(возраста 2.3) в 1982–2010 гг., ранее (в 1979–2007 гг.) мигрировавшей из оз. Азабачье смолтами в возрасте 2+*

Годы ската	Самцы				Самки			
	Число рыб*	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.		Число рыб*	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	
			пределы	среднее			пределы	среднее
1982	26 (22)	84,6	1–9	3,23	26 (15)	57,7	1–10	2,67
1983	50 (42)	84,0	1–6	2,10	40 (23)	57,5	1–6	1,87
1984	41 (29)	70,7	1–6	2,24	66 (34)	51,5	1–4	1,85
1985	35 (30)	85,7	1–6	2,43	49 (31)	63,3	1–7	2,19
1986	37 (21)	56,8	1–6	2,24	40 (26)	65,0	1–7	2,08
1987	44 (21)	47,7	1–4	1,76	72 (14)	19,4	1–3	1,36
1988	51 (9)	17,7	1–5	1,78	62 (9)	14,5	1–2	1,33
1989	41 (6)	14,6	1–2	1,50	115 (7)	6,1	1–3	1,43
1990	40 (11)	27,5	1–7	1,91	37 (3)	8,1	1–1	1,00
1991	94 (46)	48,9	1–5	1,85	62 (18)	29,0	1–3	1,33
1992	48 (27)	56,3	1–4	1,48	140 (68)	48,6	1–5	1,72
1993	45 (37)	82,2	1–5	2,38	78 (50)	64,1	1–5	2,16
1994	74 (54)	73,0	1–8	2,26	63 (37)	58,7	1–5	1,89
1995	39 (33)	84,6	1–7	2,33	41 (25)	61,0	1–5	2,04
1996	26 (20)	76,9	1–7	2,60	44 (23)	52,3	1–8	2,22
1997	19 (10)	52,6	1–5	2,10	23 (9)	39,1	1–2	1,33
1998	101 (65)	64,4	1–6	2,01	110 (30)	27,3	1–2	1,16
1999	80 (48)	60,0	1–6	2,41	73 (21)	28,8	1–2	1,13
2000	77 (38)	49,4	1–5	1,87	44 (13)	29,5	1–2	1,31
2001	55 (31)	56,4	1–6	2,13	49 (16)	32,7	1–5	2,19
2002	54 (32)	59,3	1–7	2,25	31 (12)	38,7	1–3	1,25
2003	85 (53)	62,4	1–6	1,81	53 (22)	41,5	1–4	1,77
2004	47 (42)	89,4	1–7	2,50	59 (36)	61,0	1–6	1,94
2005	28 (15)	53,4	1–3	1,73	38 (17)	44,7	1–5	1,65
2006	13 (6)	46,2	1–4	1,83	25 (13)	52,0	1–3	1,77
2007	34 (19)	55,9	1–4	1,63	45 (14)	31,1	1–2	1,29
2008	19 (5)	26,3	1–2	1,20	22 (4)	18,2	1–1	1,00
2009	67 (18)	26,9	1–6	1,78	108 (33)	30,6	1–4	1,39
2010	57 (18)	31,6	1–3	1,67	104 (26)	25,0	1–3	1,50

Примечание. * – Здесь и в табл. 51–52 (в графе «Число рыб») первая цифра – общее число рыб, по которым рассчитывали экстенсивность заражения (%), в скобках – по которым рассчитывали интенсивность заражения (экз.).

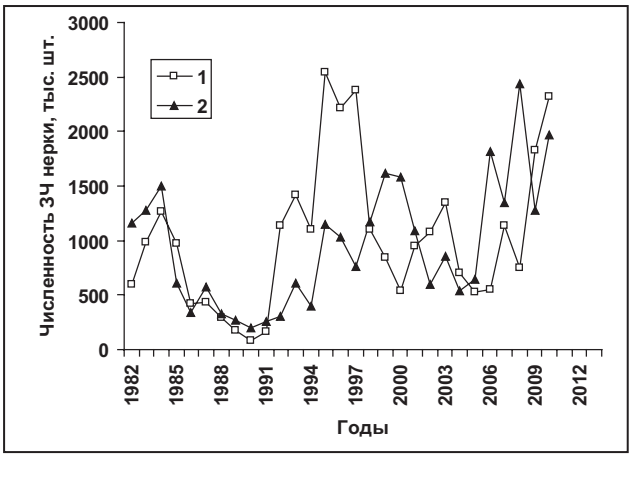


Рис. 126. *Численность зрелой части нерки стада «А» (1) и группировки «Е» (2) в 1982–2010 гг., тыс. шт.*

В свою очередь, 1995–2002 гг. были отделены от периода 2003–2010 гг. по причине того, что по результатам работы О. М. Запорожца и др. (2007a-b), из-за отмены в 2002 г. оперативного регулирования (Бугаев, 2004c, 2005a), несовершенства законодательства и отсутствия закона о рыболовстве в 2002–2008 гг. наблюдались очень заметные значительные искажения статистики вылова нерки и других лососевых рыб р. Камчатка (Запорожец и др., 2007a-b). По нашему мнению, на статистику уловов нерки (именно в 2002 г.) это принципиально не повлияло, т. к. к устью р. Камчатка в названном году подошло значительно меньше рыб, чем прогнозировали; поэтому 2002 г. включили в выборку 1995–2002 гг. (в путину 2002 г. автор настоящей книги находился в Усть-Камчатске и все развитие ситуации наблюдал сам).

Прежде чем анализировать корреляции между характеристиками зараженности рыб и их численностью, рассмотрим связи между размерно-массовыми характеристиками смолтов стада «А» и группировки «Е» и их численностью по общему массиву данных и некоторым другим частным периодам (табл. 53).

Таблица 53. *Коэффициенты корреляции Пирсона (r) между размерно-массовыми характеристиками смолтов нерки (самцы + самки) стада «А» возраста 2+ и группировки «Е» возраста 1+ (мигрировавших из оз. Азабачье в 1979–2007 гг.) и численностью зрелых рыб в море в год массового полового созревания одноименных поколений (вернувшихся в 1982–2010 гг.)*

Годы ската (массового возврата)	Стадо «А»			Группировка «Е»		
	Длина тела, мм	Масса тела, г	Число лет	Длина тела, мм	Масса тела, г	Число лет
1979–2007 (1982–2010)	0,702***	0,704***	26	0,086	0,137	26
1979–1991 (1982–1994)	0,707*	0,684*	10	0,325	0,231	10
1992–1999 (1995–2002)	0,794*	0,804*	8	0,166	0,007	8
2000–2007 (2003–2010)	0,415	0,365	8	0,022	0,044	8
2000–2007**** (2003–2010)****	0,479	0,430	8	0,074	0,049	8
1979–1999 (1982–2002)	0,795***	0,820***	18	0,172	0,260	18
1992–2007 (1995–2010)	0,640**	0,624**	16	0,074	-0,017	16

Примечание. * – P < 0,05; ** – P < 0,01; *** – P < 0,001; **** – с поправками О. М. Запорожца и др. (2007a-b) в зрелой части стада «А» и группировки «Е».

Первое, что следует подчеркнуть из табл. 53, это отсутствие каких-либо связей с численностью последующих возвратов у смолтов группировки «Е» по сравнению с таковыми у стада «А». В свою очередь, у последнего можно отметить, что наиболее высокие корреляции прослеживаются при анализе не по всему рассматриваемому массиву данных: при анализе возвратов 2003–2010 гг. связи снижаются и становятся недостоверными. Наиболее высокие связи наблюдаются в возвратах 1982–2002 гг. (табл. 53, рис. 127); подобного уровня корреляции для нерки стада «А» отмечали и ранее (Бугаев, 2004a; Бугаев и др., 2004a, 2007a; и др.).

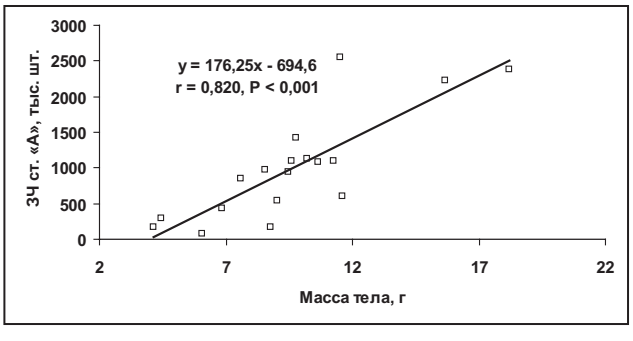


Рис. 127. *Взаимосвязь между массой тела смолтов нерки стада «А» возраста 2+, мигрировавших из оз. Азабачье в 1979–1999 гг., и численностью зрелой части (ЗЧ) нерки стада «А» в море до начала дрифтерного промысла в 1982–2002 гг., тыс. шт.*

Включение в расчеты скрытых уловов нерки в бассейне р. Камчатка (Запорожец и др., 2007a-b) в возвраты 2003–2010 гг. заметно не изменило выводы (табл. 53), что свидетельствует о незначительном влиянии этого фактора в данном случае (часть уловов рыбопромышленники скрывали, скрывают и будут скрывать всегда – это систематический фактор) на фоне других, более существенных.

Из табл. 54 следует, что у смолтов стада «А» (самцы + самки) в отдельные периоды наблюдается часто достоверная положительная связь размерно-массовых характеристик рыб с зараженностью плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp.

Как можно видеть из табл. 54, у смолтов, скатившихся в 1979–2009 гг. (возвраты 1982–2010 и будущие возвраты 2011–2012 гг.), как по длине, так и по массе тела прослеживается слабая достоверная положительная связь с экстенсивностью заражения: чем размерно-массовые показатели особей выше, тем выше зараженность плероцеркоидами. Это находит свое естественное объяснение в характере питания молоди нерки в оз. Азабачье, предпочитающей потреблять *Cyclops scutifer*, и через которых происходит заражение нагуливающейся молоди паразитом *Diphyllobothrium* sp. (Белоусова, 1972, 1974; Бугаев, Николаева, 1989; Бугаев и др., 1991; Травина, Травин, 1995; Бугаев, 1995a; Базаркина, 2002, 2004a-b, 2007; и др.)

Но что интересно (табл. 54): если убрать из имеющихся выборок смолтов последние годы ската (2006–2009 гг.), то показатели рассматриваемых связей, не содержащие 2006–2009 гг., значительно повышаются. Последнее прослеживается как по экстенсивности, так и по интенсивности заражения.

На основании данного факта можно предполагать, что в 2006–2009 гг. происходит нарушение отмеченных в период 1979–2005 гг. закономерностей. Вероятной причиной происходящего, по нашему мнению, может быть экстремально мощный пеплопад от влк Шивелуч, прошедший над оз. Азабачье в мае 2004 г. (Бугаев и др., 2007a; Бугаев, 2007a, 2010a; и др.), когда слой вулканического пепла в районе озера составил 15–18 мм (во всех известных предыдущих случаях слой пепла в районе озера не превышал 1–6 мм).

Вулканический пепел мог нарушить традиционные циклы формирования численности зоопланктона в оз. Азабачье (Базаркина, 1993, 2002, 2004a-b, 2007; и др.), потребляемого молодью нерки, и частично разорвать жизненный цикл *Diphyllobothrium* sp., паразитирующего в нерке, использующего ее как второго промежуточного хозяина. Изменения в численности зоопланктона, без всякого сомнения, могли привести к изменению пищевого спектра нагуливающейся молоди нерки (Бугаев, 1995a).

Таким образом, из табл. 54 следует, что у смолтов стада «А» (самцы + самки) **в отдельные периоды наблюдается часто достоверная положительная связь** размерно-массовых характеристик рыб с зараженностью плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp.

У особей группировки «Е» (табл. 55) связи между размерно-массовыми характеристиками смолтов и их зараженность *Diphyllobothrium* sp. отмечаются гораздо реже, и они значительно ниже, чем у рыб стада «А» (табл. 54).

Таблица 54. *Коэффициенты корреляции Пирсона (r) между размерно-массовыми характеристиками смолтов нерки (самцы + самки) стада «А» возраста 2+ (мигрировавших из оз. Азабачье в 1979–2009 гг.) и их зараженностью плероцеркоидами Diphyllobothrium sp.*

Годы ската (массового возврата)	Длина тела, мм			Масса тела, г		
	Экст. заражения, %	Инт. заражения, экз.	Число лет	Экст. заражения, %	Инт. заражения, экз.	Число лет
1979–2009 (1982–2012)	0,438*	0,026	28	0,412*	0,339	28
1979–2005 (1982–2008)	0,675***	0,563**	24	0,634***	0,548**	24
1979–1999 (1982–2002)	0,672**	0,569*	18	0,616**	0,527*	18
1979–1991 (1982–1994)	0,797**	0,786**	10	0,767*	0,765*	10
1992–1999 (1995–2002)	0,651	0,451	8	0,639	0,530	8
1992–2005 (1995–2008)	0,698**	0,426	14	0,713***	0,548*	14
1992–2008 (1995–2011)	0,491*	0,221	17	0,514*	0,379	17
1992–2009 (1995–2012)	0,386	0,026	18	0,429	0,339	18

Примечание. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Обращает на себя внимание одна интересная деталь (табл. 55): у смолтов группировки «Е», скатившихся в 1992–1999 гг., даже изменился знак связи между размерно-массовыми показателями молоди и их зараженностью плероцеркоидами – она стала отрицательной. Но именно от этих лет ската численность нерки стада «А» в период 1995–2002 гг. значительно возросла и стала такой, какой здесь ее не наблюдали в отдельных случаях уже несколько десятков лет (Бугаев, 2004a; Бугаев и др., 2007a; Антонов и др., 2007a; Бугаев, 2010a).

Результаты дальнейшего анализа взаимосвязей между зараженностью плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов и половозрелой неркой (по самцам и самкам раздельно) и численностью зрелой части стада «А» и группировки «Е» представлены в табл. 56. Из таблицы видно, что во всех случаях наиболее высокие положительные связи зараженности рыб (половозрелых и смолтов) с численностью зрелой части стада «А» и группировки «Е» прослеживаются при анализе материалов по отдельным периодам, особенно 1982–1994 и 1995–2002 гг. возврата. Но следующий период возвратов, 2003–2010 гг., поражает всеобщим наличием отрицательных связей (табл. 56).

Не исключено, что после прохождения пика численности нерки р. Камчатка в 2009–2010–2011–2012 гг., в большой мере за счет увеличения численности нерки оз. Азабачье, **мы также сможем наблюдать отрицательную связь** размерно-массовых характеристик смолтов группировки «Е» и зараженности особей плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp., как это можно видеть сейчас в скате молоди группировки «Е» в 1992–1999 гг. (табл. 55).

Таблица 55. *Коэффициенты корреляции Пирсона (r) между размерно-массовыми характеристиками смолтов нерки (самцы + самки) группировки «Е» возраста 1+ (мигрировавших из оз. Азабачье в 1979–2009 гг.) и их зараженностью плероцеркоидами Diphyllobothrium sp.*

Годы ската (массового возврата)	Длина тела, мм			Масса тела, г		
	Экст. заражения, %	Инт. заражения, экз.	Число лет	Экст. заражения, %	Инт. заражения, экз.	Число лет
1979–2009 (1982–2012)	0,363	0,225	26	0,381	0,215	26
1979–2005 (1982–2008)	0,489*	0,394	22	0,263	0,400	22
1979–1999 (1982–2002)	0,412	0,290	18	0,456	0,288	18
1979–1991 (1982–1994)	0,715*	0,610	10	0,642*	0,544	10
1992–1999 (1995–2002)	-0,120	-0,302	7	-0,036	-0,186	7
1992–2005 (1995–2008)	0,310	0,272	12	0,435	0,380	12
1992–2008 (1995–2011)	0,147	0,060	15	0,222	0,057	15
1992–2009 (1995–2012)	0,144	0,060	16	0,225	0,066	16

Примечание. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Возможно, такая же ситуация будет иметь место и у особей стада «А», но имеющийся ряд наблюдений не позволяет пока проверить это предположение. Тем не менее, появление негативных связей между зараженностью

особей нерки (половозрелых и смолтов) и ее численностью в последние годы (возвраты 2003–2010 гг.) косвенно свидетельствует об этом (табл. 56).

Анализируя периоды 1982–1994 и 1995–2002 гг. возврата у производителей нерки стада «А», можно отметить (табл. 56), что в данном случае связи с экстенсивностью заражения заметно выше, чем с интенсивностью.

Таблица 56. *Коэффициенты корреляции Пирсона (r) между характеристиками зараженности плероцеркоидами Diphyllobothrium sp. смолтов и половозрелой нерки и численностью зрелых рыб стада «А» и группировки «Е» в год массового полового созревания*

Пол рыб	1982–2010		1982–1994		1995–2002		2003–2010	
	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.
Производители стада «А», возраст 2.3								
	n = 29		n = 13		n = 8		n = 8	
Самцы	0,290	0,169	0,758***	0,306	0,645	0,475	-0,441	-0,131
Самки	0,310	0,201	0,759***	0,581*	0,845**	0,468	-0,526	-0,195
Самцы + Самки	0,311	0,204	0,777***	0,465	0,781*	0,538	-0,499	-0,160
Смолты стада «А», возраст 2+								
	n = 26		n = 10		n = 8		n = 8	
Самцы	0,377	0,053	0,779**	0,747*	0,788**	0,525	-0,053	-0,714*
Самки	0,394*	0,218	0,795**	0,836***	0,861**	0,818*	-0,044	-0,697
Самцы + Самки	0,397*	0,138	0,814***	0,803***	0,877**	0,749*	-0,049	-0,705*
Смолты группировки «Е», возраст 1+								
	n = 24		n = 10		n = 7		n = 7	
Самцы	0,022	-0,073	0,868***	0,900***	0,371	0,676	-0,660	-0,515
Самки	0,087	0,130	0,737**	0,948***	0,145	0,771*	-0,028	-0,084
Самцы + Самки	0,057	-0,551**	0,805***	0,952***	0,270	0,902**	-0,335	-0,415

Примечание. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

В случае смолтов стада «А» (табл. 57) для периодов 1982–1994 и 1995–2002 гг. этого однозначно сказать нельзя.

У смолтов стада «А» обращает на себя внимание средняя достоверная отрицательная корреляция в возвратах 2003–2007 гг. в случае интенсивности заражения (табл. 56). Но учитывая, что ряд короткий, всего 8 лет, здесь еще нужны дополнительные наблюдения (этот факт впервые обнаружили в 2007 г. – Бугаев, 2009а).

Рисунки 128–129 иллюстрируют некоторые наиболее высокие положительные взаимосвязи из табл. 56, наблюдаемые у половозрелых рыб стада «А», а рис. 130–133 – некоторые взаимосвязи из табл. 56, отмеченные у смолтов стада «А» (негативные связи будут проиллюстрированы ниже).

Рассматривая коэффициенты корреляции у группировки «Е» (табл. 56), следует подчеркнуть высокие значения этого показателя для экстенсивности и интенсивности заражения в 1982–1994 гг. Для периода 1995–2002 гг. по экстенсивности связи оказались низкими и недостоверными, но по интенсивности заражения они достаточно высоки.

Принимая во внимание, что у нерки группировки «Е» связь между размерно-массовыми характеристиками смолтов и численностью последующих возвратов практически отсутствует (табл. 53), корреляционные связи, показанные в табл. 56 и относящиеся к группировке «Е», очень интересны и, возможно, перспективны в плане прогнозирования численности нерки группировки «Е».

Рисунки 134–136 иллюстрируют некоторые наиболее высокие взаимосвязи из табл. 56, выявленные с численностью половозрелых рыб группировки «Е».

И, наконец, рисунки 137–138 иллюстрируют качественно новые негативные (произошло изменение знака) связи, начинающиеся проявляться после возвратов половозрелой нерки стада «А» в 2003–2010 гг. (табл. 56). Причины возникновения таких связей пока не ясны, и здесь необходимы специальные исследования. **Обсудим полученные результаты**.

Уже неоднократно было показано (Бугаев, 2004а; Бугаев и др., 2004а, 2007а; и др.), что высокие длина и масса тела смолтов нерки стада «А», мигрирующих из оз. Азабачье, отражаются положительно на численности созревающих от этих смолтов рыб.

В случае группировки «Е» также предполагали (Бугаев и др., 2004а) очень слабое положительное влияние размерно-массовых показателей ее смолтов на формирование численности половозрелых рыб, но оно сказалось значительно слабее, чем влияние характеристик смолтов стада «А» на численность созревающих от этих смолтов особей.

Увеличение ряда наблюдений (табл. 53) полностью подтвердило сделанные ранее выводы по стаду «А» (Бугаев, 2004а; Бугаев и др., 2004а, 2007а; и др.) и не подтвердило предположение (Бугаев и др., 2004а) по

группировке «Е». На данном этапе исследований правильнее говорить об отсутствии связи между размерно-массовыми характеристиками смолтов и численностью созревающих рыб (одноименных поколений) в группировке «Е».

В настоящей работе проведено исследование зараженности плероцеркоидами паразита-индикатора *Diphyllobothrium* sp. смолтов нерки стада «А» и группировки «Е», мигрировавших из оз. Азабачье в 1979–2009 гг., а также половозрелых особей нерки стада «А» возраста 2.3 (наиболее многочисленных), вернувшихся и выловленных в бассейне оз. Азабачье в 1982–2010 гг.

Показано, что между характеристиками зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов и половозрелых рыб стада «А» и группировки «Е» в отдельные периоды (в одноименных поколениях) существует достаточно высокая и достоверная положительная связь с численностью рыб в море (зрелой части стада «А» и группировки «Е»).

Очень интересным результатом настоящего анализа является тот факт, что у особей группировки «Е» отсутствует корреляционная связь между длиной и массой тела ее смолтов и последующими возвратами группировки «Е» (табл. 53), но наблюдается (в ряде случаев достаточно высокая и достоверная) связь между зараженностью смолтов плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. и последующей численностью группировки «Е» (табл. 56).

Данная ситуация свидетельствует в пользу того, что обнаруженные связи между зараженностью смолтов нерки плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. и численностью возвратов половозрелых рыб (табл. 56) является отражением не только существующей корреляции между размерно-массовыми характеристиками смолтов и их зараженностью (табл. 54–55), но и **возможным влиянием самих плероцеркоидов на формирование численности популяций нерки**, что согласуется с рядом положений экологической паразитологии (Кеннеди, 1978).

Таким образом, на основании комплекса проведенных работ есть некоторые дополнительные основания в пользу подтверждения сделанного ранее предположения (Бугаев, 2008b) о том, что зараженность смолтов плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. может (в каких-то пределах) положительно влиять на физиологическое состояние смолтов нерки и вносить свои корректировки в формирование численности последующих возвратов.

Плероцеркоиды, вероятно, не оказывают значительного негативного токсического воздействия на рыб, в которых они живут, т. к. они для собственного успешного выживания, как минимум, должны быть нейтральны по отношению к своему хозяину. Ведь у плероцеркоида, живущего на стенке желудка смолта нерки (как и у самого смолта), задача одна и та же – выжить в море и вернуться в родной водоем. Здесь половозрелая нерка может отнереститься, а плероцеркоид – обрести окончательного хозяина (птицу или млекопитающее).

Более того, имеются сведения (Кеннеди, 1978), что зараженность паразитами в определенных случаях может повышать иммунитет хозяина, что приводит к увеличению численности последнего.



Рис. 128. *Взаимосвязь между средней экстенсивностью заражения половозрелых* ***самцов и самок*** *возраста 2.3 стада «А» (%) и численностью зрелой части (ЗЧ) стада «А» (тыс. шт.) возвратов 1982–1994 гг.*

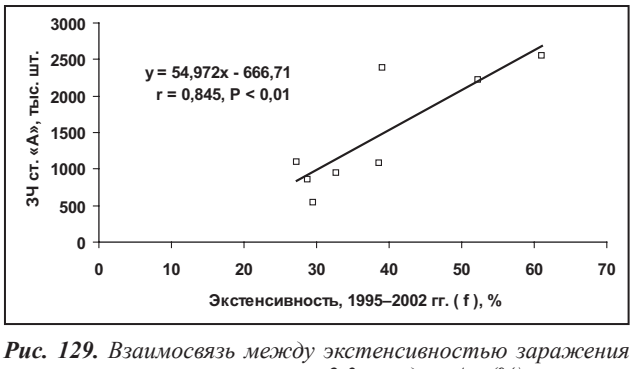


Рис. 129. *Взаимосвязь между экстенсивностью заражения половозрелых* ***самок*** *возраста 2.3 стада «А» (%) и численностью зрелой части (ЗЧ) стада «А» (тыс. шт.) возвратов 1995–2002 гг.*



Рис. 130. *Взаимосвязь между средней экстенсивностью заражения* ***самцов и самок*** *смолтов возраста 2+ стада «А» (%) и численностью зрелой части (ЗЧ) стада «А» (тыс. шт.) возвратов 1982–1994 гг.*



Рис. 131. *Взаимосвязь между средней интенсивностью заражения* ***самок*** *смолтов возраста 2+ стада «А» (экз.) и численностью зрелой части (ЗЧ) стада «А» (тыс. шт.) возвратов 1982–1994 гг.*

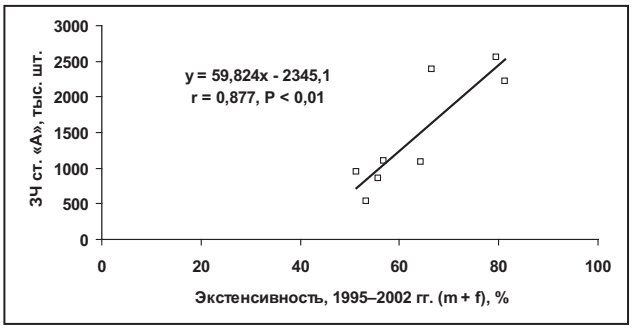


Рис. 132. *Взаимосвязь между средней экстенсивностью заражения* ***самцов и самок*** *смолтов возраста 2+ стада «А» (%) и численностью зрелой части (ЗЧ) стада «А» (тыс. шт.) возвратов 1995–2002 гг.*



Рис. 133. *Взаимосвязь между средней интенсивностью заражения* ***самок*** *смолтов возраста 2+ стада «А» (экз.) и численностью зрелой части (ЗЧ) стада «А» (тыс. шт.) возвратов 1995–2002 гг.*



Рис. 134. *Взаимосвязь между экстенсивностью заражения* ***самцов*** *смолтов возраста 1+ группировки «Е» (%) и численностью зрелой части (ЗЧ) группировки «Е» (тыс. шт.) возвратов 1982–1994 гг.*

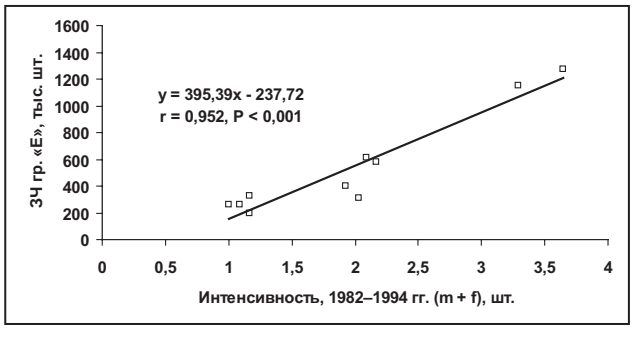


Рис. 135. *Взаимосвязь между средней интенсивностью заражения* ***самцов и самок*** *смолтов возраста 1+ группировки «Е» (экз.) и численностью ЗЧС группировки «Е» (тыс. шт.) возвратов 1982–1994 гг.*



Рис. 136*. Взаимосвязь между средней интенсивностью заражения* ***самцов и самок*** *смолтов возраста 1+ группировки «Е» (экз.) и численностью ЗЧС группировки «Е» (тыс. шт.) возвратов 1995–2002 гг.*

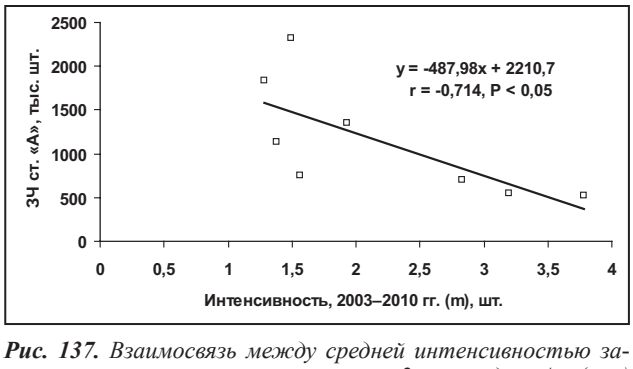


Рис. 137. *Взаимосвязь между средней интенсивностью заражения* ***самцов*** *смолтов возраста 2 + стада «А» (экз.) и численностью ЗЧС стада «А» (тыс. шт.) возвратов 2003–2010 гг.*

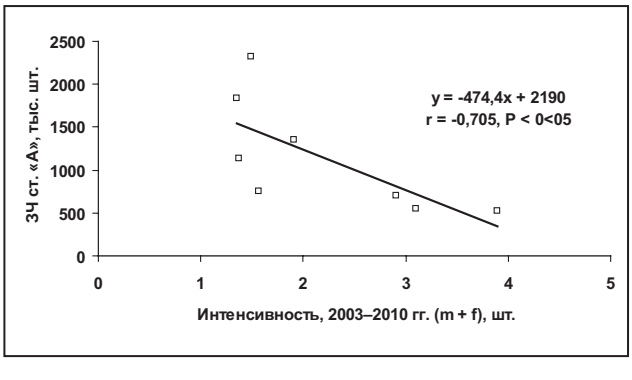


Рис. 138. *Взаимосвязь между средней интенсивностью заражения* ***самцов и самок*** *смолтов возраста 2 + стада «А» (экз.) и численностью ЗЧС стада «А» (тыс. шт.) возвратов 2003–2010 гг.*

Напомним, что в полости тела малька нерки процеркоид из заглоченного циклопа превращается в плероцеркоид – наблюдается некоторый рост паразита (при этом выделяются продукты метаболизма, которые и могут быть стимулятором повышения иммунитета зараженной молоди).

Исследования о влиянии плероцеркоидов *Diphyllobothrium* sp. на формирование численности нерки р. Камчатка необходимо продолжать, т. к. на данном этапе полученные результаты использовать в практической деятельности еще преждевременно: связь проявляется достаточно четко только в отдельные периоды динамики численности рыб, границы выбора которых пока еще не совсем однозначны и прогнозируемы.

6.2.5.2. Связь между численностью и пресноводным и морским темпом роста нерки р. Камчатка в разные периоды динамики численности горбуши камчатских стад

Как уже отмечалось выше, пресноводный темп роста нерки **в ряде случаев (не всегда !!!) связан с динамикой ее численности**, что нашло свое отражение в известной связи между размерно-массовыми показателями смолтов и численностью возвратов половозрелых рыб соответствующих поколений **в популяциях нерки, воспроизводящихся в достаточно небольших озерах** (Крогиус, 1961; Ricker, 1962; Foerster, 1968; Burgner, 1991; Koenings, Burkett, 1987; Бугаев, 1995a; Koenings et al., 1993; Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, 2004b; Бугаев и др., 2004a; Бугаев, 2006, 2008a; и др.).

Несмотря на предпринимавшиеся ранее многочисленные попытки для наиболее высокочисленных популяций нерки, воспроизводящихся в крупных и глубоких озерах, отчетливой связи между размерно-массовыми характеристиками смолтов и численностью последующих возвратов до сих пор не выявлено. Наиболее характерным примером может служить нерка р. Квичак (оз. Илиамна и оз. Кларк).

Начиная с 2003 г. американские ученые прекратили многолетние работы по учету численности смолтов нерки, скатывающихся в Бристольский залив, и ряде популяций северо-восточной части зал. Аляска.

Имеются предположения и единичные факты о связи морского темпа роста нерки с динамикой численности этого вида (Крогиус, 1960, 1965; Крогиус и др., 1969; Симонова, 1978; Бирман, 1985, 2004; Бугаев, 1995a; Bugaev et al., 1996; Bugayev, Dubynin, 2000; Bugaev et al., 2001; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2006, 2008a; и др.).

Материалом для настоящего исследования послужили данные биологических анализов нерки р. Камчатка из уловов ставных неводов за 1978–2010 гг. (см. гл. 2 «Материалы и методы исследований»), идентифицированным по принадлежности к стадам и группировкам 2-го порядка (Бугаев, 1986a).

Рассмотрен темп роста в пресноводный и морской периоды жизни нерки на примере особей стада «А» и группировки «Е» – наиболее многочисленных в системе всей р. Камчатка. Напомним, что стадо «А» – это рыбы, воспроизводящиеся в бассейне оз. Азабачье; группировка «Е» – рыбы из притоков среднего и нижнего течения р. Камчатка, молодь которых сеголетками на нагул и зимовку мигрирует в оз. Азабачье.

В работе изучали темп роста нерки только ранней формы, т. к. она наиболее многочисленна в рассмотренных структурных элементах всего стада нерки р. Камчатка: особи ранней нерки стада «А» в среднем составляют 70 %, группировки «Е» – 95 % от всей их численности.

Анализ темпа роста провели на наиболее массовых возрастных группах: для стада «А» выбрали возрастную группу 2.3 (два года в пресной воде и три года в море), а группировки «Е» – 1.3 (один год в пресной воде и три года в море) с двумя зонами сближенных склеритов (ЗСС) в пресноводной части чешуи. Следует напомнить, что у рыб группировки «Е» формирование первой ЗСС (дополнительной) связано с миграцией сеголетков из русла р. Камчатка в оз. Азабачье, а вторая – является годовым кольцом, формирующимся после зимовки в оз. Азабачье. Таким образом, первая зона роста чешуи нерки группировки «Е» соответствует росту в бассейне реки, а вторая и «плюс» в год ската – росту в оз. Азабачье (Бугаев, 1983, 1986a, 1995a).

Существует предположение (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Bugayev, 2002a; Бугаев и др., 2007a; гл. 2 «Материалы и методы исследований»), что увеличение численности азиатских стад нерки, наблюдавшееся с середины 1980-х гг., связано с улучшениями кормовых условий для нерки в море, что обусловлено сменой доминантных поколений у горбуши Западной Камчатки в 1985 г. (эта ситуация сохраняется и по настоящее время). Если до 1984 г. (включительно) высокая численность горбуши на Западной и Восточной Камчатке приходилась на нечетные годы (по четным годам численность горбуши на обоих побережьях была низкой), то, начиная с 1985 г. (из-за смены доминант у горбуши Западной Камчатки), она продолжала оставаться высокой по нечетным годам на Восточной и стала высокой по четным годам – на Западной Камчатке (см. гл. 2 «Материалы и методы исследований»).

По предположению (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Bugayev, 2002a; Бугаев и др., 2007a; и др.), начиная с 1985 г. сеголетки высокочисленных поколений горбуши (которые имеют сходный с молодью нерки характер питания) с обоих побережий Камчатки начали поступать в океан не одновременно, чем не обедняли катастрофически кормовую базу для молоди нерки в море, что наблюдалось у этого вида до 1984 г. включительно. В период с 1985 г. и по настоящее время численность азиатской нерки, в целом, значительно увеличилась по сравнению с предыдущим периодом (Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев А., Бугаев, 2003; Антонов и др., 2006, 2007a-b; Бугаев и др., 2009; Бугаев, 2010a; и др.).

Зная год смены доминантного поколения западнокамчатской горбуши, имеет смысл рассматривать темп роста нерки р. Камчатка дифференцированно: до 1984 г. (включительно) и начиная с 1985 г. и по настоящее время. Такое серьезное межгодовое изменение динамики численности горбуши на Западной Камчатке в совокупности с колебаниями численности этого вида на Восточной Камчатке отразилось на темпе роста нерки и ее динамике

численности (Бугаев, 2006, 2008а; Bugaev, 2006). В настоящее время к подобному заключению начинают приходить и зарубежные ученые (Ruggerone, Nielsen, 2004, 2009; Ruggerone et al., 2010).

В отличие от предыдущих исследований автора, когда были рассмотрены материалы за 1989–2004 гг., относящиеся к одному периоду динамики численности западнокамчатской горбуши (Бугаев, 2006), и по периодам 1978–1984 и 1985–2005 гг. (Бугаев, 2008а), в настоящей работе мы подразделили весь имеющийся ряд наблюдений на три периода: 1978–1994, 1985–2002 и 2003–2010 гг. (о причинах такого подразделения см. гл. 2 «Материалы и методы исследований»).

На рис. 139–140 представлены радиусы годовых (годовых колец) и других зон чешуи нерки стада «А» возраста 2.3 (рис. 139) и группировки «Е» возраста 1.3 (рис. 140) в разные годы роста (возвратов 1978–2010 гг.) раздельно по самцам и самкам.

Рис. 141–142 характеризуют изменчивость расчетной длины тела (мм) нерки стада «А» возраста 2.3 и группировки «Е» возраста 1.3 в разные годы роста (возвратов 1978–2010 гг.) раздельно по самцам и самкам.

На основе обратных расчислений на рис. 143–144 показана изменчивость годовых (и сезонных) приростов длины тела (мм) нерки стада «А» возраста 2.3 и группировки «Е» возраста 1.3 в разные годы роста (возвратов 1978–2010 гг.).

В табл. 20–21 (приложение) помещены цифровые материалы к рис. 139–140, которые заинтересованные специалисты могут использовать в своих исследованиях и самостоятельно сделать расчеты для построения рис. 141–144.

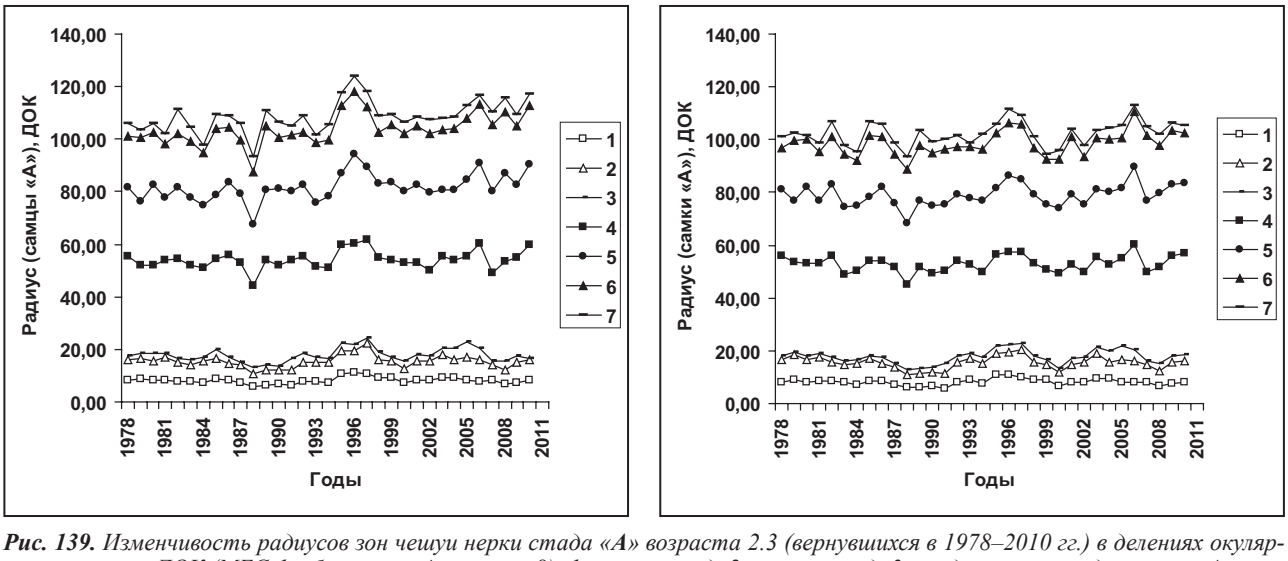


Рис. 139. *Изменчивость радиусов зон чешуи нерки стада «**А**» возраста 2.3 (вернувшихся в 1978–2010 гг.) в делениях окуляр-микрометра – ДОК (МБС-1, объектив – 4, окуляр – 8): 1 – первый год, 2 – второй год, 3 – радиус пресноводной зоны, 4 – первый морской год, 5 – второй морской год, 6 – третий морской год, 7 – радиус в год возврата (общий радиус чешуи)*

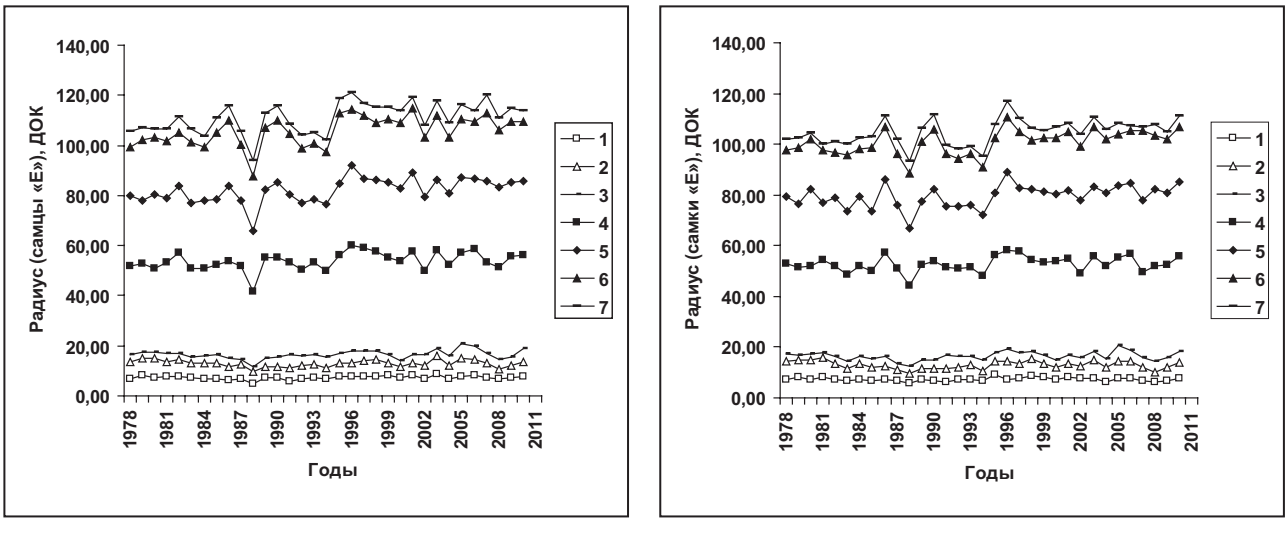


Рис. 140. *Изменчивость радиусов зон чешуи нерки группировки «**Е**» возраста 1.3 (вернувшихся в 1978–2010 гг.) в делениях окуляр-микрометра – ДОК (МБС-1, объектив – 4, окуляр – 8): 1 – сеголетков в период миграции в оз. Азабачье, 2 – годовиков после зимовки в оз. Азабачье, 3 – радиус пресноводной зоны, 4 – первый морской год, 5 – второй морской год, 6 – третий морской год, 7– радиус в год возврата (общий радиус чешуи)*

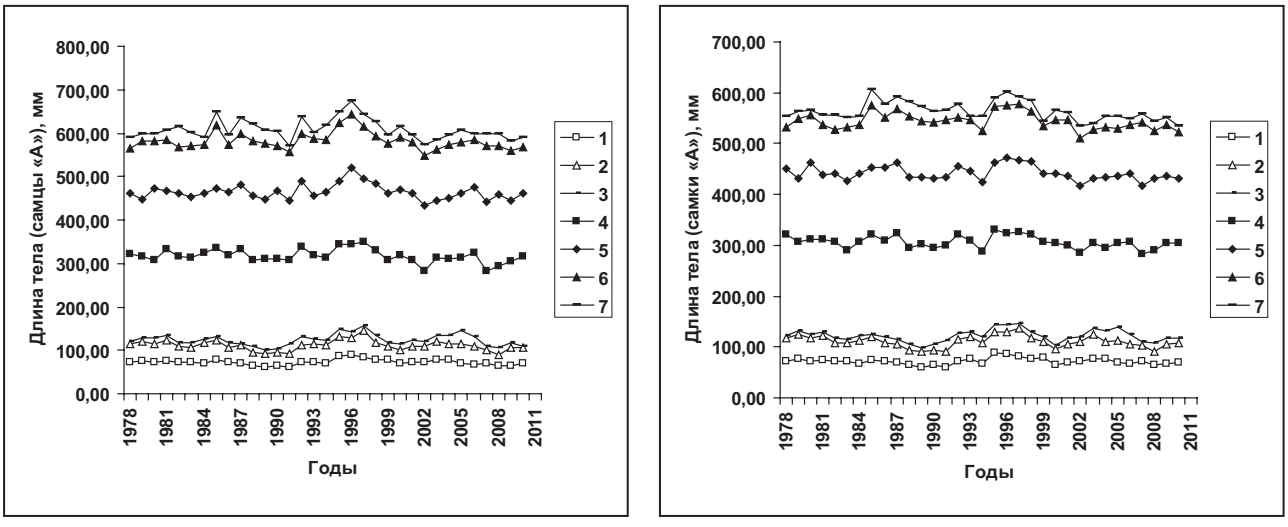


Рис. 141. *Изменчивость расчетной длины тела (мм) нерки стада «**А**» возраста 2.3 в разные годы роста (вернувшейся в 1978–2010 гг.): 1 – первый год, 2 – второй год, 3 – размеры смолтов, 4 – первый морской год, 5 – второй морской год, 6 – третий морской год, 7 – размеры в год полового созревания (возврата)*

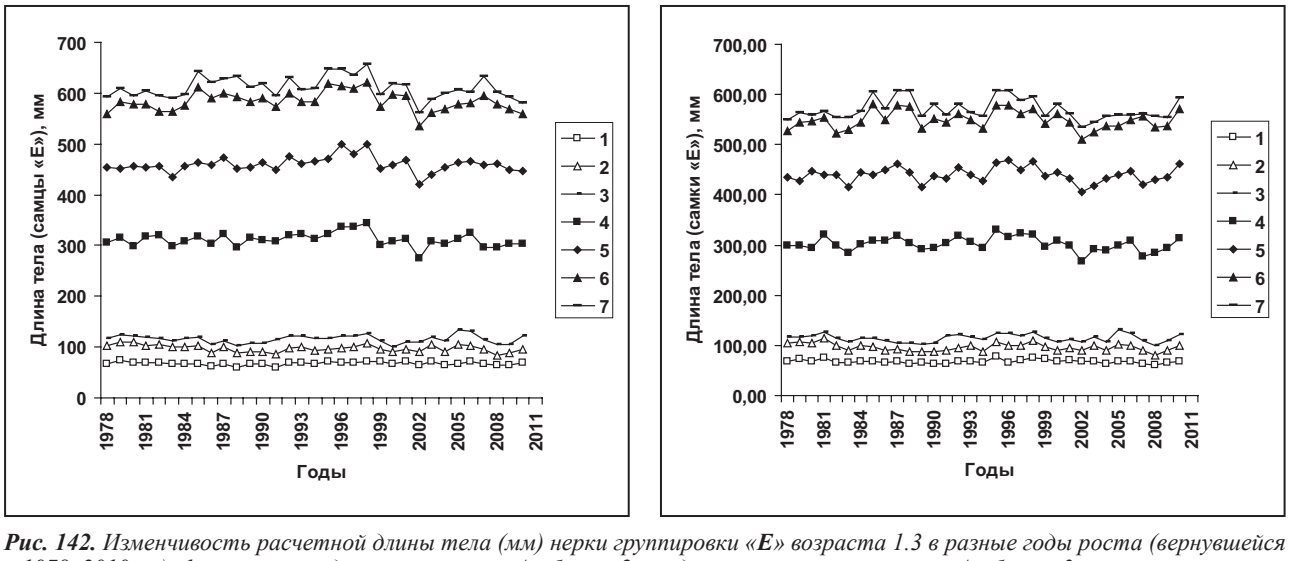


Рис. 142. *Изменчивость расчетной длины тела (мм) нерки группировки «**Е**» возраста 1.3 в разные годы роста (вернувшейся в 1978–2010 гг.): 1 – сеголетки до миграции в оз. Азабачье, 2 – годовики после зимовки в оз. Азабачье, 3 – размеры смолтов, 4 – первый морской год, 5 – второй морской год, 6 – третий морской год, 7 – размеры в год полового созревания (возврата)*

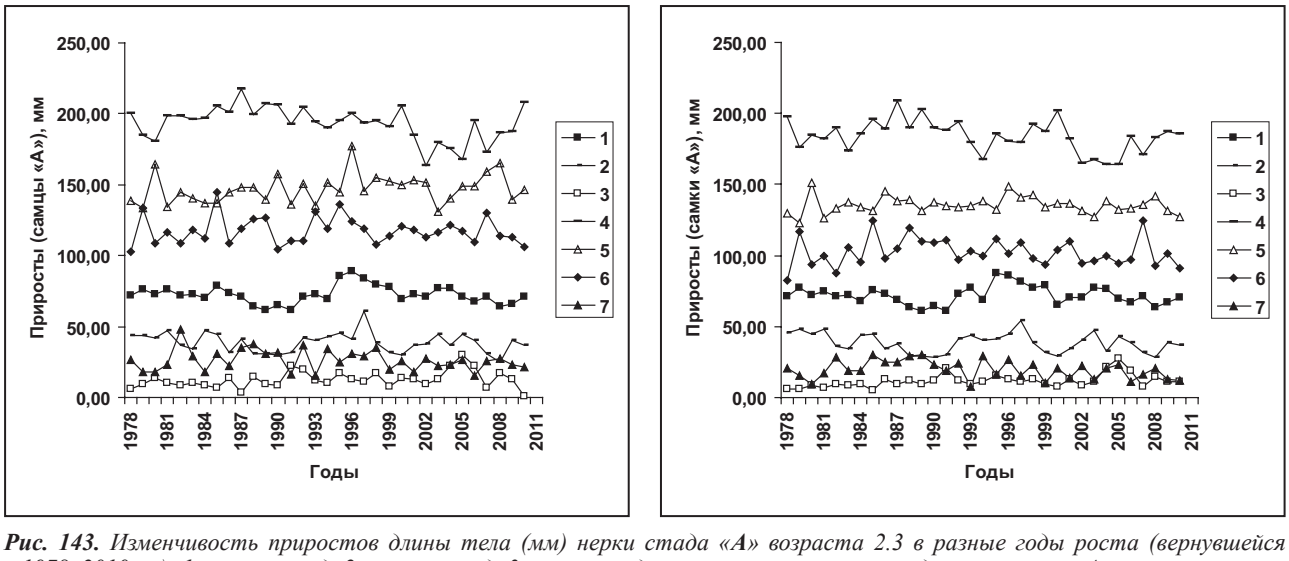


Рис. 143. *Изменчивость приростов длины тела (мм) нерки стада «**А**» возраста 2.3 в разные годы роста (вернувшейся в 1978–2010 гг.): 1 – первый год, 2 – второй год, 3 – пресноводный прирост смолтов в год ската в море, 4 – первый морской год, 5 – второй морской год, 6 – третий морской год, 7 – прирост в год полового созревания (возврата)*

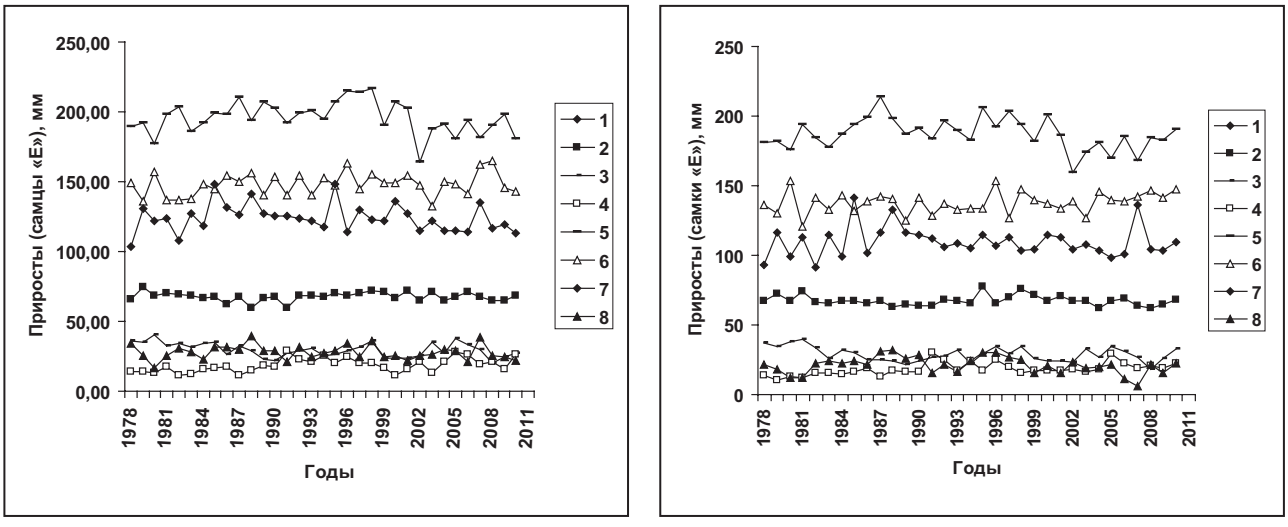


Рис. 144. *Изменчивость приростов длины тела нерки (мм) группировки «**Е**» возраста 1.3 в разные годы роста (вернувшейся в 1978–2010 гг.): 1 – размеры сеголетков в период миграции в оз. Азабачье, 2 – прирост в первый год в оз. Азабачье, 3 – пресноводный прирост смолтов в год ската в море, 4 – первый морской год, 5 – второй морской год, 6 – третий морской год, 7 – прирост в год полового созревания (возврата)*

Продолжительность приведенных рядов неравноценна, и достоверные выводы на настоящем этапе исследований по всем массивам коэффициентов корреляции, помещенных в табл. 57–62, возможны только для периода 1985–2002 гг. По периоду 1978–1984 гг. дополнения из-за отсутствия необходимых материалов уже невозможны, а по последнему (2003–2010 гг.) с накоплением необходимых данных они неизбежны. Но и на имеющихся материалах можно достоверно сделать важное заключение, что если в период 1985–2002 гг. практически все коэффициенты корреляции являлись положительными, то для периодов 1978–1984 и 2003–2010 гг. коэффициенты корреляции чаще имеют негативные значения.

Таблица 57. *Значение коэффициентов корреляции Пирсона (r) при анализе связи показателей **радиусов чешуи нерки стада «А»** возраста 2.3 с численностью нерки стада «А» и всей р. Камчатка на некоторых этапах по периодам изменения численности зрелой части стада до воздействия на нее дрифтерного промысла и подходов к устью р. Камчатка в 1978–2010 гг.*

Этап численности	Пол	Период	Пресноводный период			Морской период			
			первый год (озеро)	второй год (озеро)	год ската (озеро)	первый год	второй год	третий год	год возврата
ЗЧС стада «А»	самцы	1978–1984	-0,825*	-0,579	-0,593	-0,570	-0,550	-0,759	-0,563
–//–	–//–	1985–2002	0,865***	0,919***	0,919***	0,674***	0,626**	0,696***	0,693***
–//–	–//–	2003–2010	0,036	0,107	-0,532	0,187	0,076	0,017	0,022
ЗЧС стада «А»	самки	1978–1984	-0,787*	-0,812*	-0,824*	-0,760*	-0,626	-0,770*	-0,671
–//–	–//–	1985–2002	0,915***	0,934***	0,934***	0,757***	0,728***	0,693***	0,600**
–//–	–//–	2003–2010	0,107	0,157	-0,249	0,163	0,002	-0,006	0,507
Подход стада «А»	самцы	1978–1984	-0,799*	-0,597	-0,601	-0,592	-0,584	-0,763	-0,577
–//–	–//–	1985–2002	0,868***	0,911***	0,923***	0,674***	0,628**	0,690***	0,697***
–//–	–//–	2003–2010	0,024	0,081	-0,501	0,175	0,071	0,010	0,017
Подход стада «А»	самки	1978–1984	-0,761*	-0,798*	-0,818*	-0,786*	-0,663	-0,778*	-0,684
–//–	–//–	1985–2002	0,920***	0,935***	0,935***	0,766***	0,735***	0,689***	0,620**
–//–	–//–	2003–2010	0,060	0,134	-0,269	0,174	0,017	0,024	-0,035
ЗЧС р. Камчатка	самцы	1978–1984	-0,899**	-0,547	-0,595	-0,391	-0,376	-0,669	-0,555
–//–	–//–	1985–2002	0,845***	0,768***	0,741***	0,561*	0,551*	0,626**	0,582*
–//–	–//–	2003–2010	-0,519	-0,475	-0,821*	0,151	0,421	0,440	0,478
ЗЧС р. Камчатка	самки	1978–1984	-0,918**	-0,825*	-0,873**	-0,665	-0,529	-0,830*	-0,747
–//–	–//–	1985–2002	0,851***	0,749***	0,713***	0,579*	0,520*	0,432	0,291
–//–	–//–	2003–2010	-0,481	-0,404	-0,697	0,091	0,089	0,117	-0,140
Подход р. Камчатка	самцы	1978–1984	-0,833*	-0,562	-0,621	-0,489	-0,498	-0,729	-0,591
–//–	–//–	1985–2002	0,829***	0,729***	0,695**	0,546*	0,536*	0,601**	0,470
–//–	–//–	2003–2010	-0,498	-0,042	-0,795*	0,131	0,350	0,360	0,392
Подход р. Камчатка	самки	1978–1984	-0,836*	-0,801*	-0,855*	-0,751*	-0,639	-0,838*	-0,758*
–//–	–//–	1985–2002	0,828***	0,712***	0,670**	0,560*	0,491	0,387	0,262
–//–	–//–	2003–2010	-0,436	-0,346	-0,664	0,104	0,082	0,128	0,010

Примечание. Здесь и в табл. 58–62 – * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$ (1978–1984 – n = 7; 1985–2002 – n = 18; 2003–2010 – n = 8).

Таблица 58. *Значение коэффициентов корреляции Пирсона (r) при анализе связи показателей* ***размеров нерки стада «А»*** *возраста 2.3 в отдельные годы роста с численностью нерки стада «А» и всей р. Камчатка по периодам на некоторых этапах изменения численности зрелой части стада до воздействия на нее дрифтерного промысла и подходов к устью р. Камчатка в 1978–2010 гг.*

Этап численности	Пол	Период	Пресноводный период			Морской период			
			первый год (озеро)	второй год (озеро)	год ската (озеро)	первый год	второй год	третий год	год возврата
ЗЧС стада «А»	самцы	1978–1984	-0,586	-0,266	-0,239	0,047	-0,145	-0,231	-0,289
–//–	–//–	1985–2002	0,873***	0,919***	0,932***	0,627**	0,646**	0,704***	0,615**
–//–	–//–	2003–2010	-0,051	0,014	-0,513	0,014	-0,286	-0,704	-0,737
ЗЧС стада «А»	самки	1978–1984	-0,682	-0,622	-0,575	-0,584	-0,304	-0,323	-0,745
–//–	–//–	1985–2002	0,897***	0,927***	0,935***	0,573*	0,567*	0,459	0,308
–//–	–//–	2003–2010	0,073	0,135	-0,280	0,192	-0,199	-0,256	-0,57
Подход стада «А»	самцы	1978–1984	-0,559	-0,266	-0,245	0,028	-0,205	-0,231	-0,316
–//–	–//–	1985–2002	0,885***	0,922***	0,937***	0,663**	0,692**	0,744***	0,666**
–//–	–//–	2003–2010	-0,105	-0,010	-0,521	0,001	-0,293	-0,712	-0,746
Подход стада «А»	самки	1978–1984	-0,648	-0,604	-0,563	-0,611	-0,347	-0,315	-0,475
–//–	–//–	1985–2002	0,906***	0,935***	0,942***	0,603	0,600**	0,481*	0,347
–//–	–//–	2003–2010	0,026	0,109	0,303	0,201	0,178	-0,203	-0,531
ЗЧС р. Камчатка	самцы	1978–1984	-0,719	-0,276	-0,302	-0,075	-0,030	-0,423	-0,538
–//–	–//–	1985–2002	0,852***	0,760***	0,740***	0,492*	0,541*	0,610**	0,499*
–//–	–//–	2003–2010	-0,614	-0,599	-0,880**	-0,237	0,l005	-0,383	-0,297
ЗЧС р. Камчатка	самки	1978–1984	-0,807*	-0,618	-0,600	-0,386	-0,087	-0,331	-0,551
–//–	–//–	1985–2002	0,867***	0,771***	0,741***	0,530*	0,502*	0,344	0,136
–//–	–//–	2003–2010	-0,515	-0,479	-0,779*	-0,046	-0,175	-0,179	-0,48
Подход р. Камчатка	самцы	1978–1984	-0,634	-0,286	-0,315	0,024	-0,192	-0,377	-0,534
–//–	–//–	1985–2002	0,847***	0,735***	0,708***	0,526*	0,586*	0,645**	0,536*
–//–	–//–	2003–2010	-0,585	-0,535	-0,846**	-0,228	-0,075	-0,456	-0,471
Подход р. Камчатка	самки	1978–1984	-0,709	-0,589	-0,575	-0,504	-0,238	-0,316	-0,536
–//–	–//–	1985–2002	0,856***	0,746***	0,710***	0,566*	0,542*	0,370	0,182
–//–	–//–	2003–2010	-0,470	-0,432	-0,739*	-0,010	-0,171	-0,123	-0,444

Таблица 59. *Значение коэффициентов корреляции Пирсона (r) при анализе связи показателей* ***темпа роста (годовых приростов) нерки стада «А»*** *возраста 2.3 с численностью нерки стада «А» и всей р. Камчатка по периодам на некоторых этапах изменения численности зрелой части стада до воздействия на нее дрифтерного промысла и подходов к устью р. Камчатка в 1978–2010 гг.*

Этап численности	Пол	Период	Пресноводный период			Морской период			
			первый год (озеро)	второй год (озеро)	год ската (озеро)	второй год (озеро)	первый год (озеро)	второй год (озеро)	первый год (озеро)
ЗЧС стада «А»	самцы	1978–1984	-0,586	-0,042	0,040	0,253	-0,148	-0,052	-0,077
–//–	–//–	1985–2002	0,873***	0,799***	0,127	-0,263	0,271	0,361	-0,044
–//–	–//–	2003–2010	-0,051	0,057	-0,849**	0,609	-0,309	-0,349	-0,050
ЗЧС стада «А»	самки	1978–1984	-0,682	-0,456	0,689	-0,270	0,207	0,035	0,129
–//–	–//–	1985–2002	0,897***	0,820***	0,033	-0,450	0,196	-0,087	-0,332
–//–	–//–	2003–2010	0,073	0,144	-0,683	0,502	-0,614	-0,044	-0,597
Подход стада «А»	самцы	1978–1984	-0,559	-0,056	0,023	0,237	-0,180	0,001	-0,100
–//–	–//–	1985–2002	0,885***	0,791***	0,137	-0,216	0,306	0,364	0,014
–//–	–//–	2003–2010	-0,105	0,059	-0,836**	0,603	-0,297	-0,346	-0,053
Подход стада «А»	самки	1978–1984	-0,648	-0,452	0,654	-0,309	0,181	0,085	0,115
–//–	–//–	1985–2002	0,906***	0,825***	0,030	-0,421	0,219	-0,104	-0,276
–//–	–//–	2003–2010	0,026	0,140	-0,688	0,536	-0,601	-0,023	-0,609
ЗЧС р. Камчатка	самцы	1978–1984	-0,719	-0,008	-0,110	0,336	-0,080	-0,297	-0,151
–//–	–//–	1985–2002	0,852***	0,528*	0,009	-0,217	0,285	0,349	-0,219
–//–	–//–	2003–2010	-0,614	-0,439	-0,801*	0,763*	0,296	-0,413	-0,014
ЗЧС р. Камчатка	самки	1978–1984	-0,807*	-0,384	0,581	-0,020	0,284	-0,196	0,074
–//–	–//–	1985–2002	0,867***	0,546*	-0,126	0,261	0,111	-0,213	-0,529
–//–	–//–	2003–2010	-0,515	-0,309	-0,722*	0,868**	-0,154	-0,008	-0,556
Подход р. Камчатка	самцы	1978–1984	-0,634	-0,035	-0,108	0,284	-0,168	-0,124	-0,180
–//–	–//–	1985–2002	0,847***	0,486*	-0,010	-0,127	0,321	0,341	-0,146
–//–	–//–	2003–2010	-0,585	-0,365	-0,808*	0,734*	0,212	-0,390	-0,017
Подход р. Камчатка	самки	1978–1984	-0,709	-0,392	0,538	-0,171	0,206	-0,026	0,063
–//–	–//–	1985–2002	0,856***	0,510*	-0,146	-0,178	0,134	-0,287	-0,463
–//–	–//–	2003–2010	-0,470	-0,248	-0,741*	0,854**	-0,214	0,028	-0,583

Таблица 60. *Значение коэффициентов корреляции Пирсона (r) при анализе связи показателей* ***радиусов чешуи нерки группировки «Е»*** *возраста 1.3 с численностью нерки группировки «Е» и всей р. Камчатка на некоторых этапах изменения численности зрелой части стада до воздействия на нее дрифтерного промысла и подходов к устью р. Камчатка в 1978–2010 гг.*

Этап численности	Пол	Период	Пресноводный период			Морской период			
			первый год (река)	первый год (озеро)	год ската (озеро)	первый год	второй год	третий год	год возврата
ЗЧС груп. «Е»	самцы	1978–1984	-0,923**	-0,343	-0,414	-0,542	-0,010	-0,542	-0,511
–//–	–//–	1985–2002	0,632**	0,544*	0,294	0,458	0,492*	0,521*	0,515*
–//–	–//–	2003–2010	-0,051	-0,413	-0,235	-0,186	0,090	-0,024	-0,159
ЗЧС груп. «Е»	самки	1978–1984	-0,560	-0,174	0,004	0,039	0,549	0,239	0,471
–//–	–//–	1985–2002	0,691***	0,626**	0,444	0,417	0,432	0,406	0,360
–//–	–//–	2003–2010	-0,334	-0,384	-0,322	0,022	0,182	0,234	0,189
Подход груп. «Е»	самцы	1978–1984	-0,910**	-0,501	-0,614	-0,666	-0,248	-0,672	-0,646
–//–	–//–	1985–2002	0,598**	0,525*	0,256	0,432	0,463	0,485*	0,484*
–//–	–//–	2003–2010	-0,041	-0,414	-0,258	-0,166	0,121	0,037	-0,103
Подход груп. «Е»	самки	1978–1984	-0,623	-0,409	-0,271	-0,199	0,324	0,085	0,329
–//–	–//–	1985–2002	0,648**	0,588*	0,397	0,384	0,405	0,374	0,330
–//–	–//–	2003–2010	-0,102	-0,371	-0,328	0,005	0,149	0,240	0,180
ЗЧС р. Камчатка	самцы	1978–1984	-0,741	-0,740	-0,829*	-0,547	-0,414	-0,595	-0,606
–//–	–//–	1985–2002	0,656**	0,640**	0,526*	0,496*	0,466	0,412	0,466
–//–	–//–	2003–2010	-0,028	-0,378	-0,315	-0,110	0,156	0,192	0,069
ЗЧС р. Камчатка	самки	1978–1984	-0,574	-0,665	-0,571	-0,393	-0,076	-0,257	0,004
–//–	–//–	1985–2002	0,728***	0,740***	0,613**	0,483*	0,416	0,359	0,345
–//–	–//–	2003–2010	-0,104	-0,284	-0,318	-0,066	0,014	0,222	0,156
Подход р. Камчатка	самцы	1978–1984	-0,622	-0,727	-0,834	-0,547	-0,511	-0,592	-0,605
–//–	–//–	1985–2002	0,645**	0,637**	0,499*	0,476*	0,442	0,437	0,439
–//–	–//–	2003–2010	-0,024	-0,351	-0,317	-0,076	0,177	0,234	0,116
Подход р. Камчатка	самки	1978–1984	-0,530	-0,722	-0,669	-0,499	-0,212	-0,314	-0,040
–//–	–//–	1985–2002	0,701***	0,718***	0,582*	0,454	0,460	0,326	0,313
–//–	–//–	2003–2010	-0,091	-0,250	-0,299	-0,076	-0,022	0,188	0,013

Таблица 61. *Значение коэффициентов корреляции Пирсона (r) при анализе связи показателей* ***размеров нерки группировки «Е»*** *возраста 1.3 с численностью нерки группировки «Е» и всей р. Камчатка на некоторых этапах изменения численности зрелой части стада до воздействия на нее дрифтерного промысла и подходов к устью р. Камчатка в 1978–2010 гг.*

Этап численности	Пол	Период	Пресноводный период			Морской период			
			первый год (река)	первый год (озеро)	год ската (озеро)	первый год	второй год	третий год	год возврата
ЗЧС груп. «Е»	самцы	1978–1984	-0,906**	-0,319	-0,332	-0,634	0,173	-0,463	-0,703
–//–	–//–	1985–2002	0,569*	0,336	0,073	0,201	0,232	0,258	0,174
–//–	–//–	2003–2010	-0,033	-0,450	-0,239	-0,193	0,223	0,103	-0,081
ЗЧС груп. «Е»	самки	1978–1984	-0,611	-0,281	-0,159	-0,256	0,291	-0,219	-0,376
–//–	–//–	1985–2002	0,657**	0,566*	0,354	0,247	0,321	0,192	0,119
–//–	–//–	2003–2010	-0,028	-0,341	-0,264	0,197	0,371	0,440	0,437
Подход груп. «Е»	самцы	1978–1984	-0,858*	-0,433	-0,454	-0,699	-0,035	-0,432	-0,685
–//–	–//–	1985–2002	0,551*	0,347	0,062	0,220	0,256	0,280	0,204
–//–	–//–	2003–2010	-0,047	-0,469	-0,284	-0,239	0,136	0,060	-0,113
Подход груп. «Е»	самки	1978–1984	-0,645	-0,489	-0,396	-0,399	0,087	-0,221	-0,268
–//–	–//–	1985–2002	0,632**	0,550*	0,331	0,264	0,355	0,230	0,156
–//–	–//–	2003–2010	-0,010	-0,318	-0,262	0,207	0,380	0,489	0,478
ЗЧС р. Камчатка	самцы	1978–1984	-0,679	-0,675	-0,635	-0,497	-0,253	-0,284	-0,518
–//–	–//–	1985–2002	0,667**	0,514*	0,419	0,396	0,383	0,377	0,303
ЗЧС р. Камчатка	самцы	2003–2010	-0,115	-0,487	-0,409	-0,413	-0,229	-0,144	-0,232
–//–	самки	1978–1984	-0,523	-0,648	-0,556	-0,324	-0,079	-0,132	0,051
–//–	–//–	1985–2002	0,745***	0,740***	0,609**	0,438	0,433	0,276	0,231
–//–	–//–	2003–2010	0,014	-0,205	-0,228	0,202	0,363	0,595	0,581
Подход р. Камчатка	самцы	1978–1984	-0,547	-0,644	-0,619	-0,478	-0,360	-0,225	-0,430
–//–	–//–	1985–2002	0,683**	0,549*	0,428	0,436	0,438	0,426	0,362
–//–	–//–	2003–2010	-0,126	-0,468	-0,423	-0,411	-0,286	-0,170	-0,244
Подход р. Камчатка	самки	1978–1984	-0,473	-0,692	-0,634	-0,382	-0,208	-0,117	0,105
–//–	–//–	1985–2002	0,745***	0,749***	0,613*	0,479*	0,496*	0,334	0,289
–//–	–//–	2003–2010	0,028	-0,169	-0,208	0,194	0,337	0,576	0,552

Таблица 62. *Значение коэффициентов корреляции Пирсона (r) при анализе связи показателей* ***темпа роста (годовых приростов) нерки группировки «Е» возраста 1.3*** *с численностью нерки группировки «Е» и всей р. Камчатка на некоторых этапах изменения численности зрелой части стада до воздействия на нее дрифтерного промысла и подходов к устью р. Камчатка в 1978–2010 гг.*

Этап численности	Пол	Период	Пресноводный период			Морской период			
			первый год (река)	первый год (озеро)	год ската (озеро)	первый год	второй год	третий год	год возврата
ЗЧС груп. «Е»	самцы	1978–1984	-0,906**	0,410	-0,026	-0,505	0,825	-0,564	-0,024
–//–	–//–	1985–2002	0,569*	-0,026	-0,322	0,223	0,154	0,060	-0,170
–//–	–//–	2003–2010	-0,033	-0,601	0,204	0,104	0,355	-0,122	-0,439
ЗЧС груп. «Е»	самки	1978–1984	-0,611	0,022	0,547	-0,298	0,566	-0,628	0,208
–//–	–//–	1985–2002	0,657	0,303	-0,285	0,081	0,265	-0,169	-0,194
–//–	–//–	2003–2010	-0,028	-0,482	0,008	0,612	0,435	0,085	0,007
Подход груп. «Е»	самцы	1978–1984	-0,858*	0,215	-0,041	-0,505	0,701	-0,377	-0,047
–//–	–//–	1985–2002	0,551*	0,004	-0,354	0,254	0,177	0,059	-0,114
–//–	–//–	2003–2010	-0,047	-0,621	0,147	0,107	0,320	-0,078	-0,439
Подход груп. «Е»	самки	1978–1984	-0,645	-0,270	-0,601	-0,327	0,501	-0,448	0,410
–//–	–//–	1985–2002	0,632**	0,301	-0,303	0,116	0,311	-0,150	-0,174
–//–	–//–	2003–2010	-0,010	-0,458	-0,032	0,623	0,464	0,133	-0,028
ЗЧС р. Камчатка	самцы	1978–1984	-0,679	-0,263	0,082	-0,216	0,287	-0,072	-0,110
–//–	–//–	1985–2002	0,667**	0,139	0,000	0,275	0,093	0,060	-0,125
–//–	–//–	2003–2010	-0,115	-0,614	-0,071	0,055	0,160	0,064	-0,352
ЗЧС р. Камчатка	самки	1978–1984	-0,523	-0,605	0,710	-0,046	0,251	-0,145	0,537
–//–	–//–	1985–2002	0,745***	0,509*	-0,109	0,155	0,141	-0,200	-0,014
–//–	–//–	2003–2010	0,014	-0,306	-0,171	0,574	0,409	0,276	-0,035
Подход р. Камчатка	самцы	1978–1984	-0,547	-0,342	0,051	-0,203	0,170	0,064	-0,110
–//–	–//–	1985–2002	0,683**	0,144	-0,026	0,321	0,148	0,058	-0,049
–//–	–//–	2003–2010	-0,126	-0,583	-0,126	0,080	0,110	0,096	-0,331
Подход р. Камчатка	самки	1978–1984	-0,473	-0,709	0,638	-0,073	0,176	0,003	0,589
–//–	–//–	1985–2002	0,745***	0,525*	-0,161	0,203	0,210	-0,188	0,014
–//–	–//–	2003–2010	0,028	-0,261	-0,192	0,538	0,366	0,284	-0,060

По количеству наиболее высоких достоверных коэффициентов корреляции более информативными следует признать радиусы чешуи (табл. 57, 60) и размеры рыб (табл. 58, 61), а годовые приросты (темп роста) – менее информативны (табл. 59, 62). **Последнее свидетельствует в пользу того, что на динамику численности нерки р. Камчатка чаще сильнее влияют не отдельные годы роста, а условия нагула, складывающиеся и суммируемые в течение жизни каждого поколения, но в некоторых случаях могут быть и критические периоды** (например, см. достоверные коэффициенты корреляции у нерки группировки «Е» в первый год жизни в реке к периоду миграции в оз. Азабачье – табл. 62).

У нерки стада «А» в 1985–2002 гг. высокими достоверными коэффициентами корреляции по сравнению с морским, выделяется пресноводный период жизни (табл. 57–59). Рисунки 145–147 иллюстрируют некоторые связи, помещенные в эти таблицы.

У нерки группировки «Е» в 1985–2002 г. достоверные коэффициенты корреляции отмечены только в первый год жизни, причем наиболее высокие – до миграции в оз. Азабачье (табл. 60–62). Последнее свидетельствует, что условия миграции сеголетков нерки группировки «Е» из притоков рождения через пойменные озера Камаковской низменности в оз. Азабачье, в значительной мере определяют последующую динамику численности этой группировки, что отмечали и ранее (Бугаев, 2006, 2008а). Рисунки 148–150 иллюстрируют некоторые связи, помещенные в табл. 60–62.

В целом для периода 2003–2010 гг. на настоящем этапе исследований для стада «А» и группировки «Е» можно говорить об отсутствии каких-то устойчивых закономерностей между характером роста в пресноводный и морской периоды жизни и численностью рыб (табл. 57–62). Но **именно отсутствие этих закономерностей и свидетельствует в пользу необходимости специального анализа этого периода, в отличие от предыдущего 1985–2002 гг., когда закономерности хорошо просматривались.**

Что касается периода 1978–1984 гг. (табл. 57–62), на основании некоторых высоких достоверных и приближающихся к достоверным коэффициентов корреляции у особей стада «А» и группировки «Е» можно предполагать наличие ряда устойчивых закономерных связей между характером роста и численностью рыб. Но характер этих связей противоположен таковым, наблюдаемым в последующий период 1985–2002 гг. Именно этот факт и свидетельствует в пользу необходимости выделения последнего и его обособленного анализа. Рисунки 151–152 иллюстрируют некоторые связи, выявленные в названный период.

Заключая сказанное, относящееся к взаимосвязи роста нерки р. Камчатка в пресноводный и морской периоды жизни с ее последующей численностью, **можно предполагать определенную бесперспективность изучения характера ее роста в период морского периода жизни от ее численности в некоторые достаточно продолжительных рядах поколений рыб. Бесспорен факт, что длительность рядов лет этих «бесперспективных поколений» нельзя прогнозировать вперед.**

Но морские исследования проводятся прежде всего с целью стандартной оценки численности нерки и ее распределения в морской период жизни, потому сделанный автором «негативный» вывод ни в коей мере не может служить призывом для прекращения морских исследований тихоокеанских лососей (Шунтов, Темных, 2008). Он только констатирует ситуацию (факт), что не все наши ожидания от морских исследований могут оправдаться в полной мере. Но это можно познать только опытным путем.

В табл. 63–65 представлены значения коэффициентов корреляции при анализе связи показателей радиусов, расчетной длины и показателей годовых приростов длины нерки стада «А» и группировки «Е» с численностью камчатской горбуши по разным годам морского периода жизни в 1978–2010 гг.

Таблица 63. *Значения коэффициентов корреляции Пирсона (r) при анализе связи показателей* ***радиусов чешуи*** *(в делениях окуляр-микрометра) нерки стада «А» возраста 2.3 и группировки «Е» возраста 1.3 с численностью камчатской горбуши (млн шт.) по разным годам морского периода жизни в 1978–2010 гг.*

Стадо, группировка	Пол	Период	Первый морской год	Второй морской год	Третий морской год	Год миграции
Численность горбуши Западной Камчатки						
Стадо «А»	самцы	1978–1984	0,044	-0,757*	-0,619	-0,271
–»–	–»–	1985–2002	0,276	0,075	0,402	0,062
–»–	–»–	2003–2010	-0,514	0,631	-0,596	0,629
–»–	самки	1978–1984	0,344	-0,674	0,321	-0,466
–»–	–»–	1985–2002	0,291	0,061	0,283	0,035
–»–	–»–	2003–2010	-0,288	0,414	0,091	0,028
Численность горбуши Восточной Камчатки						
Стадо «А»	самцы	1978–1984	-0,026	-0,561	0,442	-0,568
–»–	–»–	1985–2002	-0,169	0,202	-0,121	0,183
–»–	–»–	2003–2010	0,538	-0,457	0,722*	-0,609
–»–	самки	1978–1984	0,300	-0,733	0,423	-0,407
–»–	–»–	1985–2002	-0,191	0,284	-0,201	0,042
–»–	–»–	2003–2010	0,328	-0,317	0,117	-0,014
Суммарная численность горбуши Западной и Восточной Камчатки						
Стадо «А»	самцы	1978–1984	0,008	0,691	-0,332	-0,423
–»–	–»–	1985–2002	0,183	0,271	0,386	0,262
–»–	–»–	2003–2010	0,192	0,131	0,746*	-0,396
–»–	самки	1978–1984	0,338	-0,745	-0,296	-0,520
–»–	–»–	1985–2002	0,178	0,326	0,150	0,001
–»–	–»–	2003–2010	0,153	0,056	0,128	0,007
Численность горбуши Западной Камчатки						
Группировка «Е»	самцы	1978–1984	0,277	-0,538	-0,479	-0,188
–»–	–»–	1985–2002	0,301	0,062	0,439	0,005
–»–	–»–	2003–2010	0,240	-0,440	0,678	-0,721*
–»–	самки	1978–1984	0,022	-0,679	0,175	-0,441
–»–	–»–	1985–2002	0,435	0,152	0,227	0,066
–»–	–»–	2003–2010	-0,143	0,287	0,026	0,257
Численность горбуши Восточной Камчатки						
Группировка «Е»	самцы	1978–1984	0,160	-0,712	0,344	-0,220
–»–	–»–	1985–2002	-0,116	0,325	-0,186	0,181
–»–	–»–	2003–2010	-0,139	0,461	-0,496	0,587
–»–	самки	1978–1984	0,227	-0,874**	0,252	-0,520
–»–	–»–	1985–2002	-0,122	0,176	0,090	0,014
–»–	–»–	2003–2010	0,194	-0,169	0,163	-0,359
Суммарная численность горбуши Западной и Восточной Камчатки						
Группировка «Е»	самцы	1978–1984	0,228	-0,664	-0,257	-0,231
–»–	–»–	1985–2002	0,254	0,364	0,365	0,209
–»–	–»–	2003–2010	0,101	0,151	-0,214	0,228
–»–	самки	1978–1984	0,374	-0,824*	0,234	-0,542
–»–	–»–	1985–2002	0,134	0,342	0,195	0,102
–»–	–»–	2003–2010	0,128	-0,366	0,348	-0,387

Примечание. Микроскоп МБС-1, объектив – 4, окуляр – 8. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$.

Таблица 64. *Значения коэффициентов корреляции Пирсона (r) при анализе связи показателей* ***расчетной длины*** *(мм) нерки стада «А» возраста 2.3 и группировки «Е» возраста 1.3 с численностью камчатской горбуши (млн шт.) по разным годам морского периода жизни в 1978–2010 гг.*

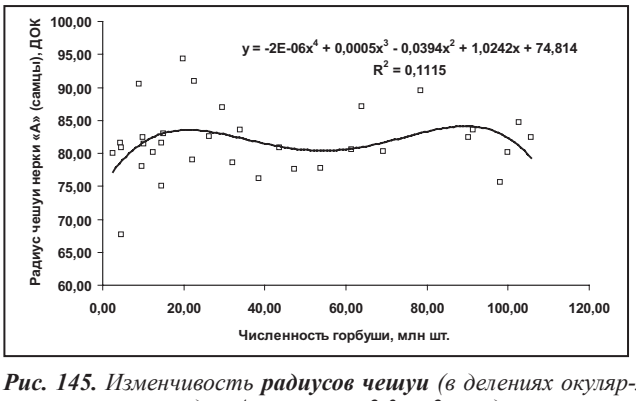
Стадо, группировка	Пол	Период	Первый морской год	Второй морской год	Третий морской год	Год миграции
Численность горбуши Западной Камчатки						
Стадо «А»	самцы	1978–1984	-0,443	-0,425	-0,278	-0,096
–//–	–//–	1985–2002	0,059	0,211	0,203	0,075
–//–	–//–	2003–2010	-0,375	0,609	-0,320	0,258
–//–	самки	1978–1984	0,122	-0,709	-0,075	-0,320
–//–	–//–	1985–2002	0,139	0,137	0,265	-0,130
–//–	–//–	2003–2010	-0,133	0,227	0,369	-0,476
Численность горбуши Восточной Камчатки						
Стадо «А»	самцы	1978–1984	-0,087	-0,440	-0,468	0,052
–//–	–//–	1985–2002	-0,152	-0,108	0,156	-0,131
–//–	–//–	2003–2010	0,189	-0,436	0,307	-0,472
–//–	самки	1978–1984	0,327	-0,711	-0,075	-0,177
–//–	–//–	1985–2002	-0,271	0,107	-0,054	-0,028
–//–	–//–	2003–2010	0,075	-0,228	-0,510	0,391
Суммарная численность горбуши Западной и Восточной Камчатки						
Стадо «А»	самцы	1978–1984	-0,269	-0,457	-0,396	-0,058
–//–	–//–	1985–2002	-0,059	0,165	0,423	-0,044
–//–	–//–	2003–2010	-0,212	0,137	0,243	-0,615
–//–	самки	1978–1984	0,238	-0,750*	-0,088	-0,407
–//–	–//–	1985–2002	-0,066	0,263	0,283	-0,203
–//–	–//–	2003–2010	-0,061	0,004	-0,586	0,146
Численность горбуши Западной Камчатки						
Группировка «Е»	самцы	1978–1984	-0,082	-0,251	-0,010	-0,191
–//–	–//–	1985–2002	0,014	0,093	0,147	0,050
–//–	–//–	2003–2010	-0,125	0,312	0,154	-0,372
–//–	самки	1978–1984	-0,219	-0,324	0,041	0,062
–//–	–//–	1985–2002	0,106	0,157	0,100	-0,054
–//–	–//–	2003–2010	-0,399	0,628	-0,448	0,653
Численность горбуши Восточной Камчатки						
Группировка «Е»	самцы	1978–1984	0,098	-0,732	-0,391	0,742
–//–	–//–	1985–2002	0,026	-0,020	0,216	-0,130
–//–	–//–	2003–2010	0,066	0,146	-0,283	0,159
–//–	самки	1978–1984	-0,006	-0,707	-0,517	0,681
–//–	–//–	1985–2002	-0,210	-0,317	0,201	-0,109
–//–	–//–	2003–2010	0,474	-0,402	0,634	-0,449
Суммарная численность горбуши Западной и Восточной Камчатки						
Группировка «Е»	самцы	1978–1984	-0,109	-0,552	-0,150	0,296
–//–	–//–	1985–2002	-0,054	0,104	0,339	-0,191
–//–	–//–	2003–2010	0,247	0,221	0,739	-0,039
–//–	самки	1978–1984	0,010	-0,530	0,042	0,115
–//–	–//–	1985–2002	-0,053	0,097	0,414	-0,075
–//–	–//–	2003–2010	-0,066	0,701	-0,386	-0,175

Примечание. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$.

Таблица 65. *Значения коэффициентов корреляции Пирсона (r) при анализе связи показателей* ***годовых приростов длины*** *(мм) нерки стада «А» возраста 2.3 и группировки «Е» возраста 1.3 с численностью камчатской горбуши (млн шт.) по разным годам морского периода жизни в 1978–2010 гг.*

Стадо, группировка	Пол	Период	Первый морской год	Второй морской год	Третий морской год	Год миграции
Численность горбуши Западной Камчатки						
Стадо «А»	самцы	1978–1984	-0,161	-0,646	-0,403	0,014
–//–	–//–	1985–2002	-0,022	0,293	0,322	0,366
–//–	–//–	2003–2010	-0,576	0,263	0,363	-0,188
–//–	самки	1978–1984	0,464	-0,636	-0,379	0,039
–//–	–//–	1985–2002	0,035	0,210	0,195	0,361
–//–	–//–	2003–2010	-0,341	0,352	0,323	0,045
Численность горбуши Восточной Камчатки						
Стадо «А»	самцы	1978–1984	0,017	-0,494	-0,737	-0,308
–//–	–//–	1985–2002	0,200	-0,442	-0,291	-0,482
–//–	–//–	2003–2010	0,800*	0,091	-0,519	0,161
–//–	самки	1978–1984	0,593	-0,375	-0,760*	-0,088
–//–	–//–	1985–2002	0,277	-0,255	-0,220	-0,550
–//–	–//–	2003–2010	0,698	-0,085	-0,426	-0,050
Суммарная численность горбуши Западной и Восточной Камчатки						
Стадо «А»	самцы	1978–1984	-0,073	-0,599	-0,593	-0,121
–//–	–//–	1985–2002	-0,195	0,006	0,107	-0,041
–//–	–//–	2003–2010	0,555	0,536	-0,610	0,075
–//–	самки	1978–1984	0,557	-0,528	-0,584	0,001
–//–	–//–	1985–2002	-0,193	0,033	0,017	-0,122
–//–	–//–	2003–2010	0,714*	0,363	-0,473	-0,246
Численность горбуши Западной Камчатки						
Группировка «Е»	самцы	1978–1984	-0,066	-0,697	-0,270	0,002
–//–	–//–	1985–2002	0,108	0,317	0,352	0,319
–//–	–//–	2003–2010	-0,314	0,144	0,466	-0,412
–//–	самки	1978–1984	0,294	-0,797*	-0,468	0,503
–//–	–//–	1985–2002	0,193	0,430	0,141	0,174
–//–	–//–	2003–2010	0,819*	0,630	0,119	0,464
Численность горбуши Восточной Камчатки						
Группировка «Е»	самцы	1978–1984	0,095	-0,611	-0,729	-0,109
–//–	–//–	1985–2002	-0,150	-0,519	-0,157	-0,548
–//–	–//–	2003–2010	0,167	0,199	-0,537	0,255
–//–	самки	1978–1984	0,008	-0,780*	-0,924**	-0,162
–//–	–//–	1985–2002	-0,261	-0,530	-0,103	-0,229
–//–	–//–	2003–2010	0,840**	-0,222	-0,137	-0,349
Суммарная численность горбуши Западной и Восточной Камчатки						
Группировка «Е»	самцы	1978–1984	0,017	-0,689	-0,485	0,017
–//–	–//–	1985–2002	0,001	-0,069	0,285	-0,175
–//–	–//–	2003–2010	-0,163	0,549	-0,530	-0,033
–//–	самки	1978–1984	-0,147	-0,833*	-0,716	0,375
–//–	–//–	1985–2002	0,005	0,060	0,071	-0,017
–//–	–//–	2003–2010	0,275	0,532	-0,136	-0,087

Примечание. * – P < 0,05; ** – P < 0,01.



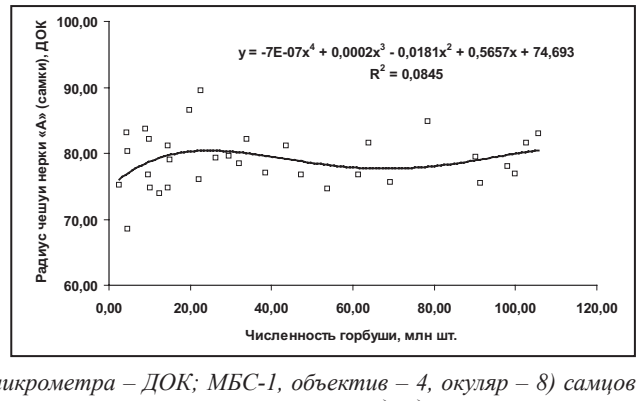
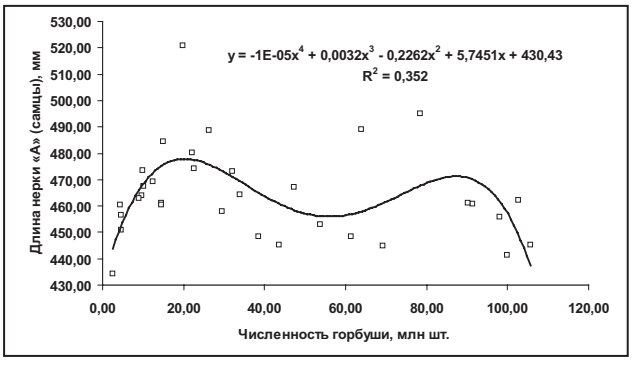


Рис. 145. *Изменчивость* ***радиусов чешуи*** *(в делениях окуляр-микрометра – ДОК; МБС-1, объектив – 4, окуляр – 8) самцов и самок нерки стада «****А****» возраста 2.3 во 2-й год морского роста в зависимости от численности подходов восточнокамчатской горбуши к берегам (до начала прибрежного промысла) в 1978–2010 гг.*



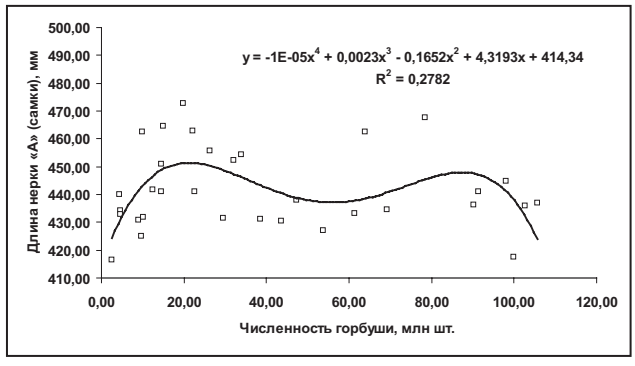
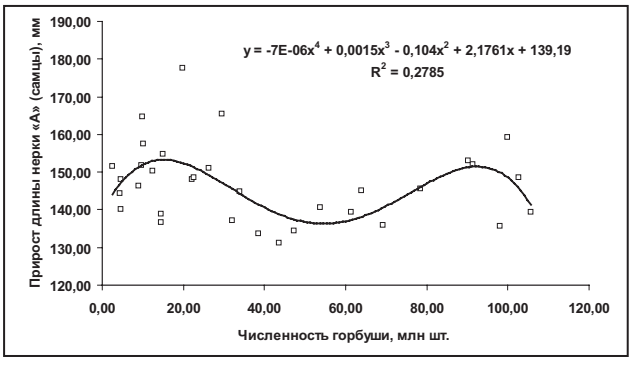


Рис. 146. *Изменчивость* ***длины тела*** *самцов и самок нерки стада «**А**» возраста 2.3 во 2-й год морского роста в зависимости от численности подходов восточнокамчатской горбуши к берегам (до начала прибрежного промысла) в 1978–2010 гг.*



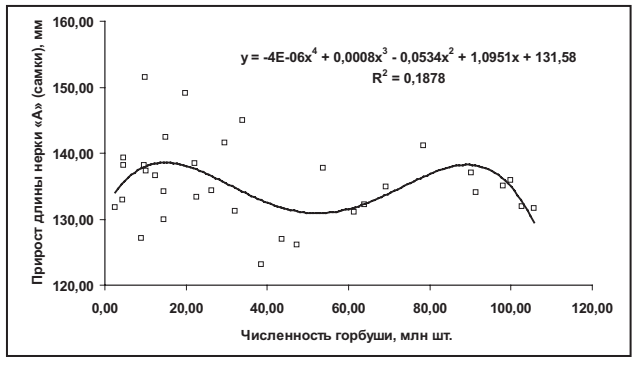
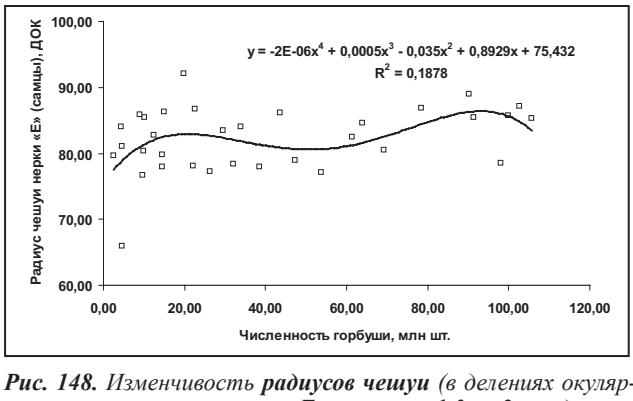


Рис. 147. *Изменчивость* ***годовых приростов длины тела*** *самцов и самок нерки стада «**А**» возраста 2.3 во 2-й год морского роста в зависимости от численности подходов восточнокамчатской горбуши к берегам (до начала прибрежного промысла) в 1978–2010 гг.*



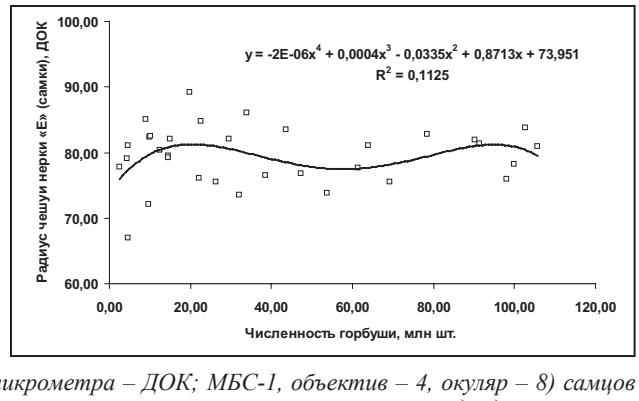
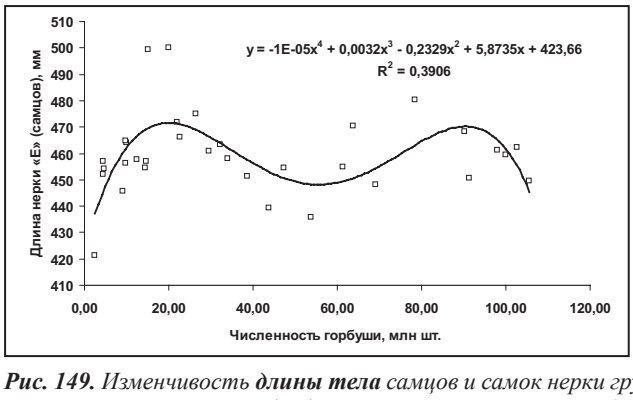


Рис. 148. *Изменчивость* ***радиусов чешуи*** *(в делениях окуляр-микрометра – ДОК; МБС-1, объектив – 4, окуляр – 8) самцов и самок нерки группировки «**Е**» возраста 1.3 во 2-й год морского роста в зависимости от численности подходов восточнокамчатской горбуши к берегам (до начала прибрежного промысла) в 1978–2010 гг.*



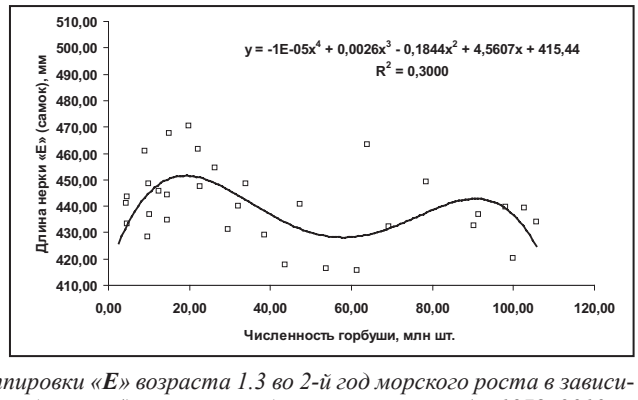


Рис. 149. *Изменчивость* ***длины тела*** *самцов и самок нерки группировки «**Е**» возраста 1.3 во 2-й год морского роста в зависимости от численности подходов восточнокамчатской горбуши к берегам (до начала прибрежного промысла) в 1978–2010 гг.*

Прежде всего обращает внимание на себя во всех случаях исключительно редкая встречаемость достоверных корреляций. Причем, все достоверные корреляции относятся только к непродолжительным периодам 1978–

1984 и 2003–2010 гг., а для самого продолжительного периода 1985–2002 гг. не отмечено ни одной достоверной корреляции, когда пределы колебаний численности горбуши за период исследований были максимальны. Этот факт навел нас на мысль о необходимости дискретного анализа всего ряда наблюдений, что рекомендовал В. Рикер (Ricker,1984), который убедительно показал, что в отдельные периоды между переменными возможно наличие достоверных корреляций (при полном отсутствии таковых при тотальном анализе). Эту рекомендацию автор настоящей книги широко использует в своей деятельности (Bugaev, 1987b; Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; и др.).

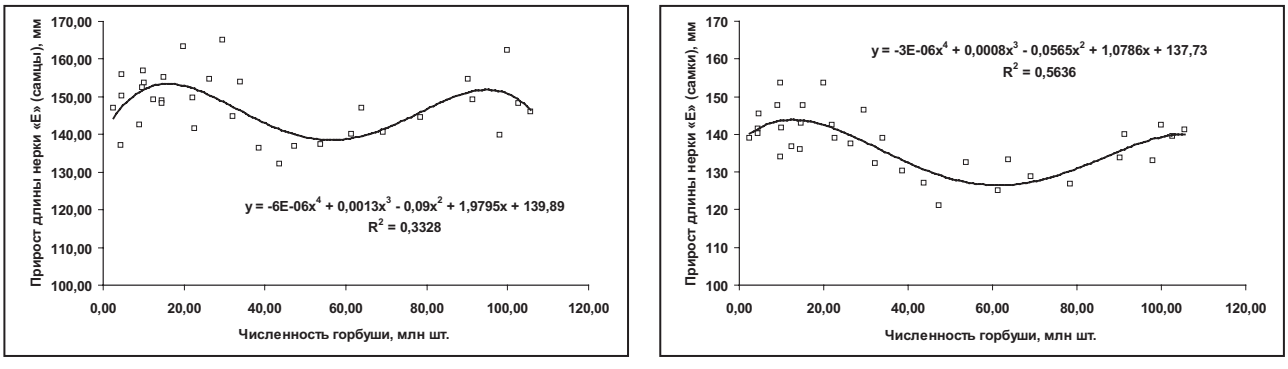


Рис. 150. *Изменчивость* ***годовых приростов длины тела*** *самцов и самок нерки группировки «**Е**» возраста 1.3 во 2-й год морского роста в зависимости от численности подходов восточнокамчатской горбуши к берегам (до начала прибрежного промысла) в 1978–2010 гг.*

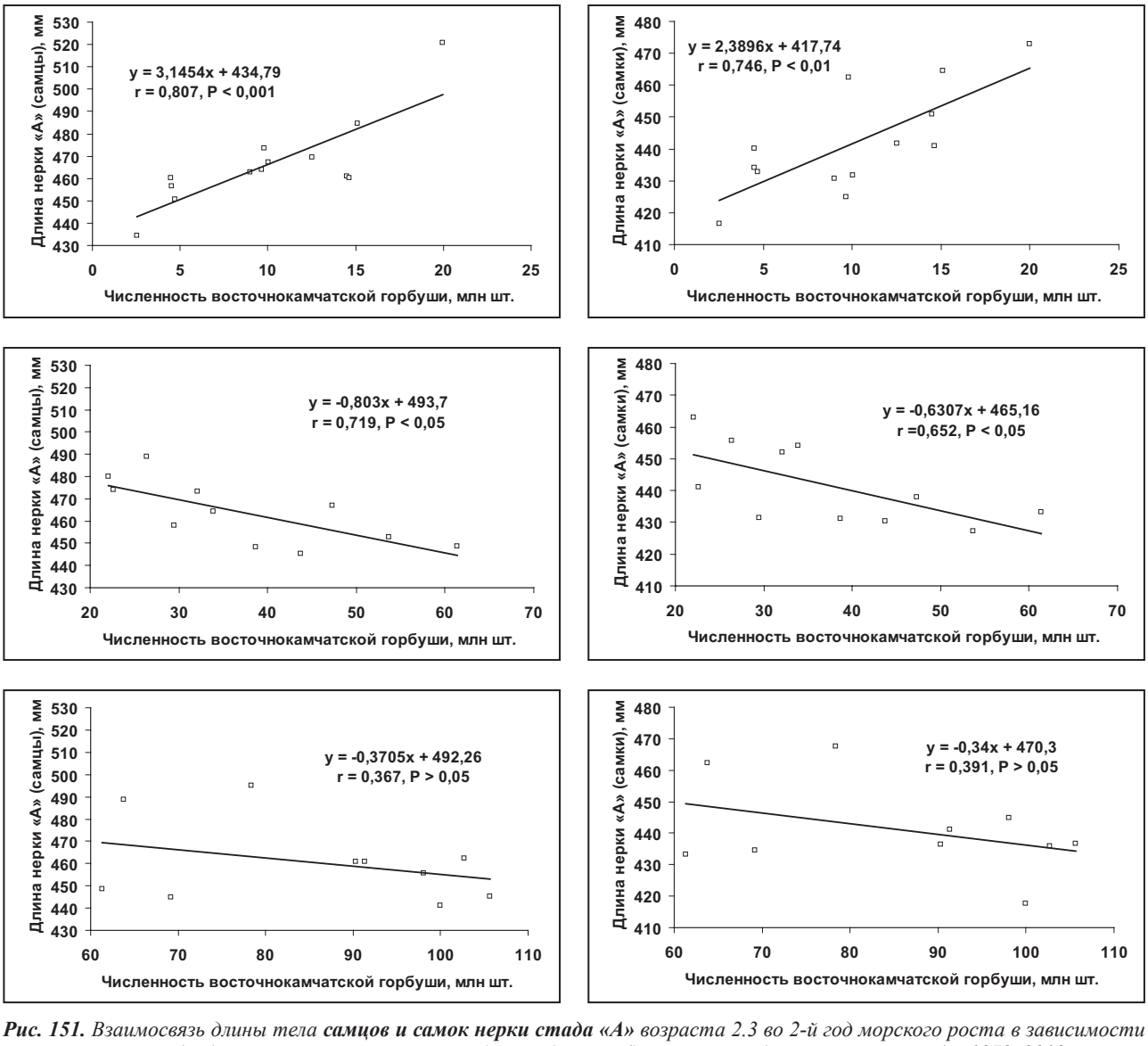


Рис. 151. *Взаимосвязь длины тела* ***самцов и самок нерки стада «А»*** *возраста 2.3 во 2-й год морского роста в зависимости от численности подходов восточнокамчатской горбуши к берегам (до начала прибрежного промысла) в 1978–2010 гг.*

В качестве примера на рис. 145–150 показана изменчивость радиусов чешуи, расчетных размеров и годовых приростов у нерки стада «А» и группировки «Е» во второй год морского роста в зависимости от численности восточнокамчатской горбуши. Из всех этих рисунков видно, что имеющаяся связь носит волнообразный характер и на отдельных пределах численности горбуши можно предполагать, что она может носить положительный характер, далее – негативный характер, а затем (в некоторых случаях) – она может стать вновь положительной. Такая ситуация однозначно свидетельствует только в пользу того, что в отдельные периоды различной численности горбуши в море между этим видом и другими видами тихоокеанских лососей могут возникать совершенно различные (по знаку влияния) конкурентные взаимоотношения, что определяется комплексным воздействием существующих предикторов. Следует также отметить, что предлагаемый пример выбран потому, что из всего имеющегося массива данных (рис. 145–150) именно во 2-й год отмечена наибольшая вариация признаков у нерки стада «А» и группировки «Е».

Поэтому весь имеющийся ряд наблюдений за численностью восточнокамчатской горбуши мы разделили на 3 группы: до 20 (и менее) млн шт., 20–60 (и менее) млн шт. и более 60 млн шт. Сразу отметим, что для западнокамчатской (западнокамчатской + восточнокамчатской) горбуши пределы численности, без сомнения, будут другими, но это не является сейчас предметом нашего анализа.

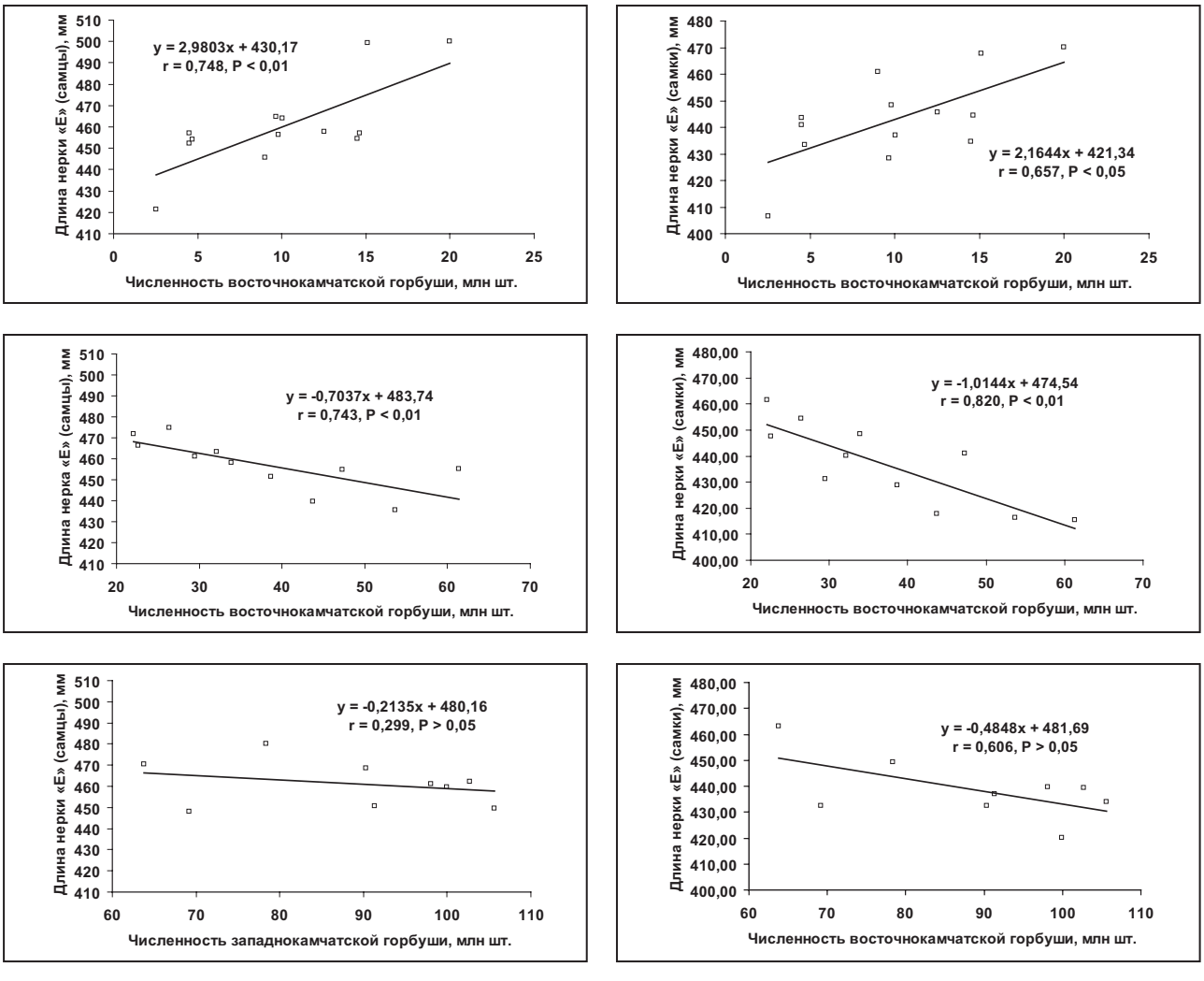


Рис. 152. *Взаимосвязь длины тела* ***самцов и самок нерки группировки «Е»*** *возраста 1.3 во 2-й год морского роста в зависимости от численности подходов восточнокамчатской горбуши к берегам (до начала прибрежного промысла) в 1978–2010 гг.*

На рис. 151–152 в графической форме показаны результаты выборочного дискретного анализа, который свидетельствует о правильности выбранного подхода, т. к. в большинстве случаев отмечены достоверные взаимосвязи, которые свидетельствуют в пользу предположения о влиянии численности горбуши на рост нерки р. Камчатка (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; и др.). Обращает на себя внимание, что с увеличением численности восточнокамчатской горбуши уменьшается взаимосвязь с ростом нерки (рис. 151–152), что может являться следствием хороших условий нагула для обоих этих видов. Напомним, что высокая численность горбуши сейчас рассматривается всеми исследователями, как оперативный индикатор хороших условий нагула для тихоокеанских лососей в океане (Ruggerone, Nielsen, 2009).

В связи с наличием изменчивости темпа роста нерки р. Камчатка в зависимости от ее численности, проведение подобных исследований желательно и для нерки р. Озерная, но это не входит в компетенцию автора и таких современных данных пока нет, хотя в прошлом подобные исследования начинались именно с нерки р. Озерная (Крогиус, 1965).

Тем не менее, учитывая, что практически все стадо нерки р. Озерная нагуливается в бассейне оз. Курильское (имеет одну озерную историю жизни), в настоящей работе автор провел анализ размеров рыб этого стада в зависимости от численности нерки р. Озерная, р. Камчатка и горбуши восточной и западной Камчатки, т. е. продолжил начатые ранее исследования (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002) (см. раздел 6.1.6).

ГЛАВА 7
Межгодовая изменчивость биологических показателей особей некоторых второстепенных стад азиатской нерки

В Азии нерка особенно многочисленна на Камчатке, где только в рр. Озерная и Камчатка воспроизводится в отдельные годы свыше 90 % от всей численности нерки в этом регионе (Егорова, 1968; Селифонов, 1975a; Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев А., Бугаев, 2003; и др.).

Из второстепенных стад в Азии наиболее многочисленны нерка рр. Палана, Большая, Ананапыльген (оз. Лагуна Анана), оз. Саранное (о-в Беринга) и Мейныпильгынской озерно-речной системы (Крохин, Крогиус, 1937b; Семко, 1954; Куренков, 1970; Бугаев, 1995a; Макоедов и др., 2000; Бугаев и др., 2001a-b, 2002b-c, 2003a, 2004, 2006; Голубь, 2003a-b; Голубь, Голубь, 2005, 2010a-b; и др.).

Остальные стада азиатской нерки имеют несравнимо меньшее значение, чем вышеперечисленные (Правдин, 1940; Крогиус и др., 1969, 1987; Иванков, 1968, 1984; Никулин, 1975; Куренков, Куренков, 1988; Бугаев, 1995a; Погодаев, 1991, 1995, 2002; Бугаев и др., 2002a, 2003b, 2006, 2007b; Бугаев А., Бугаев, 2003; Голубь, Голубь, 2005, 2010a-b), но их изучение в аспекте анализа адаптаций вида к условиям выживания на окраинах ареала представляет большой интерес.

7.1. Нерка охотоморского побережья

В районе материкового Охотоморского побережья нерка малочисленна (Никулин, 1970, 1975). В силу объективных и субъективных причин до настоящего времени нерка Охотоморского побережья и ее нагульно-нерестовые озера изучены довольно слабо, о чем свидетельствует сравнительно небольшое количество известных по ней данных, приведенных даже в современных сводках (Черешнева и др., 2002; Волобуев, Марченко, 2004).

Климат Охотоморского побережья близок к климату тундры и лесотундры: лето холодное и дождливое, зима умеренно суровая. Район характеризуется избыточной влажностью и слабой испаряемостью. Примерно 75 % осадков приходится на теплый период года. Среднегодовая температура воздуха -7 °С, среднеянварская -34 °С, среднеиюльская +14 °С. Район расположен в зоне сезонной и многолетней мерзлоты (Никулин, 1975).

Тем не менее, в отдельных случаях природные возможности Охотоморского побережья могут обеспечить существование довольно крупных популяций нерки.

Нерестовая миграция нерки в реки охотоморского побережья (Охота и Ола) начинается в середине июня, заканчивается в конце июля – начале августа. Основной ход происходит в июле, обычно его пик наблюдается в период 15–25 июля. К нерестилищам основное количество производителей нерки подходит в конце июля – начале августа, но разреженный ход продолжается до конца сентября (Никулин, 1975; Волобуев, Путивкин, 1998; Волобуев, Рогатных, 1998; Черешнев и др., 2002).

Сведения об экологии воспроизводства охотоморской речной нерки практически полностью отсутствуют. Известно лишь, что в крупные по протяженности реки (например р. Гижига) речная форма заходит со слабо развитыми гонадами, и ее созревание происходит по мере подъема к нерестовым участкам, а также в период отстаивания на нерестилищах, тогда как в малые реки она заходит уже с хорошо развитыми половыми железами. Нерест происходит в основном русле и притоках первого порядка. Одно из известных нерестилищ в бассейне р. Гижига расположено в районе пос. Камешки – протока Нярка, где в 1960-х гг. размножалось до 1 тыс. шт. (Волобуев, Марченко, 2004).

Нерка материкового побережья Охотского моря характеризуется сравнительно невысокими размерно-массовыми показателями. Средняя длина тела варьирует от 57 до 64 см, масса тела от 2,32 до 2,80 кг. Максимальная длина составляет 72 см, масса тела – 5,3 кг. Согласно имеющимся данным Охотской КНС Охотскрыбвода за 1985–1987 гг., средние размеры нерки р. Охота в эти годы колебались от 58,9 до 60,4 см, масса тела – от 2,60 до 2,78 кг (Черешнев и др, 2002; Волобуев, Марченко, 2004).

В табл. 66–67 приведен возрастной состав и некоторые биологические показатели анадромной половозрелой нерки из ряда районов охотоморского побережья.

Немигрирующая жилая форма карликовой нерки, которую продуцирует проходная, имеется во всех депрессивных популяциях охотоморского побережья (охотской, иньской, ольской и др.). Жилая нерка представлена в основном самцами – 87,7–94,2 % (Никулин, 1975; Волобуев, Рогатных, 1998).

В оз. Хэл-Дэги (бассейн р. Иня) в 1982 г. зрелые карликовые самцы имели возраст 2+–4+, самки – 3+–4+, преобладали 3+–4+-летние рыбы – до 90 %. Длина жилых самцов варьировала от 17,0 до 26, 0 (в среднем – 21,8) см, масса тела – от 55 до 210 (в среднем – 122) г; самок, соответственно, от 23,7 до 25,6 (24,8) см, и от 130 до 197 (154) г (Волобуев, Марченко, 2004).

Таблица 66. *Возрастной состав нерки охотоморского побережья (по: Волобуев, Марченко, 2004), %*

Водоем	Год	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	Число рыб
Оз. Уегинское (р. Охота)	1968	–	13,7	40,9	–	1,8	9,1	34,5	–	–	–	–	53
Р. Охота	1983	–	12,1	65,7	1,0	–	4,0	16,2	1,0	–	–	–	99
–„–	1999	–	8,7	85,9	–	–	0,7	4,0	–	–	–	0,7	149
Р. Кухтуй	–	–	–	68,0	1,0	–	8,0	15,0	–	–	–	1,0	100
Р. Иня (оз. Хэл-Дэги)	1986	2,8	13,3	8,6	–	45,7	22,9	2,8	–	2,8	–	–	35
Р. Иня (оз. Хэл-Дэги)	2000	1,7	12,7	–	0,8	19,5	49,1	0,9	–	5,9	9,3	–	118
Р. Ола	1995	–	1,0	52,6	–	–	1,0	45,4	–	–	–	–	97
–„–	1996	–	2,1	16,5	–	–	5,2	71,1	–	–	1,0	4,1	100
–„–	1997	–	–	4,1	–	–	14,4	67,1	–	–	8,2	6,2	97
–„–	1998	–	28,3	2,3	–	–	22,9	39,7	–	–	–	6,8	44
–„–	1999	–	2,8	82,3	–	–	5,5	8,8	–	–	0,6	–	181
–„–	2000	–	15,7	64,6	1,0	–	5,0	13,7	–	–	–	–	200
–„–	2001	–	–	23,8	–	–	9,5	66,7	–	–	–	–	21
–„–	2002	–	1,1	37,9	–	–	1,1	59,9	–	–	–	–	87
Р. Наяхан (оз. Нерка)	1984	–	–	3,7	–	–	1,9	90,7	–	–	–	3,7	54
Р. Гижига	2001	–	7,7	76,9	–	–	–	15,4	–	–	–	–	13
–	2002	–	20,0	60,0	–	–	20,0	–	–	–	–	–	10

Таблица 67. *Некоторые биологические показатели нерки материкового побережья Охотского моря (по: Волобуев, Марченко, 2004)*

Возраст	Год	Длина тела, см		Масса тела, кг		Коэффициент зрелости, %		Число рыб (самцы/самки)
		Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	
Р. Охота	1983	59,4	56,0	2,72	2,25	2,45	5,73	34/66
–„–	1999	57,7	56,7	2,77	2,30	2,27	5,75	57/92
–„–	2000	59,1	55,9	2,80	2,32	3,25	6,20	85/115
Р. Кухтуй	1983	58,7	56,5	2,48	2,23	2,42	5,97	44/56
Оз. Хэл-Дэги (р. Иня)	1986	55,7	54,0	2,27	1,91	–	–	53/50
Река Ола	1995	64,2	61,4	3,11	2,57	1,55	4,76	35/62
–„–	1996	64,5	62,0	3,10	2,66	1,49	4,52	30/67
–„–	1997	65,6	62,2	3,10	2,55	2,71	5,28	41/58
–„–	1998	58,6	58,6	2,34	2,31	–	–	14/30
–„–	1999	62,2	59,8	2,85	2,49	4,02	5,17	67/114
–„–	2001	63,4	61,1	2,73	2,39	–	–	9/12
–„–	2002	62,7	59,9	2,69	2,41	3,10	5,80	30/57
Р. Гижига	2001	65,0	60,4	3,22	2,57	2,63	9,39	3/10
–„–	2002	–	62,1	–	2,56	–	10,21	0/10

Примечание. Средняя индивидуальная плодовитость самок нерки р. Охота в 1999 г. составляла 3144, 2000 г. – 2760 шт.; р. Ола – в 1995 г. – 3154, 1999 г. – 3656, 2002 г. – 3389 шт.; р. Гижига в 2001 г. – 5173, в 2002 г. – 6069 тыс. шт.

В середине сентября 1982 г. в оз. Хэл-Дэги численность жилой нерки в районе нерестилищ в несколько раз превосходила численность анадромной формы. В оз. Большое Уегинское доля жилой нерки по отношению к проходной была гораздо ниже (Никулин, 1970). По темпу роста карликовая нерка опережает одновозрастную молодь (Волобуев, Марченко, 2004).

Ниже приведены некоторые сведения об условиях воспроизводства охотоморской нерки в бассейне р. Охота, где воспроизводится потенциально самая высокочисленная популяция нерки данного региона.

Нерка р. Охота. Общая площадь зеркала нагульно-нерестовых озер в бассейне р. Охота составляет 38 км². Характерной особенностью всех населяемых неркой озер в бассейне р. Охота является общность их происхождения. Все они имеют вытянутую форму и располагаются в бассейне реки на террасах разных уровней (от среднего до верхнего участков реки), удалены на 200–350 км от морского побережья и находятся на высоте от 400 до 500 м над ур. м.

Озера соединены с устьем реки небольшими речками и ручьями протяженностью не более 7 км. Озера по морфологии и гидрологическому режиму различны. Одни из них имеют среднюю глубину 16 м, другие 40–50 м, а иногда и 100 м. Чем выше расположены озера над уровнем моря, тем круче их берега, значительнее глубина, прозрачнее вода, беднее флора и фауна. Через каждые 100 км, по мере удаления от моря, ландшафт и микроклимат меняются (Никулин, 1975).

Основным источником водного питания озер являются мощные грунтовые ключи и многочисленные мелкие родники, выходящие в зоне литорали озер (в основном под абразионными берегами).

Источником дополнительного временного водного питания озер служит весеннее таяние снегов, летнее таяние наледей, расположенных в долинах проток, соединяющих озера, или в долинах ручьев, питающих озера, и выпадение атмосферных осадков. Несмотря на низкую температуру воздуха некоторые протоки, выходящие из озер, не покрываются льдом, а те, что замерзают, образуют огромные наледи длиной до нескольких километров, толщиной 3,1–15 м, создавая колоссальный запас воды (Никулин, 1975).

Для многих исследованных озер бассейна р. Охота характерно, что русла вытекающих из них речек в устьевой части разделены на мелкие протоки, которые почти теряются между валунами и камнями, а многие зарастают травой. Лососи с трудом пробираются по этим канавам, теряя много энергии и травмируясь.

В годы с минимальным количеством осадков уровень воды в речках, вытекающих из озер, настолько низок, что нерка тысячами собирается в приустьевых участках, не в состоянии проникнуть в озера.

Однако не всегда в период хода нерки некоторые ручьи маловодны. Так, например, в оз. Нек, расположенном в бассейне р. Охота высоко в горах, как маловодные, так и многоводные годы неблагоприятны для лососей (благоприятны только средние уровни воды). Это озеро имеет два высоких обрывистых каменных берега. Единственный вытекающий из него ручей с крутым падением русла настолько мелеет к осени, что некоторые участки русла пересыхают (как, например, в 1968 г., когда лососи не смогли пройти на нерест). Однако не всегда в период хода нерки ручей маловоден. Бывает, что многодневные июньские дожди повышают уровень озер настолько, что ручей становится бурным, стремительным потоком. На своем пути воды ручья подмывают мерзлотные берега, с которых обрушиваются лиственницы, образуя завалы. Такие высокие скорости течения и препятствия лососи не всегда могут преодолеть (Никулин, 1975).

Самая большая по площади озерная система р. Охота (местное название Кучи) состоит из ряда озер, расположенных высоко в горах (500 м над ур. м.). В эти озера заходит наибольшее количество нерки. Вытекающий из озер ручей имеет крутое падение русла в узкой долине. Ручей никогда не пересыхает и заканчивается небольшим водопадом. Скалистый массив сковал устье ручья и создал естественное препятствие для проходных лососей. Струя воды, падающая с высоты 2,5 м, образовала небольшую яму, где скапливается по несколько сотен лососей, которые затем начинают активно преодолевать препятствие (Никулин, 1970, 1975).

В 1930-е гг., когда стада дальневосточных лососей были многочисленными, **в нерестовые озера бассейна р. Охота заходило несколько миллионов производителей нерки**. Позже их количество исчислялось, как правило, несколькими сотнями тысяч и, очень редко, превышало 1 млн шт. (Никулин, 1975). В бассейне р. Охота нерка в основном созревает в возрасте 1.3 (Бугаев, 1995а; Черешнев и др, 2002; Волобуев, Марченко, 2004).

В настоящее время в бассейне р. Охота наиболее полно проведено описание лишь нерки Уегинских озер, которая состоит из 7 соединяющихся между собою озер. Расположение их – одно выше другого – способствует хорошему водосбору со всей системы, общая протяженность которой 9 км (Никулин, 1970, 1975).

Уегинские озера находятся на высоте 400 м над ур. м. и удалены от Охотского моря на 200 км. Единственный выход из системы – через р. Уега протяженностью 4 км и шириной 3–10 м. Период открытой воды длится около 4 месяцев. Замерзают озера в первой половине октября, вскрываются в середине–конце июня. Толщина льда составляет 120–180 (в среднем 150) см.

Климат в районе Уегинских озер резко континентальный: минимальная температура воздуха -49 °С, максимальная +37 °С. Среднемесячные температуры воздуха не испытывают значительных межгодовых колебаний. Самое теплое время июль–август, самое холодное декабрь–январь (Никулин, 1975).

Основным нерестово-выростным водоемом в этой системе является Уегинское озеро длиной 5,5 км, наибольшей шириной 1,5 км, средней глубиной 16 м. Рельеф дна разнообразен: в северной и южной частях его есть впадины глубиной до 28 м, в прибрежных зонах глубина незначительна.

Нерестилища располагаются в прибрежной зоне озера под высокими берегами, где почти повсюду имеются выходы грунтовых вод. В зоне литорали грунт каменистый, галечный и галечно-песчаный.

Нерестовая миграция нерки в р. Охота начинается в июне и заканчивается в начале августа. Основной ход в июле. Как правило, первые лососи заполняют в начале верхние нерестилища в бассейне реки.

В Уегинские озера основная масса нерки заходит в конце июля – начале августа; затем лососи подходят небольшими группами вплоть до конца сентября. Единичные экземпляры проникают в озеро до первых чисел октября, когда уже все протоки заполнены нерестующим кижучем (Никулин, 1975).

Нерест нерки в Большом Уегинском озере начинается через несколько дней после ее захода – обычно в конце июля. Разгар нереста приходится на август. В сентябре и начале октября нерестятся лососи позднего хода. Нерка нерестится в литорали озер у берегов, близ устьев небольших притоков, возле истоков, в небольших мелких заливчиках со множеством родников. Нерестилища занимают участки литорали обычно от уреза воды с глубинами 0,5 м и до 5 м. В 20-х числах октября Уегинские озера замерзают. Через полупрозрачный лед хорошо виден нерест поздней нерки.

Смолты уегинской нерки скатываются в море, в основном, в возрасте 1+–2+. Производители нерки (данные 1968 г.) имели возраст преимущественно 1.3, несколько реже – 2.3. В озере присутствует карликовая нерка, которая в основном состоит их самцов – 94,2 %, самки встречаются очень редко – 5,8 % (Никулин, 1975).

При больших заходах нерки в озеро карликов развивается сравнительно мало (в 1930 г. – 13 %), а при снижении численности нерки доля карликов возрастает (в 1968 г. – 86 %). Кроме того, созреванию анадромной молоди охотской нерки в пресной воде способствует засорение и обсыхание русла в маловодные годы, когда эта молодь не имеет возможности скатиться в море (Никулин, 1975).

7.2. Нерка р. Палана

Воспроизводство и нагул молоди нерки этого стада до ската в море сосредоточены практически полностью в бассейне оз. Паланское (рис. 153), из которого вытекает вышеназванная река, впадающая в Охотское море (координаты устья р. Палана – 59°05' N и 159°44' E).

Озеро расположено на севере п-ова Камчатка (58°50' N) на высоте над ур. м. 276 м и имеет площадь зеркала 28,35 км²; объем – 0,42 км²; максимальную глубину – 28,0 м; среднюю глубину – 14,8 м; площадь водосбора – 623,7 км²; показатель условного водообмена Григорьева – 0,76; период полного водообмена – 1,3–1,5 года; площадь литорали (0–5 м) – 16,3 %; площадь профундали (более 5 м) – 83,7 %; среднюю прозрачность в летний период по диску Секки – 5 м (Николаев, 1993).

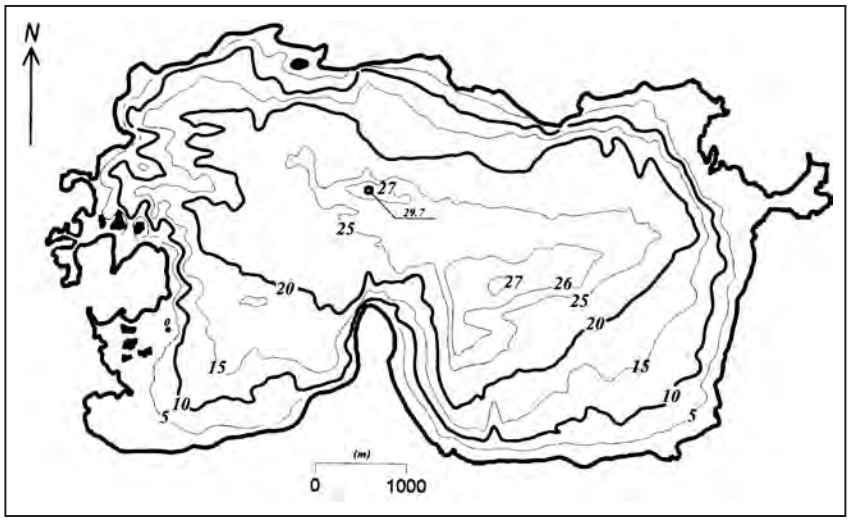


Рис. 153. *Батиметрическая карта оз. Паланское, составленная по данным гидроакустической съемки, проведенной в межень (до начала ледовых явлений) (по: Погодаев и др., 2009)*

По данным Е. Г. Погодаева и др. (2009), оз. Паланское расположено на севере на высоте 270 м над ур. м. и имеет площадь зеркала 25,63 км²; объем – 0,41 км²; максимальную глубину – 29,7 м; среднюю глубину – 16,3 м; площадь водосбора – 623,7 км²; показатель условного водообмена Григорьева – 0,78; период полного водообмена – 1,3 лет; площадь литорали (0–5 м) – 11,9 %; площадь профундали (более 5 м) – 88,1 %;

Несмотря на то, что авиаучет численности нерки в бассейне р. Палана был начат А. Г. Остроумовым еще в 1958 г. (Бугаев, 1995a), многие годы нерку этой реки из-за удаленности района исследований практически не изучали. Литературные данные о биологических показателях и возрастной структуре половозрелой нерки р. Палана многие годы оставались довольно немногочисленны (Правдин, 1940; Крогиус, 1958; Бугаев, 1995a;), но в последний период наметилась интенсификация исследований (Бугаев и др., 2001a, 2002b; Bugayev, 2002b; Антонов и др., 2007b; Погодаев и др, 2009; Антонов, 2011).

Комплексные исследования условий воспроизводства и нагула молоди нерки до ската в море в бассейне оз. Паланское были начаты сотрудниками КамчатНИРО в 1990 г., но систематические исследования нерки бассейна р. Палана стали выполняться только с 1994 г., и эти исследования продолжаются по настоящее время. В 1991 г. оз. Паланское подвергли искусственной фертилизации (удобрению) (Бугаев и др., 2002b).

О динамике нерестового хода нерки р. Палана мы можем судить только по имеющимся у нас данным биологического анализа половозрелых особей за 1994–2008 гг. Имеющиеся материалы свидетельствуют, что нерестовый ход нерки этой реки в промысловых количествах начинается с середины июня и заканчивается в первых числах августа. При этом максимальное количество собранного материала, что косвенно свидетельствует о массовом ходе, приходится на середину июля.

Как показали исследования (Бугаев, 1995a), половозрелая нерка р. Палана в 1983 г. имела следующий возрастной состав (первая цифра – продолжительность пресноводного периода жизни, вторая – морского): 1.3 – 0,7 %, 2.2 – 4,3 %, 2.3 – 92,6 %, 2.4 – 1,4 %, 3.3 – 1,0 %. Дальнейшее накопление материала показало, что возрастной состав нерки этой реки более разнообразен – в настоящее время уже встречено 9 возрастных групп. В большинстве случаев нерка р. Палана имеет возраст производителей 2.3. Исключение составлял только 1996 г., когда преобладали производители возраста 2.2 – 50,0 % (Бугаев и др., 2002b).

Ранее предполагали (Бугаев и др., 2002b), что отмеченные в 1996 г. особи возраста 2.2 в основном могли быть особями возраста 2.3, но без третьего морского годового кольца, по каким-то причинам незаложившегося.

В пользу этого свидетельствовали большие годовые приросты в «плюсе» в год анадромной миграции и сходные размеры рыб возраста 2.2 и 2.3 в 1996 г. (Бугаев и др., 2002b). Подобное мы наблюдали и в 2002 г. – 40,8 % (табл. 68).

Таблица 68. *Возрастной состав нерки р. Палана из промысловых уловов в 1994–2008 гг., %*

Годы	1.2	1.3	1.4	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	3.4	Число рыб
1994	0,7	18,4	–	10,9	54,8	2,0	1,0	12,2	–	294
1995	1,0	5,1	–	11,2	82,7	–	–	–	–	98
1996	–	9,7	–	50,0	40,3	–	–	–	–	72
1997	–	3,1	0,4	2,4	85,5	1,0	–	7,2	0,4	290
1998	8,4	9,4	0,7	26,2	50,7	1,0	1,8	1,8	–	286
1999	–	20,1	–	7,7	69,4	–	–	2,8	–	284
2000	–	9,4	–	–	86,4	1,1	–	3,1	–	287
2001	–	1,8	–	9,7	82,1	3,6	2,1	0,7	–	279
2002	–	2,4	1,4	40,8	38,1	5,4	5,1	6,8	–	294
2003	–	2,4	–	8,6	82,1	0,7	–	5,5	0,7	291
2004	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2005	1,7	5,1	0,3	22,4	64,3	3,1	1,1	2,0	–	353
2006	0,3	12,3	1,2	20,0	49,4	4,2	6,9	5,7	–	334
2007	0,3	13,1	0,3	1,7	74,7	5,5	–	4,4	–	344
2008	–	25,1	–	8,1	62,7	1,5	–	2,6	–	343
1994–1999	1,7	11,0	0,2	18,1	63,9	0,6	0,4	4,0	0,1	–
2000–2008	0,3	8,9	0,4	13,9	67,5	3,1	1,9	3,9	0,1	–

Примечание. Первая цифра – продолжительность пресноводного периода жизни, вторая – продолжительность морского периода.

Как видно из табл. 68, у нерки р. Палана в 2002 г. вместо традиционного доминирующего возраста 2.3 несколько преобладали особи возраста 2.2. Причем, в 2002 г. размерно-массовые показатели рыб возраста 2.2 были даже несколько выше, чем возраста 2.3 (табл. 68–70), что заставляет сразу же задуматься о правильности определения возраста именно в этом году.

Между годами нереста рыб с высокой встречаемостью особей в возрасте 2.2 (1996 и 2002 гг.) прошло 7 лет, что соответствует основному возврату созревания рыб в возрасте 2.3. Если еще через 7 лет, в 2008 г., вновь был бы отмечен возврат рыб с преобладанием половозрелых особей в возрасте 2.2, то имелись бы уже основания предполагать наличие одного поколения в популяции нерки р. Палана, в котором у рыб возраста 2.3 по какой-то причине на чешуе не образуется последнее годовое кольцо и возраст таких рыб формально определяют, как имеющих возраст 2.2. Но возрастной состав нерки р. Палана в 2008 г. оказался типичен (табл. 68), и все наши предположения (Антонов и др., 2007b) не получили подтверждения.

Вопрос о том, являются ли все рыбы, определенные нами в 1996 и 2007 гг. как имеющие возраст 2.2 (табл. 68), на самом деле особями возраста 2.2 (а не частично – 2.3), пока остается открытым.

В 2000–2008 гг. средний возрастной состав у нерки р. Палана принципиально не изменился в сравнении с таковым в 1994–1999 гг. (табл. 68).

Таблицы 69–70 характеризует средние размеры и массу тела самцов и самок нерки р. Палана по возрастным группам. Как можно видеть, в 2000–2008 гг., по сравнению с 1994–1999 гг., произошло некоторое снижение длины и массы тела самок и самцов (табл. 69–70). Таким образом, это снижение биологических показателей совпадает с увеличением численности нерки р. Озерная, наблюдающимся в 2000–2010 гг. Но является ли это снижение размерно-массовых характеристик нерки р. Палана следствием увеличения численности нерки р. Озерная, пока остается дискуссионным.

В общем виде плодовитость у нерки зависит от размеров самок: чем самки крупнее, тем плодовитость больше (Бугаев, 1995a). Ежегодные данные о плодовитости нерки р. Палана за 1994–1999 гг. уже опубликованы ранее (Бугаев и др., 2002b).

Привлекая материалы за 2000–2008 гг., можно отметить, что в эти годы в целом произошло некоторое снижение плодовитости самок нерки р. Палана по сравнению с периодом 1994–1999 гг. (табл. 71). Последнее, вероятно, явилось следствием некоторого снижения размерно-массовых характеристик особей нерки (в том числе и самок) р. Палана в 2000–2008 гг., по сравнению с предыдущим периодом (табл. 69–70).

По результатам авиаучетов А. Г. Остроумова 1957–1990 гг. рыбы ранней сезонной расы на нерестилищах нерки р. Палана составляют в среднем 0,6 %, поздней – 99,4 % (Бугаев, 1995a).

По многолетним данным нерест ранней нерки в оз. Паланское начинается в первой половине июля, а заканчивается в начале августа при массовом нересте во второй половине июля. Нерест поздней формы нерки начинается в начале третьей декады июля, а заканчиваться может в середине–конце октября при массовом нересте с начала августа и до начала сентября (Бугаев, 1995a).

Данными о сезонном межгодовом росте молоди нерки в оз. Паланское мы не располагаем. В 1995 г. было организовано исследование качественных показателей смолтов нерки в истоке реки в период миграции из озера.

Результаты 5 лет наблюдений показали, что скат смолтов нерки из оз. Паланское начинается в конце июня и продолжается до конца июля (Бугаев и др., 2002b).

По наблюденным данным у смолтов нерки, мигрирующих из оз. Паланское, сезонный рост и закладка годовых колец происходит в начале июля. Так, в 1995 г. 29 июня краевая зона чешуи смолтов возраста 2+ имела средние характеристики прироста в «плюсе» -0,66 (пределы: -1–0), 7 июля – -0,04 (-1–1), 8 июля – 0,00 (-1–1), 9 июля – 0,43 (0–1) склерита. Напомним, что при статистической обработке у молоди нерки отсутствие годового кольца оценивается как «-1»; годовое кольцо только заложилось и прироста нет – как «0»; 1, 2, 3 и т. д. – число склеритов в «плюсе» после годового кольца (Бугаев, 1995a).

Молодь нерки из оз. Паланское мигрирует в море в возрасте 1–4 года. Основная часть смолтов скатывается в возрасте 2 года (табл. 72). Смолты возраста 4+, вероятно, встречаются как исключение. Об этом свидетельствует и возрастной состав половозрелых рыб (табл. 68).

Таблица 69. *Средняя длина тела нерки р. Палана по возрастным группам из промысловых уловов в 1994–2008 гг., см*

Годы	1.2	1.3	1.4	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	3.4	Все возраста
Самцы										
1994	55,00	62,52	–	58,22	63,05	66,00	57,50	64,33	–	62,33
1995	–	–	–	54,50	61,80	–	–	–	–	60,35
1996	–	71,80	–	67,41	68,83	–	–	–	–	68,58
1997	–	–	–	58,00	66,85	–	–	66,19	–	66,63
1998	60,75	65,59	–	62,60	62,66	64,83	–	63,00	–	62,93
1999	–	66,40	–	65,00	67,13	–	–	67,58	–	66,90
2000	–	64,50	–	–	64,77	62,50	–	66,25	–	64,77
2001	–	58,75	–	54,73	61,46	63,10	55,33	–	–	60,45
2002	–	59,75	62,50	64,11	62,79	63,94	63,00	64,56	–	63,42
2003	–	63,00	–	57,71	71,50	73,00	–	63,25	–	70,11
2004	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2005	56,50	62,83	–	56,28	63,63	65,30	57,00	63,40	–	61,27
2006	54,50	63,58	64,00	56,40	62,79	64,00	56,44	61,59	–	60,80
2007	–	63,23	61,0	59,8	64,33	64,08	–	63,69	–	63,97
2008	–	64,00	–	57,81	63,44	63,50	–	62,50	–	62,94
1994–1999	57,87	66,58	–	60,95	65,05	65,41	57,50	65,27	–	64,62
2000–2008	55,50	62,45	62,5	58,12	64,34	64,93	57,94	63,61	–	63,47
Самки										
1994	53,00	59,03	–	54,71	59,23	60,40	51,00	59,71	–	58,81
1995	53,00	59,20	–	55,14	59,22	–	–	–	–	58,77
1996	–	64,00	–	63,08	63,46	–	–	–	–	63,29
1997	–	61,33	66,00	53,90	62,01	60,83	–	60,62	63,00	61,66
1998	58,94	58,44	57,50	58,98	58,80	–	58,80	57,25	–	57,78
1999	–	59,11	–	61,15	59,58	–	–	59,00	–	59,61
2000	–	60,89	–	–	60,18	63,00	–	61,80	–	60,32
2001	–	57,00	–	52,17	57,77	58,60	55,17	58,00	–	57,32
2002	–	59,90	59,33	60,11	59,50	60,86	59,00	59,42	–	59,81
2003	–	63,33	–	57,80	61,69	–	–	60,86	63,50	61,26
2004	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2005	58,50	59,83	58,00	54,12	60,25	60,40	–	60,25	–	59,17
2006	–	59,87	62,25	54,46	60,05	60,38	54,43	60,60	–	58,78
2007	53,50	59,90	–	52,00	60,82	60,58	–	60,21	–	60,58
2008	–	60,09	–	55,21	60,17	61,00	–	61,50	–	59,90
1994–1999	54,98	60,19	61,75	57,83	60,38	60,61	54,90	59,15	63,00	59,99
2000–2008	56,00	60,10	59,86	55,12	60,05	60,69	56,20	60,33	63,50	59,64

Таблица 70. *Средняя масса тела нерки р. Палана по возрастным группам из промысловых уловов в 1994–2008 гг., кг*

Годы	1.2	1.3	1.4	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	3.4	Все возраста
Самцы										
1994	2,50	3,47	–	2,86	3,46	4,25	2,50	3,73	–	3,39
1995	–	–	–	2,13	3,11	–	–	–	–	2,91
1996	–	3,86	–	3,10	3,13	–	–	–	–	3,21
1997	–	–	–	2,00	3,34	–	–	3,26	–	3,31
1998	2,44	3,10	–	2,66	2,85	2,93	–	2,70	–	2,79
1999	–	3,30	–	3,00	3,35	–	–	3,53	–	3,33
2000	–	3,06	–	–	3,12	2,70	–	3,15	–	3,11
2001	–	2,55	–	2,13	2,90	3,20	2,24	–	–	2,79

Табл. 70 (окончание)

Годы	1.2	1.3	1.4	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	3.4	Все возраста
2002	–	2,60	3,10	3,02	2,82	2,99	2,78	3,01	–	2,91
2003	–	2,80	–	2,40	3,37	4,45	–	2,95	–	3,29
2004	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2005	2,17	3,05	–	2,12	3,06	3,33	2,18	2,30	–	2,76
2006	2,00	3,03	2,99	2,10	2,92	3,11	2,10	2,75	–	2,66
2007	–	2,97	2,49	2,59	3,07	3,01	–	3,00	–	3,03
2008	–	3,21	–	2,27	3,07	3,06	–	2,81	–	3,01
1984–1999	2,47	3,43	–	2,63	3,21	3,59	2,50	3,31	–	3,16
2000–2008	2,09	2,91	2,86	2,38	3,04	3,23	2,33	2,85	–	2,95
Самки										
1994	2,00	2,85	–	2,35	2,91	3,10	2,00	2,95	–	2,85
1995	1,90	2,71	–	1,99	2,69	–	–	–	–	2,62
1996	–	2,35	–	2,47	2,79	–	–	–	–	2,59
1997	–	2,41	3,00	1,74	2,55	2,27	–	2,44	2,60	2,51
1998	2,14	2,21	1,95	2,19	2,25	–	2,16	2,17	–	2,22
1999	–	2,26	–	2,67	2,46	–	–	2,35	–	2,43
2000	–	2,59	–	–	2,46	2,80	–	2,76	–	2,48
2001	–	2,31	–	1,73	2,39	2,51	1,83	2,27	–	2,34
2002	–	2,22	2,60	2,44	2,36	2,68	2,26	2,33	2,80	2,41
2003	–	2,90	–	2,18	2,69	–	–	2,60	–	2,64
2004	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2005	2,34	2,51	2,15	1,87	2,55	2,70	–	2,49	–	2,43
2006	–	2,53	2,82	1,91	2,48	2,52	1,86	2,53	–	2,36
2007	1,96	2,50	–	1,55	2,59	2,58	–	2,54	–	2,57
2008	–	2,57	–	1,96	2,56	2,35	–	2,78	–	2,53
1994–1999	2,01	2,46	2,47	2,23	2,61	2,69	2,08	2,48	2,60	2,54
2000–2008	2,15	2,52	2,52	1,95	2,51	2,59	1,98	2,54	2,80	2,47

Таблица 71. *Абсолютная плодовитость самок нерки р. Палана по возрастным группам из промысловых уловов в 1994–2008 гг., шт. икринок*

Годы	1.2	1.3	1.4	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	3.4	Все возраста
1994	3175	3728	–	3087	3658	4396	3350	3329	–	3594
1995	–	3557	–	3762	3587	–	–	–	–	3596
1996	–	3057	–	3325	3210	–	–	–	–	3264
1997	–	3844	3341	3385	3521	3600	–	3453	3621	3530
1998	3337	3143	3152	3484	3399	–	3518	4457	–	3416
1999	–	3149	–	3462	3382	–	–	4095	–	3346
2000	–	3506	–	–	3553	4190	–	3598	–	3558
2001	–	4764	–	2672	3998	4487	2873	5418	–	3926
2002	–	3872	–	3339	3439	3396	3044	2713	–	3331
2003	–	3378	–	2704	3626	–	–	3636	3756	3526
2004	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2005	2958	3163	3191	2897	3044	3195	–	2718	–	3027
2006	–	2942	3251	2396	2799	2885	2630	2818	–	2758
2007	3295	2983	–	2679	3051	3166	–	2906	–	3040
2008	–	3072	–	2774	2994	3388	–	3368	–	3020
1994–1999	3256	3413	3247	3417	3459	3998	3434	3833	3621	3458
2000–2008	3460	3221	2780	3313	3530	2849	3397	3756	3273	3460

Таблица 72. *Возрастная структура смолтов нерки (самцы + самки), мигрировавших из оз. Паланское в 1995–2002 гг., %*

Годы ската	Возраст				Число рыб
	1+	2+	3+	4+	
1995	10,2	88,6	1,5	–	128
1996	11,1	88,9	–	–	27
1997	–	–	–	–	–
1998	8,5	86,4	5,1	–	59
1999	9,9	79,0	11,1	–	91
2000	3,8	79,2	15,1	1,9	53
2001	21,4	73,5	5,1	–	196
2002	–	94,7	5,3	–	19
1995–2002	9,3	84,3	6,2	0,2	–

В табл. 73 приведены сравнительные данные о длине и массе тела смолтов нерки, мигрировавших из оз. Паланское в 1995–2002 гг. Короткий ряд наблюдений за кормовой базой нерки в бассейне оз. Паланское не позволяет пока провести исследования влияния численности зоопланктона на рост молоди.

Как показал проведенный анализ биологических показателей смолтов и производителей нерки, стадо нерки р. Палана относится к популяциям этого вида с достаточно изменчивыми показателями в межгодовом аспекте, вероятно, адекватно реагирующими на изменения внешней среды. Но влияют ли размеры смолтов этого стада на численность последующих возвратов, предстоит выяснить будущим исследователям.

Таблица 73. *Длина (мм) и масса (г) тела смолтов нерки (самцы + самки), мигрировавших из оз. Паланское в 1995–2002 гг.*

Годы ската	Возраст – 1+		Возраст – 2+		Возраст – 3+		Возраст – 4+	
	Длина	Масса	Длина	Масса	Длина	Масса	Длина	Масса
1995	57,15	1,74	89,35	6,67	93,50	7,80	–	–
1996	52,67	1,73	82,50	5,84	–	–	–	–
1997	–	–	–	–	–	–	–	–
1998	60,8	1,85	77,22	4,09	86,33	5,68	–	–
1999	67,63	3,14	87,89	6,62	92,89	7,64	–	–
2000	61,5	2,22	92,55	7,87	103,25	11,19	134,00	26,37
2001	71,31	3,48	83,85	5,70	93,00	7,55	–	–
2002	–	–	84,33	5,73	116,00	18,40	–	–
1995–2002	61,84	2,36	85,38	6,07	97,50	9,71	134,00	26,37

В настоящее время исследования нерки р. Палана продолжены Е. Г. Погодаевым (Погодаев и др., 2009) и они не входят в область нашей компетенции.

7.3. Нерка р. Большая

Река Большая – вторая по протяженности (после р. Камчатка) река Камчатского полуострова, где наряду с другими видами тихоокеанских лососей воспроизводится и нерка. Координаты устья р. Большая – 52°40' N и 156°10' E.

Стадо нерки р. Большая относится к второстепенным в связи с отсутствием в бассейне реки достаточно крупных и глубоких озер, наиболее пригодных для воспроизводства нерки. Ежегодная величина уловов нерки этой реки, по приближенным оценкам, колеблется от десятков до нескольких сотен тонн (Бугаев, 1995a; Бугаев и др., 2002c; Антонов и др., 2007b; Антонов, 2011; и др.).

Наиболее крупный водоем бассейна р. Большая – оз. Начикинское. По уточненным данным (Николаев, Николаева, 1991), оз. Начикинское имеет следующие характеристики: площадь – 7,14 км²; объем – 0,111 км³; глубина максимальная – 36,5 м; глубина средняя – 15,6 м; площадь водосбора – 202,0 км²; показатель условного водообмена – 2,7; число лет полной смены воды водосбором – 0,4; площадь литорали (0–5 м) – 27,6 %; площадь профундали (более 5 м) – 72,4 %; средняя прозрачность в летний период по диску Секки – 4,1 м; высота водоема над ур. м. – 346 м.

Впервые общая картина воспроизводства лососей р. Большая, в том числе и нерки, приведены в работе Е. М. Крохина и Ф. В. Крогиус (1937b), показавшими, что воспроизводство нерки в бассейне р. Большая осуществляется как в оз. Начикинское, так и в протоках и притоках р. Большая. В дальнейшем изучение нерки этой реки продолжил Р. С. Семко (1954), который исследовал динамику численности, биологические показатели производителей и сезонный рост молоди нерки в кл. Карымайский, расположенном в нижней части бассейна реки.

В 1970–1980-х гг. исследование динамики численности и биологических показателей нерки р. Большая проводила Т. В. Егорова (архив КамчатНИРО), но никаких публикаций в открытой печати по этому вопросу она не сделала. К сожалению, чешуйные материалы за этот период не сохранились, что не позволяет использовать архивные материалы для сравнения биологических характеристик рыб по отдельным возрастным группам.

В последнее время интерес к изучению биологии и динамики численности нерки р. Большая заметно возрос (Бугаев, 1995a; Бугаев, и др., 2001b, 2002c), что совпадает со значительным увеличением интенсивности использования запасов всех видов лососей на Камчатке, наблюдающееся в последнее десятилетие.

Исследователи – Бугаев и др. (2001b, 2002c) на основании представлений о популяционной структуре у нерки (Бугаев, 1983, 1995a) считают, что в р. Большая – в бассейне оз. Начикинское воспроизводится озерное локальное стадо 2-го порядка (стадо «БН»), а в притоках и протоках реки – речные локальные стада нерки, образующие группировку стад 2-го порядка (группировка «БР»). Стадо 2-го порядка «БН» и группировка стад 2-го порядка «БР» состоят из ранней и поздней сезонных рас нерки, которые рассматривают как структурные компоненты локальных стад 2-го порядка.

Данных о том, что молодь нерки группировки «БР» из притоков р. Большая мигрирует на нагул в оз. Начикинское, не отмечено, что, вероятно, связано как со значительной протяженностью р. Плотникова, вытекающей из озера, так и достаточно большими скоростями течения воды в ней.

Помимо оз. Начикинское, в бассейне р. Большая расположено довольно крупное оз. Толмачева, в котором (из-за водопадов в р. Толмачева) нерка и другие представители ихтиофауны отсутствовали вообще. В 1985 г. в оз. Толмачева провели интродукцию 80 производителей кокани (жилой формы нерки) из оз. Кроноцкое, а в 1988 г. – выпустили еще 800 сеголетков кокани из того же водоема. В середине 1990-х гг. кокани оз. Толмачева стала иметь местное промысловое значение. В 1997 г. на р. Толмачева заканчивалось строительство ГЭС и в этом же году началось заполнение Толмачевского водохранилища; дальнейшее воспроизводство кокани стало осуществляться в нем (Куренков, 1999, 2000; Базаркина, 2008; Маркевич, 2008c-d; Погодаев и др., 2010; см. гл. 8 «Жилые формы азиатской нерки»).

Нерестовый ход нерки р. Большая длится с первых чисел мая и заканчивается в конце августа. Но в промысловых количествах нерка р. Большая встречается с конца мая и до середины августа, о чем свидетельствуют ежегодные биостатистические материалы, собираемые сотрудниками Севвострыбвода и КамчатНИРО.

В конце июня – начале июля в нижнем течении р. Большая ежегодно отмечается явно выраженное снижение (в некоторые годы даже полное отсутствие в течение нескольких дней) уловов нерки, что связано с реальным раздельным ходом ранней и поздней сезонных рас этого вида.

В. Ф. Бугаев (1995a) по срокам вылова производит разделение нерки р. Большая на нерку раннего хода (май–июнь) и позднего хода (июль–август). Нерка раннего хода состоит только из рыб ранней сезонной расы, а позднего хода – практически полностью из рыб поздней сезонной расы (в исследуемых выборках, максимально, до 5–10 % случаев могут присутствовать и особи ранней нерки).

Таблица 74. *Возрастной состав* ***ранней нерки*** *р. Большая в 1986–2000 гг. (из промысловых уловов в низовьях реки), %*

Годы	0.2	0.3	0.4	0.5	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	3.2	3.3	3.4	Число рыб
1986	–	4,3	–	–	–	7,4	74,3	5,3	–	–	0,9	6,2	1,8	–	–	–	–	229
1987	–	0,4	–	–	–	6,2	58,0	11,0	–	–	0,4	23,5	0,4	–	–	–	–	226
1988	–	–	–	–	–	–			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1989	–	23,7	0,6	–	–	–	53,7	15,2	–	–	–	3,5	1,5	–	–	–	–	345
1990	–	–	1,9	–	–	1,9	27,8	25,9	–	–	–	31,5	11,1	–	–	–	–	54
1991	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1992	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1993	–	3,0	–	–	–	1,0	69,4	12,2	–	–	–	12,2	2,0	–	–	–	–	98
1994	–	8,1	–	–	–	–	50,0	6,2	–	–	0,7	29,5	5,4	–	–	–	–	146
1995	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1996	–	–	–	–	–	3,2	35,5	9,7	–	–	6,5	41,9	3,2	–	–	–	–	31
1997	–	1,0	–	–	–	1,0	31,7	3,9	–	–	2,9	53,9	4,8	–	–	1,0	–	104
1998	–	11,2	0,9	–	2,8	0,9	35,5	19,7	–	–	–	24,4	4,6	–	–	–	–	107
1999	–	–	5,8	–	–	9,3	26,8	17,5	–	–	–	31,3	8,1	–	–	1,2	–	86
2000	–	–	1,4	–	–	21,7	56,6	1,4	–	–	–	18,9	–	–	–	–	–	143
2001*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2002*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2003*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2004*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2005*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2006*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1986–1999	–	5,1	0,9	–	0,3	3,1	46,3	12,8	–	–	1,1	25,8	4,4	–	–	0,2	–	

Примечание. * – В связи с запретом на промышленный лов чавычи и ранней нерки в 2001–2006 гг. сбор биологической статистики по этой форме нерки р. Большая не производили.

В целом, на нерестилищах нерки р. Большая несколько преобладают рыбы ранней сезонной расы (55 %), хотя в 1930–1940-е гг. основу (до 70–75 %) составляла поздняя нерка (Бугаев, 1995a). В период 2000–2006 гг. средняя доля рыб ранней сезонной расы на нерестилищах была близкой к средней многолетней – 53 %, поздней – 47 %. К сожалению, в многолетнем аспекте реальную оценку численности подходов ранней и поздней сезонных рас нерки к устью р. Большая из-за отсутствия необходимой статистики вылова провести достоверно невозможно.

Всего у нерки р. Большая отмечено 18 возрастных групп (табл. 74–75). Половозрелые особи нерки р. Большая в основном имеют возраст 1.3, реже встречаются 2.3 (Семко, 1954; Бугаев, 1995a). Причем, в данных Р. С. Семко (1954) за 1935–1947 гг. не указано, к какой сезонной расе (ранней или поздней) относятся его материалы, а В. Ф. Бугаев (1995a) на объединенных материалах за 1957–1971 гг. определил возраст только у ранней нерки.

Как показали последующие исследования (Бугаев и др., 2002c), у нерки р. Большая (объединенные данные по самцам и самкам), как ранней, так и поздней сезонных рас, в среднем преобладают особи возраста 1.3, но если у ранней нерки они в 1986–1999 гг. составляли 46,3 %, то у поздней – 68,4 %. У ранней расы нерки р. Большая особи возраста 2.3 составляют 25,8 %, а у поздней – только 6,0 %. Следует отметить, что среди рыб ранней сезонной расы в некоторые годы особи возраста 2.3 по численности преобладают над рыбами возраста 1.3 (Бугаев и др., 2002c).

По оценке (Бугаев и др., 2001b), доля нерки от искусственного воспроизводства в р. Большая в промысловых уловах была незначительна и не превышала 3–4 %, но в последующие годы она несколько возросла и составляет

5–6 %. По структуре чешуи большинство половозрелых рыб от искусственного воспроизводства, в свое время скатившихся сеголетками, если не знать их историю, выглядят, как скатившиеся годовиками (в центральной части чешуи таких рыб – «пресноводной зоне» формируется дополнительная зона сближенных склеритов).

Таблица 75. *Возрастной состав* ***поздней нерки*** *р. Большая в 1986–2006 гг. (из промысловых уловов в низовьях реки), %*

Годы	0.2	0.3	0.4	0.5	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	3.2	3.3	3.4	Число рыб
1986	–	0,5	–	–	–	2,7	87,3	4,3	–	–	0,5	3,2	0,5	–	–	0,5	–	188
1987	–	2,0	0,6	–	–	5,4	74,8	7,1	–	0,3	0,3	9,4	–	–	–	–	–	310
1988	–	1,1	1,1	–	–	–	74,1	16,8	–	–	–	5,7	1,1	–	–	–	–	89
1989	–	10,6	1,5	–	–	1,5	71,2	6,0	–	–	–	9,1	–	–	–	–	–	66
1990	–	4,5	–	–	–	1,0	66,6	15,5	0,5	–	1,0	8,5	1,5	0,5	–	0,5	–	200
1991	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1992	–	2,1	–	–	–	4,2	83,9	6,3	–	–	–	3,5	–	–	–	–	–	143
1993	0,8	9,0	1,6	0,8	–	0,8	70,8	4,9	–	–	–	11,4	–	–	–	–	–	123
1994	–	5,3	–	–	–		89,4	5,4	–	–	–		–	–	–	–	–	94
1995	–	7,0	4,2	–	–	7,0	63,9	11,1	1,4	–	1,4	4,2	–	–	–	–	–	72
1996	–	22,9	–	–	–	1,6	58,7	3,3	–	–	–	13,6		–	–	–	–	244
1997	0,8	9,3	3,7	–	0,4	8,5	48,6	15,9	–	–	3,3	8,9	0,4	–	–	–	0,4	270
1998	10,3	8,9	1,5	–	0,7	12,6	61,8	0,7	–	–	2,2	0,7	–	–	–	–	–	136
1999	4,8	22,6	4,1	–	1,0	21,1	40,3	4,5	–	–	1,3	0,3	–	–	–	–	–	291
2000	–	26,4	–	–	–	9,8	60,8	1,0	–	–	1,0	1,0	–	–	–	–	–	102
2001	–	5,4	3,4	–	–	3,0	60,6	20,7	–	–	5,9	0,5	0,5	–	–	–	–	203
2002	0,9	12,5	1,7	0,3	0,3	9,5	55,9	5,5	–	–	0,6	11,6	0,6	–	–	–	0,3	345*
2003	–	7,0	0,8	–	–	2,9	81,6	4,9	–	–	1,6	1,2	–	–	–	–	–	245
2004	1,2	24,1	11,3	–	2,3	5,4	35,0	11,7	–	–	0,8	7,8	–	–	0,4	–	–	257
2005	4,4	33,9	3,1	–	–	8,5	47,5	1,3	–	–	–	1,3	–	–	–	–	–	295
2006	0,4	17,2	2,9	–	–	4,9	68,5	5,7	–	–	–	0,4	–	–	–	–	–	244
1986–1999	1,3	8,2	1,4	0,1	0,2	5,1	68,4	7,9	0,1	+	0,8	6,0	0,3	+	0,1	0,1	+	–
2000–2006	1,0	18,1	3,3	0,1	0,4	6,3	58,6	7,1	–	–	1,3	3,4	0,2	–	0,1	–	0,1	–

Примечание. Знак «+» – менее 0,1 %. * – В таблицу в 2002 г. не включена возрастная группа 3.1, составляющая 0,3 % (по многолетним данным, ее доля менее 0,1 %).

Последний факт у нерки Малкинского ЛРЗ отмечали неоднократно (Бугаев и др., 2001b; Kudzina, 2003; Запорожец, Запорожец, 2011). К сожалению, при написании своей монографии исследователи (Запорожец, Запорожец, 2011) почему-то «забыли» сослаться на своих предшественников, вероятно, считая, что, если они не сошлются, то все подумают, что приоритет принадлежит им. В период подготовки книги «Лососевые рыбоводные заводы Дальнего Востока в экосистемах Северной Пацифики» (2011) к публикации, когда еще можно было исправить это «упущение», О. М. Запорожцу было указано на «неточность», и он обещал все исправить, но никаких коррективов не внес.

Начиная с 2001 и по 2009 г. (включительно), из-за ограничений в вылове чавычи и ранней нерки р. Большая и позднего начала промысла в бассейне этой реки, ихтиологи не собирали биостатистику по ранней нерке из промысловых уловов нижнего течения реки (ряд наблюдений прервали – табл. 74). В результате в настоящее время КамчатНИРО располагает материалами за последние годы только по поздней форме (табл. 75).

Вообще, в собираемых КамчатНИРО в последние годы многочисленных материалах по нерке р. Большая по журналам измерения рыб разобраться часто бывает невозможно (не хватает информации по местам и орудиям лова), а использование их для анализа довольно рискованно, т. к. почти все они собирались в среднем течении р. Большая и, как правило, селективными орудиями лова (жаберными сетями).

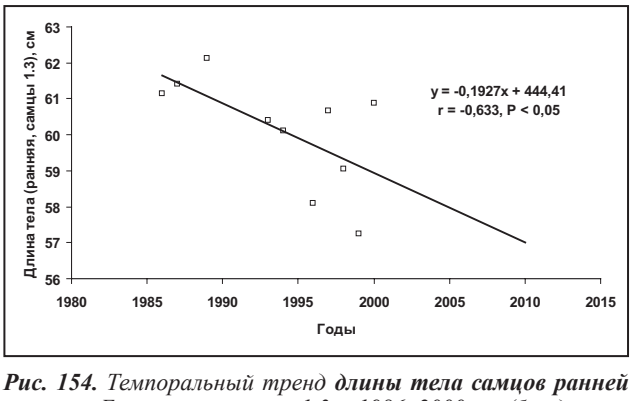


Рис. 154. *Темпоральный тренд* ***длины тела самцов ранней нерки*** *р. Большая возраста 1.3 в 1986–2000 гг. (без данных за 1990 г.)*

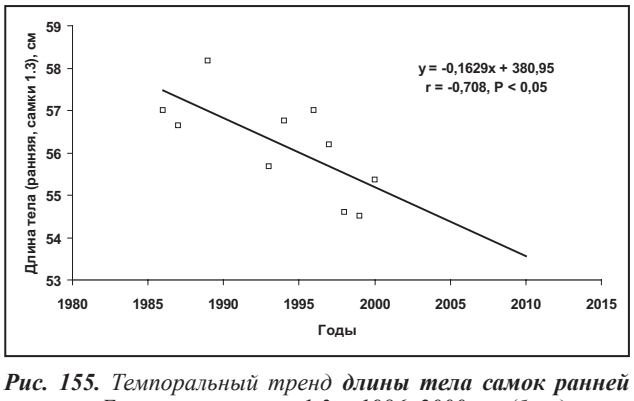


Рис. 155. *Темпоральный тренд* ***длины тела самок ранней нерки*** *р. Большая возраста 1.3 в 1986–2000 гг. (без данных за 1990 г.)*

Таблица 76. *Длина тела самцов и самок* ***ранней нерки*** *р. Большая наиболее многочисленных возрастных групп в 1986–2000 гг. (из промысловых уловов в низовьях реки), см*

Год	0.3		1.2		1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1986	63,00	57,11	45,88	–	61,15	57,01	66,00	59,75	45,00	–	61,29	58,14	65,50	57,50	58,54	57,25
1987	–	56,00	46,79	–	61,41	56,64	65,00	60,23	46,00	–	62,58	56,59	69,00	–	60,00	57,15
1988	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1989	62,97	57,71	–	–	62,13	58,16	64,71	61,13	–	–	61,75	57,75	63,50	62,33	62,61	58,71
1990	–	–	43,00	–	52,00	54,15	65,94	58,50	–	–	59,87	55,22	62,00	59,00	60,83	59,91
1991	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1992	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1993	52,00	58,00	44,00	–	60,40	55,67	64,50	58,10	–	–	62,20	56,57	63,00	60,00	60,29	56,41
1994	58,83	55,33	–	–	60,10	56,75	65,00	59,86	47,00	–	61,36	56,86	66,50	60,25	60,57	57,14
1995	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1996	–	–	47,00	–	58,10	57,00	64,00	58,50	45,00	–	60,25	56,80	63,00	–	57,69	57,25
1997	51,00	–	48,00	–	60,67	56,20	65,50	–	45,67	–	62,29	56,59	64,00	–	60,89	55,59
1998	59,37	55,25	44,00	–	59,05	54,59	61,20	56,50	–	–	60,54	56,15	61,5	58,00	58,25	55,75
1999	–	–	46,69	–	57,24	54,50	64,63	56,73	–	–	60,11	55,06	61,00	58,30	57,66	56,38
2000	–	–	45,53	47,00	60,88	55,35	66,00	57,00	–	–	60,86	55,00	–	–	55,77	55,15
2001*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2002*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2003*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2004*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2005*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2006*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1986–1999	57,86	56,57	45,67	–	59,23	56,07	64,65	58,81	45,73	–	61,22	56,57	63,90	57,55	59,73	56,75

Примечание. * – В связи с запретом на промышленный лов чавычи и ранней нерки в 2001–2006 гг. сбор биологической статистики по этой форме нерки р. Большая не производили.

Таблица 77. *Длина тела самцов и самок* ***поздней нерки*** *р. Большая наиболее многочисленных возрастных групп в 1986–2006 гг. (из промысловых уловов в низовьях реки), см*

Годы	0.3		1.2		1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1986	76,00	–	50,80	–	69,63	64,49	71,50	66,83	57,00	–	69,33	64,33	72,00	–	68,54	64,63
1987	68,00	62,67	50,40	50,00	66,20	63,64	69,50	65,44	–	55,00	65,65	61,50	–	–	64,49	63,65
1988	–	64,00	–	–	66,26	63,09	70,20	64,60	–	–	58,00	61,50	–	67,00	66,59	63,33
1989	65,00	64,17	56,00	–	67,74	62,21	69,00	63,33	–	–	60,00	63,80	–	–	67,14	62,81
1990	68,40	66,25	55,00	56,00	68,05	63,55	70,22	66,68	58,00	–	67,71	61,70	73,00	65,00	67,95	63,87
1991	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1992	56,00	62,50	53,00	56,33	65,65	62,43	67,33	64,00	–	–	–	61,80	–	–	64,97	62,28
1993	65,67	62,00	50,00	–	66,91	62,57	72,00	62,00	–	–	65,00	60,43	–	–	66,00	62,27
1994	68,50	61,67	–	–	66,86	62,12	67,75	66,00	–	–	–	–	–	–	66,98	62,19
1995	65,50	62,33	53,00	57,00	67,68	62,44	74,00	64,14	–	55,00	–	62,00	–	–	65,78	62,67
1996	68,50	63,97	54,00	58,00	67,36	63,18	66,00	64,67	–	–	66,87	63,71	–	–	67,13	63,47
1997	65,30	61,00	51,82	53,83	65,55	61,77	67,40	63,48	52,00	51,86	65,78	61,87	–	69,00	63,70	61,29

1998	64,50	60,90	53,10	55,29	66,50	60,24	–	60,00	58,00	56,50	–	60,00	–	–	59,77	57,76
1999	63,13	60,55	50,85	54,43	65,08	59,45	68,00	63,11	48,67	56,00	67,00	–	–	–	57,19	60,46
2000	63,36	59,13	55,00	53,00	64,11	59,40	–	57,00	56,00	–	60,00	–	–	–	61,95	58,98
2001	62,50	57,67	48,20	50,00	62,97	58,53	64,18	60,84	51,57	51,75	57,00	–	62,00	–	61,60	58,74
2002	63,80	58,13	51,90	52,31	63,35	58,92	68,67	61,85	54,00	53,00	62,71	57,62	–	59,50	61,44	58,44
2003	63,17	60,45	54,33	53,75	63,76	59,19	–	61,08	56,00	53,00	62,50	58,00	–	–	63,13	59,25
2004	63,52	60,92	51,00	53,29	63,13	60,28	65,60	63,84	54,00	54,00	65,17	61,00	–	–	61,04	61,15
2005	62,71	58,52	48,04	50,00	62,99	58,86	69,00	60,00	–	–	–	58,75	–	–	59,65	58,73
2006	62,60	57,14	49,00	53,00	61,86	57,55	63,50	59,37	–	–	60,00	–	–	–	61,21	57,45
1986–1999	66,21	62,67	52,54	55,11	66,88	62,40	69,41	64,18	54,73	54,87	65,04	62,06	72,50	67,00	65,09	62,51
2000–2006	63,09	58,85	51,07	52,19	63,17	58,96	66,19	60,57	54,27	52,94	61,23	58,84	62,00	59,50	61,43	58,96

Таблица 78. *Масса тела самцов и самок* ***ранней нерки*** *р. Большая наиболее многочисленных возрастных групп в 1986–2000 гг. (из промысловых уловов в низовьях реки), кг*

Годы	0.3		1.2		1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1986	3,00	2,14	1,11	–	2,60	2,14	2,99	2,45	1,09	–	2,55	2,28	3,26	2,20	2,35	2,17
1987	–	1,70	1,36	–	2,55	2,03	3,11	2,39	1,03	–	2,69	1,98	3,52	–	2,47	2,07
1988	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1989	2,85	2,14	–	–	2,70	2,21	3,15	2,58	–	–	2,38	2,21	3,01	2,76	2,78	2,28
1990	–	–	1,00	–	1,82	2,05	1,60	2,64	–	–	2,81	2,09	3,31	2,56	2,97	2,23
1991	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1992	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1993	1,49	2,07	0,91	–	2,49	1,96	2,87	2,20	–	–	2,84	2,02	2,94	2,45	2,50	2,01
1994	2,40	1,78	–	–	2,33	2,00	2,92	2,35	1,04	–	2,54	2,00	3,30	2,32	2,43	2,03
1995	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1996	–	–	1,12	–	2,31	2,08	3,20	2,31	0,97	–	2,59	2,10	3,04	–	2,31	2,15
1997	1,56	–	1,21	–	2,67	2,11	3,48	–	1,10	–	2,79	2,16	2,86	–	2,68	2,08
1998	2,52	2,00	0,93	–	2,45	1,92	2,62	2,11	–	–	2,55	2,02	2,49	1,94	2,37	2,02
1999	–	–	1,26	–	2,34	1,90	3,11	2,17	–	–	2,59	1,98	2,83	2,48	2,37	2,15
2000	–	–	1,09	1,29	2,74	2,02	3,58	2,24	–	–	2,79	2,08	–	–	2,20	2,02
2001*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2002*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2003*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2004*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2005*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2006*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1986–1999	2,30	1,97	1,11	–	2,43	2,04	2,91	2,36	1,05	–	2,63	2,08	3,06	2,26	2,52	2,12

Примечание. * – В связи с запретом на промышленный лов чавычи и ранней нерки в 2001–2006 гг. сбор биологической статистики по этой форме нерки р. Большая не производили.

Таблица 79. *Масса тела самцов и самок* ***поздней нерки*** *р. Большая наиболее многочисленных возрастных групп в 1986–2006 гг. (из промысловых уловов в низовьях реки), кг*

Годы	0.3		1.2		1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1986	5,71	–	1,46	–	3,95	3,14	4,64	3,70	1,85	–	3,67	3,06	3,84	–	3,80	3,17
1987	3,64	2,79	1,41	–	3,46	2,99	4,01	2,72	–	1,82	3,27	2,62	–	–	3,55	2,96
1988	–	2,88	–	–	3,41	2,93	4,21	3,22	–	–	2,36	2,67	–	3,74	3,52	2,98
1989	3,13	3,03	1,87	–	3,64	2,87	3,73	2,94	–	–	2,43	3,11	–	–	3,54	2,93
1990	3,80	2,53	1,85	–	3,91	3,10	4,34	3,51	2,90	–	3,81	2,68	4,81	3,39	3,90	3,12
1991	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1992	2,06	3,01	1,75	–	3,47	2,93	3,88	3,10	–	–	–	2,87	–	–	3,38	2,91
1993	3,35	2,86	1,16	–	3,64	2,97	4,84	2,98	–	–	3,28	2,59	–	–	3,50	2,92
1994	3,85	2,89	–	–	3,60	2,85	3,80	3,45	–	–	–	–	–	–	3,62	2,87
1995	3,18	2,66	1,52	–	3,46	2,75	4,40	2,86	–	1,74	–	2,75	–	–	3,21	2,77
1996	3,79	3,08	1,84	–	3,62	2,98	3,43	3,28	–	–	3,50	3,03	–	–	3,59	3,02
1997	3,43	2,73	1,59	–	3,26	2,80	3,31	3,01	1,25	1,68	3,32	2,81	–	3,94	3,03	2,73
1998	3,38	2,56	1,78	–	3,39	2,51	–	2,76	1,98	1,94	–	2,61	–	–	2,59	2,45
1999	3,16	2,73	1,64	–	3,47	2,74	3,85	3,13	1,37	2,05	4,13	–	–	–	2,47	2,75
2000	3,12	2,58	2,03	1,83	3,20	2,59	–	2,36	2,07	–	2,63	–	–	–	2,92	2,55
2001	3,31	2,83	1,61	2,08	3,53	2,78	3,72	3,10	1,91	1,87	2,74	–	3,22	–	3,35	2,82
2002	3,49	2,73	1,88	1,91	3,37	2,72	4,31	3,18	2,06	1,84	3,20	2,42	–	2,79	3,13	2,67
2003	3,41	2,93	2,35	2,15	3,58	2,82	–	3,12	2,27	2,00	3,30	2,64	–	–	3,48	2,83
2004	3,23	2,79	1,58	1,84	3,18	2,73	3,30	3,22	1,80	1,78	3,27	2,72	–	–	2,92	2,84
2005	3,56	2,87	1,58	1,63	3,61	2,89	4,63	2,94	–	–	–	2,91	–	–	3,15	2,88
2006	3,51	2,73	1,66	2,22	3,48	2,74	3,71	2,93	–	–	2,85	–	–	–	3,37	2,73
1986–1999	3,54	2,81	1,62	1,96	3,56	2,89	4,04	3,13	1,87	1,85	3,31	2,80	4,33	3,69	3,36	2,89
2000–2006	3,38	2,78	1,81	1,95	3,42	2,75	3,93	2,98	2,02	1,87	3,00	2,67	3,22	2,79	3,19	2,76

Таблица 80. *Коэффициенты зрелости самцов и самок* ***ранней нерки*** *р. Большая наиболее многочисленных возрастных групп в 1986–2000 гг. (из промысловых уловов в низовьях реки), %*

Годы	0.3		1.2		1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1986	2,33	6,62	4,97	–	2,87	6,92	2,24	7,22	5,75	–	2,74	6,22	2,46	6,36	3,24	6,87
1987	–	7,64	5,29	–	3,22	7,75	3,30	7,34	5,82	–	2,98	7,52	1,70	–	3,44	7,64
1988	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1989	2,55	7,31	–	–	2,64	7,12	2,61	7,00	–	–	3,25	6,29	1,77	5,05	2,63	7,07
1990	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1991	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1992	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1993	6,71	6,66	3,29	–	2,88	7,11	2,24	7,30	–	–	2,58	7,03	2,04	5,31	2,89	7,09
1994	3,73	8,52	–	–	3,59	7,78	2,58	8,82	4,23	–	3,41	7,96	2,78	7,42	3,50	7,98
1995	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1996	–	–	6,25	–	3,18	4,81	2,94	5,95	4,60	–	3,24	5,23	2,63	–	3,42	5,36
1997	4,75	–	4,47	–	3,02	6,78	3,63	–	5,67	–	2,83	7,09	2,75	8,22	3,12	7,07

1998	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1999	–	–	4,14	–	2,42	6,35	2,88	6,10	–	–	2,35	6,41	1,97	6,39	2,64	6,35
2000	2,79	9,27	4,38	6,38	2,97	8,90	–	8,80	4,92	–	2,42	–	–	–	3,21	8,87
2001*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2002*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2003*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2004*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2005*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2006*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1986–1999	4,01	7,35	4,74	–	2,98	6,83	2,80	7,10	5,21	–	2,92	6,72	2,26	6,46	3,11	6,93

Примечание. * – В связи с запретом на промышленный лов чавычи и ранней нерки в 2001–2006 гг., сбор биологической статистики по этой форме нерки р. Большая не проводили.

Таблица 81. *Коэффициенты зрелости самцов и самок* ***поздней нерки*** *р. Большая наиболее многочисленных возрастных групп в 1986–2006 гг. (из промысловых уловов в низовьях реки), %*

Годы	0.3		1.2		1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1986	6,13	–	6,76	–	2,85	9,60	4,09	7,81	7,57	–	2,99	10,01	1,56	–	3,17	9,50
1987	3,79	10,80	6,29	15,14	3,51	10,15	3,21	9,15	–	10,99	3,56	6,45	–	–	3,82	9,85
1988	–	10,42	–	–	2,98	8,92	2,71	8,78	–	–	3,42	11,02	–	7,89	2,95	9,12
1989	2,55	11,24	4,27	–	3,17	9,59	3,48	8,98	–	–	2,47	8,24	–	–	3,18	9,62
1990	2,55	11,73	4,80	5,49	2,94	8,90	2,84	8,33	4,60	–	2,62	8,25	3,32	8,65	2,94	8,84
1991	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1992	2,91	8,16	5,70	6,58	3,43	9,08	3,00	9,00	–	–	–	8,33	–	–	3,51	8,91
1993	3,20	10,34	5,17		3,03	8,22	3,30	8,08	–	–	2,2–3	6,12	–	–	3,03	8,18
1994	2,75	7,75			3,90	9,23	4,02	9,57	–	–	–	–	–	–	3,86	9,12
1995	6,18	10,06	5,43	9,50	3,55	8,81	3,64	7,76	–	–	–	12,36	–	–	4,02	8,79
1996	3,10	9,16	4,57	8,66	2,95	8,55	2,89	9,48	–	–	2,98	10,11	–	–	3,03	8,94
1997	3,02	10,36	4,51	9,81	3,01	9,73	3,15	10,39	3,84	8,60	2,44	11,21	–	6,40	3,13	10,31
1998	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1999	3,15	9,83	4,99	8,60	3,16	9,41	3,59	9,11	5,30	4,87	2,38	–	–	–	4,14	9,38
2000	2,79	9,27	4,38	6,38	2,97	8,90	–	8,80	4,92	–	2,42	–	–	–	3,21	8,87
2001	3,31	2,83	1,61	2,08	3,53	2,78	3,72	3,10	1,91	1,87	2,74	–	3,22	–	3,35	2,82
2002	3,49	2,73	1,88	1,91	3,37	2,72	4,31	3,18	2,06	1,84	3,20	2,42	–	2,79	3,13	2,67
2003	3,41	2,93	2,35	2,15	3,58	2,82	–	3,12	2,27	2,00	3,30	2,64	–	–	3,48	2,83
2004	3,23	2,79	1,58	1,84	3,18	2,73	3,30	3,22	1,80	1,78	3,27	2,72	–	–	2,92	2,84
2005	3,56	2,87	1,58	1,63	3,61	2,89	4,63	2,94	–	–	–	2,91	–	–	3,15	2,88
2006	3,51	2,73	1,66	2,22	3,48	2,74	3,71	2,93	–	–	2,85	–	–	–	3,37	2,73
1986–1999	3,58	9,99	5,25	9,11	3,21	9,18	3,33	8,87	5,33	7,55	2,79	9,21	2,44	7,65	3,40	9,21
2000–2006	3,38	2,78	1,81	1,95	3,42	2,75	3,93	2,98	2,02	1,87	3,00	2,67	3,22	2,79	3,19	2,76

Примечание. В колонке «Все возраста» приведено среднее значение по всем возрастным группам, отмеченным в табл. 75.

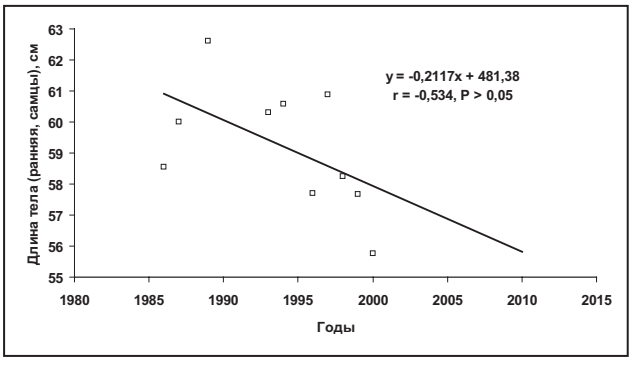


Рис. 156. *Темпоральный тренд* ***длины тела самцов ранней нерки*** *р. Большая всех возрастных групп в 1986–2000 гг. (без данных за 1990 г.)*

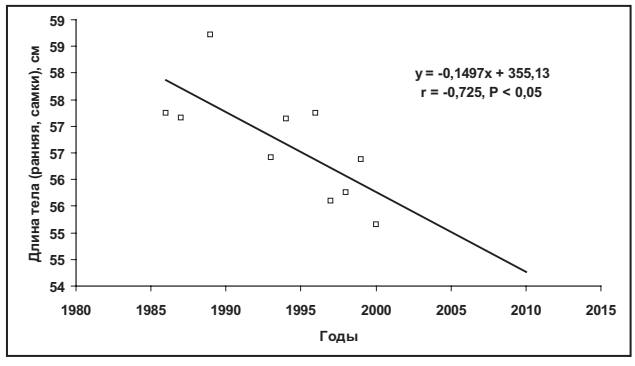


Рис. 157. *Темпоральный тренд* ***длины тела самок ранней нерки*** *р. Большая всех возрастных групп в 1986–2000 гг. (без данных за 1990 г.)*

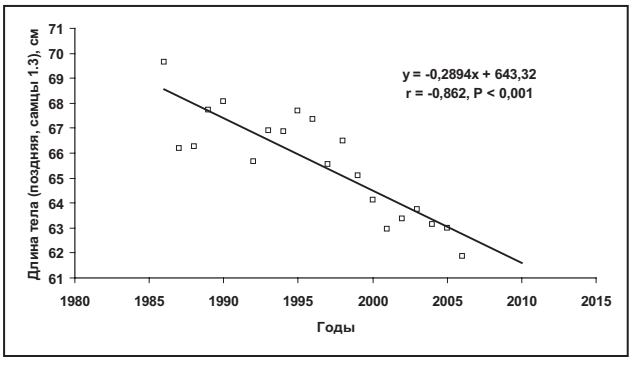


Рис. 158. *Темпоральный тренд* ***длины тела самцов поздней нерки*** *р. Большая возраста 1.3 в 1986–2006 гг. (с данными за 1990 г.)*

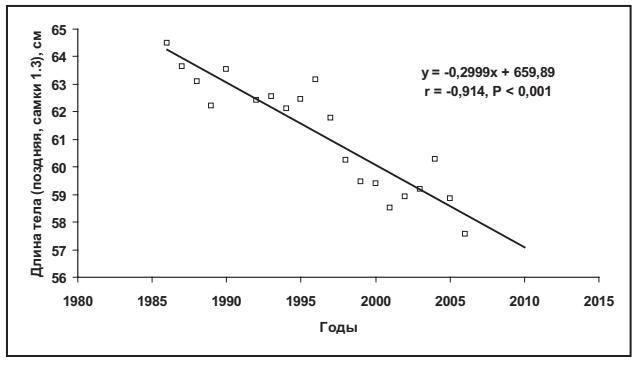


Рис. 159. *Темпоральный тренд* ***длины тела самок поздней нерки*** *р. Большая возраста 1.3 в 1986–2006 гг. (с данными за 1990 г.)*

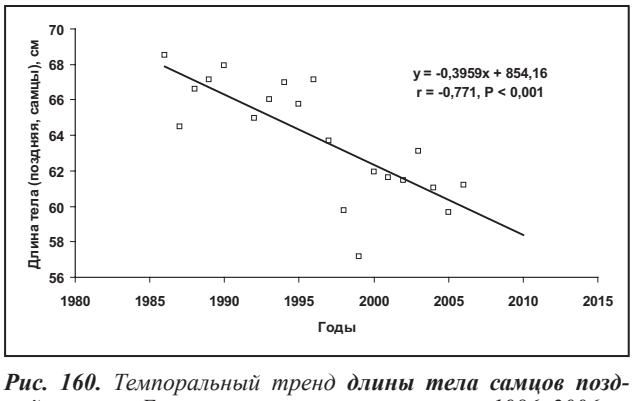


Рис. 160. *Темпоральный тренд* ***длины тела самцов поздней нерки*** *р. Большая всех возрастных групп в 1986–2006 гг. (с данными за 1990 г.)*

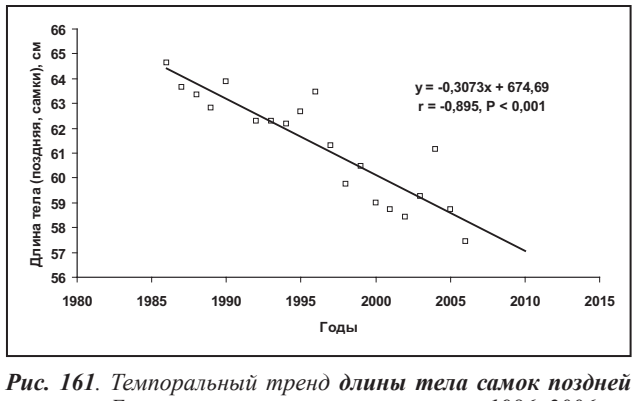


Рис. 161*. Темпоральный тренд* ***длины тела самок поздней нерки*** *р. Большая всех возрастных групп в 1986–2006 гг. (с данными за 1990 г.)*

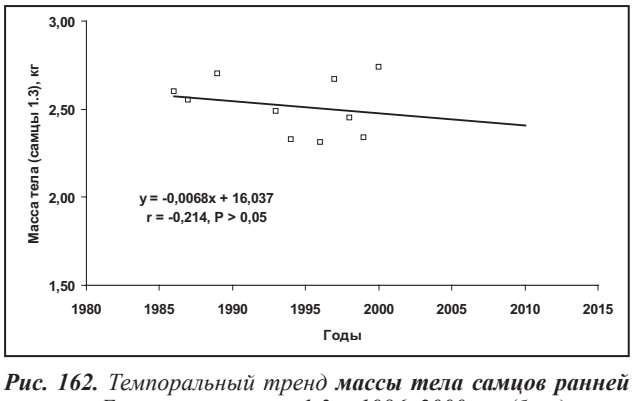


Рис. 162. *Темпоральный тренд* ***массы тела самцов ранней нерки*** *р. Большая возраста 1.3 в 1986–2000 гг. (без данных за 1990 г.)*

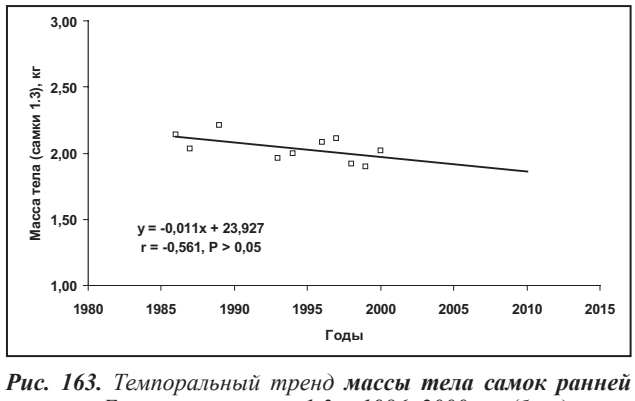


Рис. 163. *Темпоральный тренд* ***массы тела самок ранней нерки*** *р. Большая возраста 1.3 в 1986–2000 гг. (без данных за 1990 г.)*

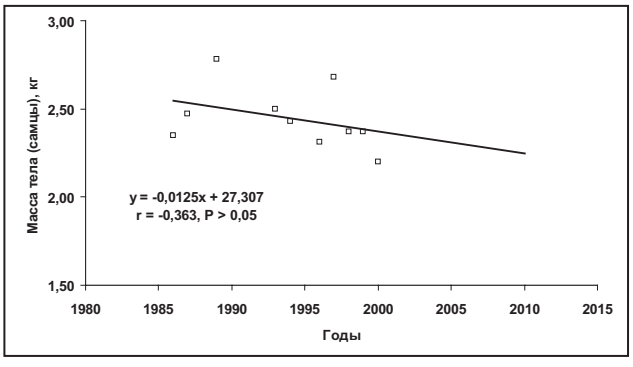


Рис. 164. *Темпоральный тренд* ***массы тела самцов ранней нерки*** *р. Большая всех возрастных групп в 1986–2000 гг. (без данных за 1990 г.)*

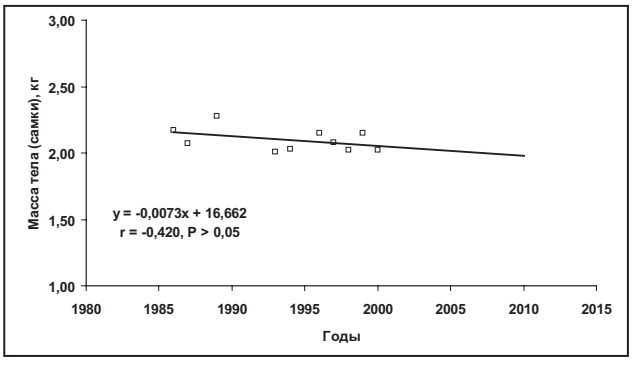


Рис. 165. *Темпоральный тренд* ***массы тела самок ранней нерки*** *р. Большая всех возрастных групп в 1986–2000 гг. (без данных за 1990 г.)*

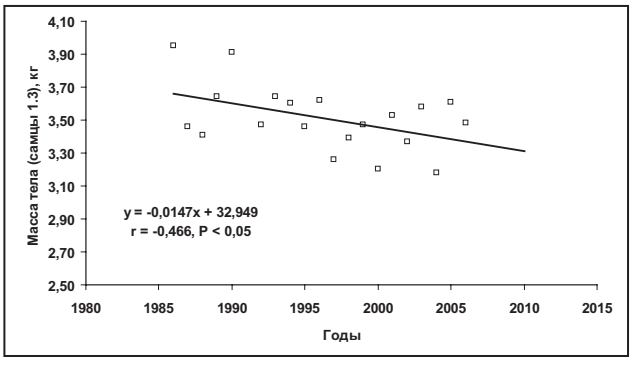


Рис. 166. *Темпоральный тренд* ***массы тела самцов поздней нерки*** *р. Большая возраста 1.3 в 1986–2006 гг. (с данными за 1990 г.)*

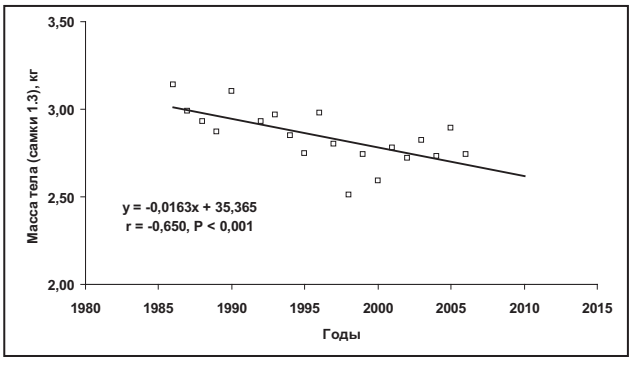


Рис. 167. *Темпоральный тренд* ***массы тела самок поздней нерки*** *р. Большая возраста 1.3 в 1986–2006 гг. (с данными за 1990 г.)*

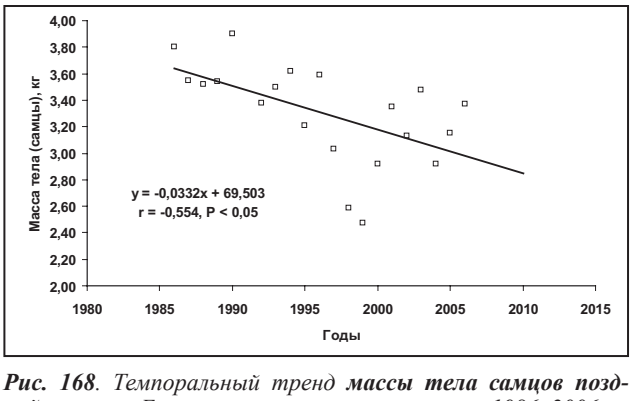


Рис. 168*. Темпоральный тренд* ***массы тела самцов поздней нерки*** *р. Большая всех возрастных групп в 1986–2006 гг. (с данными за 1990 г.)*

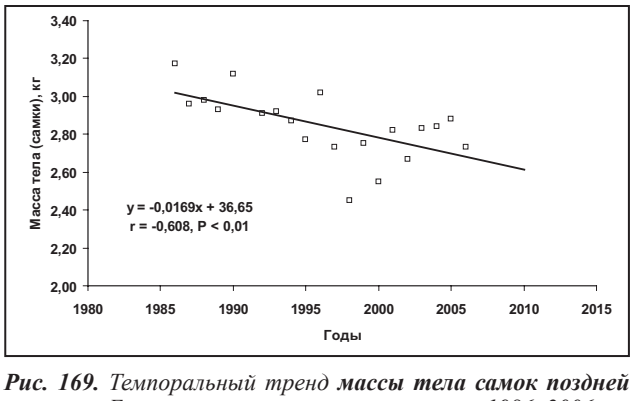


Рис. 169. *Темпоральный тренд* ***массы тела самок поздней нерки*** *р. Большая всех возрастных групп в 1986–2006 гг. (с данными за 1990 г.)*

Сравнивая возрастную структуру ранней и поздней нерки р. Большая в 1986–1999 гг. (табл. 74–75), можно отметить, что у поздней формы встречаемость основной возрастной группы 1.3 в 2000–2006 гг. уменьшилась, по сравнению с периодом 1986–1999 гг. В период 2000–2006 гг. значительно увеличилась доля поздней нерки, вернувшейся от ската сеголетками – в возрасте 0+.

Таблицы 76–79 характеризует средние размеры и массу тела самцов и самок нерки р. Большая по возрастным группам. Как можно видеть, в 2000–2006 гг., по сравнению с 1987–1999 гг., в массовых возрастных группах и объединенных данных по всем возрастным группам у поздней нерки произошло заметное снижение показателей длины и массы тела самцов и самок.

Уменьшение размеров производителей поздней нерки р. Быстрой у ЛРЗ «Озерки» и в р. Ключевка (Малкинский ЛРЗ) в 1997–2010 гг. отмечали и Г. В. Запорожец и О. М. Запорожец (2011).

Рисунки 154–169 иллюстрируют некоторые темпоральные тренды длины и массы тела нерки р. Большая раннего и позднего хода самой многочисленной возрастной группы 1.3 и объединенные данные по всем возрастным группам. Интересно, что высокая численность озерновской нерки в 1990 г. привела к снижению размерно-массовых характеристик ранней нерки р. Большая (табл. 76, 78), но заметно не повлияла на показатели поздней нерки (табл. 77, 79).

В табл. 80–81 приведены коэффициенты зрелости самцов и самок ранней и поздней нерки р. Большая наиболее многочисленных возрастных групп в 1986–2006 гг. (из промысловых уловов в низовьях реки), %.

В связи с этим при графической иллюстрации темпоральных трендов длины и массы тела нерки р. Озерная у ранней нерки мы исключили значения 1990 г. (выпадающая точка), т. к. ее присутствие значительно искажало общие закономерности наблюдаемых трендов.

Ежегодные данные о плодовитости самок ранней и поздней нерки р. Большая по объединенным материалам за 1987–1999 гг. по отдельным возрастным группам были опубликованы ранее (Бугаев и др., 2002с). Как можно видеть из табл. 82, в 2000–2006 гг., по сравнению с 1987–1999 гг., в массовых возрастных группах и по объединенным данным по всем возрастным группам у поздней нерки произошло некоторое снижение плодовитости самок (данные по ранней форме за последний период отсутствуют).

Обращает на себя внимание то, что ранняя нерка р. Большая в 1990 г. (в год высокой численности нерки р. Озерная) имела наиболее низкие показатели длины и массы тела (табл. 76, 78), но при этом она характеризовалась высокой плодовитостью (табл. 82). Последнее можно рассматривать как «ответ» популяции нерки р. Большая на конкурентные взаимоотношения с неркой р. Озерная.

Таблица 82. *Абсолютная плодовитость самок* ***ранней и поздней нерки*** *р. Большая в 1987–2006 гг. (из промысловых уловов в низовьях реки), шт. икринок*

Годы	0.3	1.2	1.3	1.4	2.2	2.3	2.4	Все возраста
Ранний ход								
1987	2241	–	3278	3713	–	3159	–	3305
1988	–	–	–	–	–	–	–	–
1989	4059	–	4124	4215	–	4005	3876	4118
1990	–	–	5149	4631	–	–	–	5095
1991	–	–	–	–	–	–	–	–
1992	–	–	–	–	–	–	–	–
1993	3148	–	3839	3868	–	3820	3646	3812
1994	3057	–	3426	4223	–	3497	3953	3523
1995	–	–	–	–	–	–	–	–
1996	–	–	3295	3211	–	3094	–	3148
1997	–	–	3604	–	–	3832	2856	3678
1998	2757	–	2930	3227	–	2970	2900	3013
1999	–	–	2848	2810	–	2738	3126	2892
2000	–	2652	3083	3087	–	2787	–	3005
2001*	–	–	–	–	–	–	–	–
2002*	–	–	–	–	–	–	–	–
2003*	–	–	–	–	–	–	–	–
2004*	–	–	–	–	–	–	–	–
2005*	–	–	–	–	–	–	–	–
2006*	–	–	–	–	–	–	–	–
1987–1999	3052	–	3610	3737	–	3389	3393	3620
Поздний ход								
1987	4317	–	5140	5353	3310	4572	–	5093
1988	–	–	–	–	–	–	–	–
1989	5846	–	4345	5489	–	4097	–	4663
1990	4009	3180	5022	5480	–	3744	5725	4984
1991	–	–	–	–	–	–	–	–
1992	4782	4066	4832	4918	–	4539	–	4030
1993	4115	–	4681	4475	–	3814	–	4517
1994	7578	–	5585	6765	–	–	–	5831
1995	–	–	–	–	–	–	–	–
1996	4850	4100	4807	5158	–	5177	–	4875
1997	4174	3490	4381	4419	3698	4040	3881	4249
1998	4041	3716	4332	3863	3817	4884	–	4217
1999	–	–	–	–	–	–	–	–
2000	4155	3971	4800	3515	–	–	–	4573
2001	4216	3629	3925	4895	2377	–	4895	4129
2002	4143	3952	4284	4919	2976	3416	4596	4168
2003	5003	3315	4377	4771	2685	3584	–	4387
2004	3911	2887	3944	4303	3039	3926	–	3990
2005	3171	2167	2866	3992	–	3142	–	2990
2006	3789	3393	3850	3417	–	–	–	3779
1987–1998	4857	3978	4792	5102	3608	4358	4803	4718
2000–2006	4055	3331	4007	4259	2769	3517	4745	4002

Примечание. * – В связи с запретом на промышленный лов чавычи и ранней нерки в 2001–2006 гг. сбор биологической статистики по этой форме нерки р. Большая не производили. Материалы за 1986 г. отсутствуют.

В плодовитости нерки р. Большая по материалам табл. 82 (у самок всех возрастных групп) как у ранней, так и у поздней нерки прослеживаются темпоральные тренды, носящие отрицательный характер: у ранней нерки за 1987–2000 (без 1990) гг. – r = -0,625 (P > 0,05, но приближается к нижнему порогу достоверности; n = 9), у поздней нерки за 1987–2006 (включая 1990) гг. – r = -0,666 (P < 0,01; n = 16).

К сожалениию, отсутствие сборов по ранней нерке из нижнего течения р. Большая в течение 2001–2009 гг. лишило КамчатНИРО полезной и необходимой информации за эти годы.

Проведенные исследования показали (Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2002а), что у нерки из ряда рек Западной Камчатки (Палана, Хайрюзова, Ича, Крутогорова, Воровская, Кихчик и Озерная) в отдельных случаях наблюдается наличие высоких и достоверных корреляций между длиной и массой тела, а в отдельных – нет. Сделано предположение (Бугаев и др., 2002а), что данная ситуация связана прежде всего с влиянием численности горбуши Западной Камчатки на рост и упитанность западнокамчатской нерки, т. к. в морской период жизни эти виды являются пищевыми конкурентами (Крогиус, 1960, 1965; Андриевская, 1975; Бирман, 1985; Bugaev et al., 1996; Карпенко, 1998; Bugaev et al., 2001; и др.).

Наличие или отсутствие высокой корреляции между длиной и массой тела у половозрелой нерки из разных рек Западной Камчатки нам представляется необычайно интересным и важным в изучении морского периода жизни нерки. Мы предполагаем, что отмеченные факты (Бугаев и др., 2002а) являются фрагментами более широких закономерностей, которые будут выявлены в дальнейшем.

В связи с вышеизложенным уже достаточно давно провели анализ взаимосвязи между длиной и массой тела половозрелой нерки р. Большая в 1986–1999 гг. (Бугаев и др. 2002с).

Так, у ранней нерки р. Большая в период 1986–1999 гг. у самцов (самок) нерки (без подразделения на возрастные группы) значения коэффициентов корреляции рангов Спирмена между средними ежегодными показателями длины и массы тела самцов (самок) составляли r_s = 0,857, P < 0,01, n = 10 (r_s = 0,412, P > 0,05, n = 10); а у поздней нерки – r_s = 0,874, P < 0,001, n = 13 (r_s = 0,940, P < 0,001, n = 13).

У самцов (самок) ранней нерки возраста 1.3 значения коэффициентов корреляции рангов Спирмена между показателями длины и массы тела в 1986–1999 гг. составляли r_s = 0,891, P < 0,001, n = 10 (r_s = 0,709, P < 0,05, n = 10); а у поздней нерки – r_s = 0,720, P < 0,01, n = 13 (r_s = 0,564, P < 0,05, n = 13).

Используя данные Бугаева (1995а) о нерке р. Большая, у самцов (самок) нерки (без подразделения на возрастные группы) мы рассчитали коэффициенты корреляции рангов Спирмена для периода 1973–1983 гг. В этот период значения коэффициентов корреляции рангов между показателями длины и массы тела самцов (самок) у нерки раннего хода составили r_s = 0,850, P < 0,01, n = 9 (r_s = -0,218, P > 0,05, n = 9); а у нерки позднего хода – r_s = 0,900, P < 0,001, n =11 (r_s = 0,456, P > 0,05, n = 11).

Наблюдающиеся различия в соотношении длины и массы тела самцов и самок ранней и поздней сезонных рас половозрелой нерки р. Большая в периоды 1973–1983 и 1986–1999 гг. мы связываем с межгодовыми отличиями в условиях жизни рыб в морской период жизни (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2007а; и др.).

Как и в случае с неркой рр. Озерная и Камчатка (Бугаев, Дубынин, 2002), без всякого сомнения, на длину и массу тела половозрелой нерки р. Большая влияет комплекс факторов.

В программе «STATISTICA» пошаговым регрессионным методом включения на материалах 1986–1998 гг. были рассчитаны коэффициенты множественной регрессии – R (Боровиков, Боровиков, 1998) между средней длиной, массой тела, коэффициентами зрелости, абсолютной плодовитостью нерки р. Большая (объединенные данные по всем возрастным группам) и факторами среды и численности рыб (коды факторов см. в табл. 1 – приложение).

Анализ на материалах 1986–1998 гг. показал (Бугаев и др., 2002с), что на длину **самцов ранней нерки** р. Большая (BOLMEA) влияли следующие факторы (табл. 1 – приложение):

LnBOLMEA = 3,0991 + 0,0241*LnPINE – 0,0745*LnRUNKAM – 0,0281*LnOZZR + 0,0719*LnRUNKAMBF + 0,3004*LnLSMKUBF – 0,0820*LnTVOZ – 0,0011*LnPINEBF; R = 1,000, P < 0,01, n = 9.

На длину тела **самок ранней нерки** р. Большая (BOLFEA) влияли факторы:

LnBOLFEA = 4,1217 + 0,0516*LnWSMKUBF – 0,0802*LnTVOZBF; R = 0,713, P > 0,05, n = 9.

На массу тела **самцов ранней нерки** р. Большая (BOLWMEA) влияли факторы:

LnBOLWMEA = 2,3927 – 0,1725*LnRUNKAM + 0,0511*LnPINE – 0,1438*LnWSMKU – 0,1323*LnWSMKUBF + 0,1148*LnTVOZBF – 0,0137*LnPINWEBF – 0,0050*LnPINWE; R = 1,000, P < 0,05, n = 9.

На массу тела **самок ранней нерки** р. Большая (BOLWFEA) влияли факторы:

LnBOLWFEA = 1,2040 – 0,0620*LnRUNKAM; R = 0,720, P < 0,05, n = 9.

На длину тела **самцов поздней нерки** р. Большая (BOLMLT) влияли факторы:

LnBOLMLT = 3,1443 + 0,1116*LnOZRUNBF + 0,0444*LnOZRUN – 0,1670*LnTVOZBF + 0,0297*LnPINWE; R = 0,962, P < 0,05, n = 9.

На длину тела **самок поздней нерки** р. Большая (BOLFLT) влияли факторы:

LnBOLFLT = 3,5607 – 0,0453*LnPINWE – 0,0121*LnPINWEBF – 0,0168*LnPINEBF + 0,0444*LnPINWEBF – 0,1167*LnTVOZBF + 0,0194*LnOZRUBF + 0,1709*LnLSMKU; R = 1,000, P > 0,05, n = 9.

На массу тела **самцов поздней нерки** р. Большая (BOLWML) влияли факторы:

LnBOLWML = -0,0894 + 0,2389*LnWSMKUBF + 0,2713*LnOZRUNBF – 0,0488*LnPINWBF – 0,5190*LnTVOZBF + 0,1348*LnPINWEBF – 0,0744*LnPINEBF – 0,0541*LZRKABF; R = 1,000, P < 0,01, n = 9.

На массу тела **самок поздней нерки** р. Большая (BOLWFL) влияли факторы:

LnBOLWFL (самки) = -2,9709 – 0,0009*LnPINWE – 0,0465*LnPIWBF + 0,2233*LnOZRUNBF – 0,1132*LnPINEBF + 1,0080*LnTVOZ + 0,0395*LnPINWEBF + 0,0091*LnRUNKABF; R = 1,000, P < 0,01, n = 9.

На коэффициенты зрелости **самцов ранней нерки** р. Большая (BOLGDMEA) влияли следующие факторы (табл. 1 – приложение):

LnBOLGDMEA = 7,7664 + 0,1002*LnPINW – 2,2565*LnTVOZ + 0,0295*LnPINWE – 0,0437*LnPINWEBF + 0,0480*LnPINWEBF – 0,9783*LnLSMKUBF + 0,3384*LnOZZR; R = 1,000, P < 0,01, n = 9.

На коэффициенты зрелости **самок ранней нерки** р. Большая (BOLGDFEA) влияли факторы:

LnBOLGDFEA=-17,1367+3,2747*LnLSMKU+0,4292*LnPINWE+0,2033*LnTVOZBF+0,4611*LnOZZRBF–0,2178*LnRUNKAM – 0,6426*LnWSMKUBF + 0,0854*LnOZRUN; R = 1,000, P < 0,05, n = 9.

На коэффициенты зрелости **самцов поздней нерки** р. Большая (BOLGDMLT) влияли факторы:

LnBOLGDMLT=-6,5348+0,6689*LnWSMKU+0,2174*LnPINWE+0,3467*LnOZZR+0,1689*LnOZZRBF+0,4468*LnWSMKUBF + 0,0568*LnRUNKAM + 0,0609*LnRUNKAMBF; R = 1,000, P < 0,05, n = 9.

На коэффициенты зрелости **самок поздней нерки** р. Большая (BOLGDFLT) влияли факторы:

LnBOLGDFLT=0,6238+0,0430*LnPINWBF+0,0435*LnPINW+0,1815*LnPINWEBF–0,0717*LnPINEBF+0,0350*LnOZRUNBF – 0,2456*LnTVOZBF + 0,2646*LnLSMKUBF; R = 0,999, P > 0,05, n = 9.

На абсолютную плодовитость **самок ранней нерки** р. Большая (BOLEGEA) влияли следующие факторы (табл. 1 – приложение):

LnBOLEGEA = 1,3281 – 1,2591*LnRUNKAM + 0,9263* + 1,7356*LnLSMKUBF + 0,1349*LnOZZR; R = 0,993, P < 0,001, n = 9.

На абсолютную плодовитость **самок поздней нерки** р. Большая влияли факторы:

LnBOLEGLT = -1,6574 + 0,8988*LnLSMKUBF – 0,3812*LnRUNKAMBF + 1,0486*LnWSMKUBF + 0,0772*LnPINWEBF + 0,6185*LnZRKAMBF + 0,1972*Ln OZRUNBF + 0,0057*LnOZZR; R = 1,000, P < 0,05, n = 9.

Начало нереста ранней сезонной расы нерки р. Большая по многолетним данным приходится на начало–середину июля, а конец – на начало – конец августа; массовый нерест – с середины июля по конец первой декады августа. Начало нереста поздней расы приходится на конец июля – конец августа, окончание – на начало сентября – конец октября; массовый нерест с середины августа по конец второй декады сентября (Бугаев, 1995a).

Современными данными о росте молоди и скате смолтов нерки в бассейне р. Большая автор не располагает. В литературе (Семко, 1954) имеются сведения о сезонном росте массы тела молоди нерки из кл. Карымайский, но эти сведения далеко не охватывают всего разнообразия роста молоди нерки в бассейне р. Большая, где молодь нагуливается, как в оз. Начикинское, так и в самой реке. Часть молоди, судя по возрастному составу половозрелых рыб, скатывается в море сеголетками (Семко, 1954; Бугаев, 1995a; Бугаев и др., 2002c; табл. 74–75).

В последние годы изучение нерки р. Большая начали активно проводить О. М. Запорожец и Г. В. Запорожец, и мы надеемся в дальнейшем увидеть результаты их исследований.

7.4. Нерка р. Хайлюля

Стадо нерки р. Хайлюля относится к второстепенным в связи с отсутствием в бассейне реки достаточно крупных и глубоких озер, наиболее пригодных для воспроизводства нерки (Бугаев, 1995a; Бугаев и др., 2003b). Ежегодная величина уловов нерки этой реки, по приближенным оценкам, составляет от десятков до двух сотен тонн.

Материалы по нерке р. Хайлюля собираются достаточно регулярно с 1977 г. и по настоящее время на сезонном наблюдательном пункте КамчатНИРО и ограничиваются общими данными о возрастном составе, длине (массе) тела, коэффициентах зрелости и плодовитости половозрелых рыб (Бугаев, 1991b, 1992a, 1995a, 2003b).

Использованные в работе материалы по нерке р. Хайлюля принадлежат к современному периоду, к которому относятся поколения нерки, нагуливавшиеся в море, начиная с 1985 г. и по настоящее время (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; и др.).

По сравнению с реками Камчатка и Большая, р. Хайлюля – это небольшая река, и в настоящее время у нерки, воспроизводящейся в ее бассейне, мы не выделяем отдельных субпопуляций – локальных стад и группировок локальных стад нерки 2-го порядка. Тем не менее, в связи с наличием в бассейне р. Хайлюля оз. Крюминское (характеристики его автору не известны), в бассейне этой реки в дальнейшем возможно выделение и изучение речной и озерной нерки. Основу нерки р. Хайлюля составляет поздняя форма нерки – 99,5 %, ранняя форма очень немногочисленна – 0,5 % (А. Г. Остроумов, персональное сообщение; Бугаев, 1995a).

Нерестовый ход нерки р. Хайлюля длится с первых чисел июня и заканчивается в конце августа. Но в промысловых количествах нерка р. Хайлюля встречается с конца июня и до середины августа, о чем свидетельствуют ежегодные биостатистические материалы, собираемые сотрудниками КамчатНИРО.

По литературным данным (Бугаев, 1991b, 1992a, 1995a; Бугаев и др., 2003b), у половозрелых особей нерки р. Хайлюля отмечено 15 возрастных групп; основная возрастная группа – 1.3, значительно реже встречаются рыбы возраста 1.4.

Как видно из табл. 83, у нерки р. Хайлюля (объединенные данные по самцам и самкам), в 1977–1983 гг. рыбы возраста 1.3 составили 53,3 %, а 1.4 – 27,0 %. В период 1986–1999 гг., по сравнению с предыдущим периодом, доля рыб возраста 1.3 несколько возросла и находилась на уровне 56,7 %, а доля рыб возраста 1.4 понизилась до 12,7 %. В 2000–2008 гг. доля рыб возраста 1.3 составила 47,4 %, а 1.4 – 20,2 %. Во все годы отмечается присутствие рыб, вернувшихся от ската сеголетками, а также проживших два года в пресной воде.

Анализ возрастного состава самцов и самок нерки р. Хайлюля свидетельствует (табличные материалы не приводим), что в 1977–1999 гг. все рыбы, имеющие продолжительность морского периода 1 год, являются самцами, а прожившие в море 2–5 лет могут быть как самцами, так и самками.

В основной возрастной группе 1.3 во все годы преобладали самки, так в 1977–1983 гг. среди рыб возраста 1.3 самцы составили 21,7 % (самки – 31,67 %), а в 1986–1999 гг. – 26,6 % (самки – 30,1 %). Среди рыб возраста 1.4 в 1977–1983 гг. самцы составили 17,1 % (самки – 9,9 %), в 1986–1999 гг. – 5,7 % (самки – 7,0 %) (Бугаев и др., 2003b).

Таблица 83. *Возрастной состав нерки р. Хайлюля в 1977–1983, 1986–1999 и 2000–2008 гг., %*

Годы	0.2	0.3	0.4	0.5	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.3	Число рыб
1977	–	12,2	–	–	–	–	79,6	4,1	–	–	–	–	–	–	4,1	49
1978	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1979	–	9,4	0,6	–	–	2,8	56,7	25,9	–	–	0,6	2,3	1,7	–	–	181
1980	–	1,9	2,9	–	–	3,8	46,2	43,2	1,0	–	–	–	1,0	–	–	104
1981	–	2,3	4,6	–	–	–	37,0	46,1	–	–	1,1	4,5	2,2	–	2,2	87
1982	1,5	6,0	1,5	–	–	4,5	49,2	31,3	–	–	–	4,5	1,5	–	–	67
1983	1,0	12,4	2,0	–	–	9,2	52,7	11,3	–	–	2,0	7,3	2,1	–	–	97
1984	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1985	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1986	0,8	7,7	–	–	–	3,1	73,0	8,4	–	1,5	1,6	3,1	0,8	–	–	130
1987	–	10,5	1,4	–	0,7	1,4	76,9	6,3	–	0,7	1,4	0,7	–	–	–	143
1988	–	14,3	8,3	–	–	4,5	53,9	12,1	–	–	–	6,1	0,8	–	–	133
1989	–	10,2	1,0	–	–	13,1	65,6	8,1	–	–	1,0	1,0	–	–	–	99
1990	–	–	20,7	–	–	5,9	23,5	26,5	–	2,9	2,9	14,7	2,9	–	–	34
1991	–	–	–	–	–	–	81,1	5,7	1,9	–	–	9,4	1,9	–	–	53
1992	–	4,0	4,0	–	–	27,0	36,0	19,0	–	–	3,0	5,0	2,0	–	–	100
1993	–	34,0	2,0	–	–	–	54,0	8,0	–	–	–	2,0	–	–	–	50
1994	–	9,3	20,0	–	–	8,0	26,7	32,1	–	–	1,3	1,3	1,3	–	–	75
1995	–	–	–	–	–	–	88,9	–	–	–	11,1	–	–	–	–	9
1996	0,6	3,3	1,7	–	–	5,6	51,4	35,2	–	–	–	–	2,2	–	–	179
1997	–	21,0	1,2	0,6	–	3,3	55,1	13,2	–	–	2,8	2,2	0,6	–	–	181
1998	4,7	2,1	1,0	–	–	62,9	24,7	2,6	–	–	1,0	1,0	–	–	–	191
1999	0,5	15,2	–	–	–	1,0	80,8	0,5	–	–	–	1,0	1,0	–	–	197
2000	0,9	0,9	3,5	–	–	27,3	19,5	46,2	–	–	0,9	0,4	0,4	–	–	231
2001	–	7,3	0,8	–	0,4	–	81,8	6,1	–	–	0,4	3,2	–	–	–	246
2002	0,5	0,5	5,2	–	–	25,0	10,9	56,9	–	–	–	–	1,0	–	–	192
2003	–	45,1	–	–	–	9,8	39,9	1,6	–	–	–	3,1	–	0,5	–	193
2004	0,5	1,4	25,6	–	–	7,7	57,5	6,8	–	–	0,5	–	–	–	–	207
2005	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2006	–	1,5	2,5	–	–	16,7	56,5	22,2	–	–	–	0,5	–	–	–	198
2007	0,5	4,6	1,5	–	–	7,7	72,3	5,7	–	–	1,0	5,7	1,0	–	–	195
2008	3,1	1,0	1,0	–	–	37,5	41,0	16,4	–	–	–	–	–	–	–	195
1977–1983	0,4	7,4	1,9	–	–	3,4	53,3	27,0	0,2	–	0,7	3,2	1,4	–	1,1	–
1986–1999	0,4	9,4	4,3	+	0,1	9,7	56,7	12,7	0,1	0,4	1,9	3,4	0,9	–	–	–
2000–2008	0,7	7,8	5	–	0,1	16,5	47,4	20,2	–	–	0,3	1,6	0,3	0,1	–	–

Примечание. Знак «+» – менее 0,1 %.

В табл. 84–85 представлены длина и масса тела самцов и самок нерки р. Хайлюля в 1977–1983, 1986–1999 и 2000–2008 гг. по отдельным возрастным группам. До настоящего времени материалы о длине и массе тела нерки р. Хайлюля в 1977–1986 гг. были опубликованы без подразделения по возрастным группам (Бугаев, 1995a).

В 1977–1983 гг. (табл. 84–85) средняя длина тела самцов (самок) составляла 64,38 (60,39) см, а масса тела самцов (самок) – 3,58 (2,90). В 1986–1999 гг. средняя длина тела самцов (самок) составляла 61,65 (59,75) см, а масса тела самцов (самок) – 3,43 (2,98). В 2000–2008 гг. средняя длина тела самцов (самок) составила 59,19 (59,65) см, а масса тела самцову (самок) – 3,10 (3,04) кг.

Ранее было сделано предположение (Бугаев, 1995a), что на длину тела половозрелой нерки р. Хайлюля, так же, как и на нерку р. Озерная, влияет численность горбуши Западной Камчатки.

Как и в случае с неркой рр. Озерная, Камчатка, Палана и Большая, на длину и массу тела нерки р. Хайлюля влияет комплекс факторов. В программе «STATISTICA» пошаговым регрессионным методом включения на ма-

териалах 1985–1998 гг. рассчитали коэффициенты множественной регрессии – R (Боровиков, Боровиков, 1998) между средней длиной и массой тела половозрелой нерки р. Хайлюля (объединенные данные по всем возрастным группам) и факторами среды и численности рыб.

На длину тела самцов нерки (KHLML) р. Хайлюля влияли следующие факторы (Бугаев и др., 2003b) (табл. 1 – приложение):

LnKHLML = -7,0190 + 0,1805*LnOZRUNBF – 0,1510*LnRUNKAMBF + 0,1310*LnOZRUN + 1,4936*LnLSMKU + 0,0591*LnZRKAM – 0,1949*LnWSMKU + 0,2334* TVOZ; R = 0,980; P < 0,01; n = 13.

На длину тела самок нерки р. Хайлюля (KHLFM) влияли следующие факторы (Бугаев и др., 2003b):

LnKHLFM = -5,2641 + 0,3506*LnTVOZ + 0,0744*OZRUNBF + 0,0757*LnRUNKAMBF + 1,1031*LnLSMKU – 0,0037*LnPINWBF + 0,0694*PINWEBF – 0,0022*PINEBF – 0,2400*WSMKUBF + 0,0479*OZZR + 0,4914* LSMKUBF – 0,0547*TVOZBF; R = 1,000, P < 0,05, n = 13.

На массу тела самцов нерки р. Хайлюля (KHWML) влияли следующие факторы (Бугаев и др., 2003b):

LnCHWML = -3,0964 + 0,2430*LnOZRUNBF + 1,4340*LnRUNKAMBF – 1,0892*ZRKAMBF; R = 0,866, P < 0,01, n = 13.

На массу тела самок нерки р. Хайлюля (KHWFM) влияли следующие факторы (Бугаев и др., 2003b):

LnCHWFM = -9,7495 – 0,0304*LnPINWKBF + 0,5209*LnOZZR + 0,2639*OZZRBF + 0,0519*PINEBF – 0,6837*TVOZ + 0,0435*PINWEBF + 1,0858*LSMKUBF – 0,3846*OZRUN + 0,1619*TVOZBF + 0,1672*WSMKU + 0,0113*PINW; R = 1,000, P < 0,05, n = 13.

Без всякого сомнения, сочетание факторов, влияющих на длину и массу самцов и самок половозрелой нерки р. Хайлюля у отдельных возрастных групп, может быть различным, но такой анализ не входил в задачу исследований.

Выяснено (Бугаев и др., 2003b), что в период 1977–1984 гг. у нерки р. Хайлюля (без подразделения на возрастные группы) между длиной и массой тела наблюдались связи, сходные с таковыми в период 1985–1999 гг. Так, у самцов (самок) значения коэффициентов корреляции рангов между показателями длины и массы тела в первый период составляли $r = 0,899$, $P < 0,05$, $n = 6$ ($r = 0,943$, $P < 0,01$, $n = 6$); а во второй – $r = 0,967$, $P < 0,001$, $n = 14$ ($r = 0,876$, $P < 0,001$, $n = 14$). У самцов (самок) возраста 1.3 значения коэффициентов корреляции рангов между показателями длины и массы тела в первый период составляли $r = 0,812$, $P < 0,05$, $n = 6$ ($r = 0,829$, $P < 0,05$, $n = 6$); а во второй – $r = 0,845$, $P < 0,001$, $n = 14$ ($r = 0,803$, $P < 0,001$, $n = 14$) (Бугаев и др., 2003b).

Наблюдающиеся различия в соотношении длины и массы тела половозрелой нерки р. Хайлюля так же, как и для нерки рр. Озерная, Камчатка, Палана и Большая, мы связываем с межгодовыми отличиями в условиях жизни рыб в морской период жизни, что было рассмотрено выше.

Специальных исследований по соотношению полов у нерки р. Хайлюля мы не проводили. По данным биологических анализов в 1977–1983 гг., самки в среднем составили 50,0 % (минимум – 41,2 %, максимум – 56,7 %, n = 6); в 1986–1999 гг. доля самок была 47,6 % (минимум – 22,0 %, максимум – 60,9 %, n = 14) (Бугаев и др., 2003b).

Материалы по коэффициентам зрелости по нерке р. Хайлюля (объединенные по всем возрастным группам) за 1977–1986 гг. опубликованы ранее (Бугаев, 1995a); при этом стоит отметить, что в некоторые годы материалы отсутствовали.

В табл. 86 представлены коэффициенты зрелости самцов и самок нерки р. Хайлюля по отдельным возрастным группам в 1977–1983, 1986–1999 и 2006–2008 гг. Как видно из этой таблицы, коэффициенты зрелости самцов и самок (по объединенным данным) по периодам от прошлого к настоящему возрастают, но в самой массовой возрастной группе 1.3 это наблюдается только у самок.

В программе «STATISTICA» пошаговым регрессионным методом включения на материалах 1985–1998 гг. (за 1999 г. еще не поступили некоторые, необходимые для анализа, материалы) нами были рассчитаны коэффициенты множественной регрессии – R (Боровиков, Боровиков, 1998) между средними коэффициентами зрелости половозрелой нерки р. Хайлюля (объединенные данные по всем возрастным группам) и факторами среды и численности рыб.

На коэффициенты зрелости самцов нерки р. Хайлюля (KHGDML) влияли следующие факторы (Бугаев и др., 2003b) (табл. 1 – приложение):

LnKHGDML = 3,4014 + 0,1487*LnPINWEBF – 0,1143*LnOZRUNBF – 1.1167*LnRUNKAMBF + 0,8370*LnZRKAMBF; R = 0,905, P < 0,01, n = 13.

На коэффициенты зрелости самок нерки р. Хайлюля (KHGDFM) влияли следующие факторы (Бугаев и др., 2003b):

KHGDFM = -1,9589 + 0,6606*LnZRKAM – 0,2381*LnPINWEBF + 0,2505*LnZRKAM – 0,7800*LnRUNKAMBF – 0,5528*LnWSMKU + 0,9188*LnLSMKU – 0,0464*LnPINWE + 0,5612*LnLKUBF – 0,1960*RUNKAM; R = 0,997, P < 0,01, n = 13.

Без всякого сомнения, сочетание факторов, влияющих на коэффициенты зрелости самцов и самок половозрелой нерки р. Хайлюля у отдельных возрастных групп, может быть различным, но такой анализ не входит в задачу проведенных исследований.

Данные о плодовитости самок ранней и поздней нерки р. Хайлюля по объединенным материалам за 1986–1990 гг. по отдельным возрастным группам были опубликованы ранее (Бугаев, 1995a). В табл. 87 представлены материалы о ежегодной плодовитости самок нерки р. Хайлюля в 1977–1983, 1986–1999 и 2000–2008 гг. по объединенным данным и по отдельным возрастным группам.

В программе «STATISTICA» пошаговым регрессионным методом включения на материалах 1985–1998 гг. рассчитали коэффициенты множественной регрессии – R (Боровиков, Боровиков, 1998) между средней абсолютной плодовитостью самок нерки р. Хайлюля (объединенные данные по всем возрастным группам) и факторами среды и численности рыб.

На абсолютную плодовитость самок нерки р. Хайлюля (KHEG) влияли следующие факторы (Бугаев и др., 2003b) (табл. 1 – приложение):

KHEG = 15,9495 – 0,7138*LnPINWEBF – 0,0405*LnWSMKU – 0,6900*LnOZZR + 1,7069*LnTVOZBF – 0,3275*LnZRKAM – 0,0425*LnRUNKAMBF; R = 1,000, P < 0,01, n = 8.

Без всякого сомнения, сочетание факторов, влияющих на абсолютную плодовитость самок нерки р. Хайлюля у отдельных возрастных групп, может быть различным, но такой анализ не входит в задачу проведенных исследований.

Рис. 170–177 иллюстрируют некоторые темпоральные тренды длины и массы тела нерки р. Хайлюля самой многочисленной возрастной группы 1.3 и объединенные данные по всем возрастным группам. Из анализа мы удалили рыб возврата 1998 г., когда в выборке присутствовало аномально много особей возраста 1.2 (табл. 83), что не характерно для популяции нерки этой реки. Не рассматривали мы и материалы 1995 г., который был представлен всего 9 шт. (табл. 83).

Таблица 84. *Длина тела особей нерки р. Хайлюля из промысловых уловов (наиболее многочисленных возрастных групп) в 1977–1983, 1986–1999 и 2000–2008 гг., см*

Годы	0.3		1.2		1.3		2.2		2.3		3.3		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1986	64,00	61,86	50,13	–	66,73	62,04	53,50	53,00	63,17	59,00	–	–	65,01	61,97
1987	63,79	59,19	45,00	–	65,19	60,22	51,75	–	64,00	–	–	–	63,84	60,18
1988	63,06	59,50	48,08	–	63,19	58,97	–	–	56,17	58,60	–	–	62,96	59,82
1989	63,10	57,50	47,71	46,00	63,08	59,17	–	55,50	49,50	–	–	–	59,41	58,85
1990	–	–	54,00	–	64,33	60,40	52,00	–	59,50	55,25	–	–	61,30	60,97
1991	–	–	–	–	63,83	59,13	–	–	59,13	65,00	–	–	63,25	59,53
1992	56,50	59,00	51,37	52,88	62,92	58,71	48,00	54,00	65,00	60,75	–	–	59,02	59,18
1993	66,00	58,57	–	–	65,36	59,38	–	–	–	57,00	–	–	65,77	59,57
1994	64,67	59,50	48,17	–	65,00	59,86	49,00	–	–	61,00	–	–	64,73	61,87
1995	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1996	58,50	60,25	48,50	–	64,88	60,65	–	–	–	–	–	–	64,43	61,42
1997	64,15	59,43	46,75	–	64,88	59,17	48,20	–	65,25	–	–	–	62,81	60,05
1998	50,00	55,33	47,86	51,50	60,38	58,23	51,00	–	66,00	59,00	–	–	49,71	57,93
1999	59,75	57,91	47,00	–	60,74	56,92	–	–	55,00	60,00	–	–	60,13	57,60
2000	–	60,25	46,80	–	62,68	57,35	44,25	–	64,00	–	–	–	56,16	59,87
2001	63,83	58,33	–	–	62,61	58,45	43,00	–	63,33	58,20	–	–	62,29	58,58
2002	65,00	–	48,89	54,25	60,27	61,60	–	–	–	–	–	–	58,35	61,88
2003	63,80	58,12	48,83	52,50	61,43	59,08	–	–	67,00	58,90	–	–	59,72	58,64
2004	66,00	59,50	48,77	53,00	64,08	58,92	–	51.00	–	–	–	–	63,44	59,66
2005	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2006	63,25	58,00	48,94	52,00	62,91	58,72	–	–	61,00	–	–	–	59,17	59,65
2007	66,50	59,14	46,54	54,5	63,60	58,95	47,50	–	63,67	50,80	–	–	59,75	58,91
2008	–	60,50	48,82	56,00	63,86	59,56	–	–	–	–	–	–	54,60	60,00
1977–1983	65,13	59,15	50,15	53,00	64,60	60,15	50,00	52,33	63,69	59,79	63,50	57,50	64,38	60,39
1986–1999	61.23	58.91	48.60	50.13	63.66	59.38	50.49	54.13	60.27	59.51	–	–	61,65	59,75
2000–2008	63,73	59,12	48,23	53,71	62,68	59,08	44,92	51,00	63,80	55,97	–	–	59,19	59,65

Таблица 85. *Масса тела особей нерки р. Хайлюля из промысловых уловов (наиболее многочисленных возрастных групп) в 1977–1983, 1986–1999 и 2000–2008 гг., кг*

Годы	0.3		1.2		1.3		2.2		2.3		3.3		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1986	3,14	3,06	1,62	–	3,96	3,08	1,85	1,67	3,23	2,58	–	–	3,72	3,07
1987	3,48	2,77	1,69	–	3,79	2,96	1,76	–	3,60	–	–	–	3,66	2,95
1988	3,73	3,04	1,53	–	3,65	2,93	–	–	2,49	2,71	–	–	3,67	3,06
1989	3,39	2,65	1,52	1,29	3,40	2,78	–	2,17	1,56	–	–	–	2,95	2,76
1990	–	–	2,27	–	3,98	3,24	1,68	–	3,06	2,20	–	–	3,49	3,39
1991	–	–	–	–	3,76	2,99	–	–	2,97	2,20	–	–	3,66	2,98
1992	2,58	2,90	1,84	1,99	3,67	2,90	1,45	2,20	4,13	3,10	–	–	3,07	2,91
1993	4,03	2,76	–	–	3,97	2,96	–	–	–	2,61	–	–	4,03	2,97
1994	3,90	3,04	1,50	–	4,06	2,90	1,45	–	–	3,18	–	–	3,92	3,27
1995	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Табл. 85 (окончание)

Годы	0.3		1.2		1.3		2.2		2.3		3.3		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1996	3,08	3,16	1,60	–	3,92	3,11	–	–	–	–	–	–	3,92	3,26
1997	3,69	2,88	1,36	–	3,85	2,85	1,35	–	3,84	–	–	–	3,55	2,98
1998	1,75	2,44	1,51	1,98	3,16	2,74	1,59	–	3,82	2,77	–	–	1,76	2,71
1999	3,13	2,81	1,39	–	3,25	2,76	–	–	2,25	3,25	–	–	3,17	2,77
2000	–	2,95	1,46	–	3,57	2,79	1,14	–	3,90	–	–	–	2,76	3,16
2001	3,77	2,84	–	–	3,55	2,87	1,05	–	3,50	2,75	–	–	3,52	2,90
2002	4,02	–	1,52	2,39	3,53	3,43	–	–	–	–	–	–	3,08	3,47
2003	3,65	2,77	1,73	1,85	3,30	2,86	–	–	2,83	2,93	–	–	3,12	2,82
2004	3,90	2,85	1,60	1,86	3,79	2,90	–	1,52	–	–	–	–	3,72	2,99
2005	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2006	3,75	2,72	1,61	1,83	3,52	2,86	–	–	3,18	–	–	–	3,04	3,00
2007	4,19	3,04	1,41	2,29	3,66	2,94	1,37	–	3,33	2,88	–	–	3,11	2,94
2008	–	2,99	1,62	2,43	3,69	2,96	–	–	–	–	–	–	2,43	3,03
1977–1983	3,67	2,69	1,61	1,92	3,57	2,88	1,35	1,68	3,32	2,67	3,37	2,0	3,58	2,90
1986–1999	3,26	2,86	1,62	1,75	3,70	2,92	1,59	2,04	3,10	2,73	–	–	3,43	2,98
2000–2008	3,88	2,88	1,56	2,11	3,58	2,95	1,89	1,52	3,35	2,95	–	–	3,1	3,04

Таблица 86. *Коэффициенты зрелости особей нерки р. Хайлюля из промысловых уловов (наиболее многочисленных возрастных групп) в 1977–1983, 1986–1999 и 2006–2008 гг., %*

Годы	0.3		1.2		1.3		2.2		2.3		3.3		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1986	2,46	8,55	5,20	–	2,72	9,90	4,32	11,38	3,20	9,30	–	–	2,97	9,68
1987	2,97	10,93	5,69	–	2,67	9,13	4,04	–	2,50	–	–	–	2,86	9,53
1988	2,85	10,11	5,46	–	2,74	8,70	–	–	3,53	6,59	–	–	2,85	8,75
1989	2,58	10,45	4,91	4,65	2,99	9,36	–	1,38	5,13	–	–	–	3,38	9,21
1990	–	–	4,51	–	2,87	8,33	5,36	–	3,42	12,88	–	–	3,48	8,83
1991	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1992	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1993	2,52	12,67	–	–	2,97	11,15	–	–	–	13,40	–	–	2,76	11,42
1994	3,78	10,20	5,36	–	3,06	12,06	4,36	–	–	10,78	–	–	3,35	10,71
1995	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1996	4,28	11,45	4,81	–	2,72	9,87	–	–	–	–	–	–	2,88	9,95
1997	2,84	10,88	4,66	–	3,04	10,42	5,01	–	3,23	–	–	–	3,18	10,37
1998	6,57	10,77	5,49	7,55	3,54	10,53	4,28	–	2,73	11,91	–	–	5,22	10,29
1999	3,27	10,41	5,25	–	3,36	9,60	–	–	6,01	10,44	–	–	3,43	9,69
2000	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2001	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2002	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2003	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2004	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2005	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2006	3,05	10,66	5,38	9,15	2,85	10,02	–	–	2,36	–	–	–	3,65	10,12
2007	2,64	12,76	5,70	9,77	2,90	11,04	3,28	–	2,39	11,05	–	–	3,46	11,03
2008	–	7,55	5,29	12,95	2,61	11,16	–	–	–	–	–	–	4,29	11,03
1977–1983	2,53	8,78	4,85	10,42	2,85	9,04	4,44	6,98	2,71	8,39	2,58	10,50	2,77	9,06
1986–1999	3,41	10,64	5,13	6,10	3,03	9,77	4,56	7,35	3,72	10,76	–	–	3,34	9,74
2006–2008	2,85	10,32	5,46	10,62	2,79	10,74	3,28	–	2,37	11,05	–	–	3,80	10,73

Таблица 87. *Абсолютная плодовитость нерки р. Хайлюля в 1977–1983, 1985–1999 и 2000–2008 гг., шт. икринок*

Годы	0.2	0.3	0.4	1.2	1.3	1.4	2.2	2.3	2.4	3.3	Все возраста
1977	–	6400	–	–	5098	–	–	–	–	–	5272
1978	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1979	–	5420	5538	–	5049	5534	–	3699	4365	–	5143
1980	–	–	–	–	4392	5131	–	–	–	–	4719
1981	–	4417	5345	–	5012	5770	–	3175	–	3381	4911
1982	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1983	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1985	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1986	3960	5019	–	–	5030	4864	3154	3120	–	–	4862
1987	–	5379	4879	–	5276	5696	–	–	–	–	5312
1988	–	–	5247	–	4881	5625	–	4536	–	–	5036
1989	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Табл. 87 (окончание)

Годы	0.2	0.3	0.4	1.2	1.3	1.4	2.2	2.3	2.4	3.3	Все возраста
1990	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1991	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1992	–	1838	2649	1238	1976	2534	1719	2394	–	–	2064
1993	–	4304	–	–	5068	4868	–	3850	–	–	4773
1994	–	2373	2821	–	3152	3008	–	2881	–	–	2912
1995	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1996	–	3123	3090	–	2848	3260	–	–	–	–	3023
1997	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1998	1814	2655	3296	2963	3057	2528	–	3696	–	–	2977
1999	2172	3767	–	–	3459	2324	–	3187	4052	–	3487
2000	–	4097	4035	–	4356	4725	–	–	6207	–	4590
2001	–	4048	–	–	4092	4219	–	4098	–	–	4100
2002	–	–	4605	3981	4483	4955	–	–	5960	–	4852
2003	–	3926	–	2772	4079	4397	–	3946	–	–	4002
2004	–	5491	4979	4230	4531	6008	3651	–	–	–	4730
2005	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2006	–	6467	7068	3664	5458	6409	–	–	–	–	5724
2007	–	5140	2635	2740	5008	4378	–	4815	3854	–	4881
2008	–	6711	7568	4695	6507	7101	–	–	–	–	6628
1977–1983	–	5412	5441	–	4888	5478	–	3437	4365	3381	5011
1986–1999	2649	3557	3664	2101	3651	3856	2031	3381	4052	–	3610
2000–2008	–	5126	5148	3680	4439	5274	3651	4286	5340	–	4938

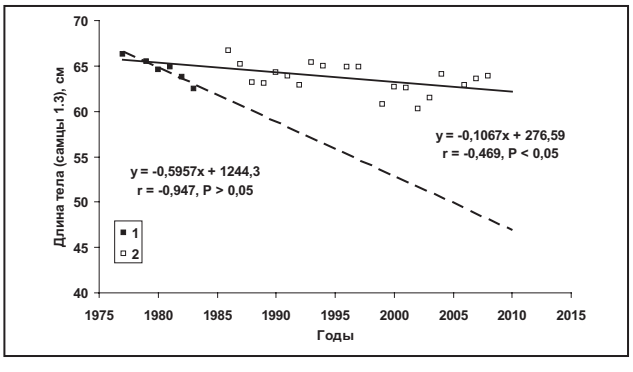


Рис. 170. *Сравнительные тренды* ***длины тела самцов*** *нерки р. Хайлюля возраста 1.3 в 1970–1984 гг. (1) и 1985–2008 гг. (2), см*

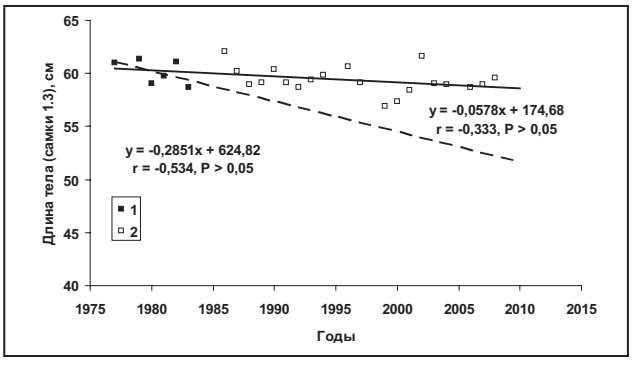


Рис. 171. *Сравнительные тренды* ***длины тела самок*** *нерки р. Хайлюля возраста 1.3 в 1970–1984 гг. (1) и 1985–2008 гг. (2), см*

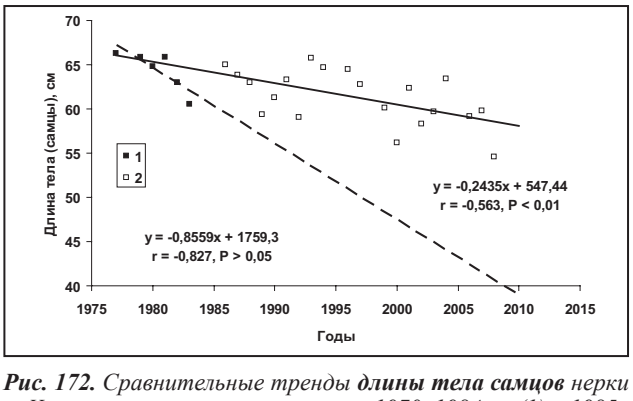


Рис. 172. *Сравнительные тренды* ***длины тела самцов*** *нерки р. Хайлюля всех возрастных групп в 1970–1984 гг. (1) и 1985–2008 гг. (2), см*

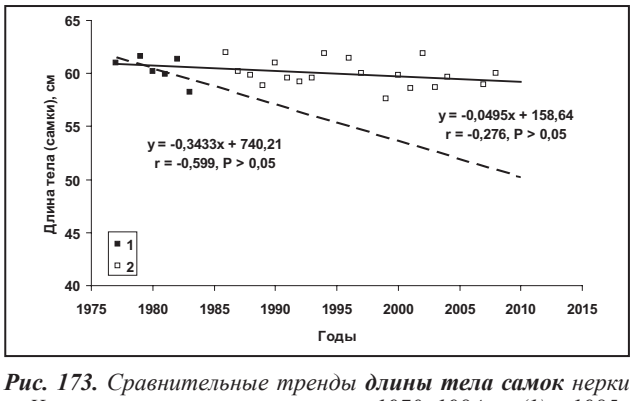


Рис. 173. *Сравнительные тренды* ***длины тела самок*** *нерки р. Хайлюля всех возрастных групп в 1970–1984 гг. (1) и 1985–2008 гг. (2), см*

На материалах 1977–2008 гг. на рис. 178–179 представлены сравнительные темпоральные тренды плодовитости самок нерки р. Хайлюля возраста 1.3 и всех возрастных групп. Их этих рисунков видно, что на имеющихся материалах в 1992–2008 гг. прослеживается очень хорошо выраженный положительный тренд. Учитывая, что в 1991–1993 гг. в ИЭЗ РФ был организован японско-российский дрифтерный промысел (имеющий высокую селективность), располагающийся в достаточной близости от р. Хайлюля, автор не исключает, что появление положительного тренда после открытия данного вида промысла (рис. 178–179) каким-то образом связано именно с его существованием. Конечно, причины возникновения тренда еще предстоит выяснить, но сам факт его обнаружения очень интересен и требует дальнейшего изучения.

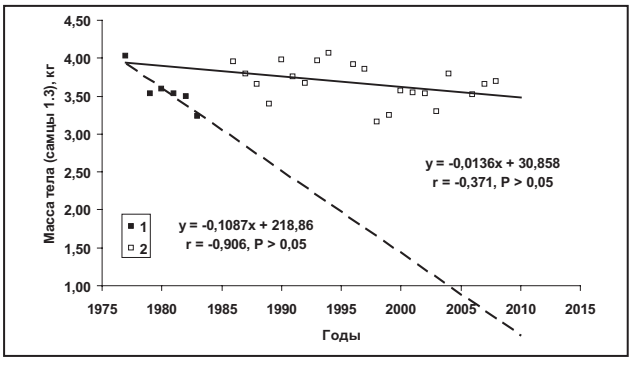


Рис. 174. *Сравнительные тренды* ***массы тела самцов*** *нерки р. Хайлюля возраста 1.3 в 1970–1984 гг. (1) и 1985–2008 гг. (2), кг*

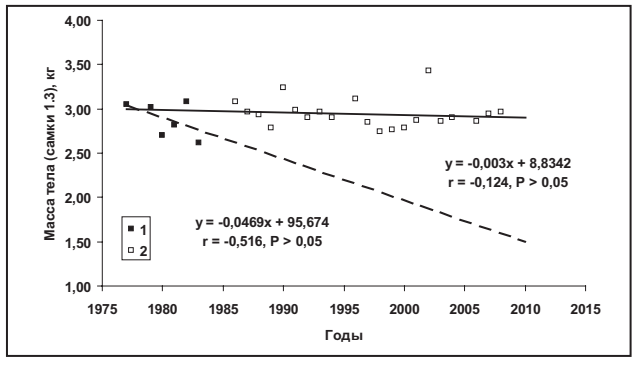


Рис. 175. *Сравнительные тренды* ***массы тела самок*** *нерки р. Хайлюля возраста 1.3 в 1970–1984 гг. (1) и 1985–2008 гг. (2), кг*

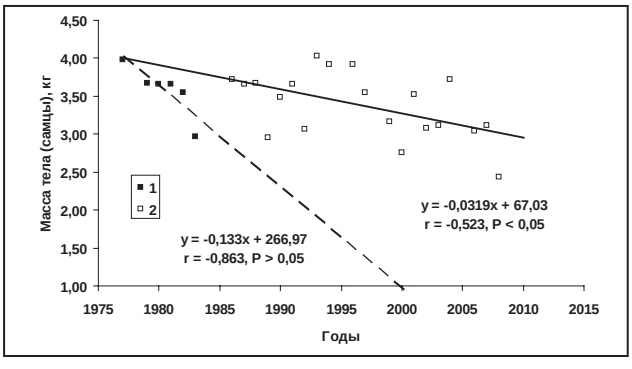


Рис. 176. *Сравнительные тренды* ***массы тела самцов*** *нерки р. Хайлюля всех возрастных групп в 1970–1984 гг. (1) и 1985–2008 гг. (2), кг*

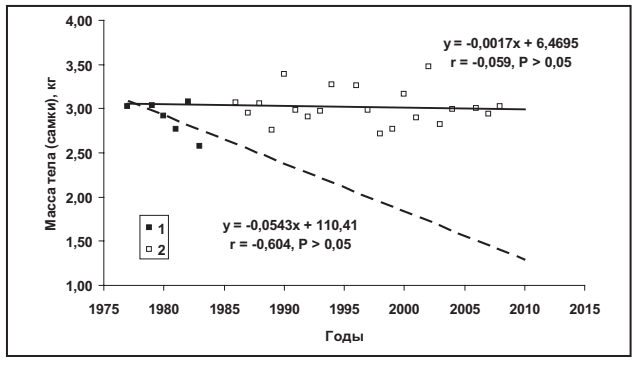


Рис. 177. *Сравнительные тренды* ***массы тела самок*** *нерки р. Хайлюля всех возрастных групп в 1970–1984 гг. (1) и 1985–2008 гг. (2), кг*

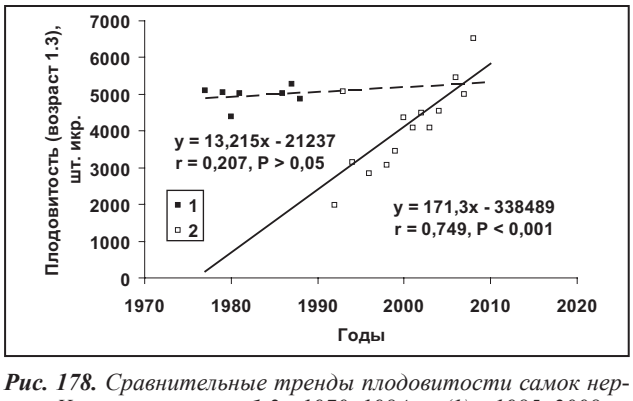


Рис. 178. *Сравнительные тренды плодовитости самок нерки р. Хайлюля* ***возраста 1.3*** *в 1970–1984 гг. (1) и 1985–2008 гг. (2), шт. икринок*

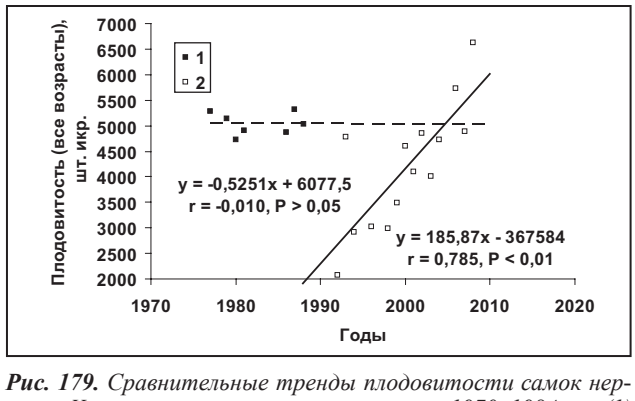


Рис. 179. *Сравнительные тренды плодовитости самок нерки р. Хайлюля* ***всех возрастных групп*** *в 1970–1984 гг. (1) и 1985–2008 гг. (2), шт. икринок*

Начало нереста ранней нерки р. Хайлюля по многолетним данным приходится на середину – конец июня, а окончание на первую декаду августа, при массовом нересте в течение всего июля. Начало нереста поздней нерки приходится на первую декаду августа, конец нереста – на конец первой декады октября – конец октября; массовый нерест – с середины августа до середины сентября (А. Г. Остроумов, персональное сообщение; Бугаев, 1995а).

7.5. Нерка рек Култушная (Илир-Гытхын), Пахача и Апука

В северной части Камчатского края на Корякском нагорье расположены довольно значительные нагульно-нерестовые водоемы воспроизводства нерки: континентальные озера – Потат-Гытхын (р. Пахача), Илир-Гытхын (р. Култушная) и Ватыт-Гытхын (р. Апука).

Высокоширотное расположение этих озер, где климат приближается к субарктическому, сказывается на их гидрологическом и гидрохимическом режимах и, как следствие, на условиях пресноводного периода жизни молоди нерки. Значительная удаленность от населенных пунктов и отсутствие промышленной деятельности в бассейнах этих водоемов исключает антропогенное воздействие на их экосистемы. В последние годы возросли подходы

нерки на нерест, что вызвало необходимость детального изучения условий воспроизводства нерки и факторов, его определяющих, с целью рационального управления промыслом (Шубкин, 2006).

Возвышенности, прилегающие к озерам, по геоморфологическим признакам носят ярко выраженный высокогорный характер: для них характерны острые скалистые гребни, кары в верхних частях их склонов, убывающая крутизна склонов.

Современную батиметрию озер Корякского нагорья с использованием гидроакустических средств проводили Н. Ю. Воронин, С. В. Шубкин и Е. Г. Погодаев, но эти данные пока не опубликованы. Поэтому в своей работе автор использовал в основном материалы исследований 1964–1965 гг. (Куренков, 2005), а также сведения, взятые из других источников (Шубкин, 2006; Погодаев, 2010).

Река Култушная (Илир-Гытхын). Заметная численность нерки р. Култушная обусловлена существованием в ее бассейне оз. Илир-Гытхын (Култушное). По данным исследований Е. М. Крохина и И. И. Куренкова в 1964–1965 гг. (Куренков, 2005), оз. Илир-Гытхын находится на высоте 95 м над ур. м., имеет длину 7,9 км, среднюю ширину – 0,94 км, площадь водного зеркала – 7,97 км², объем – 0,239 км³, среднюю глубину – 30,0 м, максимальную глубину – 65,0 м, площадь водосбора – 90 км².

Озеро лежит в глубокой троговой долине и возникло от перегораживания долины конечной мореной ледника (Куренков, 2005). Форма оз. Илир-Гытхын хорошо просматривается на снимке со спутника (рис. 300). По глубине этот водоем занимает пятое место среди озер Камчатки (после оз. Потат-Гытхын).

Эпилимнион оз. Илир-Гытхын прогревается слабо, что связано с суровым климатом района. Для водоема характерна высокая интенсивность циркуляционных процессов вследствие особенностей ветрового режима и морфологии. Максимальная температура поверхности воды в летний период составляет 11–13 °С. Вода озера минерализована очень слабо, общее количество солей не превышает 50 мг/л: на всех глубинах отмечается высокое содержание кислорода (Бонк, 2003; Куренков, 2005).

По данным постерного доклада С. В. Шубкина (2006), оз. Илир-Гытхын – это типичный димиктичный водоем. После завершения весенней циркуляции происходит прогрев поверхностных слоев и расслоение водной массы на эпилимнион, металимнион и гиполимнион. Температура воды в августе (в слое 0–5 м) – порядка 12–13 °С, в сентябре (0–10 м) – 12–13 °С. Озеро хорошо аэрировано и имеет слабощелочную реакцию (в придонном слое pH снижается до 7). В зависимости от уровня поступления биогенов от минерализации тел отнерестившихся рыб может прослеживаться одна или две вспышки численности фитопланктона. Фитопланктон озера преимущественно диатомовый (Куренков, 2005).

Видовой состав зоопланктона оз. Илир-Гытхын рассмотрен в работах И. И. Куренкова (2005) и Т. В. Бонк (2001, 2003). Основу биомассы зоопланктона в озере составляют три вида пелагических ракообразных – *Cyclops scutifer*, *Leptodiaptomus angustilobus* и *Daphnia longiremis*.

Хирономид в бассейне оз. Илир-Гытхын изучала Т. Н. Травина (2004), которая в пробе от 31 июля 2000 г. показала наличие в озере 7 видов из 3 подсемейств: Tanypodinae (1), Orthocladiinae (4) и Chironominae (2).

Возрастная структура и другие биологические характеристики нерки р. Илир-Гытхын представлены в табл. 4–7 в главе 5, посвященной географической изменчивости биологических показателей азиатской нерки.

Река Пахача. Довольно высокая численность нерки этой реки обусловлена существованием в ее бассейне оз. Потат-Гытхын. Из него вытекает р. Пылговаям, которая впадает в р. Пахача. Это самое крупное озеро из водоемов Корякского нагорья. Расположено в южной части обширной Пылгинской межгорной тектонической депрессии, простирающейся параллельно основным геологическим структурам этого района и занятой долинами рр. Пылговаям и Пахача (выше устья первой из них). Озеро лежит в глубокой троговой долине и возникло от перегораживания долины конечной мореной ледника (Куренков, 2005). В бассейне р. Пахача находится и небольшое оз. Хай-Гытхын, где также воспроизводится и нагуливается нерка.

По данным исследований Е. М. Крохина и И. И. Куренкова в 1964–1965 гг. (Куренков, 2005), оз. Потат-Гытхын расположено на высоте 156 м над ур. м., имеет длину 17,7 км, среднюю ширину – 1,6 км, площадь зеркала – 28,1 км², объем – 1,076 км³, среднюю глубину – 38,4 м, максимальную глубину – 98,0 м, площадь водосбора – 170 км².

Среди исследованных озер Камчатки оз. Потат-Гытхын по максимальной глубине стоит на четвертом месте, уступая только оз. Курильское (316 м), оз. Хангар (150 м) и оз. Кроноцкое (128 м). Трудно допустить, что такие значительные глубины возникли под воздействием ледникового выпахивания. Вернее, что долина озера – тектоническая депрессия, выположенная ледником и перегороженная его мореной.

Эпилимнион оз. Потат-Гытхын прогревается слабо, что связано с суровым климатом района. Для водоема характерна высокая интенсивность циркуляционных процессов вследствие особенностей ветрового режима и морфологии. Максимальная температура поверхности воды в летний период составляет 11–13 °С. Вода озера минерализована очень слабо, общее количество солей не превышает 50 мг/л; на всех глубинах отмечается высокое содержание кислорода (Куренков, 2005; Бонк, 2003).

По данным постерного доклада С. В. Шубкина (2006), оз. Потат-Гытхын – это типичный димиктичный водоем. После завершения весенней циркуляции происходит прогрев поверхностных слоев и расслоение водной массы на эпилимнион, металимнион и гиполимнион. Температура воды в августе (в слое 2–10 м) – порядка 10 °С, в сентябре (0–15 м) – 12 °С. Озеро хорошо аэрировано, вода имеет слабощелочную реакцию. В зависимости от

уровня поступления биогенов от минерализации тел отнерестившихся рыб может прослеживаться одна или две вспышки численности фитопланктона.

В оз. Потат-Гытхын впадает 11 небольших речек и ручьев, самая крупная из них – р. Курваям, образовавшая обширный конус выноса на северо-западном берегу озера. Во многих местах побережья имеются выходы грунтовых вод. Сток озерных вод осуществляется р. Пылговаям (крупным правым притоком р. Пахача). В истоке река имеет ширину около 50 м, глубину до 1,5 м и незначительную скорость течения (в среднем 0,2 м/сек). Река Пылговаям «пропилила» морену, запирающую озеро с Севера, и течет среди ледниковых отложений. Очертания озера сильно вытянуты в меридиональном направлении. По длине оно более чем вдвое превышает соседнее оз. Илир-Гытхын, а по площади – примерно в 3,5 раза (Куренков, 2005).

Фитопланктон озера преимущественно диатомовый. Озеро Потат-Гытхын в этом отношении отличается от других озерных водоемов наличием здесь крупной циклотеллы *Cyclotella comta*, другие водоросли обычны и для многих других озер (Куренков, 2005).

Обычным для озера является и комплекс зоопланктона, в который входят все три вида пелагических ракообразных – *Cyclops scutifer*, *Leptodiaptomus angustilobus* и *Daphnia longiremis*. Эти рачки активно выедаются не только молодью нерки, но и сигами, которых нет в более южных озерах. Бентос оз. Потат-Гытхын относительно небогат (Куренков, 2005). Более подробно видовой состав зоопланктона оз. Потат-Гытхын рассмотрен в сообщениях Т. В. Бонк (2001, 2003).

Хирономид в бассейне оз. Потат-Гытхын изучала Т. Н. Травина (2004), которая в пробе от 1 августа 2000 г. показала наличие в озере 8 видов из 2 подсемейств: Orthocladiinae (6) и Chironominae (2).

Интереснейшей находкой в литорали оз. Потат-Гытхын, безусловно, является манаюнкия *Manayunkia* sp. – пресноводная полихета. Этот род в пресных водах нашей страны известен только для оз. Байкал, а на Камчатке – оз. Азабачье. Нет сомнений, что этот вид – реликтовый, вследствие чего оз. Потат-Гытхын должно рассматриваться как древний морской залив, опреснившийся после последней регрессии (понижения уровня) моря (Куренков, 2005). Ихтиофауна оз. Потат-Гытхын включает максимальное для озер Камчатки число видов чисто пресноводных рыб. Здесь, помимо обычных – нерка, кижуч, арктический голец (*Salvelinus alpinus* complex) и камчатский хариус – имеются сибирская ряпушка, сиг-валек, тонкохвостый налим, пестроногий подкаменщик и еще какой-то вид сиговой рыбы, который определить не удалось (Куренков, 2005).

Возрастная структура и другие биологические характеристики нерки р. Пахача представлены в табл. 4–7 в главе 5, посвященной географической изменчивости азиатской нерки.

Река Апука. В ее бассейне расположено оз. Ватыт-Гытхын, которое находится в Корякском нагорье в открытой горной котловине и имеет сильно вытянутую форму в северо-восточном направлении. По данным Н. Ю. Воронина (цит. по: Бонк, 2003), площадь озера составляет 3,5 км², максимальная глубина – 64 м. Температура поверхности воды в летний период повышается до 11,5 °С.

0Видовой состав зоопланктона оз. Ватыт-Гыхтын представлен в работах Т. В. Бонк (2001, 2003), где она отмечает 10 видов планктонных животных, но основу биомассы в озере составляют всего два вида пелагических ракообразных – *Cyclops scutifer* и *Daphnia longiremis*.

Разнообразие хирономид в бассейне оз. Ватыт-Гытхын анализировала Т. Н. Травина (2004), которая в пробе от 30 августа 2000 г. показала наличие в озере 8 видов из 3 подсемейств: Tanypodinae (1), Orthocladiinae (5) и Chironominae (2).

Возрастная структура и другие биологические характеристики нерки р. Апука представлены в табл. 4–7 в главе 5, посвященной географической изменчивости азиатской нерки.

7.6. Нерка р. Ананапыльген (оз. Лагуна Анана)

Эта озерно-речная система занимает заметное место в промысле азиатской нерки, что объясняется наличием в ее бассейне оз. Лагуна Анана (не следует путать с оз. Анана, из которого вытекает р. Таманваям, впадающая в бух. Шлюпочная). Река Ананапыльген, вытекающая из оз. Лагуна Анана (расположенного почти на самой оконечности Олюторского полуострова – 59°58' N, 170°10' E), впадает в Олюторский залив; в оз. Лагуна Анана впадает р. Ананаваям. Это частично солоноватоводный водоем лагунного типа, т. к. во время прилива в озеро поступает морская вода (Бугаев и др., 2004b).

Небольшая удаленность от моря и наличие постоянных ветров существенно отличает динамику водных масс оз. Лагуна Анана от других корякских озер. Температура воды в июле (в слое 0–4 м) – порядка 10–11 °С, в августе (0–17 м) – 12–13 °С (Шубкин, 2006).

Источником питания озера является поверхностный и грунтовый сток и поступление соленой воды через протоку во время приливов, что обусловливает наличие в озере двух слоев – опресняемого (с соленостью 2,3–2 ‰) и слоя с повышенной соленостью (8,1–12,5 ‰). В паводок возрастает высота опресняемого слоя, а в межень – солоноватого. Разность плотности двух сред препятствует полному перемешиванию озерных вод и существенно влияет на гидрологический режим озера (Шубкин, 2006).

Как выяснилось, даже в безледный период из-за отсутствия свободного перемешивания в придонном слое существует дефицит кислорода и значение pH опускается ниже 7 (Шубкин, 2006).

По данным А. Г. Остроумова (персональное сообщение), оз. Лагуна Анана (максимальная длина – 8,8; максимальная ширина – 5,9 км) относится к ледниково-лагунному (ледниково-фиордовому) типу и имеет среднюю глубину 15–18 м (при максимальной – до 30 м). Общая площадь водосбора – 183 км².

По материалам Н. Ю. Воронина (цит. по: Бонк, 2003), площадь оз. Лагуна Анана составляет 30,6 км², максимальная глубина – 28,4 м, температура поверхности воды в июле-августе около 11–13 °С, в среднем – 12 °С.

Таким образом, по максимальным и средним глубинам оз. Лагуна Анана относится к «глубоким» озерам, где видовой состав зоопланктона должен быть благоприятным для нагула молоди нерки в течение пресноводного периода жизни (Куренков, 1978a, 2005; Бугаев, 1995a).

Озеро соединено с морем протокой – р. Ананапыльген, литературные данные о длине которой противоречивы: от 5 (Бугаев и др., 2004b) до 13 км (Бонк, 2003). По последним данным С. В. Шубкина (персональное сообщение в 2007 г.), длина протоки составляет около 11 км.

Характеристику планктонного альгоценоза оз. Лагуна Анана выполняла Е. В. Лепская (Бугаев и др., 2004b). Планктонное альгосообщество оз. Лагуна Анана изучали в немногочисленных батометрических пробах, отобранных в слое 0–1 м, в летние месяцы 2000–2002 гг. К массовым видам водорослей следует отнести *Anabaena lemmermannii* P. Rihct. (*Cyanophyta*), численность которой может достигать более 1500 клеток/мл. Однако «цветение» этой водоросли, скорее всего, непродолжительно, о чем свидетельствует нахождение ее в августе 2000 и 2001 гг. и, вероятнее всего, приурочено к ситуации, когда в водной толще истощаются запасы минерального азота.

В заметном количестве в планктоне может развиваться *Stephanodiscus* sp. (*Bacillariophyta*) (600 клеток/мл), но, по данным Е. В. Лепской, это – редкое явление, которое отмечали только в конце июля 2001 г. Постоянно в планктоне присутствует *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. (*Bacillariophyta*), численность которой меняется в зависимости от сезона (20 клеток/мл – 2000 г.; 170 клеток/мл – 2001 г.; 130 клеток/мл – 2002 г). В таком же объеме в планктоне развивается комплекс золотистых водорослей (20–150 клеток/мл). На порядок меньше численность факультативного планктера, диатомеи *Staurosira construens* (Ehr.) Will. et Round, однако в планктоне он отмечается постоянно. Что касается диатомовых, например *Aulaciseira subarctica* (O. Müll.) Haworth, виды рода *Cyclotella* и т. д., которые по аналогии с оз. Азабачье, Курильское и Паланское формируют кормовую базу планктонных ракообразных, то они в исследованных пробах либо малочисленны, либо не отмечены.

В планктоне озера могут изредка развиваться *Dactylococcopsis* sp. (*Cyanophyta*), *Crucigenia* sp. (*Chlorophyta*) и водоросли, предварительно отнесенные к эвгленовым (*Euglenophyta*).

В связи с тем, что Е. В. Лепская (Бугаев и др., 2004b) располагала только поверхностными пробами, о таксономическом составе микрофитобентоса можно судить по находкам типичных бентосных форм, занесенных в планктон в результате разнообразных механических воздействий на бентосные и перифитонные сообщества литорали и бентали. Е. В. Лепская предполагает, что довольно обильно в названных биотопах должны быть представлены такие диатомовые, как *Cocconeis* sp., *Cymbella ventricosa* Kütz., *Epithemia sorex* Kütz., *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll. и *Stauroneis anceps* Ehr.

Близость моря также накладывает отпечаток на состав диатомовой флоры озера, в которой довольно высока доля водорослей-галофилов или водорослей-индифферентов по отношению к солености. К группе водорослей-индикаторов по данному признаку относятся *Nitzschia macilenta* Greg., *N. vermicularis* (Kütz.) Grun., *Stauroneis anceps*, *Diatoma elongatum*, *Epithemia sorex*, *Rhopalodia gibba*.

Из реофильных таксонов в планктоне отмечена диатомея *Hannae arcus* (Ehr.) Patr.

Таким образом, незначительная видовая насыщенность фитопланктонного сообщества оз. Лагуна Анана, невысокая флуктуирующая численность «кормовых» водорослей, в частности *A. subarctica*, может свидетельствовать о слабом продукционном потенциале водоема. Этому утверждению не противоречит факт массового развития синезеленых водорослей из рода *Anabaena*, так как по имеющимся данным они игнорируются ракообразными и поэтому не представляют ценности как пищевой объект.

Присутствие комплекса галофильных видов может указывать на повышенное содержание солей в воде озера, что свидетельствует о влиянии моря на гидрологию и гидрохимический режим водоема (Бугаев и др., 2004b).

Характеристику зоопланктонного сообщества оз. Лагуна Анана выполняла Т. В. Бонк (Бугаев и др., 2004b). Основу питания молоди нерки в период нагула в озерах составляет зоопланктон. Во время приливов в оз. Лагуна Анана поступает морская вода, что в известной мере определяет состав зоопланктонного сообщества, в которое входят пресноводные и солоноватоводные организмы. Зоопланктон озер лагунного происхождения крайне беден (Куренков, 1967b, 2005). По сравнению с другими солоноватоводными озерами Камчатки (Большой Вилюй, Нерпичье), планктонная фауна оз. Лагуна Анана представлена значительно беднее (Бонк, 2001).

Биомасса ветвистоусых раков в озере очень мала: максимальная биомасса за время исследований составила 1,6 мг/м³. Из всех представителей ветвистоусых рачков самым массовым является *Bosmina longirostris*. Другие виды встречались в единичных экземплярах или их присутствие определялось створками раковин. Развитие босмин в озере прослеживалось в июне и июле; в августе, в пробах было обнаружено только большое количество створок раковин (Бугаев и др., 2004b).

Cyclops scutifer – малочисленный вид в озере, хотя во многих камчатских озерах он относится к ведущим кормовым организмам. Основное развитие циклопов отмечается в июне (800 экз./м³), к августу численность сокращается до 130 экз./м³.

В оз. Лагуна Анана доминирующим видом кормового зоопланктона является всего один вид – *Limnocalanus macrurus*. Он относится к подотряду Calanoida, представители которого ведут исключительно планктонный образ жизни. Этот вид относится к крупным холодноводным формам зоопланктона. Место обитание вида – распресненные участки морей, озера прибрежных районов, устья рек.

Развитие *L. macrurus* происходит с конца июня по конец августа. В начальный период рачок представлен науплиусами и младшими копеподитами. Развитие всех копеподитных стадий, особенно IV и V, хорошо прослеживается в июле: I–VI стадий – 11 200 экз./м³, IV–V стадий – 5 600 экз./м³; в августе – численность копеподитов IV–V стадий составляла 1249 экз./м³. Максимальную численность и биомассу *L. macrurus* отмечали в конце августа, в связи с развитием половозрелых рачков. Самые высокие показатели были отмечены в 2000 г. – биомасса составляла 6,4 г/м³. В последующие годы биомасса этих рачков понизилась, и в 2003 г. она имела самый низкий показатель (Бугаев и др., 2004b).

L. macrurus благодаря крупным размерам является ценным кормовым объектом и составляет, вероятно, основную пищу рыб-плантофагов и, в том числе, молоди нерки в оз. Лагуна Анана.

В связи с отсутствием данных по более холодному периоду Т. В. Бонк не смогла проследить дальнейшее развитие *L. Macrurus* (Бугаев и др., 2004b), но известно, что *L. macrurus* является круглогодичной формой планктона. Последнее полностью согласуется с представлениями И. И. Куренкова (1978a, 2005) и В. Ф. Бугаева (1995a) о том, что в «глубоких» озерах Камчатского полуострова, к каким относится оз. Лагуна Анана, кормовая база молоди нерки более устойчива в течение года, чем в «мелких» за счет существования видов, являющихся круглогодичными формами зоопланктона.

Характеристику бентофауны в оз. Лагуна Анана и определение видового состава организмов в водоеме проводили Т. Л. Введенская и Т. Н. Травина (Бугаев и др., 2004b).

Личинки нерки переходят на экзогенное питание, находясь еще в нерестовых буграх, при неполностью резорбированном желточном мешке. После выхода из гнезд они некоторое время держатся около них. По мере роста нагульные площади расширяются, и рыбами используются наиболее прогреваемые мелководные участки литорали. Условия нагула в литорали влияют на рост молоди нерки, длительность пребывания на мелководье и сроки миграции ее в пелагиаль. Хорошее прогревание литорали способствует более интенсивному развитию кормовой базы. В связи с этим возрастает обеспеченность рыб пищей, что, соответственно, отражается на ее росте.

Миграция сеголетков нерки из литорали озера происходит после прогревания водных масс и развития зоопланктона в пелагиали. К этому времени условия откорма в литорали озера ухудшаются, так как численность основного кормового объекта – личинок хирономид заметно понижается в связи с метаморфозом, обусловленным массовым вылетом имаго.

Длительность пребывания сеголетков нерки в литорали в разных водоемах различается. В оз. Дальнее и оз. Курильское сеголетки нерки держатся в литорали до августа, в оз. Азабачье нагул более кратковременный (Введенская, 1992; Введенская, Травина, 2001). Основными объектами питания у них являются хирономиды на всех стадиях метаморфоза при доминировании личинок.

Рассмотрим данные о составе организмов в бентофауне бассейна р. Ананаваям, которые необходимы для оценки кормовой базы сеголетков нерки в период перехода с эндогенного питания на экзогенное в литорали озера и откорма молоди нерки во время ската ее в реке.

Работы по изучению донной фауны в бассейне р. Ананаваям проводились в августе 2000 г. Пробы бентоса отбирали ловушкой Леванидова (площадь облова 0,12 м²): в среднем течении реки (вытекающей из озера) – 2 августа с глубины 30 см, температура воды 19,0 °С, грунт – песок; в озере – 30 августа в северо-восточном районе литоральной зоны с глубины 50 см, температура воды 12,0 °С, грунт – песок.

Некоторые данные о составе бентосных беспозвоночных в оз. Лагуна Анана были опубликованы ранее (Введенская и др., 2001).

Состав бентосных беспозвоночных в донных ценозах был довольно разнообразным и представлен пресноводными и солоноватоводными формами из отряда Cumacea.

В реке, в донных биотопах встречались представители пресноводной фауны, так как пробы были взяты в среднем течении реки. Среди бентосных беспозвоночных обнаружены черви (олигохеты, нематоды), ракушковые ракообразные (остракоды), гаммарусы, клещи и личинки хирономид. Общая плотность и биомасса равнялась 1,6 тыс. экз./м² и 0,3 г/м², соответственно. Наибольшая плотность принадлежала хирономидам (35,7 %) и олигохетам (30,9 %), тогда как по биомассе доминировали хирономиды (91,9 %).

В озере донная фауна более разнообразна, чем в реке, и здесь встречались как пресноводные, так и солоноватоводные формы. Среди червей найдены планарии, нематоды и олигохеты. Ракообразные представлены высшими (гаммарусы) и низшими (хидорусы, циклопы, гарпактициды) рачками, обитание которых более всего проходит на мелководье, в зарослях прибрежных водных растений (Бугаев и др., 2004b).

Представителями насекомых являлись хирономиды и ручейники. Единственным солоноватоводным видом являлся рачок *Lamprops korroensis*, приспособившийся к жизни в пресных и солоноватых водах. Общая плотность и биомасса равнялась 5,5 тыс. экз./м² и 0,7 г/м², соответственно. Наибольшая плотность принадлежала циклопам (45,6 %) и хирономидам (32,5 %), а биомасса – олигохетам (30,7 %) и хирономидам (24,7 %).

Как уже говорилось выше, молодь нерки нагуливается в литорали озер и в реках, откармливается, как правило, в наиболее прогреваемых и затишных местах. Основными объектами питания являются хирономиды на разных

стадиях метаморфоза. Состав, плотность и биомасса хирономид в донных ценозах зависит от многих факторов, в том числе от состава грунта, температуры воды, антропогенного влияния и многих других параметров.

В бассейне р. Ананаваям фауна хирономид в реке и озере различалась по видовому разнообразию, плотности и биомассе. Среди всех обнаруженных в августе личинок хирономид определено 10 видов, являющихся представителями трех подсемейств – *Diamesinae* (3), *Orthocladiinae* (5) и *Chironominae* (2) (Бугаев и др., 2004b)

В реке отмечено всего четыре вида хирономид из двух подсемейств *Orthocladiinae* и *Diamesinae*. По плотности преобладали личинки *Diamesa cultriger* (61,5 %), а по биомассе *Pseudodiamesa nivosa* (57,0 %). В литорали озера в бентофауне было обнаружено 7 видов хирономид из трех подсемейств.

Исследования бентофауны, проведенные в солоноватоводном оз. Большой Вилюй, показали, что хирономиды не являются доминирующей группой и видовой состав их не очень разнообразен. В основном преобладают представители из подсемейства *Chironominae*, которые предпочитают наиболее заиленные участки и хорошо переносят дефицит кислорода (Введенская и др., 2001).

В августе у большинства видов комаров происходит массовый вылет и отрождение нового поколения. Поэтому по плотности в оз. Лагуна Анана в это время доминировали личинки младших возрастных групп из подсемейства *Chironominae* (34,1 %), а субдоминантами были *Micropsectra* gr. praecox (18,4 %). По биомассе преобладали представители из подсемейства *Orthocladiinae* – *D. cultriger* (48,7 %) и *Orthocladius obumbratus* (24,8 %). Эти хирономиды были довольно крупными на последней, IV, личиночной стадии развития, перед самым окукливанием. Все эти виды имеют по две генерации в год. Массовый вылет их отмечается в апреле и в сентябре (Леванидов, Леванидова, 1962).

В течение суток личинки хирономид периодически совершают вертикальные миграции. Именно в этот момент они и становятся кормом для нагуливающейся молоди лососей.

Исходя из вышеизложенного, можно заключить, что состав беспозвоночных в литоральной зоне в бассейне р. Ананаваям вполне благоприятен для откорма молоди нерки. В озере на долю хирономид, основной пищи нерки в литорали озера, по плотности и биомассе приходится около 30 % донных животных; в реке, соответственно, 40 и 90 % (Бугаев и др., 2004b).

Биологические показатели половозрелой нерки. В бассейне р. Ананапыльген нерка нерестится в литорали по периметру оз. Лагуна Анана (преимущественно в его восточной части) и в р. Ананаваям, впадающей в озеро. Соотношение численности производителей, отнерестившихся в реке и озере, приблизительно 1 : 1. По срокам нереста порядка 95 % численности производителей этого водоема относится к поздней сезонной расе нерки, 5 % – к ранней (Бугаев и др., 2003a; Маслов, Бугаев, 2010).

Как видно из табл. 88, в 1997–2007 гг., в отличие от 1980 г., когда преобладали рыбы возраста 3.3 и 2.3 (при этом в заметном количестве встречались особи возраста 5.2 и 6.2), у анадромной нерки р. Ананапыльген наблюдается принципиально другой возрастной состав: основу составляют рыбы возраста 2.3, хотя и особи возраста 1.3 и 2.2 в отдельные годы встречаются в значительном количестве. При этом рыбы с 5–6 пресноводными годами отсутствуют полностью. Здесь существует две версии объяснения имеющейся ситуации.

Таблица 88. *Возрастная структура нерки р. Ананапыльген в 1980 и 1997–2007 гг., %*

Возраст	Годы								
	1980	1997	1999	2000	2002	2003	2006	2007	1997–2007
1.2	–	4,2	–	–	–	2,6	–	6,9	2,0
1.3	0,7	2,8	35,6	20,6	–	3	1,4	4,6	9,7
1.4	–	1,4	1,9	2,1	0,7	–	–	–	0,9
2.1	4,2	–	–	–	–	0,4	–	1,6	0,3
2.2	7,0	22,4	11,9	10,3	27,3	20,9	4,2	3,1	14,3
2.3	22,3	57,3	44,6	60,8	48,9	51,3	75	40	54,0
2.4	–	2,8	3	–	14,7	5,1	2,8	0,7	4,1
3.2	4,2	4,2	–	–	4,9	1,7	9,7	1,6	3,1
3.3	32,9	4,2	3	6,2	3,5	15	5,5	41,5	11,3
3.4	–	0,7	–	–	–	–	1,4	–	0,3
4.2	4,9	–	–	–	–	–	–	–	–
4.3	2,1	–	–	–	–	–	–	–	–
4.4	0,7	–	–	–	–	–	–	–	–
5.2	13,3	–	–	–	–	–	–	–	–
5.3	0,7	–	–	–	–	–	–	–	–
6.2	7,0	–	–	–	–	–	–	–	–
Число рыб	143	143	101	97	143	234	72	130	–

Примечание. * Первая цифра – продолжительность пресноводного периода жизни, вторая – морского.

Первое – часть смолтов нерки в связи с низкой численностью популяции в 1970-е гг. и, как следствие, хорошим развитием и состоянием кормовой базы (из-за низкой выедаемости молодью нерки) могла естественным образом задержаться в озере и иметь возраст 5+ и 6+ лет. Не исключено, что это в комплексе каким-то образом было связано и с частичным осолонением некоторых районов данного водоема.

Второе – особи нерки, пойманные в 1980 г. в пресноводный период жизни, могли в течение нескольких лет подвергаться вынужденной задержке в лагуне (и часть смолтов не скатывалась) из-за временного замыва в период ската смолтов устья реки, соединяющей озеро с морем, в результате волновой деятельности морских вод. Хотя надо отметить, что и А. Г. Остроумов (персональное сообщение) и А. В. Маслов (персональное сообщение) оба единодушно отвергали эту версию. Тем не менее, в последние годы появились свидетельства рыбаков, что устье реки, вытекающей из оз. Лагуна Анана, действительно в зимнее время замывается, хотя ранее этот факт не был доказан (Бугаев и др., 2004b).

По данным биологических анализов (табл. 89), самцы (самки) нерки р. Ананапыльген в отдельные годы имели среднюю длину тела: 1980 – 62,41 (61,33); 1997 – 67,39 (59,69); 1999 – 61,61 (59,32); 2000 – 63,00 (57,56);



Рис. 180. *Структура центральной части чешуи производителей нерки, пойманных 26.08.1980 г. в оз. Лагуна Анана у р. Ананаваям (стрелками обозначены зоны сближенных склеритов – годовые кольца), соответствующая периоду ската смолтов нерки из озера в море (по: Бугаев, 1995a): 1 – АС – 710 мм, самец, возраст 3.3, продолжительность пресноводного периода жизни 3+; 2 – АС – 730 мм, самец, возраст 4.3, продолжительность пресноводного периода жизни 4+; 3 – АС – 650 мм, самец, возраст 5.2, продолжительность пресноводного периода жизни 5+; 4 – АС – 600 мм, самка, возраст 6.2, продолжительность пресноводного периода жизни 6+*

2002 – 59,61 (57,46); 2003 – 61,39 (58,77) см; самцы (самки) имели массу тела: 1980 – 2,67 (2,41); 1997 – 4,04 (2,75); 1999 – 3,27 (2,75); 2000 – нет данных, 2002 – 2,93 (2,61); 2003 – 3,13 (2,60) кг и т. д. Обращают на себя внимание крупные размеры самцов в 1997 г., но обсуждать этот вопрос нам пока представляется преждевременным. Необходимо дальнейшее накопление ряда наблюдений.

Средняя плодовитость самок нерки в 1980 г. составляла – 3538, в 2002 г. – 4930, в 2003 г. – 4661, в 2006 – 3329, в 2007 – 3430 шт. икринок (табл. 91).

Данными о длине и массе тела смолтов нерки, мигрирующих из оз. Лагуна Анана, автор пока не располагает.

7.7. Нерка р. Саранная (оз. Саранное, о. Беринга)

В северной части о. Беринга (длина 90 км, наибольшая ширина 25 км) расположено значительное количество озер. Наиболее крупные из них – Саранное, Гаванское, Ладыгинское. Короткая р. Саранная (протяженность 1,4 км) вытекает из одноименного озера (Куренков, 1970).

Вопрос о происхождении оз. Саранное недостаточно ясен. По всей вероятности, оз. Саранное и Гаванское в прошлом были соединены и представляли собой длинный морской пролив, рассекавший о. Беринга. В дальнейшем, вследствие частичного поднятия суши и сноса в водоем богатых растительными остатками вод тундровых рек, берега пролива соединились перемычкой. Таким образом образовались два залива, открывавшихся к морю на запад и на север. Благодаря сильной волноприбойной деятельности заливы были отделены от моря галечными косами, мощность которых с годами, при продолжавшемся поднятии суши, все более увеличивалась. Два водоема постепенно опреснились, и сток из них осуществлялся через рр. Гаванская и Саранная (Куренков, 1970).

Таблица 89. *Длина и масса тела нерки р. Ананапыльген (основных возрастных групп) в 1980 и 1997–2007 гг.*

Год	1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		3.2		3.3		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Длина тела, см																
1980	–	64,00	–	–	55,86	58,67	62,88	59,40	–	–	55,50	59,00	69,29	64,02	62,41	61,33
1997	63,00	55,67	73,50	–	62,22	56,83	68,45	61,98	72,50	64,50	59,00	56,75	70,33	62,00	67,39	59,69
1999	65,50	59,54	–	58,50	51,00	53,67	63,50	59,80	65,00	60,00	–	–	66,00	59,50	61,61	59,32
2000	63,55	56,89	–	62,00	50,33	50,86	64,04	58,63	–	–	–	–	67,00	59,60	63,00	57,56
2002	–	–	66,00	–	50,15	53,11	63,43	58,25	68.10	63.09	54,49	55,00	62,67	54.50	59,61	57,46
2003	64,00	60,00	–	–	54,64	53,83	64,28	60,26	–	–	–	–	64,80	60,04	61,39	58,77
2006	66,00	–	–	–	53,50	53,00	63,58	58,80	67,00	63,00	56,33	55,00	68,00	56,33	62,61	58,18
2007	68,50	57,90	–	–	58,75	55,25	66,14	62,25	–	65,00	–	55,25	65,94	61,73	63,83	60,99
1997–2007	65,09	58,00	69,75	60,25	54,37	53,79	64,77	60,00	51,13	50,5	56,61	55,55	66,39	51,31	62,78	58,85
Масса тела, кг																
1980	–	2,87	–	–	1,81	2,05	2,57	2,16	–	–	1,62	1,93	3,54	2,75	2,67	2,41
1997	2,90	2,97	4,90	–	3,27	2,39	4,21	3,04	5,05	3,50	2,90	2,03	4,57	2,95	4,04	2,75
1999	3,86	2,75	–	2,60	1,76	2,01	3,53	2,84	3,85	2,76	–	–	3,61	2,85	3,27	2,75
2000	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2002	–	–	3,97	–	1,65	2,09	3,46	2,69	3,99	3,40	2,15	2,21	3,58	2,15	2,93	2,61
2003	3,73	2,76	–	–	1,87	1,83	3,61	2,82	–	–	–	–	3,76	2,86	3,13	2,60
2006	3,80	–	–	–	2,05	1,90	3,43	2,68	3,90	3,00	2,27	2,20	4,70	2,27	3,30	2,58
2007	4,00	2,58	–	–	2,61	2,07	3,78	3,08	–	3,63	–	2,03	3,72	3,04	3,44	2,93
1997–2007	3,66	2,77	4,43	2,60	2,20	2,05	3,67	2,86	4,20	3,26	2,44	2,12	3,99	2,69	3,35	2,70

Примечание. В 1980 г. длина (масса) тела самцов редко встречающихся старших возрастных групп составила: 4.2 – 67,25 (3,13); 4.3 – 73,00 (4,10); 5.2 – 63,67 (2,87); 5.3 – 68,00 (3,10); 6.2 – 67,00 (3,27), см (кг). Длина (масса) тела самок редко встречающихся возрастных групп составила: 4.2 – 58,33 (1,97); 4.3 – 66,50 (3,09); 4.4 – 67,00 (3,07); 5.2 – 59,38 (2,26); 6.2 – 59,89 (2,19), см (кг).

Таблица 90. *Коэффициенты зрелости нерки р. Ананапыльген (основных возрастных групп) в 1980 и 1999–2007 гг., %*

Год	1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		3.2		3.3		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1980	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3,17	11,69
1997	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1999	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3,47	9,24
2000	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2002	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3,57	8,78
2003	4,08	10,15	–	–	4,78	12,43	5,85	11,50	4,15	12,32	–	11,93	4,07	11,10	4,22	11,60
2006	3,16	–	–	–	5,25	12,63	3,29	9,93	3,08	12,67	4,25	8,38	3,08	9,75	3,48	9,89
2007	3,13	9,46	–	–	3,35	7,85	3,29	9,67	–	11,29	–	8,05	3,27	10,13	3,52	9,67

Таблица 91. *Средняя абсолютная плодовитость самок нерки р. Ананапыльген в 1980 и 2002–2007 гг., шт. икринок*

Возраст	Годы					
	1980	2002	2003	2006	2007	2002–2007
1.2	–	–	2169	–	2471	2320
1.3	4352	–	5224	–	2982	4103
2.2	2232	4511	3612	2592	2331	3261
2.3	2761	5160	5058	3391	3416	4256
2.4	–	5233	5123	–	4039	4798
3.2	3015	4442	–	–	3016	3729
3.3	4172	3133	4766	–	3698	3866
4.2	2893	–	–	–	–	–
4.3	3640	–	–	–	–	–
5.2	3599	–	–	–	–	–
6.2	3575	–	–	–	–	–
Среднее	3538	4930	4661	3329	3430	4087

В литературе сведения об оз. Саранное впервые оставил Е. К. Суворов (1911), посетивший Командорские о-ва в 1910 г. Озеро имеет длину – 7,7 км, наибольшую ширину – 5,1 км, среднюю ширину – 4,1 км, площадь зеркала – 31,1 км², наибольшую глубину – 31,0 м, среднюю глубину – 14,0 м.

Средняя температура воды в июле в истоке р. Саранная обычно колеблется от 10,3–12,5 °С, а в августе – повышается до 12,9–13,3 °С. В период с июля по начало сентября в озере отмечено явление гомотермии, когда температуры воды от поверхности до дна имеют приблизительно одинаковые значения. Например, в июле температура от поверхности (0 м) и до глубины 30 м изменяется всего от 11,11 °С до 10,80 °С, а в начале сентября – от 12,23 °С до 11,34 °С (на глубине 24 м). Это крайне интересный факт, редко наблюдаемый в озерах данной географической зоны.

Такое явление известно для оз. Нерпичье (Куренков, 1967b, 2005), расположенного в нижнем течении р. Камчатка, но это озеро имеет малую глубину, и вода в нем легко перемешивается даже при небольшом ветре. Наличие гомотермии в оз. Саранное можно объяснить тем, что оно почти ничем не защищено от воздействия постоянных ветров, сила которых часто исключительно велика (Куренков, 1970).

Качественный состав фито- и зоопланктона озера в общих чертах весьма обычен для близких по типу озер Камчатки. Встречено 10 видов водорослей, 8 видов коловраток (Rotatoria), 2 вида ветвистоусых раков (Cladocera) – *Daphnia longiremis* и *Bosmina longirostris*, два вида веслоногих раков (Copepoda) – *Cyclops scutifer* и *Evritemora kurenkovi*. Видовой состав бентоса на всех глубинах крайне беден и сравнительно небогат количественно (Куренков, 1970).

Ихтиофауна оз. Саранное отличается видовой бедностью, характерной для камчатских озер подобного типа. Кроме анадромной нерки, в озере присутствуют анадромная и жилая формы кижуча. Последнюю местное население называет «байдаркой». В озере обнаружен арктический голец – *Salvelinus alpinus* complex, жилая трехиглая колюшка (морфа – leiurus) (Шитова и др., 2008). В реку заходит также горбуша и очень редко кета. До сих пор не известно, заходит ли в оз. Саранное анадромная форма трехиглой колюшки (морфа – trachurus). В других близлежащих озерах о. Беринга – Гаванское, Ладыгинское и Шангинское – весной 2011 г. подо льдом обнаружена жилая форма трехиглой колюшки трех морф – leiurus, trachurus и semiarmatus (Токранов и др., 2011).

Лов нерки р. Саранная совпадает с ее заходом в озеро. Он начинается в начале мая, максимальная величина уловов отмечается в конце мая – начале июня, затем уловы падают и до середины июля держатся на среднем уровне. Во второй половине июля уловы на несколько дней возрастают, после чего начинается их падение. В конце первой декады августа ход заканчивается. Наличие двух пиков хода позволяет предполагать наличие двух сезонных рас нерки: ранней и поздней (Куренков, 1970).

Характерной чертой нерки стада р. Саранная (оз. Саранное) является длительный пресноводный период (табл. 92). Большинство рыб живет в озере 2 года, меньшая часть – 3, но встречаются рыбы и с четырьмя пресноводными годами. Для нерки этого водоема характерно преобладание особей в возрасте 2.2 и 2.3, но часто встречаются рыбы – 3.2 и 3.3 (первая цифра – продолжительность пресноводного периода жизни, вторая – морского) (Бугаев и др., 2007b).

Нерка р. Саранная некрупная. По данным С. И. Куренкова, в 1965 г. средняя длина (масса) тела самцов составляла 61,12 см (2,60 кг), самок 56,33 см (1,70 кг). По сведениям В. Ф. Бугаева (1995a), в 1990–1991 гг. показатели нерки были следующими: длина (масса) тела самцов 56,75–57,97 см (2,637–2,893 кг), самок – 53,08–54,29 см (2,129–2,352 кг). Данные о плодовитости отсутствовали.

В табл. 92–96 представлены современные данные о биологических показателях нерки оз. Саранное.

Нерест нерки в бассейне оз. Саранное начинается в 20-х числах июля, разгар нереста приходится на сентябрь, а окончание – в декабре.

Уловы нерки р. Саранная довольно стабильны и многие годы колеблются в пределах 70–100 тонн.

Таблица 92. *Возрастной состав нерки р. Саранная в 1960–1965, 1990–1999 и 2000–2006 гг., %*

Годы	0.2	0.3	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	3.4	4.1	4.2	4.3	4.4	5.3	Число рыб
1990	–	–	–	–	–	–	1,8	14,2	2,6	8,0	15,9	52,2	0,9	–	0,9	3,5	–	–	113
1991	–	–	–	–	–	4,6	16,9	29,8	–	9,7	15,9	19,0	–	1,5	0,5	2,1	–	–	195
1992	–	–	0,5	–	–	3,5	13,4	12,4	1,5	6,0	19,4	36,3	–	0,5	4,5	2,0	–	–	201
1999	0,9	–	0,5	12,7	–	0,5	4,1	21,0	–	1,3	10,5	40,2	–	0,5	–	7,3	–	0,5	219
2000	–	3,2	0,4	18,0	2,4	–	19,6	7,6	0,8	–	21,6	23,2	0,4	–	1,6	1,2	–	–	250
2003	–	–	–	–	–	–	–	7	13,2	1,7	8,8	61,4	1,7	–	0,9	4,4	0,9	–	114
2004	–	–	0,5	1,0	0,5	–	22,3	8,6	0,5	0,5	39,1	13,7	3,1	–	7,6	2,6	–	–	197
2005	–	–	–	–	–	0,5	16,2	13,2	–	2	26,9	30	–	–	3,1	8,1	–	–	197
2006	–	–	–	1,0	–	–	22,2	27,3	–	0,5	25,8	21,2	0,5	–	0,5	1,0	–	–	198
1960–1965	–	–	3,5	0,9	–	6,5	34,4	23,0	1,7	2,6	14,8	12,2	–	–	0,4	–	–	–	230*
1990–1999	0,2	–	0,3	3,2	–	2,1	9,1	19,4	1,0	6,3	15,4	36,9	0,2	0,6	1,5	3,7	–	0,1	–
2000–2006	–	0,6	0,2	4,0	0,6	0,1	16,1	12,8	2,9	0,9	24,4	29,9	1,1	–	2,7	3,5	0,2	–	–

Примечание. * – Куренков, 1970.

Таблица 93. *Длина тела нерки р. Саранная (некоторых возрастных групп) в 1990–1999 и 2000–2006 гг., %*

Годы	0.3		1.2		1.3		2.2		2.3		3.3		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1990	–	–	–	–	–	–	50,00	45,00	56,75	53,08	57,32	52,74	51,52	52,24
1991	–	–	–	–	–	–	48,05	47,23	57,97	54,29	59,78	54,35	49,50	51,81
1992	–	–	56,00	–	–	–	50,30	48,42	58,80	56,73	59,66	56,78	52,44	54,09
1999	–	–	–	–	57,10	53,25	48,00	47,00	57,16	54,84	57,95	55,69	54,98	54,07
2000	–	57,87	–	52,00	57,00	57,98	45,00	49,33	57,67	56,00	56,69	53,67	55,51	52,78
2003	–	–	–	–	–	–	–	–	55,00	54,67	58,25	55,64	56,15	55,89
2004	–	–	45,00	–	–	55,50	51,94	50,12	59,83	55,91	59,5	55,67	54,04	51,83
2005	–	–	–	–	–	–	50,70	50,17	58,77	55,85	58,6	54,59	53,81	52,88
2006	–	–	–	–	–	56,00	52,15	50,67	57,90	54,94	56,37	53,00	53,94	52,69
1990–1999	–	–	56,00	–	57,10	53,25	49,09	46,91	57,67	54,73	58,68	54,89	52,11	53,05
2000–2006	–	57,87	45,00	52,00	57,00	56,49	49,95	50,07	57,83	55,47	57,88	54,51	54,69	53,21

Таблица 94. *Масса тела нерки р. Саранная (некоторых возрастных групп) в 1990–1999 и 2000–2006 гг., %*

Годы	0.3		1.2		1.3		2.2		2.3		3.3		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1990	–	–	–	–	–	–	1,70	1,40	2,64	2,13	2,84	2,09	2,17	2,05
1991	–	–	–	–	–	–	1,61	1,53	2,89	2,35	3,20	2,39	2,01	2,08
1992	–	–	2,50	–	–	–	1,50	1,40	2,57	2,10	2,65	2,19	1,92	1,90
1999	–	–	–	–	2,16	1,79	1,12	1,30	2,28	1,99	2,39	2,06	2,09	1,90
2000	–	2,67	–	2,03	2,15	2,76	1,00	1,44	2,65	2,41	2,42	1,98	2,28	1,96
2003	–	–	–	–	–	–	–	–	1,96	2,04	2,55	2,15	2,29	2,18
2004	–	–	1,20	–	–	1,90	1,80	1,52	3,02	2,19	2,85	2,19	2,10	1,73
2005	–	–	–	–	–	–	1,69	1,53	2,61	2,11	2,59	2,00	2,06	1,83
2006	–	–	–	–	–	2,28	1,89	1,69	2,62	2,21	2,43	1,99	2,12	1,94
1990–1999	–	–	2,50	–	2,16	1,79	1,48	1,41	2,59	2,14	2,77	2,18	2,05	1,98
2000–2006	–	2,67	1,2	2,03	2,15	2,31	1,59	1,55	2,57	2,19	2,57	2,06	2,17	1,93

Таблица 95. *Коэффициенты зрелости самок* нерки р. Саранная в 2005–2006 гг., %*

Годы	0.3	0.4	1.2	1.3	1.4	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	4.3	Все возраста
2005	–	–	–	–	–	5,83	6,31	–	5,92	6,68	6,30	6,30
2006	–	–	–	5,90	–	5,99	5,79	–	6,25	5,78	5,05	5,90

Примечание. * – Данные по самцам отсутствуют.

Таблица 96. *Плодовитость самок нерки р. Саранная в 1960–1965, 1990–1999 и 2000–2006 гг., шт. икринок.*

Годы	0.3	0.4	1.2	1.3	1.4	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	4.3	Все возраста
1999	–	–	–	2010	–	2245	2674	–	2344	2628	–	2525
2000	4871	–	3990	4879	4675	2294	4269	2590	2395	2670	–	3325
2005	–	–	–	–	–	2679	3092	–	2917	3175	2915	2991

7.8. Нерка Восточной Чукотки

В табл. 97 представлен состав пресноводной ихтиофауны в некоторых водоемах Олюторско-Наваринского района и Анадырского залива (рис. 181) (Черешнев, 1996; Черешнев и др., 2001a-b; Голубь, 2003b), что дает общее представление об ихтиофауне региона.

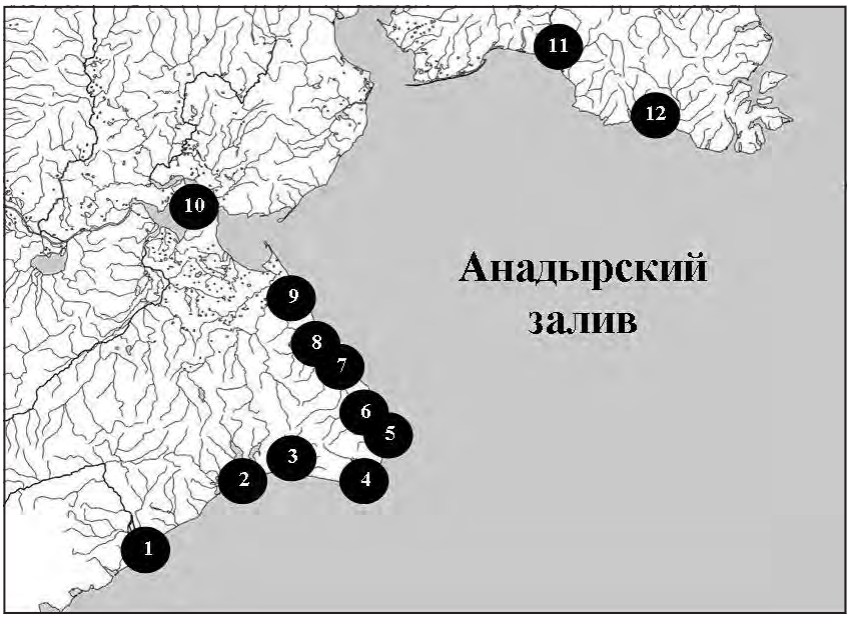


Рис. 181. *Районы проведения исследований нерки в водоемах Чукотки: 1 – бассейн р. Хатырка, 2 – Мейныпильгынская озерно-речная система, 3 – бассейн оз. Кайпыльгин, 4 – лагуна Амаам, 5 – лагуна Лахтина, 7 – р. Алькатваам, 8 – лагуна Кайнгыпыльгин, 9 – бассейн р. Туманская, 10 – бассейн р. Анадырь, 11 – Сеутаканская озерно-речная система, 12 – оз. Аччен (по: Голубь, 2007d)*

Таблица 97. *Состав пресноводной ихтиофауны в некоторых водоемах Олюторско-Наваринского района и Анадырского залива (по: Черешнев, 1996, 1998a-b; Черешнев и др., 2001; Голубь, 2003a; Черешнев, 2008; и др.)*

Вид рыбы	Мейныпилгынская ОРС	Бассейн оз. Кайпыльген	Бассейн р. Туманская	Сеутаканская ОРС	Бассейн оз. Аччен
Тихоокеанская минога	?	?	?	?	?
Дальневосточная ручьевая минога	?	?	?	?	?
Мойва	+	+	+	+	+
Малоротая корюшка	+	+	+	+	+
Тихоокеанская зубастая корюшка	+	+	+	+	+
Камчатский хариус	+	+	+	+	–
Горбуша	+	+	+	+	+
Кета	+	+	+	+	+
Кижуч	+	+	+	+	+
Нерка	+	+	+	+	+
Чавыча	+	+	+	+	+
Мальма – *S. malma**	+	+	+	+	+
Голец Таранца – *S. taranetzi**	+	+	+	+	+
Арктический голец – *S. alpinus**	–	–	–	–	+
Сибирская ряпушка	+	+	+	+	+
Чир (щокур)	–	–	+	–	–
Сиг-пыжьян	+	+	+	+	–
Валек (сиг-валек)	–	–	+	–	–
Трехиглая колюшка	+	+	+	+	+
Девятииглая колюшка	+	+	+	+	+
Берингийская даллия	–	–	–	–	+
Обыкновенная щука	–	–	+	–	–
Речной гольян (красавка)	+	+	+	–	–
Тонкохвостый налим	–	+	+	–	–
Западный слизистый подкаменщик	+	+	+	+	+

Примечание. * Автор настоящей работы рассматривает все эти виды гольцов рода *Salvelinus* как комплексный вид арктического гольца – *Salvelinus alpinus* complex.

Наиболее многочисленная группировка чукотской нерки, насчитывающая в разные годы от 28 до 586 тыс. рыб, воспроизводится в Мейныпильгынской озерно-речной системе. В бассейне оз. Кайпыльгин и р. Туманская максимальная численность производителей достигает 120–400 тыс. шт. Численность популяций, размножающихся в бассейнах рр. Хатырка, Анадырь, лаг. Орианда, оз. Аччен и Сеутакан, не превышает 90 тыс. шт. Остальные стада относятся к категории малочисленных и насчитывают не более 10 тыс. шт. Чукотская нерка нерестится

как в бассейнах озер, так и в реках. В реках, в отличие от озер, существует большой резерв нерестовых площадей. При достижении определенной плотности производителей на оптимальных нерестилищах рыбы начинают нереститься на маргинальных (краевых, второстепенных) участках. На первых производители нерестятся в лучших условиях и размножаются ежегодно; на вторых – лишь в годы высокой численности или возврата потомков от нерестившихся здесь многочисленных родительских поколений (Голубь, 2007a-b).

Промышленный лов нерки на Чукотке (в Анадырско-Наваринском районе и Анадырском заливе) в настоящее время ведется только в Мейныпильгынской озерно-речной системе (рис. 182), а в других местах (лаг. Хатырка, Орианда, Амаам, Лахтина, Глубокая, Тымна, Сеутакан и оз. Аччен) – имеет местное промысловое значение (Макоедов и др., 2000; Голубь, 2007a-b).

Нерка Мейныпильгынской озерно-речной системы (ОРС). Расположена в северной части Олюторско-Наваринского района. Бассейн системы состоит из трех озер Ваамочка (глубины 2–3 м) и оз. Пекульнейское (глубины в разных местах акватории от 10 до 30 м) с впадающими в них реками (рис. 182).

Длина оз. Верхняя Ваамочка (пресное) – 15 км, максимальная ширина – 7,5 км; площадь – 56,9 км². Длина оз. Нижняя Ваамочка (солоноватоводное) – 11,5 км; максимальная ширина – 4,0 км; площадь – 33,6 км². Есть еще небольшое оз. Средняя Ваамочка (пресное) – площадь 2,4 км². Длина солоноватоводного оз. Пекульнейское – 34,3 км; максимальная ширина – 21,3 км; площадь зеркала – 419 км² (Голубь, 2003a, 2007a-b).

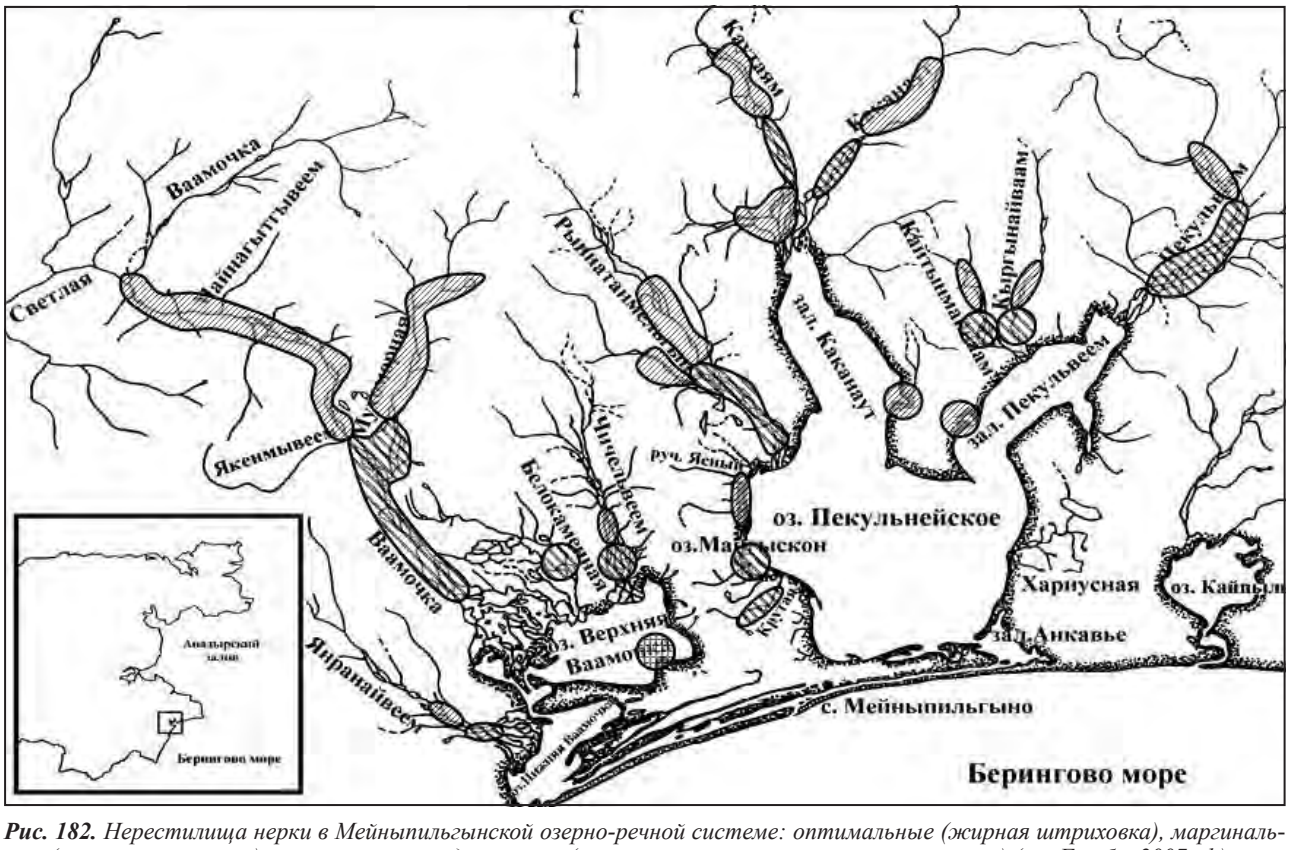


Рис. 182. *Нерестилища нерки в Мейныпильгынской озерно-речной системе: оптимальные (жирная штриховка), маргинальные (тонкая штриховка); нерестилища поздней нерки (вертикально-горизонтальная штриховка) (по: Голубь, 2007a-b)*

Между собой оз. Ваамочка и Пекульнейское соединены протокой, а через общее устье (обычно замывается зимой) – с Беринговым морем. Динамика численности нерки каждого озера имеет свои особенности, а общая динамика численности всей озерно-речной системы слагается из суммарной численности имеющихся озер (Голубь, 2003a, 2007a-b; и др.).

Просмотр планктонных проб, собранных в оз. Пекульнейское в августе–сентябре 2004 г., показал (Бонк, Голубь, 2006), что качественный состав зоопланктонного сообщества очень беден. Доминирующим видом в различных районах водоема является рачок Copepoda (Calanoida) *Limnocalanus macrurus*, который относится к солоноватоводным формам. Численность его в самом озере изменялась в зависимости от района от 93 экз./м³ (в центре) до 570 экз./м³ (в восточной его части). Численность других отмеченных видов зоопланктона (ракообразные – *Acartia* sp., *Cyclops* sp., *Chidorus sphaericus* и коловратки – *Keratella quadrata quadrata*) в исследуемый период была очень низкая (1–30 экз/м³).

Представителей веслоногих раков (Copepoda) родов *Acartia* и *Cyclops* не удалось определить до вида, т. к. рачки были представлены неполовозрелыми особями. Во всех пробах отмечены инфузории-комменсалы сем. Acinitidae, прикрепленные к панцирю *L. macrurus*. В пробе из оз. Пекульнейского также была найдена мелкая гарпактикоида *Ectinosoma* sp.

Исследуемый водоем по небольшому богатству пелагического зоопланктона имеет сходство с солоноватоводным оз. Лагуна Анана, расположенным в полярной зоне Камчатки (Бонк, Голубь, 2006).

Состав пресноводной ихтиофауны Мейныпильгынской ОРС и некоторых других северных водоемов приведен в табл. 97. Кроме того, здесь присутствует тихоокеанская сельдь и дальневосточная навага, добываемые местным потребительским ловом (Голубь, 2003b).

Мейныпильгынское стадо нерки – самое крупное в Чукотском автономном округе. Хотя его мониторинг начался еще в 1970 г., долгие годы никакой информации по этому стаду в открытой печати практически не было. В настоящее время необходимые сведения появились в достаточном объеме (Макоедов и др., 2000; Голубь, 2003a-g, 2007a-b; Голубь, Голубь, 2005; 2008, 2009b, 2010a-b; и др.).

Нерестовая миграция нерки в водоемы Мейныпильгынской ОРС обычно начинается в третьей декаде июня, но случается и раньше. Основной фактор начала захода – даты образования устья, замываемого в осенне-зимний период. Около 70 % рыб заходят в систему до начала третьей декады июля. Заполнение нерестилищ в основном оканчивается во второй декаде августа. Отдельные особи заходят в озеро до ноября, т. е. до полного замывания устья и прекращения связи озер с морем. В системе воспроизводится в основном нерка ранней сезонной расы, численность поздней – невелика и изменяется синхронно с численностью ранней формы (Голубь, 2007a-b; и др.).

Промысел нерки Мейныпильгынской ОРС в протоках озер начинается в начале июля и заканчивается в конце августа. У нерки Мейныпильгынской ОРС отмечено 13 возрастных групп (табл. 98). В среднем, основную часть подходов производителей составляют рыбы, прожившие 1–2 года в пресных водах (98,02 %) и 3 года в море (75,46 %). В нерестовой части стада доминируют особи в возрасте 2.3 (48,48 %) и 1.3 (25,20 %) (Голубь, 2003a, 2007a-b).

Судя по чешуе взрослых рыб этого стада, в одни годы из Мейныпильгынской ОРС скатываются преимущественно смолты возраста 1+, в другие – 2+. Так, например, в возврате 2001–2002 гг. рыбы возраста 2.3 составляли 75,3–77,2 %; а возвратов 2000 и 2003–2004 гг. – только 16,9–25,8 %. При этом в возвратах 2000 и 2004 гг. рыбы возраста 1.3 составляли 41,0–63,1 %, а в 2003 г. – особи возраста 1.3 и 3.3 встречались в довольно близком соотношении, соответственно 16,7 % и 17,0 % (Голубь, Голубь, 2005).

По многолетним данным, в 1970–2002 гг. средняя длина тела самцов Мейныпильгынской ОРС составила 67,7 см при средней массе 4,00 кг; средняя длина самок – 62,70 см, масса – 3,11 кг (Голубь, 2003a).

Средняя длина (масса) тела половозрелой нерки Мейныпильгынской ОРС в 2000–2004 гг. в возрасте 1.3 составляла: у самцов – 65,95 см (3,90 кг), у самок – 60,80 см (2,94 кг); в возрасте 2.3 – у самцов 66,58 см (4,07 кг), у самок – 61,42 см (3,05 кг). Плодовитость самок возраста 1.3 в эти же годы составляла – 5059, 2.3 – 5230 шт. икринок (Голубь, Голубь, 2005). В табл. 99 представлены биологические показатели нерки Мейныпильгынской ОРС.

Около 95 % рыб нерестится в притоках озер. Нерест начинается с середины июля и продолжается до сентября; пик приходится на август. Позже нерестится очень немногочисленная поздняя форма нерки. Так, в ноябре–январе при подледном промысле сига ставными сетями в восточной части оз. Верхняя Ваамочка в уловах встречались экземпляры нерки с половыми продуктами в III–IV стадиях зрелости. Численность поздней нерки изменяется синхронно с численностью ранней нерки, размножающейся в бассейне оз. Ваамочка (Голубь, 2003a, 2007a-b).

Ранее Е. В. Голубь (2003a, 2007a) было показано, что в период 1958–2002 гг. длина и масса тела нерки Мейныпильгынской ОРС имеет негативный тренд (коэффициентов корреляции не приведено), что она объясняла селективностью берегового и морского лова нерки. Мы также построили эти тренды, но ограничились периодом, начиная с 1970 и по 2010 г. включительно (рис. 183–184), как это делали для нерки р. Озерная (см. гл. 4). Затем рассмотрели эти тренды по периодам 1970–1984 и 1985–2010 гг. (рис. 185–188). Данные за 2007–2010 гг. для настоящей книги любезно предоставлены Е. В. Голубь.

Оказалось, что при анализе трендов по периодам линии регрессии имеют разные параметры и, как в случае с неркой р. Озерная (рис. 9–21), нерка Мейныпильгинской ОРС в 1970–1984 гг. имеет также более крутой наклон (направленность), чем в период 1985–2010 гг. (рис. 185–188). Последнее косвенно свидетельствует о существовании различий в период морского нагула нерки в море.

Очень интересными оказались данные о соотношении полов у нерки Мейныпильгинской ОРС. Оказалось, что встречаемость самок нерки в 1970–1984 гг. имеет отрицательный, а в период 1985–2006 гг. положительный тренды (рис. 189), что также косвенно свидетельствует о различиях в формировании численности самцов и самок данного стада нерки в эти периоды.

Достоверных характерных темпоральных трендов в плодовитости нерки Мейныпильгынской ОРС мы не обнаружили.

Е. В. Голубь (2003a) отмечала слабый положительный тренд в абсолютной плодовитости самок мейныпильгынской нерки в 1970–2002 гг., но на материалах 1970–2010 гг. он не подтвердился, т. к. был не достоверен и имел отрицательный характер ($r = -0{,}032$; $P > 0{,}05$; $n = 38$). При анализе по периодам 1970–1984 и 1985–2010 гг. тренды стали носить противоположный характер: в 1970–1984 гг. тренд был отрицательным и приближался к нижнему порогу достоверности ($r = -0{,}543$, $P > 0{,}05$, $n = 12$), а в 1985–2010 гг. – был достоверным ($r = 0{,}540$, $P < 0{,}01$, $n = 26$) Таким образом, увеличение численности самок мейныпильгынской нерки в 1985–2010 гг. (рис. 189) является своеобразным компенсационным «ответом» на снижение ее плодовитости в данный период.

Короткие ряды наблюдений за другими популяциями чукотской нерки не позволяют провести достоверный анализ темпоральных трендов биологических показателей особей этого региона.

В среднем, более половины производителей нерки, размножающихся в водоемах Мейныпильгынской ОРС, имеют различные повреждения (Голубь, 2007a-b). Доля производителей с травмами, нанесенными миногами (в среднем 19,2 % от общего количества просмотренных рыб), хищными рыбами (9,9 %) и морскими млекопитающими (17,2 %), заметно выше, чем в более южных районах воспроизводства изучаемого вида (Голубь, 2007a-b).

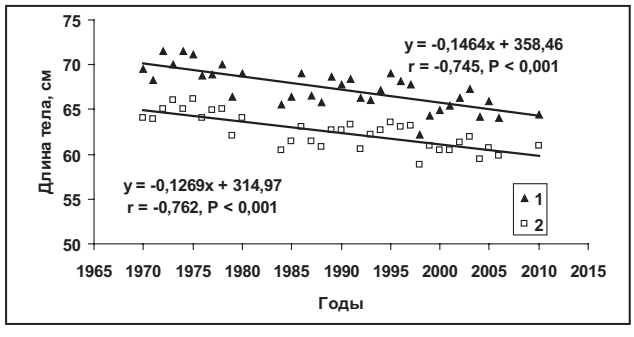


Рис. 183. *Тренды длины тела самцов (1) и самок (2) нерки Мейныпильгынской ОРС всех возрастных групп в 1970–2010 гг., см*

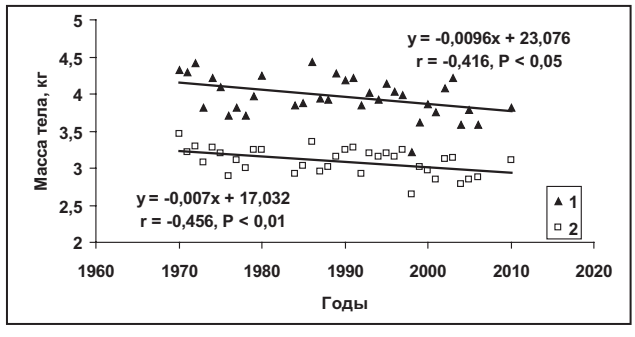


Рис. 184. *Тренды массы тела самцов (1) и самок (2) нерки Мейныпильгынской ОРС всех возрастных групп в 1970–2010 гг., кг*

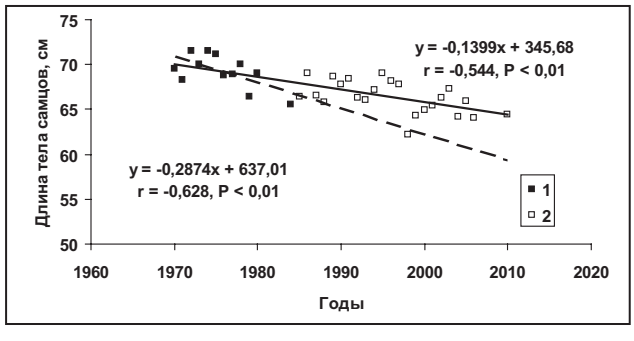


Рис. 185. *Сравнительные тренды длины тела самцов нерки Мейныпильгынской ОРС всех возрастных групп в 1970–1984 (1) и 1985–2010 (2) гг., см*

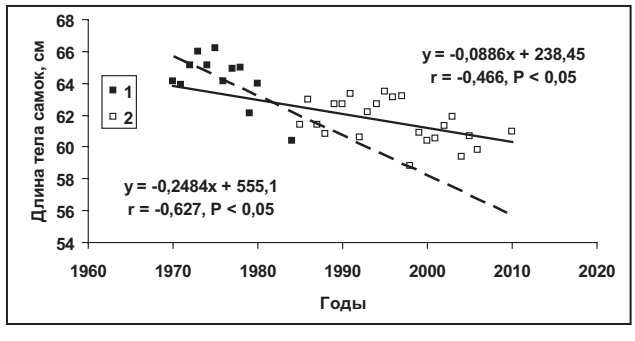


Рис. 186. *Сравнительные тренды длины тела самок нерки Мейныпильгынской ОРС всех возрастных групп в 1970–1984 (1) и 1985–2010 (2) гг., см*

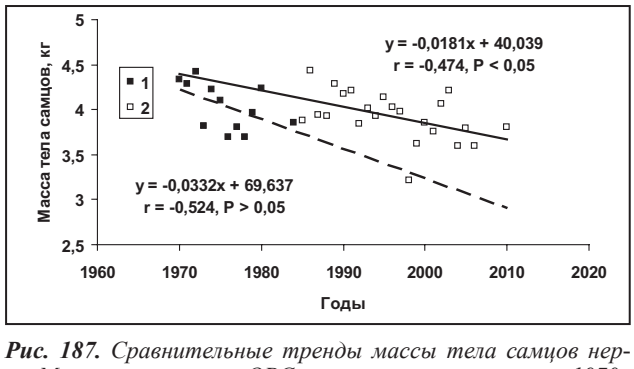


Рис. 187. *Сравнительные тренды массы тела самцов нерки Мейныпильгынской ОРС всех возрастных групп в 1970–1984 (1) и 1985–2010 (2) гг., кг*

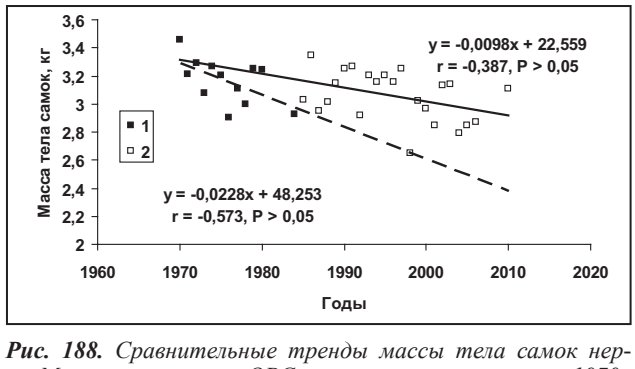


Рис. 188. *Сравнительные тренды массы тела самок нерки Мейныпильгынской ОРС всех возрастных групп в 1970–1984 (1) и 1985–2010 (2) гг., кг*

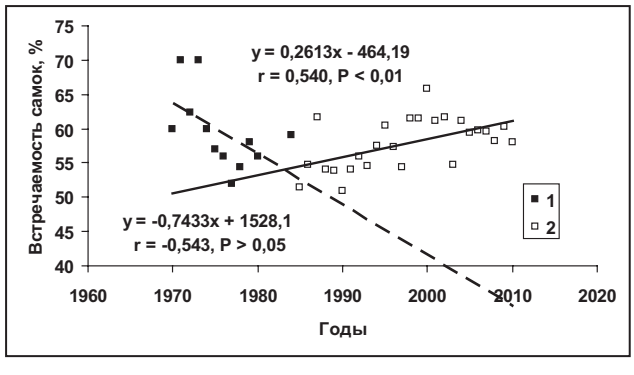


Рис. 189. *Встречаемость самок нерки Мейныпильгынской ОРС всех возрастных групп в 1970–1984 (1) и 1985–2010 (2) гг., %*

В динамике численности мейныпильгынской нерки выражена 6-летняя цикличность смены лет доминантного возраста нереста. Максимальные подходы, как правило, соответствуют возврату потомков предыдущего многочисленного поколения (Голубь, 2007a-b). Биологические показатели мейныпильгынской нерки приведены в табл. 4–7 и в табл. 98–99.

Биология молоди мейныпильгынской нерки до настоящего времени почти не изучена, что связано с большими трудностями в сборе таких материалов. В частности, имеются данные о характеристиках нагуливающихся сеголетков мейныпильгынской нерки, собранные во Второй речке в 2006–2010 гг. (Голубь, Голубь, 2008, 2009b, 2010a). Лов этой молоди ежегодно проводится в стандартные сроки, и идет накопление материалов.

Нерка р. Кайпыльгин (оз. Кайпыльгин). Устье реки, соединяющей озеро с Беринговым морем, расположено несколько северо-восточнее оз. Пекульнейское. Озеро Кайпыльгин – солоноватоводное, лиманного типа (площадь водного зеркала 37 км²), мелководное, подвержено влиянию морских приливов. В него впадают рр. Велькильвеем (54 км) и Мечеутвеем (39 км). Площадь бассейна озера – 1050 км². Более 90 % нерки, воспроизводящейся в бассейне оз. Кайпыльгин, нерестится в р. Велькильвеем (Голубь, 2003b; Голубь, Голубь, 2005; Голубь, 2007a-b).

Состав пресноводной ихтиофауны бассейна оз. Кайпыльгин и некоторых других северных водоемов приведен в табл. 97.

Лов нерки бассейна оз. Кайпыльгин в настоящее время не ведется вообще, хотя в 1970-е годы здесь добывали от 2 до 7 т нерки (Голубь, Голубь, 2005; Голубь, 2007a-b). В озеро нерка начинает заходить уже в конце мая – первой декаде июня; основной ход заканчивается к середине июля. Большинство половозрелой нерки оз. Кайпыльгин (материалы 2002 г.) имеет возраст 1.3–1.4 и 2.3–2.4 года (Голубь, Голубь, 2005; табл. 89).

Нерестилища в р. Вилькельвеем начинаются в 21 км от устья и занимают участок длиной 11 км до слияния с левым притоком р. Асалькамвеем. В небольшом количестве нерка нерестится также на 4-километровом участке р. Велькильвеем выше слияния рек. В р. Асалькамвеем основные нерестилища располагаются на участке длиной 7 км выше устья. Нерестилища, расположенные выше по течению реки (7–11 км от устья), нерка использует для размножения только в годы высокой численности производителей. Биологические показатели нерки оз. Кайпыльгин приведены в табл. 4–7 и табл. 89–90.

Смолты нерки возраста 1+ из оз. Кайпыльгин имеют очень крупные размеры (данные за 2008 г.) – от 13,1 до 16,2 см и массу тела – от 19,40 до 37,05 г; возраста 2+, соответственно, 15,0–17,5 см и 29,27–46,59 г. (Голубь, Голубь, 2008).

Нерка р. Туманская (оз. Майниц). Расположено в бассейне р. Туманская (Анадырский залив). Это самое крупное озеро северного макросклона Корякского нагорья. Имеет тектоническо-ледниковое происхождение. Длина водоема около 20 км, ширина – 5 км, площадь водного зеркала – 48,8 км², максимальная глубина – более 100 м (Беликович, 2001).

В 1997 г. ЧукотНИРО начало регулярные работы по изучению нерки р. Туманская. Нерестовый ход нерки в бассейн этой реки начинается в третьей декаде июня – первых числах июля (Голубь, Голубь, 2005; Голубь, 2007a-b).

Для нерки р. Туманская (оз. Майниц) характерны очень крупные размеры и высокая абсолютная плодовитость самок. Самцы туманской нерки достигают длины 85,0 см и массы 8,0 кг. Это самые высокие размерно-массовые показатели нерки, известные на сегодня (Черешнев, Агапов, 1992; Бугаев, 1995a; Попова, 1998; Макоедов и др., 2000; Черешнев и др., 2002; Голубь, Голубь, 2005; Голубь, 2007a-b). Так, например, в 1997–1998 гг. средняя длина самцов составляла 70,3–71,0 см (4,334–4,415 кг), самок – 62,5–64,0 см (3,105–3,289 кг); плодовитость самок – 6374–6974 шт. икринок (Попова, 1998; Голубь, Голубь, 2005).

В бассейне р. Туманская часть нерки нерестится в оз. Майниц и озерах, соединенных с протоками рр. Гытгывеем и Туманской; часть – в р. Гытгытпокыткынваям и р. Гытгывеем (соединяет оз. Майниц с р. Ныгчеквеем) (Черешнев, Агапов, 1992; Путивкин, 1994; Голубь, Голубь, 2005).

Состав пресноводной ихтиофауны бассейна р. Туманская и некоторых других северных водоемов приведен в табл. 97.

Биологические показатели мейныпильгынской нерки приведены в табл. 4–7 и в табл. 89–90.

По персональному сообщению Ю. Н. Хохлова, в оз. Майниц обитают следующие виды рыб: нерка, кета, горбуша, голец Таранца, мальма, чир, сиг-пыжьян, обыкновенный валек, камчатский хариус, щука, тонкохвостый налим, слизистый подкаменщик, речной гольян, девятииглая колюшка. Трехиглая колюшка (вероятно, анадромная форма) есть в нижнем течении р. Туманской, но до оз. Майниц не доходит. Кунджа в бассейне р. Туманской не встречается. Приводимые Ю. Н. Хохловым в списке рыб голец Таранца и мальма, исходя из точки зрения автора настоящей работы – это актические гольцы *Salvelinus alpinus* complex.

Нерка р. Сеутакан (оз. Сеутакан). По сообщениям рыбаков, в лагуну Сеутакан нерка заходит уже в начале июня. Вероятно, нерка не сразу проходит в оз. Сеутакан (находящееся в верховьях одноименной реки), а какое-то время отстаивается в лагуне и реке ниже озера, так как среди первых, преимущественно серебристых рыб иногда встречаются особи с довольно хорошо развитым брачным нарядом. Рунный ход нерки в оз. Сеутакан происходит примерно через 10–15 дней после появления первых рыб в озере. Заканчивается миграция нерки в бассейне р. Сеутакан в середине августа, отдельные серебристые особи отмечены в конце августа (Черешнев, 1981).

По сравнению с лагуной Сеутакан, оз. Сеутакан имеет значительно меньшие размеры. По сведениям рыбаков, максимальная глубина в оз. Сеутакан составляет 30 м (персональное сообщение И. А. Черешнева).

Состав пресноводной ихтиофауны бассейна р. Сеутакан и некоторых других северных водоемов приведен в табл. 97.

Созревание нерки в оз. Сеутакан происходит в основном в возрасте 1.3 и 1.2. Самцы сеутаканской нерки достигают длины 84 см, самки – 72,5 см (Черешнев, 1981).

Позже было показано (Черешнев и др., 2002), что довольно значительная часть нерки оз. Сеутакан скатывается сеголетками (в возврате такие рыбы в 1983 и 1985 гг. составляли от 11,5 до 32,2 %); основу возврата составляли рыбы возраста 1.3 (в 1983 г.) и 1.4 (в 1985 г.); значительно реже – встречались особи возраста 2.3. Вообще, даже для специалистов (к которым относит себя автор настоящей работы) опубликованные данные по возрастной структуре нерки оз. Сеутакан не вполне ясны и однозначны: половозрелые рыбы от ската сеголетками пойманы в самом оз. Сеутакан или в лагуне Сеутакан. Это принципиально важно, т. к. скат нерки сеголетками из оз. Сеутакан – это одна ситуация, а если скат сеголетками из р. Сеутакан происходит только с тех нерестилищ, что расположены ниже оз. Сеутакан, – это уже другая ситуация.

По данным А. Н. Макоедова и др. (2000), в 1996 г. у нерки оз. Сеутакан средняя длина (масса) тела самцов была 72,8 см (4,858 кг), самок – 65,4 см (3,663 кг); максимальная длина (масса) тела самцов – 78,0 см (6,850 кг), самок – 71,5 см (5,190 кг). Биологические показатели сеутаканской нерки приведены в табл. 4–7 и табл. 89–90.

Нерест нерки в оз. Сеутакан начинается в первой декаде августа, массовый – в середине августа, заканчивается – в конце августа – начале сентября. Тем не менее, отдельные особи нерестятся и в конце сентября – начале октября.

В оз. Сеутакан нерестилища находятся в северо-западной части озера на глубине 1–2 м, нерестовый субстрат – мелкая и средняя галька, песок. Кроме того, отмечены производители у устьев крупных ручьев и речек, впадающих в озеро, а также у истока протоки, вытекающей из оз. Сеутакан, и в самой протоке. По подсчетам И. А. Черешнева (1981), в 1970-х гг. в оз. Сеутакан нерестилось 6–10 тыс. производителей нерки.

В лаг. Сеутакан ежегодно в последние годы ловят до 10–15 т нерки. Около 1 т составляет прилов других рыб (горбуши, арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex и др.).

Нерка р. Аччен (оз. Аччен). Площадь озера соствляет 35 км²; максимальная глубина, по данным экспедиции Охотскрыбвода (1972), доходит до 25 м.

Состав пресноводной ихтиофауны бассейна оз. Аччен и ряда других северных водоемов приведен в табл. 97.

В оз. Аччен нерка начинает идти из моря в начале июля, после размыва перемычки между соленой ачченской лагуной и морем. Часть стада ачченской нерки, как и сеутаканской, некоторое время проводит в лагуне, где созревает и приобретает брачный наряд. В оз. Аччен массовая миграция нерки отмечена через неделю после начала хода. Окончание захода в озеро отмечено в середине–конце августа (Черешнев, 1981).

По данным экспедиции Охотскрыбвода и И. А. Черешнева (1981), в популяции оз. Аччен обнаружены лагунные и озерные карликовые (остаточные) самцы и самки. Длина их тела 38,0–40,0 см, средняя масса 0,50–0,60 кг, возраст 2+, 3+. Из 42 экз. озерной карликовой нерки лишь две особи были самками. Плодовитость карликовой самки была равна 4900 икринкам. Лагунные карлики крупнее озерных.

Созревание нерки в оз. Аччен происходит в основном в возрасте 1.3, 2.2, 2.3. По данным А. Н. Макоедова и др. (2000), у нерки оз. Аччен в 1996 г. преобладали особи возраста 1.3, реже встречались – 2.3. Средняя длина (масса) тела самцов была 70,6 см (4,867 кг), самок – 63,3 см (3,533 кг); максимальная длина (масса) тела самцов – 78,0 см (6,550 кг), самок – 70,0 см (4,950 кг).

Биологические показатели нерки оз. Аччен приведены в табл. 4–7 и табл. 98–99.

Начало нереста в оз. Аччен приходится на начало второй декады августа. Массовый нерест наблюдается в середине августа. Заканчивается нерест в конце августа – начале сентября, хотя отдельные нерестящиеся особи встречаются в конце сентября – начале октября (Черешнев, 1981).

Нерестилища нерки в оз. Аччен расположены в прибрежной полосе северо-восточного побережья озера между рр. Курильвеем и Кэпэрвеем. Наиболее крупное нерестилище находится между рр. Кэпэрвеем и Ачченка. Грунт – мелкая и средняя галька, песок. Нерест в озере происходит на глубинах от 1 до 4 м. В районе нерестилищ речки и ручьи не достигают озера, а фильтруются через прибрежный аллювий и выходят в литорали озера в виде ключей, где и происходит размножение нерки. В начале сентября в оз. Аччен совместно с крупными рыбами участвовали озерные и лагунные карликовые самцы. Лагунные карлики созревают и заходят в озеро 10–20 августа в период максимального прогрева воды. Нерест части карликовых самцов и самок зарегистрирован в октябре (Черешнев, 1981).

Скат молоди нерки из оз. Аччен в лагуну происходит в июне во время весеннего паводка. После того как уровень воды в озере и лагуне выравнивается, скат прекращается и возобновляется лишь после образования протоки между лагуной и морем. Скат смолтов нерки заканчивается в конце июля (Черешнев, 1981).

Таблица 98. *Возрастной состав нерки из некоторых водоемов Чукотки (по: Голубь, 2003a, 2007a-b; Голубь, Голубь, 2005, 2010a; и др.), %*

Водоем	Годы	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	3.1	3.2	3.3	3.4	Число рыб
Мейныпильгынская ОРС	1958	–	–	–	–	–	–	–	2,0	–	–	–	10,0	88,0	–	–	–	–	–	–	–
–//–	1970	–	–	–	–	–	–	30,0	52,0	–	–	–	14,0	4,0	–	–	–	–	–	–	270
–//–	1971	–	–	–	–	–	–	41,2	38,6	–	–	–	12,5	7,7	–	–	–	–	–	–	200
–//–	1972	–	–	–	–	–	–	13,2	10,0	–	–	–	46,5	30,3	–	–	–	–	–	–	300
–//–	1973	–	–	–	–	–	–	12,1	63,6	–	–	–	14,3	10,0	–	–	–	–	–	–	300
–//–	1974	–	–	–	–	–	–	4,0	18,0	–	–	–	14,0	61,0	3,0	–	–	–	–	–	300
–//–	1975	–	–	–	–	–	–	5,0	5,3	–	–	–	20,4	60,7	4,3	–	–	–	4,3	–	300
–//–	1976	–	–	–	–	–	–	2,3	16,3	–	–	–	30,0	37,7	8,3	–	–	–	5,4	–	300
–//–	1977	–	–	–	–	–	–	2,0	48,0	3,0	–	–	4,0	41,0	2,0	–	–	–	–	–	295
–//–	1978	–	–	–	–	–	–	0,3	23,3	4,0	–	–	6,0	61,0	5,4	–	–	–	–	–	300
–//–	1979	–	–	–	–	–	–	–	15,8	1,7	–	–		78,2	4,3	–	–	–	–	–	298
–//–	1980	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
–//–	1981	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
–//–	1982	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
–//–	1983	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
–//–	1984	–	–	–	0,7	–	–	–	23,6	4,7	–	–		69,6	1,4	–	–	–	–	–	300
–//–	1985	–	–	–	–	–	–	0,3	21,0	5,6	–	–	3,3	63,9	5,9	–	–	–	–	–	305
–//–	1986	–	–	–	–	–	–	–	11,0	5,4	–	–	4,0	46,2	19,7	–	–	–	13,7	–	350
–//–	1987	–	–	–	–	–	–	2,6	22,2	1,6	–	–	7,5	62,7	3,4	–	–	–	–	–	504
–//–	1988	–	–	–	–	–	–	2,8	34,3	1,2	–	–	10,4	44,3	6,4	–	–	–	0,6	–	500
–//–	1989	–	–	–	–	–	–	14,0	21,2	0,8	–	1,8	51,2	11,0		–	–	–	–	–	350
–//–	1990	–	–	–	–	–	–	–	14,3	4,2	–	–	8,2	72,0	1,3	–	–	–	–	–	600
–//–	1991	–	–	–	–	–	–	–	24,7	8,3	–	–	5,0	60,7	1,3	–	–	–	–	–	300
–//–	1992	–	–	–	–	–	–	4,4	14,6	0,2	–	0,4	16,6	60,2	1,4	–	–	–	2,2	–	400
–//–	1993	–	–	–	–	–	–	6,4	29,2	3,2	–	0,4	10,6	41,2	6,4	–	–	–	2,6	–	300
–//–	1994	–	–	–	–	–	–	0,50	20,25	2,75	–	–	16,00	42,00	9,25	–	–	–	9,25	–	400
–//–	1995	–	–	–	–	–	–	–	35,00	1,25	–	–	1,00	49,50	2,00	–	–	1,00	10,25	–	400
–//–	1996	–	–	–	–	–	–	–	13,79	3,88	–	–	3,50	70,87	3,50	–	–	0,97	3,30	0,19	515
–//–	1997	–	–	–	–	–	–	4,32	16,91	7,91	–	1,08	7,91	55,75	6,12	–	–	–	–	–	279
–//–	1998	–	–	–	–	–	–	23,38	31,6	0,43	–	0,87	24,24	17,32	1,73	–	–	0,43	–	–	230
–//–	1999	–	–	–	–	–	–	3,21	54,70	1,07	–	–	11,32	29,49	0,21	–	–	–	–	–	509
–//–	2000	–	–	–	–	–	–	1,27	63,14	2,54	–	–	6,36	25,85	0,21	–	–	0,42	0,21	–	447
–//–	2001	–	–	–	–	–	–	0,26	10,08	9,43	0,26	–	1,04	75,26	1,97	–	–	0,52	1,18	–	766
–//–	2002	–	–	–	–	–	–	0,36	1,43	3,44	–	0,12	3,08	77,23	12,22	–	–	1,65	0,47	–	1015
–//–	2003	–	–	–	–	–	–	4,51	16,67	1,74	–	–	6,94	30,56	22,57	–	–	–	17,01	–	290
–//–	2004	–	–	0,12	–	–	–	26,11	41,01	1,35	–	–	12,81	16,87	0,62	–	–	0,25	0,37	0,49	812
–//–	2005	–	–	0,10	–	–	–	6,02	64,89	1,58	–	–	17,85	9,37	–	–	–	–	0,19	–	1014
–//–	2006	–	–	0,10	–	–	–	1,35	69,19	1,56	–	–	8,82	18,36	–	–	–	0,62	–	–	964
–//–	2007	–	–	0,23	–	–	–	2,49	37,64	4,88	–	0,23	2,49	51,36	0,34	–	–	0,11	0,23	–	882
–//–	2008	–	–	0,50	–	–	0,13	10,61	67,04	3,28	–	0,13	2,78	14,14	1,26	–	–	0,13	–	–	792
–//–	2009	–	–	0,53	–	–	–	12,50	65,39	4,08	–	0,26	4,08	12,50	0,66	–	–	–	–	–	760
–//–	2010	–	–	0,34	–	–	–	3,41	75,47	1,70	–	–	7,84	10,05	1,02	–	–	–	0,17	–	587
–//–	1970–1984	–	–	0,06	–	–	–	10,01	28,59	1,22	–	–	14,70	41,93	2,61	–	–	–	0,88	–	–

Табл. 98 (продолжение)

Водоем	Годы	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	3.1	3.2	3.3	3.4	Число рыб
Мейныпильгынская ОРС	1985–1999	–	–	–	–	–	–	4,13	24,32	3,19	–	0,31	12,05	48,48	4,54	–	–	0,16	2,80	0,02	–
–»–	2000–2010	–	–	0,17	–	–	0,01	6,26	46,54	3,23	0,02	0,07	6,74	31,05	3,72	–	–	0,34	1,80	0,05	–
Бас. оз. Кайпыльгин	2002	–	–	–	–	–	–	1,21	40,00	34,55	–	–	0,61	20,00	2,42	–	–	–	1,21	–	165
–»–	2005	–	–	–	–	–	–	1,51	86,93	–	–	–	4,02	7,54	–	–	–	–	–	–	199
–»–	2006	–	–	–	–	–	–	5,00	68,00	2,00	–	–	4,00	19,00	1,00	–	–	1,00	–	–	100
–»–	2008	–	–	2,8	–	–	–	19,4	65,3	2,8	–	–	2,8	6,9	–	–	–	–	–	–	?
–»–	2002–2008	–	–	0,93	–	–	–	8,64	73,41	1,6	–	–	3,61	11,15	0,33	–	–	0,33	–	–	–
Лаг. Орианда	2001	–	–	–	–	–	–	–	2,04	4,08	–	–	–	93,88	–	–	–	–	–	–	49
–»–	2002	–	–	–	–	–	–	1,60	1,60	2,40	–	–	1,60	22,40	62,4	0,80	–	0,80	1,60	4,80	125
–»–	2005	–	–	–	–	–	–	14,48	62,15	1,87	–	–	11,68	7,94	0,47	–	–	1,41	–	–	214
	2001–2005	–	–	–	–	–	–	8,04	31,88	2,14	–	–	6,64	15,17	31,43	0,4	–	1,10	0,8	2,40	–
Лаг. Амаам	2001	–	–	–	–	–	–	–	2,11	4,21	–	–	4,21	86,32	2,11	–	–	1,05	–	–	95
–»–	2002	–	–	–	–	–	–	1,49	6,72	2,24	–	–	3,73	25,37	46,27	–	–	4,85	8,58	0,75	268
–»–	2003	–	–	–	–	–	–	1,26	49,58	1,26	–	–	9,24	17,65	1,26	–	–	2,94	15,97	0,42	238
–»–	2004	–	–	–	–	–	–	21,1	22,1	2,00	–	–	22,7	25,1		–	–	2,00	2,50	1,50	199
–»–	2005	–	–	–	–	–	–	17,74	35,48	0,81	–	–	33,87	8,87	0,81	–	–	2,42	–	–	124
–»–	2006	–	–	–	–	–	–	2,21	59,29	1,77	–	–	10,19	24,34	0,88	–	–	0,44	0,88	–	226
–»–	2001–2006	–	–	–	–	–	–	8,76	34,64	1,62	–	–	15,95	20,27	9,84	–	–	2,53	5,59	0,53	–
Р. Туманская	1928	–	–	1,1	0,6	–	–	0,6	12,6	0,6	–	–	6,9	70,8	3,4	–	–	1,7	1,7	–	175
–»–	1990	–	–	–	–	–	–	–	53,7	4,7	–	–		40,3	1,3	–	–	–	–	–	149
–»–	1997	–	–	–	–	–	–	9,1	57,4	1,1	–	–	13,1	19,1	0,2	–	–	–	–	–	560
–»–	1998	–	–	–	–	–	–	21,8	60,6	–	–	–	7,7	9,9	–	–	–	–	–	–	325
–»–	2000	–	–	0,3	–	–	–	0,5	48,7	12,2	0,8	–	1,8	33,6	2,1	–	–	–	–	–	393
–»–	2001	–	–	–	2,0	–	–	–	47,3	27,0	0,7	–		21,0	2,0	–	–	–	–	–	243
–»–	2002			–	0,7			15,8	31,3	3,0	–	–	17,2	31,3	0,7	–	–	–	–	–	134
–»–	2003	–	–	–	–	–	–	7,75	60,56	–	–	–	20,42	11,27	–	–	–	–	–	–	142
–»–	2004	–	–	5,0	0,59	–	–	2,06	61,47	2,06	–	–	9,12	18,82	0,88	–	–	–	–	–	346
–»–	2005	–	–	–	–	–	–	–	53,0	5,4	–	–	2,4	38,0	1,2	–	–	–	–	–	166
–»–	2006	–	–	–	–	–	–	0,81	83,87	7,26	–	–		8,06	–	–	–	–	–	–	124
–»–	1998–2006	–	–	0,53	0,33	–	–	5,78	55,79	6,27	0,15	–	7,17	23,11	0,84	–	–	–	–	–	–
Сеутаканская ОРС	1976	–	–	–	–	–	–	45,6	52,6	–	–	–	1,8	–	–	–	–	–	–	–	57
–»–	1986	–	–	9,43	2,43	0,27	–	1,08	70,62	9,70	0,27	0,27	1,08	3,23	1,62	–	–	–	–	–	371
–»–	1987	–	–	2,84	0,47	–	–	1,90	70,62	9,48	0,47	–	3,32	9,95	0,47	–	–	0,47	–	–	211
–»–	1996	–	–	1,2	–	–	–	11,2	48,4	10,4	0,8	0,4	3,6	21,6	2,0	0,4	–	–	–	–	250
–»–	2005	–	–	7,69	–	–	–	–	65,39	2,56	–	–	2,56	21,79	–	–	–	–	–	–	78
–»–	2006	–	–	29,13	4,72	–	–	–	44,89	3,94	–	–	1,57	9,45	3,94	–	–	–	2,36	–	127
–»–	1976–2006	–	–	8,38	1,27	0,05	–	9,96	58,76	6,01	0,26	0,11	2,32	11,0	1,34	0,07	–	0,08	0,39	–	–
Оз. Аччен	1972	–	–	–	–	–	–	23,12	62,51	–	–	–	5,33	9,04	–	–	–	–	–	–	199
–»–	1975	–	–	–	–	–	–	1,6	41,0	–	–	–	24,6	32,8	–	–	–	–	–	–	61
–»–	1988	0,53	0,53	–	–	–	–	3,21	7,49	3,74	–	4,28	8,02	70,08	0,53	–	0,53	0,53	0,53	–	187
–»–	1989	–	–	–	–	–	0,34	0,34	6,51	5,92	–	1,37	9,25	72,51	0,68	–	0,34	1,03	1,71	–	500
–»–	1990	–	–	–	–	–	–	–	2,46	4,29	–	–	–	64,42	20,24	–	–	1,84	4,29	2,46	163
–»–	1991	–	0,78	1,56	–	–	–	1,56	6,25	–	–	0,78	3,13	43,75	12,50	–	–	–	27,34	2,34	128
–»–	1995	–	–	–	–	–	–	3,0	65,0	–	–	–	–	30,0	2,0	–	–	–	–	–	100

–//–	1996	–	–	–	–	–	–	7,6	55,2	–	–	–	–	32,8	4,4	–	–	–	–	–	998
–//–	2001	–	–	–	–	–	–	–	0,7	–	–	0,3	6,4	75,2	17,1	–	–	0,3	–	–	299
–//–	2002	–	–	–	–	–	–	–	7,78	2,22	–	–	8,89	67,22	2,78	–	–	3,89	7,22	–	180
–//–	2005	–	–	–	–	–	–	1,01	17,17	–	–	–	37,37	44,44	–	–	–	–	–	–	99
–//–	1972–2005	0,05	0,12	0,14	–	–	0,03	3,77	24,73	1,47	–	0,61	9,36	49,30	5,47	–	0,08	0,69	3,74	0,44	–

Примечание. В своих работах Е. В. Голубь (Голубь, 2003a, 2007a-b; Голубь, Голубь, 2005, 2010a; и др.) использовала отчеты Охотскрыбвода, архивы ЧукотНИРО, а также опубликованные материалы: Черешнев, Агапов (1992a), Бугаев, 1995a; Попова (1998), Макоедов и др. (2000), Черешнев и др. (2002); и др.

Таблица 99. *Средняя длина, масса тела, плодовитость и встречаемость самок у нерки (всех возрастных групп) из некоторых водоемов Чукотки (по: Макоедов и др., 2000; Голубь, 2003a, 2007a-b; Голубь, Голубь, 2005, 2010a; и др.)*

Водоем	Год	Длина тела, см		Масса тела, кг		Плодовитость, шт. икринок	Встречаемость самок, %	Источник данных
		Самцы	Самки	Самцы	Самки			
Мейныпильгынская ОРС	1958	67,00	60,90	4,18	3,14	4537	50,0	Отчет КНС Охотскрыбвода
–//–	1970	69,50	64,10	4,33	3,46	5168	60,0	–//–
–//–	1971	68,30	63,90	4,29	3,21	4742	70,0	–//–
–//–	1972	71,50	65,10	4,42	3,29	5315	62,3	–//–
–//–	1973	70,00	66,00	3,82	3,08	4763	70,0	–//–
–//–	1974	71,50	65,10	4,22	3,27	4381	60,0	–//–
–//–	1975	71,20	66,20	4,10	3,20	5280	57,0	–//–
–//–	1976	68,80	64,10	3,70	2,90	4899	56,0	–//–
–//–	1977	68,90	64,90	3,81	3,11	5350	52,0	–//–
–//–	1978	70,00	65,00	3,70	3,00	4160	54,3	–//–
–//–	1979	66,40	62,10	3,97	3,25	3714	58,0	–//–
–//–	1980	69,00	64,00	4,24	3,24	5830	56,0	–//–
–//–	1981	–	–	–	–	–	–	–
–//–	1982	–	–	–	–	–	–	–
–//–	1983	–	–	–	–	–	–	–
–//–	1984	65,50	60,40	3,85	2,93	5800	59,0	Отчет КНС Охотскрыбвода
–//–	1985	66,40	61,40	3,88	3,03	5340	51,5	–//–
–//–	1986	69,00	63,00	4,43	3,35	5310	54,7	–//–
–//–	1987	66,50	61,40	3,94	2,95	5471	61,7	–//–
–//–	1988	65,80	60,80	3,93	3,01	5158	54,0	–//–
–//–	1989	68,70	62,70	4,28	3,15	5187	53,8	–//–
–//–	1990	67,80	62,70	4,18	3,25	4958	51,0	–//–
–//–	1991	68,40	63,30	4,21	3,27	4518	54,0	–//–
–//–	1992	66,30	60,60	3,84	2,92	4677	56,0	–//–
–//–	1993	66,10	62,20	4,01	3,20	4849	54,6	–//–
–//–	1994	67,20	62,70	3,93	3,16	4951	57,5	–//–
–//–	1995	69,00	63,50	4,14	3,20	5114	60,4	Архив ЧукотТИНРО
–//–	1996	68,20	63,10	4,03	3,16	4865	57,3	–//–
–//–	1997	67,80	63,20	3,98	3,25	4584	54,3	–//–
–//–	1998	62,20	58,80	3,22	2,65	4702	61,5	–//–
–//–	1999	64,30	60,90	3,62	3,02	5275	61,4	–//–
–//–	2000	64,90	60,40	3,86	2,97	5224	65,9	–//–
–//–	2001	65,40	60,50	3,76	2,85	5109	61,2	–//–
–//–	2002	66,30	61,30	4,07	3,13	5268	61,6	–//–

Табл. 99 (продолжение)

Водоем	Год	Длина тела, см		Масса тела, кг		Плодовитость, шт. икринок	Встречаемость самок, %	Источник данных
		Самцы	Самки	Самцы	Самки			
Мейныпильгынская ОРС	2003	67,30	61,90	4,21	3,14	5255	54,7	–»–
–»–	2004	64,20	59,40	3,59	2,79	4987	61,1	–»–
–»–	2005	65,90	60,70	3,79	2,85	4754	59,4	–»–
–»–	2006	64,00	59,80	3,59	2,87	4656	59,7	–»–
–»–	2007	66,40	61,30	4,07	3,10	5049	59,6	Е. В. Голубь – личное сообщ.
–»–	2008	64,30	60,20	3,66	2,97	4849	58,2	–»–
–»–	2009	63,90	60,6	3,52	2,87	5090	60,3	–»–
–»–	2010	64,40	61,00	3,81	3,11	5357	58,0	–»–
Лаг. Орианда	2001	68,60	62,30	4,68	3,27	–	54,0	Голубь, Голубь, 2010a
–»–	2002	67,30	62,10	4,25	3,23	–	69,8	–»–
–»–	2005	68,20	61,60	3,89	3,01	4510	56,0	–»–
Лаг. Амаам	2001	68,80	62,20	4,31	3,22	–	64,3	–»–
–»–	2002	69,10	60,70	4,44	3,28	–	52,7	–»–
–»–	2003	67,60	61,00	4,58	3,18	–	59,6	–»–
–»–	2004	66,60	59,80	4,29	2,87	–	54,6	–»–
–»–	2005	63,80	59,20	3,72	2,65	–	55,9	–»–
–»–	2006	64,40	60,60	3,95	2,69	–	68,5	–»–
Бас. р. Туманская	1938	59,80	57,80	2,70	2,38	–	–	Агапов, 1941
–»–	1970	73,30	66,40	4,49	3,48	6338	63,0	Отчет…, 1970
–»–	1990	69,00	69,00	4,56	3,59	6732	65,1	Черешнев, Агапов, 1992b
–»– (оз. Майниц)	1997	71,00	71,00	4,41	3,29	6374	66,40	Попова, 1998
–»– (оз. Майниц)	1998	70,30	70,30	4,33	3,11	6990	58,8	Архив ЧукотТИНРО
–»–	2000	69,30	69,30	4,21	3,25	6046	59,9	–»–
–»–	2001	69,70	69,70	4,39	3,33	4811	52,3	–»–
–»–	2002	65,00	65,00	4,03	3,06	5668	65,5	–»–
–»–	2003	68,00	68,00	4,43	3,28	5553	53,5	–»–
–»–	2004	66,30	66,30	4,13	3,37	5025	45,4	–»–
–»–	2005	70,50	70,50	4,49	3,16	5547	62,3	–»–
–»–	2006	65,90	65,90	3,91	2,98	5238	63,6	–»–
Сеутаканская ОРС	1983	68,00	62,30	4,30	3,29	5201	51,2	Архив ЧукотТИНРО
–»–	1985	69,80	63,70	4,63	3,54	5636	57,2	–»–
–»–	1986	70,70	64,60	4,63	3,56	5839	59,1	–»–
–»–	1987	69,40	63,60	4,25	3,19	5756	56,1	–»–
–»–	1996	72,80	65,40	4,86	3,66	5588	54,8	–»–
–»–	2005	66,40	59,70	3,70	2,85	–	44,80	–»–
–»–	2006	67,50	61,80	4,09	3,18	–	50,5	–»–
Оз. Аччен	1961	66,50	58,10	–	–	–		Отчет…, 1962
–»–	1962	67,10	61,40	–	–	–	49,8	–»–
–»–	1963	68,30	62,90	3,96	2,97	4423	45,1	Отчет…, 1963
–»–	1972	67,70	63,20	3,60	3,10	5034	57,5	Отчет…,1972
–»–	1988	65,40	62,40	3,78	3,01	–	42,4	Архив ЧукотТИНРО
–»–	1989	66,90	62,50	3,66	2,88	–	50,1	–»–
–»–	1990	69,40	64,20	4,27	3,24	–	53,9	–»–
–»–	1991	68,20	63,10	3,68	2,93	–	53,8	–»–

–//–	1992	66,60	62,40	3,82	3,03	4830	40,4	–//–
–//–	1995	70,40	64,30	4,46	3,30	4965	50,0	–//–
–//–	1996	70,60	63,30	4,87	3,53	5696	55,6	Макоедов и др., 2000
–//–	2001	68,70	62,30	4,71	3,45	5498	49,7	Архив ЧукотТИНРО
–//–	2002	71,00	63,80	4,73	3,47	6013	49,9	–//–
–//–	2003	68,80	62,10	4,30	3,00	5856	47,9	–//–
–//–	2005	64,90	57,80	4,67	3,19	–	39,9	–//–

Примечание. Ссылки в табл. 99 на отчеты КНС Охотскрыбвода и Архив ЧукотТИНРО приведены по диссертации Е. В. Голубь (2007a).

В результате исследования нерки, воспроизводящейся в водоемах Чукотки, Е. В. Голубь (2007a-b) пришла к выводу, что нерка Чукотки отличается от рыб из других районов ареала: 1) более сложным возрастным составом с тенденцией увеличения разнообразия возрастных групп по мере увеличения широты расположения нерестового водоема; 2) большей средней продолжительностью морского нагула; 3) преобладанием самок среди рано созревающих рыб, возвращающихся после двух годов жизни в море, и увеличением доли самцов в старших возрастных группах; 4) более крупными размерами производителей благодаря быстрому темпу роста в морской период жизни; 5) низкой численностью карликов и каюрок (особи, прожившие в море один год); 6) более высокой средней абсолютной плодовитостью самок; 7) повышенной устойчивостью оплодотворенной икры к воздействию низких температур воды; 8) выраженной цикличностью изменений ряда биологических характеристик. Популяционно-биологические особенности чукотской нерки являются адаптациями к размножению и обитанию в пресноводный период жизни на периферии видового ареала, где условия менее стабильны, чем в центральных районах воспроизводства (Голубь, 2007a-b).

Из всех перечисленных положений Е. В. Голубь (2007a-b) автор настоящей книги не согласен с положениями № 1 и № 5. Так, в частности, районы воспроизводства нерки рр. Большая и Камчатка, оз. Дальнее и Саранное, расположенные гораздо южнее районов нереста чукотской нерки, имеют не менее сложную возрастную структуру (Бугаев и др., 2007b; материалы данной книги – табл. 4, 88). Высокая численность карликов и каюрок нерки вообще не характерна для основных районов воспроизводства азиатской нерки, а, скорее, рассматривается как исключение в некоторых водоемах (с низкой численностью популяций) (Бугаев и др., 2007b; материалы данной книги – табл. 4, 89).

Как считает Е. В. Голубь (2007a-b), относительно высокий уровень травмируемости, по-видимому, в значительной мере обусловлен протяженной миграцией чукотской нерки из районов нагула к местам нереста. Доля рыб со следами объячеивания дрифтерными сетями (9,9 %) показывает, что современный уровень промысловой нагрузки на чукотские популяции нерки в море близок к тому, который существовал в первой половине 1970-х гг. Все это свидетельствует о сильном воздействии биотических и антропогенных факторов в период преднерестовых и нерестовых миграций на численность нерки, воспроизводящейся в водоемах Чукотки. Кроме того, повреждения на теле рыб приводят к снижению товарного качества и, соответственно, стоимости уловов (Голубь, 2007a-b).

Изменения численности нерки в Мейныпильгынской ОРС, бассейнах оз. Кайпыльгин, Аччен, лаг. Амаам, Орианда, Южная, Кейнгыпильгын, р. Алькатваам и Сеутаканской ОРС, по-видимому, имеют сходный характер, тогда как динамике численности нерки в бассейнах рр. Туманская и Анадырь присущи свои особенности. Различия в динамике численности производителей нерки из этих водоемов в первую очередь обусловлены тем, что инкубация икры и пресноводный период жизни происходит в разных климатических областях. Сформированные на этой основе принципы рационального управления запасами позволили в течение 10 лет увеличить объемы вылова чукотской нерки с 50 до 450 тонн (Голубь, 2007a-b).

Между интегральными показателями флуктуирующей асимметрии и численностью рыб в поколениях существует обратная связь. Максимальные показатели флуктуирующей асимметрии характерны для самых малочисленных, а минимальные – для самых многочисленных поколений мейныпильгынской нерки. Полученные данные могут быть использованы для разработки методов, позволяющих косвенно оценить состояние запасов тихоокеанских лососей (Голубь, 2003d, 2007a-b; Голубь, Голубь, 2009a).

7.9. Нерка Курильских островов

На Южных Курилах достоверно зарегистрировано несколько популяций нерки. В том числе: стадо, воспроизводящееся в бассейне оз. Токотан (о-в Уруп), и три популяции на о-ве Итуруп – в р. Славная и в оз. Сопочное и Красивое (Иванков, 1968, 1984; Бугаев, 1995a).

На Северных Курилах нерка воспроизводится в озерно-речных системах и реках, где имеются выходы грунтовых вод. На о. Шумшу – это озерно-речной комплекс р. Беттобу, Кузьминовские озера и р. Южанка. На о. Парамушир – озерно-речной комплекс Зеркальное, рр. Кума, Тухарка, Фусса, Тайна, Шелеховка и др. Всего на о. Шумшу имеется 7 нерестовых водоемов, где отмечается достаточно интенсивное воспроизводство нерки. На о. Парамушир отмечено 10 таких водоемов (Стыгар и др., 2000).

Вероятно, на некоторых других островах Курильской гряды также существуют еще какие-то небольшие популяции нерки, но достаточно достоверными сведениями об этом автор пока не располагает. Как удалось выяснить в апреле 2011 г., на о. Парамушир находится оз. Глухое, где воспроизводится нерка (С. Котенко, персональное сообщение и фотографии).

Озеро Красивое (о. Итуруп). Расположено на о. Итуруп на высоте 82 м над ур. м. Озеро имеет диаметр 3 км. Расположено в древней вулканической кальдере влк Урбич (диаметр кальдеры – 6 км) и отделено от Охотского моря Дуговым хребтом. Площадь озера – 5,81 км²; максимальная глубина – 48 м, сезонные колебания уровня воды до 1,0 м. С тихоокеанским побережьем оз. Красивое связано порожистой р. Урумпет длиной 5 км и шириной немногим более 4 м (по: Интернет).

В бассейне оз. Красивое воспроизводится самая многочисленная популяция нерки южных Курильских островов. В силу труднодоступности района воспроизводства она является наименее изученной среди других видов тихоокеанских лососей Сахалинской области. Ранее предпринимавшиеся СахНИРО экспедиционные работы (1994–1998 гг.) позволили установить, что число заходящих производителей нерки в оз. Красивое в эти годы изменялось от 10,2 до 114,6 тыс. шт. и в среднем составляло 69,2 тыс. шт. Плотность заполнения нерестилищ производителями варьировала от 0,21 до 2,39 шт./м². При ведении в 1994–1997 гг. ограниченного лова величина изъятия рыб колебалась от 7,9 до 18,8 тыс. шт., составив в среднем 10,2 тыс. шт. или 14,8 % от численности нерестовой части стада. С 1999 по 2003 г. исследования стали носить эпизодический характер (А. М. Каев, персональное сообщение).

По данным В. Н. Иванкова (1984), нерестовая миграция нерки в оз. Красивое через р. Урумпет продолжается около месяца. Начало миграции приходится на первые числа июля, массовый ход – середину июля и окончание – начало августа.

Известно, что нерка оз. Красивое для рыб из южной части ареала имеет довольно крупные размеры (Иванков, 1984; Бугаев, 1995а), что можно объяснить как отсутствием значительных притоков в бассейне озера (это вынуждает рыб нереститься в литорали, где средние глубины нереста больше, чем на речных нерестилищах), так и высокими скоростями течения в порожистой р. Урумпет, что позволяет успешно его преодолевать только достаточно крупным и сильным рыбам. Так, например, в 1990 г. самцы-серебрянки из р. Урумпет имели среднюю длину (массу) тела 64,77 см (2,95 кг), самки – 60,62 см (2,38 кг) (Бугаев, 1995а).

Средняя индивидуальная абсолютная плодовитость самок нерки в разные годы находилась в пределах 3627–3635 шт. икринок (Иванков, 1984; Бугаев, 1995а). Площадь нерестилищ нерки в бассейне оз. Красивое оценивалась наблюдателями от 40 до 60 тыс. м². Нерестилища хорошего качества.

Потенциал воспроизводства этой популяции (количество икры, вносимое производителями в нерестовый водоем) колеблется в значительных пределах. Его максимальное значение почти в 50 раз превышало минимальное.

Покатная миграция смолтов нерки из оз. Красивое начинается а конце первой – начале второй декады июня, массовый скат – в конце второй декады июня и окончание ската – во второй декаде июля.

Озеро Сопочное (о. Итуруп). Расположено на охотоморской стороне северной части о. Итуруп на высоте 2,5 м над ур. м., лагунного происхождения. Длина его 3 км, ширина 0,8 км, средняя глубина 9 м, наибольшая – 21,5 м. Озеро имеет подковообразную форму, проточное. В него впадают три небольшие речки (ручья) длиной 4–7 км. Озеро соединено с морем небольшой протокой длиной 200 м, впадающей в бухту Торная. Грунт дна озера песчано-галечный с наличием камней в прибрежной полосе (Иванков, 1984).

По данным К. Вуда (C. Wood) и В. Ф. Бугаева (1995а) за 1990 г., среди производителей анадромной нерки этого водоема преобладали рыбы в возрасте 1.3, но встречались – 1.2 и 1.4.

В оз. Сопочное, помимо анадромной нерки, обитает ее жилая форма – кокани, которую В. Н. Иванков (1984) выделяет в особый подвид *Oncorhynchus nerka sopotshnoensis* subsp. n.

Кокани этого водоема созревает в возрасте от 3+ до 6+ лет. Особи имеют крупные размеры (36,5–47,0 см). Большие размеры кокани оз. Сопочное объясняются, вероятно, тем, что в отличие от особей этой формы из других районов рыбы оз. Сопочное являются хищными. У всех пойманных кокани в желудках была обнаружена рыба (малоротая корюшка).

Озеро Токотан (о. Уруп). Озеро находится между двумя горными хребтами, вытянутыми с запада на восток озера. Длина озера 2,5 км, максимальная ширина – до 0,3 км. Общая площадь водного зеркала 0,5 км². Максимальная глубина в центре озера 11,5 м, средняя глубина 7–8 м (Гриценко и др., 2000).

Грунты озера представлены средней и мелкой галькой. В питании озера большую роль играют многочисленные выходы грунтовых вод. Видимая часть дна (до 2–3 м) пригодна для нереста тихоокеанских лососей. Температура воды (в протоке озера) в конце августа – начале сентября 14–16 °С. Скорость течения 0,3–0,5 м/сек.

В устье р. Шабалина поперек озера намыта протяженная коса, которая делит озеро на две части: небольшую западную и основную восточную. На глубинах до 2–3 м происходит нерест нерки и кеты. Площадь нерестилищ нерки и кеты – около 8000 м². В период обследования в озере находилось большое количество горбуши и арктического гольца (*Salvelinus alpinus* complex). Ход нерки из моря к 30 августа практически закончился, но в озере она была многочисленна, имела яркий брачный наряд (Гриценко и др., 2000).

Ход нерки в оз. Такотан сильно растянут. Первые особи нерки встречаются в протоке Токотан в конце первой – начале второй декады июля (2001 г.). По результатам исследований 2000 г., отдельные экземпляры, имеющие серебристую окраску, попадались в протоке Токотан на протяжении всего октября, даже после начала частых

паводков и завершения фазы массового икрометания нерки на нерестилищах оз. Токотан. Приведенные данные позволяют предполагать, что массовый нерест нерки в озере происходит в сентябре.

В 2001 г. средняя длина (масса) тела самцов составляла 60,4 см (2,84 кг), самок – 57,6 см (2,43 кг). Средняя абсолютная плодовитость токотанской нерки – 3395 икринок. В 2000 и 2001 гг. среди производителей преобладали особи возраста 2.2, в меньшей степени встречались 2.3.

Молодь нерки обитает в оз. Токотан и в протоке Токотан (соединяющей озеро с морем). Типичные стации молоди в озере – сравнительно мелководные (глубина 0,5–2,5 м) участки, поросшие водной растительностью. На этих участках встречается преимущественно молодь в возрасте 0+. Более взрослые особи (возраста 1+ и 2+), ловились в протоке Токотан.

Озерно-речная система Зеркальное (о-в Парамушир). Заходить в реки и озера нерка начинает в мае–июне. Основное количество нерестится в июле (Стыгар и др., 2000). В 1996 г. среди нерестовых рыб основу составляли особи возраста 1.2, значительно реже встречались 2.3 (Бугаев и др., 2007b). Размерно-массовые показатели самцов и самок нерки из этого водоема имеются только для нерестовых рыб (не серебрянок), поэтому их характеристики не приводим.

Озерно-речная система р. Беттобу (о-в Шумшу). Заходить в реки и озера этой системы нерка начинает в мае–июне. Основное количество нерестится в июле (Стыгар и др., 2000).

Производители нерки в июне 2000 г. имели в массе возраст 2.3, реже встречались рыбы возраста 2.2 и еще реже – 1.3 и 3.3 (Стыгар и др., 2000). Ранее, в 1995 г., здесь преобладали рыбы возраста 1.2 и 1.3, особи возраста 2.2 и 2.3 были в меньшинстве (Бугаев и др., 2007b). Размерно-массовые показатели самцов и самок нерки из этого водоема имеются только для нерестовых рыб, поэтому их не приводим.

На о-ве Шумшу ежегодно учитывается от 20 до 50 тыс. шт. сненки нерки, но, по мнению исследователей, эти данные в 1,5–2 раза ниже реальных, т. к. учет производится через 1,5–2 месяца после нерестовой гибели рыб (Стыгар и др., 2000).

7.10. Нерка о-ва Хоккайдо (Япония)

Природная озерная нерка в Японии обитала только в оз. Акан (Akan L.) и оз. Чимикеппу (Chimikeppu L.) на о. Хоккайдо (Kogura et al., 2011). В 1893 г. нерка из оз. Акан была интродуцирована в оз. Шикотсу (Shikotsu L.). Затем ее из оз. Шикотсу интродуцировали в некоторые другие олиготрофные озера. Например, в 1902 г. – в оз. Товада (Towada L.) , в 1911 г. – в оз. Тачибана (Tachibana L.) и в 1985 г. – в р. Абира (Abira R.). В 1920-х гг. нерка оз. Шикотсу подверглась катастрофическому снижению численности из-за полового дисбаланса и ненормального развития гонад. Эффективность воспроизводства в этом водоеме в 1925 и 1927 гг. оказалась практически нулевой. Чтобы исправить ситуацию, за период 1925–1940 гг. в оз. Шикотсу икру анадромной нерки завозили из оз. Урумобетцу (Urumobetsu L.) (оз. Красивое), расположенного на о. Итуруп, 11 раз. Есть сведения, что в 1931 г. в оз. Акан из оз. Шикотцу также завозили нерку (Kogura et al., 2011).

Озеро Шикотсу (Shikotsu Lake). Из озера вытекает р. Читозе, впадающая в Японское море. Это довольно теплое озеро, где температуры воды в отдельные периоды превышают оптимальные для молоди нерки при высоких рационах (по: Бретт, 1983 – 15 °С). За период 1970–1990 гг., максимальные средние поверхностные температуры в озере отмечаются в августе (20 °С) и сентябре (18 °С); в июне температура составляет 10 °С, октябре – 14 °С (Kaeriyama, 1991).

В состав ихтиофауны озера входят: нерка, кунджа *Salvelinus leucomaenis*, радужная форель *Salmo gairdnery* (Rainbow trout), сахалинская красноперка-угай *Tribolodon ezoe* (Rosyface dace), япономорская трехиглая колюшка *Gasterosteus brunneus* (Threespine stickleback), носатый бычок *Rhinogobius brunneus* (Lake goby) и др.

В озере обитает жилая форма (кокани) и анадромная нерка (последняя очень немногочисленна). Численность жилой кокани оказывает негативное влияние на ее собственные размерно-массовые характеристики: с увеличением численности рыб размеры особей снижаются. Таким образом, у нерки этого водоема наблюдается плотностная зависимость (Kaeriyama, 1991).

У анадромной нерки за период 1978–1988 гг. средняя длина (масса) тела смолтов (покатников) из оз. Шикотсу колебалась от 142 до 202 мм (20,4–85,6 г); причем, не всегда самые мелкие смолты имели минимальную массу тела (наблюдаются большие различия по упитанности рыб).

У кокани за период 1971–1990 гг. длина (масса) тела взрослых самцов в оз. Шикотсу колебалась от 203 до 267 мм (69–216 г), самок – 182 до 305 мм (60–350 г); как и в предыдущем случае, не всегда самые мелкие особи имели минимальную массу тела (Kaeriyama, 1991).

Замечено, что с увеличением численности молоди нерки обеих форм (жилой и анадромной) и понижением температур воды в озере (в холодные годы) численность анадромной нерки увеличивается. Смолты анадромной нерки мигрируют в море в основном в возрасте 2+ (второй половине июня – начале июля) (Kaeriyama, 1991).

Хищничество кунджи оказывает важное влияние на численность нерки в озере: со снижением численности первой, численность последней увеличивается.

Река Абира (Abira R.). Впадает в Тихий океан. В середине 1980-х гг. икру кокани из оз. Шикотсу начали инкубировать на рыбоводном заводе (Chitose Hatchery). Затем молодь нерки в возрасте 1+ была выпущена в бассейн

р. Биби (Bibi R.), которая впадала в оз. Утонаи (Utonai L.), из которого берет начало р. Абира, впадающая в море. Вскоре в р. Абира стали возвращаться половозрелые особи анадромной нерки возраста 1.1 и 1.2. Таким образом, на оз. Хоккайдо была создана новая популяция анадромной нерки, но одновременно с ней стала существовать и популяция кокани (Kaeriama et al., 1995).

Река Куширо (Kushiro R.). Впадает в Тихий океан. На о. Хоккайдо в бассейне р. Куширо в верхнем течении расположено оз. Кушшаро (Kussharo L.), а в нижнем – оз. Торо (Toro L.).

Поздней осенью 1988 г. в оз. Торо выпустили сеголетков кокани. В дальнейшем среди созревших рыб от этого выпуска (поколения) в озере встречались как особи анадромной нерки, так и особи кокани. Анализ темпа роста показал, что анадромные рыбы в пресноводный период росли несколько лучше, чем те, которые оказались кокани. Таким образом, и этот эксперимент показал, что кокани может продуцировать анадромную нерку (Kaeriama et al., 1992).

После успешного эксперимента в оз. Торо в осенний период в оз. Кушширо в 1995–2000 гг. ежегодно десятками тысяч выпускали сеголетков кокани со средней длиной в разные годы от 3,9 до 7,4 см. В настоящее время в оз. Кушширо обитает кокани и изредка встречается анадромная нерка (Ban, Suzuki, 2003).

Приведенные сведения полностью согласуются с данными российских исследователей (Бугаев, Куренков, 1995; Бугаев, 1995а) о том, что кокани (может быть – резидентная форма анадромной нерки) оз. Кроноцкое также (в небольших количествах) продуцирует анадромную нерку.

В заключение напомним (более подробно см. гл. 8 «Жилые формы азиатской нерки»), что камчатскую кокани интродуцировали и на о. Хонсю, расположенном еще южнее, чем о. Хоккайдо. Ее завезли в оз. Чизени (Chuzenji L.), расположенное в местечке Никко (недалеко от Токио) (Iwata et al., 1991).

ГЛАВА 8
Жилые формы азиатской нерки

Среди жилых форм у нерки выделяют три группы рыб: кокани (имеет статус подвида – *Oncorhynchus nerka kennerlyi* [Suckley]), остаточная жилая форма анадромной нерки (residual, landlocked) и карлики (dwarf). Последних следует рассматривать как первоначальный этап формирования остаточной жилой формы анадромной нерки. Генотипы кокани и анадромной нерки имеют специфические различия (Foerster, 1968; Burgner, 1991; Wood, 1995; Quinn et al., 1998; Kogura et al., 2011). Карлики образуются из икры анадромной нерки и более чем на 95 % представлены самцами (самок – 5 %). В популяциях остаточных жилых форм нерки численность самок выше, чем у карликовых форм (Крохин, 1967; Никулин, 1970; Варнавская, Варнавский, 1988).

В случаях, если анадромные особи нерки в популяциях в силу каких-то причин исчезают и перестают посещать водоем, доля самок в карликовых популяциях возрастает и в озерах появляется жилая устойчивая остаточная форма анадромной нерки, характеризующаяся более высокой встречаемостью самок.

В последние 10–15 лет на основании генетических исследований появляется все больше выводов, что ряд популяций жилой нерки, относимых ранее к кокани, являются все-таки остаточной формой жилой нерки, а не кокани, как считали ранее (Quinn et al., 1998). Последнее свидетельствует, что процесс дивергенции в этих популяциях еще не зашел так далеко, чтобы по генетическим критериям их можно было отнести к кокани.

Жилые и карликовые формы нерки в Азии известны для ряда озер Курильских островов (Иванков, 1968, 1984), охотоморского побережья (Никулин, 1970, 1975; Черешнев и др., 2002; Волобуев, Марченко, 2004), Чукотки (Черешнев, 1981; Черешнев и др., 2002; Голубь, 2007a-b), Камчатки (Крогиус и др., 1969, 1987; Горшкова, Горшков, 1977; Куренков, 1977, 1979; Остроумов, 1977, 1985b; Варнавская, Варнавский, 1988; Куренков, 1977, 1999, 2000; Погодаев, Куренков, 2007; Маркевич, 2007, 2008a-d; Погодаев и др., 2010 и др.) и о. Беринга (Максимов, 1997).

Японские исследователи (Tanaka, 1911; Nakabo et al., 2011; Hosoya, 2011 и др.), помимо обычной жилой формы нерки, в некоторых озерах выделяют ее глубоководную форму – «kunimasu», нерестящуюся в диапазоне глубин 15–300 (в среднем – 150) м.

8.1. Озеро Кроноцкое

Это крупнейший пресноводный водоем на полуострове Камчатка. Расположено на территории Коноцкого биосферного заповедника, где запрещена любая хозяйственная деятельность (Науменко и др., 1986). В 1996 г. Кроноцкий заповедник был внесен ЮНЕСКО в Список Всемирного Природного и Культурного Наследия. Здесь обитает самая крупная и самая известная популяция кокани на Камчатке (Куренков, 1977, 1979).

Озеро Кроноцкое расположено в 250 км северо-восточнее Петропавловска-Камчатского на высоте 370 м над ур. м. Из озера вытекает р. Кроноцкая, на сороковом километре впадающая в Кроноцкий залив. Озеро имеет следующие характеристики: длина – 29 км, наибольшая ширина – 18 км, площадь – 242 км², объем – 12,39 км³, максимальная глубина – 128 м, средняя глубина – 51,2 м, площадь водосбора – 2300 км² (Куренков, 1978b, 2005).

Водосборная площадь озера ограничена с севера и востока отрогами влк Шмидта и Кроноцкого, с юга – влк Крашенинникова, Узон, Тауншиц, Унана, с запада – Валагинским хребтом.

По литературным данным (Куренков, 1977, 1979), непосредственно в озере ихтиофауна представлена всего только двумя видами: жилой формой нерки – кокани и арктическим гольцом *Salvelinus alpinus* complex.

Если в озерах Курильское и Азабачье воспроизводится анадромная форма нерки, которая 1–3 года проводит в пресной воде и 2–3 года в море, то кокани оз. Кроноцкое начинает и заканчивает в нем весь свой жизненный цикл, в массе достигая половой зрелости после 3+–5+ лет жизни (на четвертом–шестом годах). Половозрелые самцы кокани имеют среднюю длину (массу) тела 24–28 см (140–240 г), самки – 23–28 см (110–180 г). Некоторые гольцы-хищники имеют гигантские размеры (до 86–90 см). Не исключено, что такие показатели достигаются и за счет сезонного питания молодью кокани (Куренков, 1979). На рис. 190 представлено вертикальное распределение температуры воды в некоторых районах оз. Кроноцкое.

Фитопланктон озера специально не изучали (Куренков, 1978b, 2005). Качественный состав его впервые был

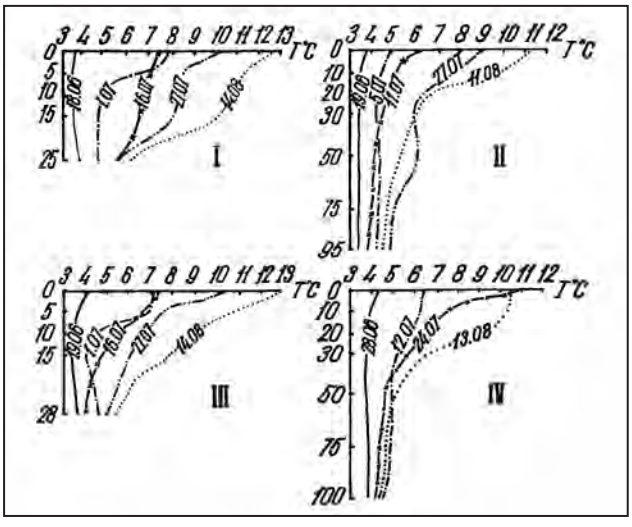


Рис. 190. *Вертикальное (глубина, м) распределение температуры воды в некоторых районах оз. Кроноцкое (архивные данные С. И. Куренкова – по: Бугаев, 1995а): I – зал. Камчадалов, II – зал. Кродакыг, III – зал. Пяти Островов, IV — западная часть озера*

определен А. А. Еленкиным (1914). Последующие исследования дополнили список, приведенный автором, и позволили установить динамику численности доминантных видов. В целом, фитопланктон представлен исключительно диатомовыми. Зеленые и синезеленые водоросли были отмечены в наиболее теплые сезоны года, главным образом в заливах, чаще мелководных и наиболее изолированных от озера (Куренков, 1978b, 2005).

Доминантным видом среди водорослей, как и в большинстве других озер Камчатки, является *Melosira italica* subsp. *subarctica*, которая может служить основным кормом для циклопов и в значительной мере определяет численность последних. Существенное развитие в некоторые годы имеет *Asterionella formosa* (Куренков, 1978b, 2005).

Из водорослей других групп отмечено массовое развитие очень тонкой прозрачной *Microspora* sp. Обычны, хотя и малочисленны, *Staurastrum* sp., *Gloeococcus* sp. Синезеленые – *Anabaena sporoides* и *Microcystis aeruginosa* в небольших количествах присутствуют в пробах из заливов Узон, Крашенинникова, Камчадалов и, в особенности, Унана.

Максимум развития водорослей приходится на период от вскрытия озера до середины июля. В августе наблюдается минимум, а в сентябре–октябре – второе повышение численности, как правило, не достигающее уровня весеннего цветения (Куренков, 1978b, 2005). Современных данных по фитопланктону оз. Кроноцкое нет.

Как и в большинстве других камчатских озер с развитой пелагиалью, ротаторный планктон (Rotatoria) представлен комплексом хорошо распространенных по всей Палеарктике видов, среди которых преобладают *Kellicottia longispina*, два вида *Keratella*, *Asplanchna priodonta*, *Filinia longiseta* и *Polyartra* sp. В разные годы и разные сезоны их численность может существенно меняться (Куренков, 1978b), но эти виды из-за мелких размеров, кроме более крупной *Asplanchna priodonta*, молодью нерки целенаправленно не потребляются (могут только случайно захватываться с другими, более крупными пищевыми организмами).

В оз. Кроноцкое среди пелагических ракообразных доминирует *Cyclops scutifer,* у которого отмечено две субпопуляции (Куренков, 1978b; Миловская, 1983a-b; Куренков, 2005;).

В период размножения циклопов (в августе–сентябре) в озере начинает быстро возрастать численность вылупившихся из яиц науплиев. Эти месяцы можно считать началом жизненного цикла каждого нового поколения. В течение зимы науплии постепенно переходят первую-вторую копеподитные стадии, а к лету следующего (четного) года они почти целиком перейдут в третью стадию, в которой в основном проведут следующую зиму.

Весной следующего (уже нечетного) года произойдет быстрый метаморфоз и цикл завершится размножением созревших особей. Таким образом, особи первой субпопуляции проводят четный год в начальных стадиях развития – науплиальной и первых трех копеподитных. Особи второй субпопуляции, родившиеся в предыдущем, нечетном, году, будут в этом, четном, году завершать свой жизненный цикл. В итоге, развитие обеих субпопуляций происходит противофазно (Куренков, 1978b, 2005).

Динамика численности циклопов характеризуется пологой кривой с куполообразным подъемом в августе–сентябре, когда в планктон в массе поступает копеподитная молодь. В разные годы численность рачков может значительно различаться. Максимальный за годы исследований пик численности (28 экз./л) отмечен в начале августа 1975 г. В планктоне преобладали копеподиты второй стадии. Близким по численности был также 1983 г. Наблюдались и неурожайные годы, когда численность в этот период не превышала 14, а зимой составляла менее 1 экз./л (Куренков, 1978a, 2005).

Другой вид пелагической копеподы *Neutrodiaptomus angustiolobus* представлен в оз. Кроноцкое монопопуляцией. Период его размножения сильно растянут, что определяет также растянутость цикла всего поколения. Особи одного поколения, появляясь в планктоне в последовательности своих генераций, развиваются в разные сроки. Так, например, если в первой генерации науплии развиваются до копеподита в наиболее холодное время года (декабрь–май), то в последней генерации они заканчивают свое развитие в самые теплые месяцы – почти на

полгода позже. Таким образом, общий срок нахождения науплиев в поколении составляет около 300 дней. Весьма продолжительны периоды нахождения в планктоне и других стадий. Весь период существования поколения от появления науплиев первой генерации до конца элиминации взрослых особей последней генерации занимает полтора года (Введенская, Куренков, 1978; Куренков, 1978b; Миловская, 1983a; Куренков, 2005).

По численности нейтродиаптомус значительно уступает циклопу. Максимум копеподитов приходится на сентябрь–октябрь. За годы исследований наиболее высокая численность была отмечена в 1971 г. (2,7 зкз./л). Обычно в этот период она в два-три раза меньше. Зимой, когда в популяции преобладают науплии, численность копеподитов уменьшается до 0,1–0,2 экз./л (Куренков, 1978b, 2005).

Третий вид пелагического рачка – *Daphnia longiremis* также относительно малочислен, но благодаря значительным размерам, быстрому размножению в теплое время года и способности образовывать скопления имеет существенное, но кратковременное значение в питании жилой нерки (Куренков, 1978b, 2005).

Первые сведения об оз. Кроноцкое были собраны еще С. П. Крашенинниковым (1755). Со слов камчадалов, он сообщает о размерах озера, составе его ихтиофауны, упоминает о наличии на р. Кродакыг (Кроноцкая) водопада.

В 1852 г. К. Дитмар (1901) предпринял попытку проникнуть в озеро по р. Кроноцкая. Он прошел эти путем около 10 км, после чего из-за малой глубины и больших скоростей течения реки вынужден был отказаться от дальнейшего продвижения и вернулся к устью.

Первым исследователем озера был участник Камчатской экспедиции Ф. П. Рябушинского П. Ю. Шмидт (Шмидт и др., 1916). В 1908 г. он прошел из долины р. Камчатка по северным и восточным берегам озера и дал краткое описание верхнего течения р. Кроноцкая.

Более обстоятельные работы по исследованию оз. Кроноцкое были проведены экспедицией Камчатского отделения ТИНРО в 1935 г.

В 1952 г. озеро посетила экспедиция Камчатского отделения ТИНРО в составе доктора биологических наук Е. М. Крохина и кандидата биологических наук И. И. Куренкова. Экспедиция провела на озере около месяца, обследовав за это время верхнее и среднее течение р. Кроноцкая. Участниками экспедиции тогда же было составлено заключение о возможных путях рыбохозяйственной реконструкции этого водоема с целью создания в озере стада проходной нерки.

Данный проект обсуждался на различных совещаниях, где были высказаны существенные замечания о необходимости дополнительных исследований. Такие работы провели в 1953–1963 гг., в течение которых авторы проекта совершили несколько коротких экспедиций на оз. Кроноцкое.

Длительное время считали, что оз. Кроноцкое имеет кальдерное происхождение. Но в 1960 г. Е. М. Крохин на основании анализа батиметрической карты озера и характера следов вулканической деятельности в этом районе пришел к выводу, что озеро возникло в результате перегораживания древней долины р. Кроноцкая (Палеокроноцкая) продуктами извержения влк Кроноцкий и Крашенинникова. Дальнейшие исследования этого района сотрудниками Института вулканологии АН СССР полностью подтвердили выдвинутую гипотезу.

Все произошло около 10 тыс. лет назад, когда лавовый поток андезито-базальтового состава последнего извержения влк Крашенинникова перегородил долину р. Палеокроноцкой. Этот последний поток, увеличив высоту более древней лавовой плотины, уже существовавшей в этом районе, привел к образованию современного Кроноцкого озера.

До извержения влк Крашенинникова в оз. Палеокроноцкое осуществлялось воспроизводство анадромной нерки. Заполнение водой современного оз. Кроноцкое, вероятно, продолжалось несколько лет. Одно поколение анадромной нерки было полностью отрезано от океана. С заполнением озерной котловины возобновился скат молоди нерки от поколений, вынужденно созревших без выхода в океан. Но в связи с отсутствием возврата анадромной нерки скат смолтов (покатников) из озера с каждым последующим поколением стал ослабевать и достиг минимального стабильного уровня, необходимого популяции для контактов с океаническими водами, где ранее нагуливалась анадромная нерка в морской период жизни.

После извержения в р. Палеокроноцкая из-за запруды лавовым потоком могло почти не быть воды. Можно только представить, какие залежи мертвой анадромной нерки наблюдались в ее устье еще 2–3 года спустя (пока анадромные особи возвращались из океана), начиная со следующего года после извержения (или с года извержения). Вероятно, гибель большого количества анадромной нерки наблюдалась также ниже порогов и от первых возвратов после заполнения котловины озера водой, возобновления стока и ската смолтов нерки из озера (Бугаев, 2001b).

В 1964 г. на озеро прибыла первая группа изыскателей Ленгидропроекта с целью проведения работ по проектированию Кроноцкой ГЭС. Согласно этому проекту, предлагалось создание плотины и превращение озера в водохранилище. При таком варианте возможность создания в озере стада проходной нерки существенно осложнялась и КоТИНРО приняло решение прекратить работы на оз. Кроноцкое.

Однако в 1969 г. по просьбе Главного управления заповедников и Ленгидропроекта, которых интересовали последствия зарегулирования стока, КоТИНРО продолжило работы на озере, причем было решено вернуться к проекту создания проходного стада, пересмотрев его применительно к новым условиям. Исполнителем назначили научного сотрудника С. И. Куренкова, который в дальнейшем, в 1979 г., в МГУ им. М. В. Ломоносова по биологии кокани оз. Кроноцкое защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук. В свое время С. И. Куренков (1999, 2000) являлся наиболее крупным авторитетом по исследованиям и аккли-

матизации кокани в озерах Камчатки. Именно при его непосредственном участии были осуществлены пересадки кокани в ряд озер Камчатки и одно озеро Японии (Iwata et al., 1991).



Рис. 191. *Структура чешуи производителей кокани и нерки бассейна р. Кроноцкая; стрелками обозначены зоны сближенных склеритов – годовые кольца (по: Бугаев, 1995а): 1 – кокани из оз. Кроноцкое (Кродакыг), 04.09.1975 г., АС – 260 мм, самец, возраст 4+; 2 – кокани из оз. Кроноцкое (исток), 07.09.1975 г., АС – 225 мм, возраст 5+; 3 – анадромная нерка из р. Кроноцкая (возврат от кокани), 30.07.1990 г., АС – 550 мм, самка, возраст 2.3; 4 – анадромная нерка из р. Кроноцкая (возврат не от кокани), 30.07.1990 г., АС – 620 мм, самец, возраст 1.3*

Совместно с институтом Гидропроект в 1972 г. было создано «Технико-экономическое обоснование рыбохозяйственных мероприятий в бассейне Кроноцкого озера по увеличению воспроизводства камчатских лососей в комплексе со строительством Кроноцкой ГЭС». Но в 1973 г. изыскания Ленгидропроекта на р. Кроноцкая прекратили и проект создания проходного стада нерки вновь пришлось пересматривать.

Как показано исследованиями С. И. Куренкова (1979), из всех существующих вариантов создания проходного стада нерки к настоящему моменту наиболее целесообразен тот, который предусматривает использовать для этой цели только кроноцкую кокани.

Несмотря на то, что на протяжении уже порядка 10 тыс. лет из генофонда популяции кроноцкой кокани изымаются гены проходного образа жизни, скат молоди кокани (в основном в возрасте два года – 2+) в море по-прежнему существует, о чем свидетельствует поимка анадромной нерки со структурой чешуи явно озерного происхождения (рис. 191–3) в среднем течении р. Кроноцкая (Куренков, 1979; Бугаев, Куренков, 1985; Бугаев, 1995а; Бугаев, Кириченко, 2008; и др.).

Как считает С. И. Куренков (1979), основная проблема заключается в строительстве гидротехнических сооружений, делающих возможным проход вернувшихся из моря производителей. Даже единичные экземпляры проходной нерки, попав в озеро, резко повысят частоту «гена смолтификации» в силу своей большей конкурентоспособности на нерестилищах.

Первые пороги на р. Кроноцкая расположены в 0,8 км от истока, скорость течения здесь около 5 м/сек. Четыре наиболее крупных порога высотой до 4 м расположены в каньоне в 4,5–6 км от истока. На этом же участке и до 10 км наблюдаются максимальное падение реки – 42 м/км и, соответственно, максимальные скорости течения – 8 м/сек.

В 1979 г. С. И. Куренков обосновывает постройку обводного рыбоходного канала, который должен пройти по долине р. Палеокроноцкая, прилегающей к отрогам влк Кроноцкий, в обход наиболее порожистых участков р. Кроноцкая, общая длина которых порядка 6 км (с 4 по 10 км от истока реки). Длина канала в силу сложного рельефа местности и большого перепада высот (около 150 м) должна быть не менее 7–8 км. Основная задача – связать каналом район 4-го км с верховьями кл. Альпинист, расположенными на 8-м км. Ориентировочная стоимость такого канала в тот период составляла 8 млн рублей СССР (тогда один американский доллар стоил 0,6–0,7 рубля).

В случае постройки рыбохода, если бы река стала проходима для половозрелых рыб, в озере без сомнения обитали бы две формы нерки: анадромная и жилая (кокани). Популяция жилой нерки (кокани) после создания стада проходной нерки, безусловно, уменьшила бы свою численность, но не прекратила своего существования. Такая ситуация сосуществования анадромной нерки и жилой (остающейся от анадромной нерки и кокани) типична для многих озер Тихоокеанского побережья Северной Америки (Foerster, 1968; McDonald, Hume, 1984; Burgner, 1991) и ряда озер Азии (Крогиус и др., 1969, 1987; Никулин, 1970, 1975; Горшкова, Горшков, 1977; Иванков, 1984; Бугаев, 1995a; Бугаев, 2001b; и др.).

Принадлежность жилой нерки оз. Кроноцкое к кокани надо еще доказать. Как свидетельствуют современные данные, ни одна из уклонившихся популяций или форм (в том числе и жилых) у нерки не образует четких подвидов, поскольку изменчивость их таксономических признаков мозаичная, неопределенная и не выходит за пределы диапазона вида (Черешнев и др., 2002). В связи с этим неубедительно выглядит выделение в особый подвид жилой нерки *Oncorhynchus nerka sopotshnoensis* из оз. Сопочное на о. Итуруп (Иванков, 1984), т. к. она не отличается от проходной формы ни по одному таксономически значимому признаку (Черешнев и др., 2002). Подтверждает это и единство кариотипа нерки по всему ареалу. Идентичные кариотипы имеют проходная нерка Камчатки и Северной Америки и жилая озерная форма нерки (кокани) из водоемов Японии (Черешнев и др., 2002).

Следует подчеркнуть, что до сих пор не проведены необходимые генетические исследования нерки, обитающей в оз. Кроноцкое. Может оказаться так, что в оз. Кроноцкое обитает совсем не кокани, а остаточная форма анадромной нерки. Этой же точки зрения придерживается и специалист по генетике рыб доктор биологических наук Н. В. Варнавская (персональное сообщение).

По предположению (Крохин, Куренков, 1964; Куренков, 1979), через 15–20 лет стадо нерки оз. Кроноцкое уже имело бы промысловую значимость. В перспективе новое стадо нерки имело бы такую же численность, как стада нерки рр. Озерная и Камчатка вместе взятые. Следовательно, ежегодный рациональный вылов анадромной нерки стада оз. Кроноцкое составлял бы порядка 12–15 (в отдельные годы – до 20) тыс. тонн. Как следствие, доля азиатской нерки в мировых уловах за счет этого могла бы значительно возрасти.

Проект постройки ГЭС и рыбохода не был реализован. И до сих пор проблема создания стада проходной нерки на базе стада оз. Кроноцкое также никак не решается. Прежде всего этому препятствует то, что озеро находится на территории Кроноцкого биосферного заповедника.

В настоящее время из оз. Кроноцкое в океан ежегодно скатывается небольшой ручеек смолтов нерки, которые через два-три года половозрелыми рыбами поднимаются до порогов и нерестятся ниже их (рис. 191-4).

По мнению ряда сотрудников КамчатНИРО (ранее – КоТИНРО), создание стада проходной нерки на базе оз. Кроноцкое было бы серьезным успехом в увеличении численности этого ценного вида тихоокеанских лососей в Азии (Крохин, Куренков, 1964; Куренков, 1979; Бугаев, 1995a, 2001b; Бугаев, Дубынин, 2002). Но все сотрудники Кроноцкого государственного заповедника и ряд ученых КамчатНИРО (Е. В. Лепская, Т. В. Бонк, персональное сообщение) придерживаются другого мнения: раз это биосферный заповедник – никаких проектов. Пусть все остается как есть. Нарушать существующие законы никому не разрешено.

8.2. Интродукции кокани в озера юга Камчатки

На Камчатке первая попытка расширить ареал кокани была предпринята в 1976 г., когда лабораторией лососевых рыб Камчатского отделения ТИНРО (с 1995 г. – КамчатНИРО) было трансплантировано около 150 производителей, а в 1977 г. – 100 сеголетков жилой нерки оз. Кроноцкое в оз. Карымское, полностью лишенное до того момента ихтиофауны. Последующие исследования показали перспективность данного направления работ. В 1985–1990 гг. кокани была вселена в оз. Ключевое, Толмачево, Сево, Демидовское, Хангар, Тихое и Халактырское (рис. 192) (Куренков, 1999, 2000).

Начальные этапы становления популяций кокани, созданных в озерах, в ряде случаев не имеющих собственной ихтиофауны и других факторов, лимитирующих рост численности (хищники, промысел), обладает рядом общих черт. Прежде всего, это выражается в резком увеличении средних размеров тела кокани (до рекордно известных значений – 73 см и массы тела 4,65 кг, сопоставимыми с размерами крупных особей анадромной формы нерки) и, соответственно, плодовитости в первых поколениях. Все перечисленное в дальнейшем приводит к повышению плотности нагуливающихся рыб и увеличению напряженности пищевых отношений.

Последующие этапы имеют характерные особенности для каждой популяции и определяются направленностью отбора, находящегося, в свою очередь, в прямой зависимости от гидрологии и трофности водоема, а также от генофонда вида-основателя (Куренков, 1999).

Помимо озер Камчатки, в ноябре 1988 г. оплодотворенная икра кокани из оз. Кроноцкое и Карымское была перевезена в оз. Чизени (Chuzenji Lake), расположенное в местечке Никко в районе г. Токио (Япония, о. Хонсю) (Iwata et al., 1991).

Озеро Карымское. 26 сентября 1976 г. в оз. Карымское выпустили 150 производителей кокани, а 28 октября 1977 г. – 100 сеголетков кокани, взятых из оз. Кроноцкое (Куренков, 1999, 2000).

Озеро Карымское расположено на восточном побережье Камчатки, примерно в 150 км от Петропавловска-Камчатского, в кальдере влк Академии Наук, прилегающей к действующему влк Карымский. Высота над ур. м. –

624 м, площадь водного зеркала – около 12 км², максимальная глубина – 80 м (до подводного извержения 1996 г.). Из озера вытекает р. Карымская, имеющая в верхнем и среднем течении несколько водопадов высотой от 4 до 30 м и являющаяся непроходимой для анадромных рыб (Куренков, 1999, 2000).

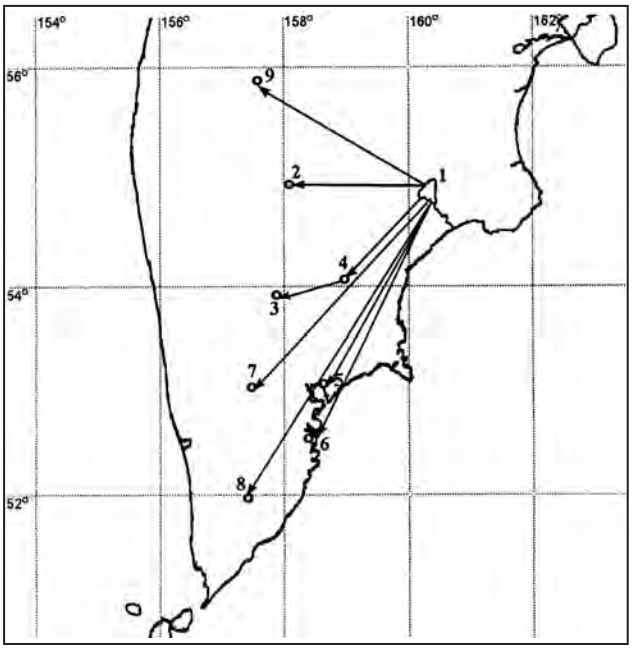


Рис. 192. *Схема интродукции кокани оз. Кроноцкое в озера Камчатки (по: Куренков, 1999, 2000): 1 – оз. Кроноцкое, 2 – оз. Сево, 3 – оз. Демидовское, 4 – оз. Карымское (кальдера влк Академии Наук), 5 – оз. Халактырское, 6 – оз. Тихое, 7 – оз. (водохранилище) Толмачева, 8 – оз. Ключевое (влк Ксудач), 9 – оз. Хангар (кратер влк Хангар)*

На южном берегу озера расположена группа термальных источников. Температура в грифонах близка к кипению, при впадении в озеро – около 70 °С. Ледостав продолжается 8,5 месяца – с начала декабря по вторую декаду июля. Эпилимнионная зона невелика и в период максимального развития (первая декада сентября) не опускается глубже 10–15 м, что является характерным для горных озер Камчатки (Куренков, 1999, 2000).

В январе 1996 г. в кальдере влк Академии Наук под водами оз. Карымское произошло извержение. Ихтиологические и гидробиологические исследования в оз. Карымское проводились в период 1985–1992 гг., т. е. четырьмя годами ранее подводного извержения, которое оказало отрицательное воздействие на фито- и зооценозы оз. Карымское. Подводное извержение привело к значительным изменениям в морфологии, гидрологии и гидрохимии водоема, а также уничтожению практически всей биоты, в том числе и популяции кокани (Куренков, 1998, 1999, 2000; Лупикина, Жаковщикова, 2003).

По данным С. И. Куренкова (1999, 2000), до извержения фитопланктон в оз. Карымское был представлен двумя массовыми видами диатомовых водорослей – *Melosira italica* sbsp. subarctica и *Asterionella gracillima*. Частые и обильные пеплопады на зеркало озера выполняли одновременно две функции – фертилизационную и супрессорную. За 8 лет наблюдений было отмечено снижение численности *M. italica* на три порядка (в 1000 раз).

Аналогичную динамику численности обнаружил и кормовой зоопланктон, представленный двумя видами – *Acantocyclops vernalis* и *Daphnia pulex*. Эти пелагические ракообразные оказались под двойным прессом – выедаемостью интродуцированной кокани и нехваткой кормовых ресурсов фитопланктона для собственного воспроизводства. Впрочем, популяция дафнии, скорее всего, не успела испытать второго пресса, т. к. исчезла в оз. Карымском через несколько лет после вселения туда кокани (Куренков, 1999, 2000).

Другим гидробионтом, игравшим значительную роль в питании кокани, особенно старших возрастных групп, являлся *Gammarus lacustris*, до вселения кокани создававший крупные скопления в зонах выхода термальных вод, но позже, через несколько лет после вселения, снизивший почти в 100 раз свою численность (Куренков, 1999, 2000).

Кокани после первого нереста, как и анадромная нерка, погибает (Куренков, 1977, 1979). Интересно то, что около 4 % половозрелых особей кокани второго сезона нереста в оз. Карымском пришлось на рыб старших возрастных групп, которые остались живыми после первого.

Это явление, впервые обнаруженное в оз. Карымское, **в дальнейшем проявилось и при пересадках кокани в другие безрыбные озера, т. е. в первом поколении вселенцев**. В зависимости от благоприятности кормовых условий и плотности возникало от 2 до 20 % особей, переживших первый нерест и, спустя примерно 10–12 месяцев, вновь приобретавших серебристый наряд, сохраняя на чешуе отчетливую нерестовую метку и следы зарубцевавшихся нерестовых травм на хвостовом стебле и плавнике (Куренков, 1999, 2000).

По мнению автора настоящей книги, факт, что не все производители кокани после нереста в водоеме интродукции (в год интродукции) погибали, нуждается в специальном изучении. Ведь не исключено, что **у части потенциальных производителей кокани из-за стресса при перевозке и выпуске в новый водоем процессы полового созревания могли приостановиться**, рыбы начали питаться и созрели только на следующий год. «Не-

рестовая метка» у таких рыб могла появиться при перевозке в обычной железной бочке (вероятнее всего, в воде присутствовала взвесь ржавчины – своеобразный аббразив) за счет резорбции краев чешуи при уплотненной посадке потенциальных производителей кокани.

В 1986 г. популяция кокани в оз. Карымское достигла полного набора возрастных групп – от 0+ до 5+ лет, а также максимума своей продуктивности, поскольку ее ядро нагуливалось в наилучших условиях, наблюдаемых за весь период эксперимента.

В результате увеличения плотности популяции и ухудшения кормовых условий с 1988 г. средние размеры производителей кокани стали неуклонно снижаться и к 1992 г. достигли минимальных величин (1984–1988 гг. – 30,7–27,6 см, 1992 г. – 18,2 см). Резко увеличилась доля самцов. Период 1992–1995 гг. стал этапом относительной стабилизации структуры популяции интродуцентов. Но в начале января 1996 г. в результате извержения влк Карымский и образования подводного кратера на дне оз. Карымское популяция кокани и все живое были уничтожены (Куренков, 1999, 2000).

В настоящее время по результатам семилетнего (после извержения) биогеохимического мониторинга бассейна и акватории оз. Карымское установлено, что восстановление исходного солевого состава, щелочности воды и диатомовой флоры этого озера идет медленно, особенно планктонного компонента. За 7 лет наблюдений еще не обнаружены представители родов *Cyclotella*, *Campylodiscus*, *Synedra*, *Asterionella* (Лупикина, Жаковщикова, 2003).

Озеро Ключевое. Расположено практически на водоразделе западного и восточного побережий южной Камчатки в древней кальдере влк Ксудач, в отличие от близлежащего оз. Кратер Штюбеля, находящегося в новейшей кальдере того же вулкана (результат извержения 1907 г.).

Над ур. м. оз. Ключевое расположено на высоте 416 м, не имеет поверхностного стока, площадь водного зеркала – 5,3 км², максимальная глубина – 96,0 м, средняя – 60,6 м. В центральной части западного берега на протяжении 300–400 м литораль прогревается термальными водами, не имеющими локализованных выходов (Куренков, 1999, 2000). По данным Е. Г. Погодаева и С. И. Куренкова (2007), оз. Ключевое имеет максимальную длину 4,2 км, ширину – 2,2 км.

В силу незначительной ветровой экспозиции, больших глубин и продолжительного ледостава (около 8 месяцев), эпилимнион в озере развивается быстро, но достигает не более 10 м (сентябрь 1991 г.). Максимальные наблюденные поверхностные температуры не превышали 15 °С, pH колебалась в пределах 7,5–8,3.

Данных о фитопланктоне оз. Ключевое пока нет. Установлено лишь присутствие *Synedra cyclopum* в соседнем оз. Штюбеля (Лепская, 2005). Этот вид-эпибионт обитает как в вулканических озерах Камчатки (Державина, Штюбеля), так и горно-тундровых (оз. Чаша) и северных водоемах (оз. Паланское, Потат-Гытхын). В оз. Державина и Штюбеля эта диатомея в массе появляется сразу после таяния льда. В это время она густо прикреплена к покровам тела циклопид и кладоцер, их яйцевым мешкам и эквузиям, а также взвешенным органическим и неорганическим частицам (Лепская, 2005).

Видовой состав кормового зоопланктона представлен двумя видами, типичными для горных озер Камчатки, – *Acanthocyclops vernalis* и *Daphnia pulex* (до вселения кокани их численность на 1–3 порядка была выше (Куренков, 1999, 2000).

В оз. Ключевое 29 сентября 1985 г. на вертолете было доставлено 150 производителей кокани из оз. Кроноцкое, которые в этом же году и отнерестились. Первый после вселения в оз. Ключевое нерест кокани состоялся в 1988 г., т. к. созревание части самцов и самок произошло в возрасте 2+, и т. д. В 1989–1991 и 1997 гг. среди нерестящейся кокани были отмечены рыбы, выжившие после первого нереста – «постпроизводители», что не характерно для лососей рода *Oncorhynchus*, которые все после нереста погибают (Куренков, 1999, 2000).

Средняя длина кокани разных возрастных групп на нерестилищах в 1991–1993 гг. находилась в пределах 26,4–41,0 см, а в 1997 г. – 21,8–50,2 см (производителей) и 25,8–48,8 см («построизводителей»).

Следует отметить, что низкая биомасса зоопланктона в озере вынудила кокани существенно изменить спектр питания. Если в 1989–1993 гг. рацион кокани в летний период состоял исключительно из *A. vernalis* и *D. pulex* с незначительным добавлением гаммарусов и имаго насекомых, то в 1997 г. и позже пищевой комок состоял из бентосных организмов и сеголетков кокани. Не трудно предположить, что в зимний период в питании старших возрастных групп существенно возрастает каннибализм. Таким образом, **эволюция структуры популяции кокани оз. Ключевое пошло по пути, до этого не отмеченному ни в одной из известных популяций**, и в настоящее время еще не достигла стабилизации (Куренков, 1999, 2000).

В дальнейшем, несмотря на общее снижение численности кокани в 2000 г., стало прослеживаться явное измельчание и омоложение нерестовой части популяции. Все эти признаки свидетельствуют о том, что кокани оз. Ключевое уже прошла стадию стабилизации и у нее начинается стадия деградации (Погодаев, Куренков, 2007).

Уникальные кормовые условия оз. Ключевое, в которых нагуливалось первое поколение интродуцентов, отсутствие зоосоциальной напряженности позволили производителям этого поколения достигнуть максимально известных для кокани размеров (73 см и 4,65 кг). Резкое увеличение плодовитости (в 3–6 раз) привело к тому, что численность уже второго поколения оказалась оптимальной с промысловой точки зрения. Поскольку в оз. Ключевое отсутствовал один из основных для сложных ихтиоценозов элиминирующий фактор – хищники, главен-

ствующей силой отбора становится пищевая конкуренция внутри популяции. Дальнейший рост численности и, соответственно, плотности не только ухудшил условия нагула кокани, но и привел к активизации внутрипопуляционных процессов, выразившихся, в первую очередь, в усилении отбора на энергетически целесообразный генотип – кокани этого водоема стала хищником (Погодаев, Куренков, 2007).

С хозяйственной точки зрения подобное положение крайне нежелательно, поскольку не только малые размеры рыб делают промысел более сложным и менее рентабельным, но и поворот процесса в обратную сторону практически невозможен без уничтожения 90–95 % численности популяции (с помощью промысла и других технологических приемов, позволяющих снизить численность младших возрастных групп), обновления ее генофонда и восстановления кормовой базы (Погодаев, Куренков, 2007).

К этому можно добавить, что в оз. Сопочное (о. Итуруп) обитающая там кокани также является хищником. У всех пойманных экземпляров кокани в желудках была обнаружена рыба (малоротая корюшка) (Иванков, 1984). Таким образом, возможность хищничества кокани установлена уже сравнительно давно, а не в последнее время, как считал С. И. Куренков (1999, 2000).

Озеро (водохранилище) Толмачева. Расположено в истоке р. Толмачева (бассейн р. Большая). 27 сентября 1985 г. в оз. Толмачева было выпущено 90 производителей кокани из оз. Кроноцкое, а 6 октября 1988 г. – 800 сеголетков нерки из оз. Карымское (Куренков, 1999).

С 1985 г. – вселения кокани, по 1997 г. – начала заполнения водохранилища Толмачевской ГЭС становление популяции интродуцентов протекало в условиях естественного водоема – озера, расположенного примерно в 100 км к юго-западу от Петропавловска-Камчатского, занимающего наиболее глубокую часть депрессии центральной части нагорья и представляющего собой кальдеру обрушения. Площадь озера составляла 11,2 км, средняя глубина – 7,9 м, зона глубин свыше 10,0 м (максимальная глубина 26 м) занимала всего 12 % площади, что делало условия зимовки кокани весьма суровыми (Куренков, 1999, 2000; Погодаев и др., 2010).

Преобразование оз. Толмачева в Толмачевское водохранилище кардинальным образом изменило морфометрические характеристики водоема. Площадь водного зеркала озера увеличилась до 40,0 км², максимальная глубина до 38,0 м (Лепская, 2003). Наряду с этим значительно расширилась площадь мелководья с глубинами, не превышающими 10,0 м, что привело к заметному повышению температуры воды в безледный период (Базаркина, 2001b, 2008).

Начальные этапы развития популяции кокани проходили по схеме, описанной выше, т. е. достижение крупных размеров рыб в первые годы после вселения, затем, по мере роста численности и ухудшения кормовой базы, снижение размерных показателей.

В отличие от рассмотренных ранее популяций, кокани оз. Толмачева подвержена, как минимум, двум лимитирующим факторам: промерзанию литоральных нерестилищ (в западной части озера) и ограниченному промыслу в период 1993–1997 гг., изымавшему ежегодно в среднем по 5–6 т (15–20 тыс. рыб). Благодаря этим факторам численность популяции нарастала медленно, практически стабилизировавшись на уровне 350–400 тыс. особей к 1997 г. Следует заметить, что «постпроизводителей» и каннибалов в толмачевской популяции не было обнаружено (Куренков, 1999, 2000).

Осенью 1997 г. началось заполнение водохранилища. Поднятие уровня озера к зиме 1997–1998 г. более чем на 2 м в первую очередь предохранило промерзание литоральных нерестилищ, а прекращение промысла в 1998 г. привело к резкому возрастанию численности нагуливающейся кокани приблизительно в 4–5 раз, что нашло отражение в уменьшении средних размеров половозрелых рыб в 1998 г. более чем на 10 см (в 1991 г. – 42,0 см, в 1998 г. – 29,7 см).

В конечном итоге подъем уровня до проектной отметки (превышение естественного уровня на 12 м) увеличил площадь водоема почти в четыре раза. Помимо положительных, с точки зрения существования популяции кокани, сторон, подъем и колебательный характер уровня (сработка уровня за зимний период от 2 до 5 м) могут привести к перераспределению грунтовых вод, что ставит под угрозу существование озерных нерестилищ кокани. Насколько реальна эта угроза, станет ясно в ближайшие годы. Ежегодный рекомендуемый вылов толмачевской кокани в 1999–2000 гг. был равен 30 тоннам (Куренков, 1999, 2000).

Преобразование оз. Толмачева в Толмачевское водохранилище существенно изменило облик фитопланктонного сообщества водоема, что выразилось в уменьшении видового разнообразия диатомовых и увеличении в первый год значимости зеленых, а во второй – золотистых водорослей и цианобактерий. Частая смена фитопланктонной доминанты на уровне отделов и значительный размах в численности отдельных видов фитопланктеров свидетельствует о несбалансированности видовой структуры фитопланктона на начальном этапе формирования собственного фитопланктонного сообщества водохранилища (Лепская, 2003a).

Несмотря на увеличение видового разнообразия планктонного альгоценоза водохранилища виды, формировавшие в озере кормовую базу зоопланктонного сообщества, утратили доминирующее положение.

Стабилизация гидрохимического режима, связанная с минерализацией органического вещества, смытого с затопленной площади, должна привести к более устойчивой структуре фитопланктона с преобладанием диатомовых и зеленых водорослей. Однако изменившийся в сторону увеличения температуры в безледный период термический режим в дальнейшем обусловит появление большего количества относительно теплолюбивых таксонов и их преимущественное развитие (Лепская, 2003a).

По наблюденным данным (Погодаев и др., 2010; Е. Г. Погодаев, персональное сообщение), отсутствие промысла в Толмачевском водохранилище в последнее время привело к включению механизма плотностной регуляции. Кокани начала катастрофически мельчать (в 2006 г. модальная длина половозрелых рыб уменьшилась до 15–17 см), а в 2009–2010 гг. – до 12–13 см.

Подтверждением этому служат и опубликованные материалы Г. Н. Маркевича (2007, 2008c-d), который обнаружил высокодостоверный отрицательный тренд изменения линейных размеров кокани в водохранилище Толмачевское в период 1991–2007 гг.

Результаты исследования показали (Маркевич, 2007, 2008c-d), что популяция кокани в водоеме прошла, как минимум, три фазы своего развития (рис. 193):

1. В 1991–1997 гг. размерные характеристики были самыми высокими за весь период мониторинга. Падение длины тела в эти годы отмечено не было. Росту численности препятствовали неблагоприятные условия зимовки и промерзание литоральных нерестилищ (Куренков, 1999). Этот этап проходил в условиях естественного водоема и закончился через год после постройки плотины.

2. 1998–2002 гг. В 1998 г. размер кокани в уловах существенно снизился. В дальнейшем на этом этапе длина рыб оставалась стабильной. По-видимому, стационарное состояние популяции поддерживалось благодаря промыслу, который существовал в те годы. В 2001 г. промышленный лов кокани в озере был закрыт, после чего произошло очередное снижение размерно-массовых показателей.

3. 2003–2007 гг. В 2004 г. произошла стабилизация линейных характеристик, а в 2006–2007 гг. – очередное их падение. На данный момент рост численности не ограничивается абиотическими факторами. Промысел кокани в этот период не проводился. Поскольку кокани является в водоеме консументом высшего порядка, численность в отсутствии прочих регулирующих ее факторов будет, по-видимому, в ближайшие годы корректироваться за счет недостатка пищевых ресурсов. Некоторый недостаток кормов наблюдался уже в 2006 г. – по сравнению с 2003–2004 гг. в спектрах питания произошло уменьшение доли крупных ракообразных (*Rivulogammarus lacustris*) (Маркевич, 2007).

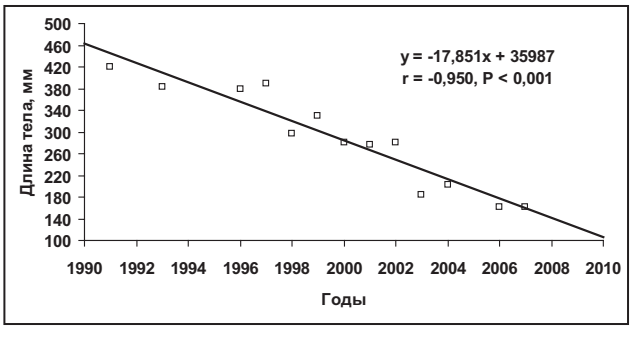


Рис. 193. *Изменение длины тела производителей кокани из водохранилища Толмаческое в 1991–2007 гг. (по: Маркевич, 2007, 2008d)(данные о размерах кокани сняты автором этой книги непосредственно с рис. 2 – Маркевич, 2008d)*

Г. Н. Маркевич (2008a-c), помимо размерно-массовых характеристик, анализировал формирование структуры чешуи у нерки-кокани в Толмачевском водохранилище.

После проведения мелиоративных мероприятий по снижению численности толмачевской кокани возможно промысловое использование толмачевской кокани (Маркевич, 2007, 2008c-d; Погодаев и др., 2010).

Озеро Сево. 1 октября 1986 г. в оз. Сево выпустили 80 производителей кокани из оз. Кроноцкое, а 18 сентября 1986 г. в озеро выпустили еще 80 производителей этого вида из того же водоема (Куренков, 1999, 2000).

По данным Е. Г. Погодаева и С. И. Куренкова (2007), оз. Сево расположено в отрогах Валагинского хребта в 30 км к юго-востоку от пос. Мильково на высоте 600 м над ур. м. Озеро имеет каньонообразную форму, подпрудного типа. Длина озера – 3,5 км, ширина – 0,7 км. Площадь водного зеркала – около 5 км². Глубина в районе завальной плотины более 80 м. Литораль развита слабо. Озеро со всех сторон окружено высокими сопками, подходящими к самому урезу воды. Коэффициент открытости долины очень низкий. Поэтому интенсивного ветрового перемешивания водных масс не происходит, что в свою очередь определяет специфику термического режима водоема.

Несмотря на довольно сильный прогрев поверхностных слоев в летний период озеро не обладает мощным эпилимнионом. Только в конце сентября, когда уже начинается осеннее охлаждение поверхностных слоев, наблюдается опускание эпилимниона до глубины 20 м. Судя по сезонной динамике температур в слоях ниже 30–40 м, которые не подвержены в вегетационный период даже небольшому прогреву, эти слои, соответственно, не могут охлаждаться и в зимний: изотерма 3 °С в подледный период не опускается ниже 30 м. Таким образом, температурные условия нагула кокани в озере подо льдом можно считать хорошими (Погодаев, Куренков, 2007).

Зоопланктон оз. Сево состоит из небольшого количества форм, характерных для северных озер. Веслоногие раки (Copepoda) здесь представлены *Cyclops scutifer*; ветвистоусые (Cladocera) – *Daphnia galeata* и *Bosmina longirostris*. Общая биомасса кормового зоопланктона достаточно высока (765 мг/м³), что позволяет ставить оз. Сево в ряд наиболее продуктивных озер Камчатки.

В отличие от оз. Ксудач, в оз. Сево до интродукции уже существовала собственная ихтиофауна, представленная единственным видом – жилой формой арктического гольца (*Salvelinus alpinus* complex) (Погодаев, Куренков, 2007).

Перевозка кокани в оз. Сево производилась два раза. Уже сам факт наличия двух донорских поколений с самого начала создал условия для внутривидовой конкуренции среди возрастных групп дочерних поколений. Другим стабилизирующим фактором стало наличие мощного элиминирующего воздействия жилого гольца. Голец являлся естественным регулятором возрастной и популяционной структуры формирующейся популяции кокани. Выедая мелкую (медленнорастущую и поздносозревающую) молодь, он, с одной стороны, создавал условия, при которых преимущество получала быстрорастущая и раносозревающая молодь; с другой – регулировал численность одновременно нагуливавшихся рыб, не позволяя ее плотности достигнуть критических величин, приводящих в свою очередь к истощению кормовой базы (Погодаев, Куренков, 2007).

Благодаря этим факторам внутрипопуляционные процессы у кокани из оз. Сево протекали плавно и стабильно – без «гигантизма», каннибализма и «постпроизводителей». Но к 2000 г. обнаружилось значительное уменьшение длины тела у производителей кокани (длина рыб возраста 2+ составляла 19,2 см, 3+ – 20,8 см). Полученные результаты свидетельствовали о том, что популяция кокани оз. Сево прошла стадию стабилизации. Плотность популяции на протяжении последних лет находилась на уровне, превышающем пороговые величины, чему свидетельство – измельчание и омоложение репродуктивной ее части. Вероятно, стабилизирующая роль гольца оказалась недостаточной для сдерживания движения популяции кокани в сторону деградации (Погодаев, Куренков, 2007).

При организации товарно-рыбоводного хозяйства на оз. Сево требуется проведение целого комплекса мероприятий. Поскольку стабилизирующим фактором в условиях рационального хозяйствования в замкнутом водоеме должен стать промысел кокани, численность гольца, прежде выполнявшего эту функцию, необходимо значительно уменьшить. Увеличение плотности нагуливающейся молоди необходимо компенсировать повышением продуктивности всех трофических уровней экосистемы путем предварительного проведения фертилизационных мероприятий (Погодаев, Куренков, 2007).

Озеро Тихое. 25 сентября 1985 г. в оз. Тихое выпустили 65 производителей кокани из оз. Кроноцкое (Куренков, 1999, 2000).

По данным Е. Г. Погодаева и С. И. Куренкова (2007), оз. Тихое находится в 80 км от Петропавловска-Камчатского на восточном побережье Тихого океана в южной части полуострова между бух. Русская и Лиственничная. Имеет ледниково-фиордовое происхождение и расположено в горной долине на высоте 3 м над ур. м., от которого отделено неширокой (20–150 м) галечно-валунной косой. Сток из озера осуществляется подземной рекой с расходом 1–3 м³/сек в южной части косы. Бассейн озера занимает площадь около 30 км². В озеро впадает р. Тихая и два крупных ручья. Максимальная длина озера – 2,9 км, максимальная ширина – 1,5 км, площадь зеркала – 2,4 км², максимальная глубина – 48 м. Уровенный режим непостоянный. В условиях ограниченного стока из озера при выпадении большого количества осадков или в период паводка разгрузка происходит медленно и уровень воды в озере может повышаться до 1 м и более.

Близость к морю определяет климатические особенности данного района. Воды в озере весьма динамичны. Долина озера открыта воздействию ветров преобладающих направлений (северо-восток), что способствует перемешиванию. Несмотря на усиленный ветровой режим циркуляция не бывает полной и весенняя гомотермия не наступает. В основе этого лежит уникальное явление. В оз. Тихое в подледный период происходит расслоение всей толщи воды на три конвекционные зоны. Придонный 10-метровый слой не остывает ниже 4 °С. В слое 20–5 м постоянно поддерживается температура от 5 до 6 °С. В районе этих изобат существует выход теплых термальных вод. Этот тепловой клин даже в июне препятствует быстрому перемешиванию толщи воды и наступлению гомотермии. Средняя температура поверхностного 10-метрового слоя зимой может колебаться от 1,0 до 1,8 °С. В летний период эпилимнион развит слабо и не опускается ниже 10 м (Погодаев, Куренков, 2007).

Для озера характерна чрезвычайно низкая продуктивность. Сообщество кормовых ракообразных состоит из *Podon leuckarti*, *Bosmina longirostris*, *Eudiaptomus gracilis*. Средняя биомасса зоопланктонных организмов в озере находится на уровне 140 мг/м³.

Эксперимент по интродукции кокани в озеро можно считать неудавшимся, т. к. за все прошедшие годы не было поймано ни одного экземпляра кокани. Основными причинами неудачной интродукции кокани следует считать отсутствие полноценных литоральных нерестилищ и чрезвычайно низкую кормовую базу. Наличие хищников в озере, вероятно, сыграло свою отрицательную решающую роль. В настоящее время в озере обитают в достаточно больших количествах только арктический голец (*Salvelinus alpinus* complex) и кунджа.

В оз. Тихое наблюдается целый набор негативных факторов: с одной стороны, в озере нет полноценных литоральных нерестилищ, с другой – исключительно низкая продуктивность всех звеньев трофической цепи экосистемы и мощный пресс хищников. В существующих условиях для перевода водоема в разряд товарно-рыбоводных хозяйств можно рассматривать только два пути: пастбищное рыбоводство (в комплексе с фертилизацией, отловом хищных рыб и др.) и садковое рыбоводство. Предпочтительнее второе, когда основной задачей будет поддержание естественной биологической чистоты водоема (Погодаев, Куренков, 2007).

Из-за близкого расположения и низкой высоты над уровнем моря некоторые мощные волны цунами могут захлестывать оз. Тихое. Так, 5 ноября 1952 г. высота волны цунами в районе этого озера достигала более 5 м (Пийп, 2006). Попала ли морская вода в 1952 г. в озеро – неизвестно, так как наблюдения отсутствовали.

Озеро Демидовское. Расположено в Мильковском районе, северо-восточнее влк Бакенинг (в районе верховьев водосбора р. Правая Камчатка).

10 октября 1990 г. и 11 октября 1988 г. в оз. Демидовское выпустили 100 и, соответственно, 400 сеголетков кокани, взятых из оз. Карымское (Куренков, 1999).

О дальнейшей судьбе интродуцированной кокани из оз. Демидовского до последнего времени сведений не было. В начале сентября 2007 г. водоем посетил Г. Н. Маркевич, который (персональное сообщение) в небольшую сеть за ночь поймал более 70 шт. кокани. Средняя длина и масса тела кокани из оз. Демидовское в 2007 г. была близка к показателям рыб из оз. Толмачевское в 2006–2007 гг., т. е. несколько более 16 см. Таким образом, сейчас уже можно говорить об успешной интродукции кокани в данном водоеме (Маркевич, 2008c-d).

Озеро Хангар (Кужгумк) – одно из наиболее высокогорных озер Камчатки. Расположено в кратере одноименного потухшего вулкана, находящегося в южной части Срединного хребта. Возникло при таянии ледника в конце древнего оледенения. Озеро имеет три острова, ориентированных в сторону движения ледника (на север). Здесь склоны вулкана прорезаны троговой долиной, в настоящее время перегороженной мореной, попруживающей озеро. Сток осуществляется сквозь трещины в юго-западной стенке кратера (Куренков, 2005). 21 сентября 1987 г. в оз. Хангар было выпущено 60 производителей кокани, взятых из оз. Кроноцкое (Куренков, 1999).

В 1970 г. А. Г. Остроумов посетил оз. Хангар, промерил глубину и собрал пробы фито- и зоопланктона. Площадь озера составляет немногим более 1,0 км². Глубина в середине озера оказалась равной 150 м. Таким образом, оз. Хангар, по имеющимся данным, второе по глубине озеро Камчатки; оно уступает в этом отношении только оз. Курильское – 316 м (Николаев, Николаева, 1991; Куренков, 2005). По наблюдениям с воздуха, озеро вскрывается в середине–конце июля, замерзает в конце октября – ноябре. Ихтиофауна в озере до вселения туда кокани отсутствовала.

По данным И. И. Куренкова (2005), фитопланктон в озере представлен диатомовыми, и только тремя видами – *Melosira italica* var. *tenuissima*, *M. distans lirata*, *Asterionella gracillima*, причем численность мелозиры находилась в пределах, обычных для многих равнинных озер. Зоопланктон также содержал всего три вида – *Caratella quadrata*, *Daphnia longispina* (?), *Acanthocyclops vernalis* (Куренков, 2005). О дальнейшей судьбе кокани из оз. Хангар ничего не известно, т. к. с момента вселения ученые КамчатНИРО это озеро не посещали.

Озеро Халактырское. Расположено на восточной окраине Петропавловска-Камчатского, в долине рр. Кирпичная и Халактырка, впадающих в Авачинский залив Тихого океана несколько севернее Авачинской бухты. 10 июля 1990 г. в оз. Халактырское выпустили 300 сеголетков кокани, взятых из оз. Кроноцкое.

Впервые гидрологию оз. Халактырское изучал участник Камчатской экспедиции Ф. П. Рябушинского В. Н. Лебедев (Шмидт и др., 1916). Он же собирал и планктон, водоросли в котором позже определил А. А. Еленкин (1914). В 1973–1974 гг. его исследовали Ю. С. Черкасов (1974) и И. И. Куренков (1978a, 2005).

Площадь озера – около 2,20 км², средняя глубина – 4,12 м, объем – 0,008 км³, максимальная глубина – 12,0 м. Озеро занимает небольшую часть дна бывшего морского залива, обсохшего вследствие тектонических поднятий юго-восточного побережья полуострова во второй половине четвертичного периода. Кроме того, этот залив был заполнен продуктами извержения влк Авачинский при его грандиозном извержении. Морские воды в озеро не проникают (Куренков, 1978a, 2005).

Озеро вскрывается в начале мая и быстро прогревается. Максимальная температура в поверхностном слое основного плеса достигает 18 °С. Частые и порою сильные ветры с моря относительно хорошо перемешивают толщу воды, хотя слой температурного скачка обычно ясно выражен. Мощность эпилимниона – около 4 м, металимниона – 4–9 м. Гиполимнион прогревается в середине–конце августа до 12–13 °С. К концу сентября температура по вертикали выравнивается, в октябре наблюдается обратная температурная стратификация. В течение зимы вода на глубине 9–12 м сохраняет температуру 4–5 °С. Замерзает озеро в начале ноября. Лед достигает толщины 1 м (Куренков, 1978a, 2005).

Озеро Халактырское – одно из немногих озер Камчатки, испытывающее значительное антропогенное влияние: оно загрязняется стоками города и совхоза, расположенного на северо-восточном берегу. Это обстоятельство определяет большое количество органических взвесей в воде, а зимой – резкий дефицит кислорода в нижних слоях озера.

По результатам исследований И. И. Куренкова (1978a, 2005), фитопланктон оз. Халактырского представлен по крайней мере 35 видами водорослей. Основу составляют диатомовые, из которых наиболее многочисленны *Asterionella formosa* и *A. gracilima*. Значительна также численность трех видов рода *Synedra*. Прочие виды развиваются в значительно меньших количествах. Синезеленые водоросли развиты слабее, чем это можно было предполагать, учитывая мелководность водоема и его загрязненность. Современных данных о фитопланктоне оз. Халактырское нет.

В озере отмечено 18 видов коловраток (Rotatoria) и 6 видов ракообразных (4 вида ветвистоусых Cladocera и 2 вида веслоногих Copepoda). Основу биомассы пелагического ракового планктона составляют два вида копепод – *Mesocyclops leucarti* и *Copepoda parasitica* indent. и один вид кладоцер – *Daphnia longiremis*. Остальные виды имеют резко подчиненное значение (Куренков, 1978a, 2005).

Грунты в озере песчано-илистые с большим количеством растительных остатков. В бентосе ведущее значение принадлежит моллюскам. Среди брюхоногих наиболее обычны два вида вальват, в особенности *Valvata confusa*. Из двустворчатых часто встречаются *Sphaerium corneum* (40 %) и *Pisidium nitidum* (25 % всей биомассы). Проба, взятая на свале, состояла целиком из сфереид, причем половину составляла биомасса *P. cinereum*. В озере при-

сутствуют крупные двустворчатые моллюски – *Anodonta beringiana*. Следующей по значению группой донных организмов являются личинки хирономид, в частности, крупные *Chironomus* f. l. *plumosus*. Прочие группы бентоса имеют малое значение в биомассе (Куренков, 1978a, 2005).

Ихтиофауна озера представлена следующими видами рыб: миногой (вид – ?), неркой, кижучем (анадромной и жилой формами), арктическим гольцом – *Salvelinus alpinus* complex, девятииглой и трехиглой колюшками. Известны случаи поимки камчатской семги, микижи и кунджи (Куренков, 2005). В 1990 г. в озеро была вселена кокани (Куренков, 1999). В озере, помимо перечисленных, присутствуют и другие рыбы. О дальнейшей судьбе кокани из оз. Халактырское пока ничего не известно.

В заключение главы рассмотрим оз. Каповое (верховья р. Средняя Воровская) и оз. Копылье (бассейн р. Ича), куда не вселяли кокани и где она существует естественным образом.

Озеро Каповое. В сентябре 1974 г. А. Г. Остроумовым было обследовано безымянное ледниковое озеро, которое он назвал оз. Каповое.

Это озеро расположено в верховье р. Средняя Воровская (не имеет связи с рекой), в пределах Срединного хребта, в 100 км от устья р. Воровская. Озеро Каповое имеет длину около 1 км, ширину – 0,4 км, площадь водного зеркала – 0,2 км², максимальную глубину – 14 м, абсолютную высоту над ур. м. – 500 м. Озеро оказалось населенным жилой неркой (Остроумов, 1977).

У оз. Каповое совершенно отсутствуют притоки. Поверхностный сток в озеро осуществляется только в период таяния снегов и во время дождей.

Озеро расположено у подножия округлой возвышенности, ограничивающей его с запада. Высокие горы поднимаются на расстоянии нескольких сотен метров восточнее озера. Между озером и р. Средняя Воровская (к югу от озера) типичный холмисто-западинный рельеф (хаос крупных моренных холмов), который сменяется обширным пологим участком. Вокруг озера каменноберезовый лес с рябинником и небольшими пятнами кедрового стланика.

По устному сообщению геолога Р. И. Деколядо (Остроумов, 1977), р. Средняя Воровская 10 тыс. лет назад протекала через то место, где возникло озеро, о чем, в частности, свидетельствуют окатанные кварцы, принесенные рекой, которых нет в окружающих породах.

По-видимому, первоначально ледниковые подпруды образовали проточное озеро. Затем подвижка блоков и понижение базиса эрозии привели к его обособлению. Функционировавшее прежде русло обнаруживается в 300 м от берега. Вода в этом русле появляется только в 100 м от безымянной речки. На этом участке сохранилось прежнее, вполне сформированное русло шириной 3–4 м, с глубиной воды 15–25 см. Расход в нем 0,02–0,03 м³/сек. Постоянный подземный сток свидетельствует о том, что существование озера поддерживается не только за счет талых и дождевых вод. По-видимому, немаловажная роль принадлежит также грунтовым водам. Озеро окружает каменистый пляж (бывшая литораль) шириной от 4–5 до 15–20 м. Ширина современной литорали от 2–3 до 8–10 м, которая везде круто переходит к глубинам 4–6 м. В средней части озера глубина 6–14 м. 18–28 сентября 1974 г. поверхностная температура воды в озере находилась в пределах 10–13 °С (Остроумов, 1977).

В озере очень многочисленной оказалась диатомея *Asterionella formosa*. В поверхностных слоях ее было настолько много, что она образовала в пробе «войлочную массу». По всей вероятности, это обилие объясняется питанием озера грунтовыми водами, несущими повышенное количество биогенов.

По определению И. И. Куренкова, в оз. Каповое Copepoda представлены факультативно-пелагическим видом *Macrocyclops albidus*. Численность *Daphnia longiremis* была очень мала, и лишь представители рода *Bosmina* были обильны, но представлены мелкими особями. Малые размеры были характерны и для дафний. По всем признакам (низкая численность и размеры планктеров), зоопланктон в озере испытывает сильный пресс выедания.

В прошлом, когда оз. Каповое постоянно соединялось с р. Средняя Воровская, в нем, очевидно, размножалась проходная нерка, как и в соседних с ним ледниковых озерах бассейна р. Большая Воровская.

Пойманные в оз. Каповое половозрелые самки жилой нерки (кокани) возраста 3+ (2 шт.) имели длину (массу) 18,1–19,1 см (64,0–80,9 г), самец возраста 4+ – 21,0 см (103 г.) (Остроумов, 1977). Нерка оз. Каповое включена в Красную книгу Камчатки (2006).

В озере обитают арктический голец – *Salvelinus alpinus* complex и жилая трехиглая колюшка (какая морфа – неизвестно).

Озеро Копылье. Расположено в верховьях бассейна р. Ича в пределах Срединного хребта. Оно возникло в результате подпруживания речной долины продуктами оползня. Длина озера достигает 2 км, ширина – сотен метров, максимальная глубина – более 70 м. Восточные и западные изрезанные скалистые берега озера круто уходят в воду. Неширокой извилистой и мелководной речкой озеро соединяется с р. Копыльей. В озере обитают проходные и озерные арктические гольцы *Salvelinus alpinus* complex, в июне–августе заходит на нерест проходная нерка (Остроумов, 1985b). Можно предполагать, что в озеро на нерест заходит и кижуч.

В марте 1983 г. А. Г. Остроумову передали нерку из оз. Копылье, пойманную в феврале на удочку подо льдом на глубине 10 м. По его заключению (оно нуждается в уточнении), в оз. Копылье обитают карлики нерки и жилая нерка (кокани), которую эвены-ламуты называют «эссенка». Нерестится она поздней осенью в истоке реки, вытекающей из озера, на мелководном участке протяженностью до 100 м и, вероятно, в небольшом ручье, впадающем в озеро с запада поблизости от озерной речки.

Эссенка в качестве раритета, безусловно, заслуживает бережного отношения, особенно в период нереста. Она включена в «Красную книгу Камчатки» (2006).

Озеро Тойя (Toya Lake, о. Хоккайдо, Япония). Расположено на юге о. Хоккайдо. Не имеет связи с морем и является затопленной кальдерой вулкана. Олиготрофное. В нем воспроизводятся популяции жилой малоротой корюшки *Hipomesus transpacificus nipponensis*, жилой нерки *Oncorhynchus nerka* (она была сформирована путем запуска в озеро анадромной нерки в 1893 г.) и симы *O. masou* (искусственного воспроизводства) (Sakano et. al., 1998).

Озеро расположено на высоте 84 м над ур. м., имеет площадь 70,44 км² и среднюю глубину 116,3 м. По общему виду оз. Тойа, вероятно из-за наличия островов, чем-то напоминает оз. Курильское.

В 1930–1960-х гг. в оз. Тойя основным нерестовым видом была жилая нерка, уловы которой в 1950–1960-х гг. составляли в среднем 50–80 (максимально – до 140) т. Затем ее численность сильно упала, но значительно увеличилась численность малоротой корюшки. Уловы малоротой корюшки в 1980–1990-х гг. ежегодно доходили до 20 т и даже в 1986 г. – до 50 т (Sakano et al., 1998).

Данный пример интересен тем, что вид-вселенец (нерка) вначале значительно увеличил свою численность в озере, но затем, когда экологические связи в этом водоеме пришли в норму, занял свою экологическую нишу и стал немногочисленным. Как уже отмечали выше, такая схема развития колебаний численности обычна для большинства примеров успешной интродукции животных в новых для них местах обитания (Куренков, 1999; Бугаев и др., 2007а; Погодаев, Куренков, 2007).

Озеро Чизени (Chuzenji Lake, о. Хонсю, Япония). Расположено в местечке Никко недалеко от г. Токио. Ранее оз. Чизени было ошибочно названо оз. Никко (Бугаев, Кириченко, 2008).

В ноябре 1988 г. оплодотворенная икра кокани из оз. Кроноцкое и Карымское была перевезена в оз. Чизени. После двух лет роста в озере часть рыб достигла половой зрелости (в 1991 г.). Средняя длина (масса) тела рыб самцов и самок вместе составила 212 мм (157,5 г); эти показатели были подобны таковым популяции оз. Кроноцкое, но значительно меньше, чем в оз. Карымское (Iwata et al., 1991).

Некоторые материалы по жилой нерке (кокани) южных Курильских островов и о. Хоккайдо (Япония) приведены а разделах 7.9 и 7.10, где она рассматривается совместно с анадромной неркой.

ГЛАВА 9
Промысел и динамика численности азиатской нерки

С начала 1930-х гг. азиатская нерка стала целенаправленным объектом морского промысла в северо-западной части Тихого океана (включая юго-западную часть Берингова моря). Организаторами масштабного промышленного лова тихоокеанских лососей жаберными сетями в открытых водах Северной Пацифики явились японские рыбопромышленные компании, которые в 1927–1929 гг. научились облавливать разреженные скопления лососей в океане путем соединения сетей в дрейфующие порядки длиной в десятки километров (Ким Иль, 1988; Курмазов, 2001, 2006; Бугаев и др., 2007а; Синяков, 2008; и др.).

После Второй мировой войны Япония резко интенсифицировала морской дрифтерный промысел лососей в Тихом океане. Сетной промысел в эти годы являлся серьезной проблемой для СССР, США и Канады, отрицательно сказываясь на национальных уловах и объемах воспроизводства не только из-за громадного вылова лососей российских и американских стад, но и из-за значительных потерь в связи с выловом неполовозрелых особей в период нагула или на его начальных стадиях. Пик дрифтерного вылова лососей Японией пришелся на период 1951–1956 гг., когда он, достигнув 280 тыс. тонн, втрое превысил российский береговой вылов (Курмазов, 2001, 2006; Бугаев и др., 2007а; Синяков, 2008; и др.).

В 1956 г. между СССР и Японией была заключена «Конвенция о рыболовстве в открытом море и северо-западной части Тихого океана», тогда же создали Советско-Японскую Рыболовную комиссия (в настоящее время – Российско-Японская Рыболовная Смешанная комиссия). Действиями Конвенции на протяжении двух десятилетий (до введения 200-мильной экономической зоны СССР) японский дрифтерный вылов лососей на советском Дальнем Востоке был стабилизирован на среднемноголетнем уровне 90 тыс. тонн. Падение запасов лососей удалось приостановить (Курмазов, 2001, 2006; Синяков, 2008; и др.).

С введением 200-мильных экономических зон государств в 1977 г. вылов лососей в американских водах стал жестко квотированным в отношении как к собственному дрифтерному флоту, так и к японскому, а в российских водах – временно прекращен (Вронский, Казарновский, 1979). В водах за пределами 200-мильных зон дрифтерный промысел продолжался.

В 1992 г. заключена четырехсторонняя Конвенция (между Россией, США, Канадой и Японией) «О сохранении запасов анадромных рыб в северной части Тихого океана». Ее основным положением является полный запрет дрифтерного промысла лососей за пределами Исключительных экономических 200-мильных зон (ИЭЗ) стран происхождения; в пределах экономзон каждая страна имеет право на собственные решения относительно проведения режима промысла. С целью сохранения запасов лососей Северной Пацифики этими же странами в 1993 г. была образована международная Комиссия по анадромным рыбам северной части Тихого океана (North Pacific Anadromous Fish Commision – NPAFC) (Синяков, 2008).

Начиная с 1992 г., Россия предоставляет Японии осуществлять дрифтерный промысел лососей в ИЭЗ России. Юридической базой для проведения этого промысла явились двусторонние Соглашения между правительствами СССР и Японии от 7 декабря 1984 г. и от 22 мая 1985 г. В развитие положений межправительственных соглашений создали РЯСК.

Были определены районы японского морского промысла в Прикурильском районе Тихого океана, в Беринговом, Охотском и Японском морях. Количество судов и квоты вылова определялись на ежегодных сессиях РЯСК. За использование запасов российских лососей Япония ежегодно представляла денежную компенсацию. Кроме того, часть японских судов принимала на борт российские научные группы и работала в научно-промысловом режиме. Начиная с 2003 г., научное сотрудничество прекращено, и весь японский флот работает в ИЭЗ России только в режиме промысла (Синяков, 2008).

Помимо дрифтерного промысла японского флота, в ИЭЗ России в рамках Государственного мониторинга осуществляется дрифтерный лов тихоокеанских лососей российскими научно-исследовательскими судами.

В 1980 – начале 1990-х гг. использование российских судов дрифтерного лова ограничивалось 1–2 единицами за сезон, специально выделяемыми для науки рыбодобывающими предприятиями. С середины 1990-х гг., кроме КамчатНИРО, в дрифтерных исследованиях активное участие стали принимать все институты Дальневосточного бассейна и ВНИРО и начало расти количество работающих по научным программам российских судов на дриф-

терном лове лососей. В последние годы их число в Дальневосточном бассейне ежегодно составляет 16 единиц (Синяков, 2008).

Информация, получаемая при проведении морских научных исследований преднерестовых миграций тихоокеанских лососей с использованием дрифтерных судов, является основой для определения и корректировки общего допустимого улова (ОДУ). При морском лове, помимо добычи половозрелых рыб (с примесью неполовозрелых), происходят регулярные потери из сетей неполовозрелых особей, а также рыб с недостаточной массой (Селифонов, 1975b; Harris, 1987). Кроме того, в дрифтерных порядках гибнет значительное количество морских млекопитающих и птиц (Коммерческий дрифтерный промысел…, 2004; Артюхин и др., 2010).

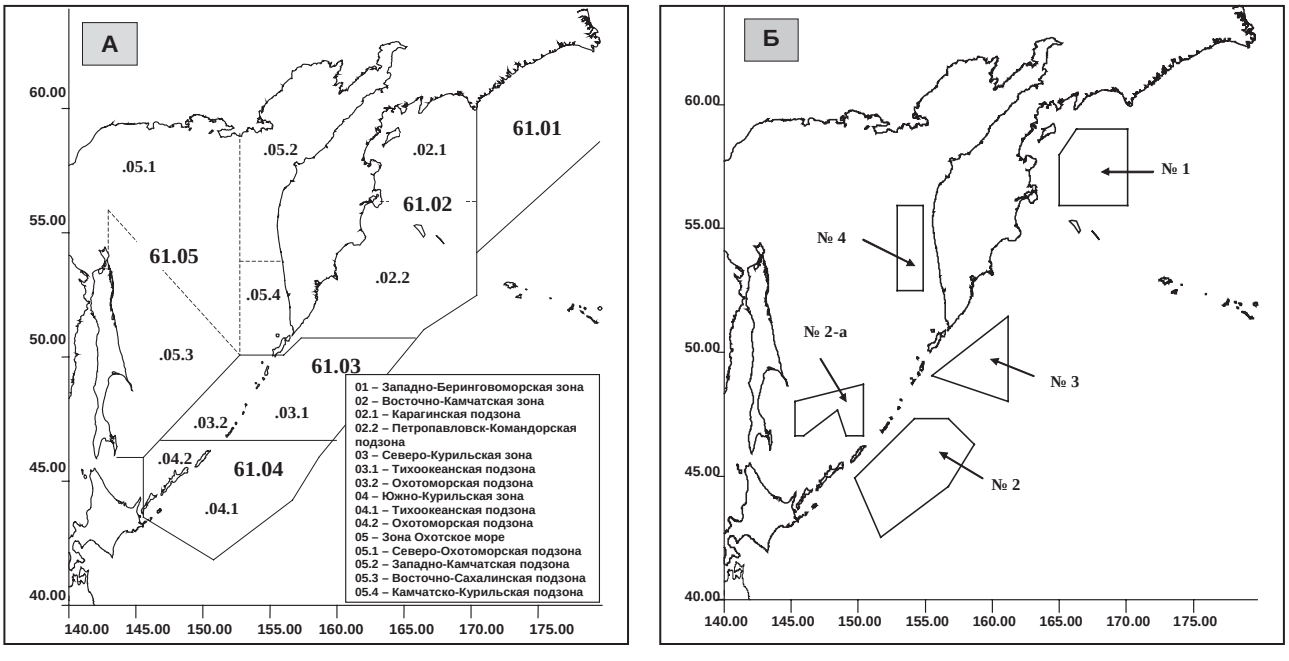


Рис. 194. *Схема районов работ российских (А) и японских (Б) дрифтерных судов в дальневосточной части ИЭЗ РФ (регион – .61) (по: Бугаев А., 2003d)*

Подробное описание дрифтерного лова приведено в статье О. Ф. Гриценко «Лосось в море и на бумаге» («Российская газета» – Федеральный выпуск № 4844 от 6 февраля 2009 г.).

По мнению С. А. Синякова (2008), со второй половины 1990-х гг. и до настоящего времени дрифтерный промысел перестал быть значимым фактором, так как изымает от 5 до 10 % имеющего тенденцию к росту берегового вылова (в сумме по всем видам лососей). **Единственным видом, для которого дрифтерный лов составляет значимую по отношении к суммарному береговому вылову долю (до 20 %), является нерка. Ведь для лова нерки, в первую очередь, и создавали дрифтерный промысел.**

С перемещением дрифтерного японского промысла лососей в ИЭЗ РФ, что произошло в 1992 г. и продолжается по настоящее время, накопился ряд наблюдений, которые позволяют уже сейчас сделать определенные выводы о его влиянии на численность некоторых видов лососей п-ва Камчатка и Корякского нагорья и, в частности, нерки.

В начале книги, в табл. 1 представлены результаты идентификации локальных стад нерки рек Озерная и Камчатка и других азиатских стад этого вида по данным исследований А. В. Бугаева (2003a-e, 2005, 2007, 2011). В дрифтерных уловах заметно доминирует половозрелая нерка – 82–97 % (по численности) и 90–98 % (по биомассе). В основном это связано с крупными размерами ячеи сетей, которые в меньшей степени облавливают малоразмерных незрелых особей.

Для сравнения, ранее, в 1960 – начале 1970-х гг., когда японскими рыбаками велся интенсивный океанический дрифтерный промысел, приловы неполовозрелой нерки наблюдались гораздо выше. Так, в 1956 г. в районах южнее 48 °с. ш. уловы неполовозрелой нерки составляли порядка 56 %, а в зоне А с 1966 по 1971 гг. они увеличились с 13,4 до 33 % (Селифонов, 1975b).

Обращает на себя внимание (табл. 1) необычно высокое изъятие нерки р. Озерная в 1997 г. Это объясняется тем, что в названном году значительная часть, по сравнению с другими годами, была добыта японскими дрифтерами (работавшими по промышленным квотам) значительно южнее, чем обычно, – в районе № 2 (Бугаев А., 2003a-e, 2005, 2007).

По данным идентификации локальных стад нерки в море, проведенной А. В. Бугаевым (2003a-e, 2005, 2007), в 2000–2007 гг. интенсивность вылова нерки р. Камчатка дрифтерными судами в относительных величинах оказалась значительно выше, чем более многочисленной нерки р. Озерная (оз. Курильское). Важность этого вывода со ссылками на А. В. Бугаева (2003a-e 2005, 2007) неоднократно подчеркивалась в работах В. Ф. Бугаева (Бугаев и др., 2007a; Бугаев, 2007a; Бугаев, Кириченко, 2008; Бугаев, 2010a; и др.). Исключением явился 2008 г., когда

из-за необычно раннего начала нерестовой миграции нерка р. Камчатка в значительной мере ушла из-под пресса дрифтерного промысла. В 2009 г. российские рыбаки дрифтерный промысел практически не вели, но 2010 г. промысла оказался очень успешным. По предварительной статистике вылова не менее успешным был и 2011 г.

Как уже было указано в предыдущих публикациях (Бугаев, 2007а; Бугаев, Кириченко, 2008; Бугаев и др., 2009; Бугаев, 2010а), из внимания исследований (Синяков, 2008; Гриценко, 2009) выпал тот факт, что стабилизировавшийся в последнее десятилетие на уровне 6,0 тыс. тонн дрифтерный промысел нерки в ИЭЗ РФ для рыб азиатского происхождения по объемам изъятия фактически соответствует имевшему место вылову нерки порядка 9,0 тыс. тонн (!!!), добывавшейся прежде в 1960–1970-х гг. японским промыслом в море за пределами морской ИЭЗ России. Тогда существенную часть японских уловов составляла нерка американских стад. Сейчас российский и японский промыслы облавливают совместно половозрелую нерку практически только стад российского происхождения.

Другой аспект негативного влияния дрифтерного промысла на запасы нерки рр. Озерная и Камчатка заключается в том, что из-за применения на этом промысле крупноячеистых рабочих сетей (есть еще научно-исследовательские, имеющие несколько меньший размер ячеи), вылавливаются особи наиболее крупных размеров (средняя навеска половозрелой нерки из рабочих сетей составляет 2,7–3,0 кг). При этом средняя масса особей, подходящих после дрифтерного промысла к рекам Озерная и Камчатка в 1994–2010 гг., составляет 2,2–2,7 кг.

Точно так же, как и в реках Озерная и Камчатка, дрифтерный промысел отбирает наиболее крупных рыб и в других стадах азиатской нерки, т. к. средние массовые показатели рыб многих стад азиатской нерки значительно ниже, чем 2,7–3,0 кг (Бугаев и др., 2007а). К сожалению, снижение размеров рабочих сетей приведет к массовому увеличению вылова неполовозрелых рыб, что еще более нерационально.

Исходя из стратегии рационального использования биологических ресурсов, дрифтерный промысел в ИЭЗ РФ, безусловно, надо закрывать как нерациональный, понижающий биоразнообразие животных (рыб, морских млекопитающих и птиц), но высокая коммерческая стоимость его продукции и другие скрытые факторы, в том числе социальные, стимулируют его эскалацию с ростом численности нерки в северной части Тихого океана.

Возвращаясь к реальной современной ситуации, существующей вокруг дрифтерной проблемы тихоокеанских лососей в ИЭЗ РФ, и вероятного будущего этого вида промысла, приведем концепцию, сформированную в отраслевом штабе Росрыболовства, которую в большинстве своем разделяют сегодня и депутаты Государственной думы (Рыбак Камчатки, 2008 – по: www.fishkamchatka.ru):

«…необходимо отметить, что в России в силу исторически сложившейся этнической, экономической и технической ситуации основное количество лососей добывается ставными неводами. Поэтому морской промысел рассматривается как антагонист берегового (или прибрежного). Однако это не означает, что морской промысел обладает какими-то изначально присущими ему недостатками, делающими его навсегда неприемлемым. Напротив, вполне реальной является ситуация, при которой предпочтение будет отдаваться морскому промыслу. Дрифтерный морской прибрежный промысел лосося осуществляется в США и Канаде, где лов нерки ведут несколько сотен малых дрифтероловов. При резком повышении спроса на наиболее ценную продукцию из лосося, добытую в море дрифтерной сетью рыбу, еще не подвергшуюся нерестовым изменениям, – в этом случае все доводы против морского промысла тихоокеанских лососей, ранее считавшиеся убедительными, просто перестанут восприниматься, а противники дрифтерного лова станут его защитниками…» (*конец цитаты*).

Следует подчеркнуть, что приведенное выше сравнение не совсем корректно, т. к. на малых дрифтерных судах, работающих в прибрежных водах Аляски (США) и Британской Колумбии (Канада), рыбаки ловят только половозрелых рыб, а сети выбирают достаточно оперативно: производственный цикл лова такой сетью занимает всего несколько часов. Вся пойманная рыба доставляется на берег. Выброс в море менее ценных видов за счет хорошо налаженного взаимоконтроля добытчиков (соседние суда визуально контролируют друг друга) практически отсутствует.

При дрифтерном лове тихоокеанских лососей в ИЭЗ России (на значительном удалении от берегов) один производственный цикл лова многокилометровыми сетями занимает порядка 18–22 (при экспозиции сетей 8–12) часов. При этом, например, среди нерки добывается до 10–20 % неполовозрелых рыб. Более того, статистика вылова дрифтерной нерки искажается за счет выброса в море менее ценных видов тихоокеанских лососей, а «неосвоенные» лимиты восполняются вновь пойманной неркой.

На рис. 195 представлена динамика вылова половозрелой нерки японским и российским (с 1993 г.) промыслом в ИЭЗ РФ в 1955–2010 гг.

В связи с ожидаемыми высокими подходами нерки рр. Камчатка и Озерная в 2011 г., по сравнению с предыдущими годами, планируемый вылов нерки российскими дрифтерными судами в 2011 г., по сравнению с предыдущими годами, был значительно увеличен – «Лососи–2011» (2011).

Следует подчеркнуть, что будущая судьба морского дрифтерного промысла тихоокеанских лососей в море в ИЭЗ РФ пока для всех неясна, т. к. он имеет много сторонников – политиков, чиновников, рыбопромышленников и научных работников. По своей природе устойчивое и расширенное существование современного дрифтерного промысла, в известной мере, является стихийным социальным ответом на несправедливое распределение природной ренты (Бугаев и др., 2009), что ранее, в отношении браконьерства, совершенно справедливо подчеркнул С. А. Синяков (2006).

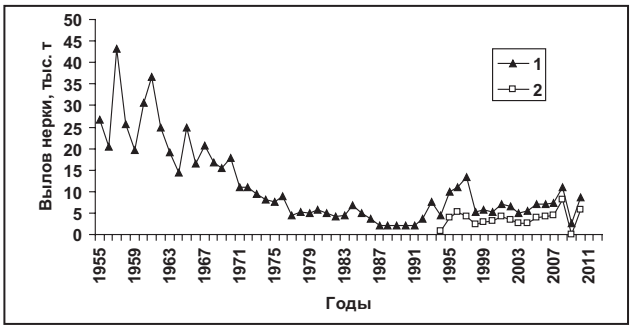


Рис. 195. *Динамика вылова нерки дрифтерным промыслом в море в 1955–2010 гг. (тыс. т): 1 – японский промысел (с 1994 г. – включая российский), 2 – российский промысел (за 1993 г. данных нет), тыс. т*

По-существу, расширенное развитие российского дрифтерного промысла в настоящее время является результатом противоборства двух структур: одна поддерживает береговой, а другая – дрифтерный промысел. Но в основе противостояния заложено нежелание береговых рыбодобывающих предприятий «поделиться» участками с морскими добытчиками лососей. Это подпитывает и в дальнейшем будет подпитывать существование дрифтерного промысла в ИЭЗ РФ. Если каждому добытчику дрифтерного лова предложить достаточно существенную по объему долю добычи нерки на берегу, то подавляющее большинство сторонников дрифтерного промысла перестанет муссировать тему о том, что нерка в море имеет более высокое качество, чем в морских ставных неводах и что часть населения России, Японии и других стран просто не может существовать без таких продуктов питания (Синяков, 2008).

При дрифтерном промысле происходят прямые и потенциальные потери части улова. Эти потери складываются из следующих составляющих: 1 – выпадение рыб из сетей вследствие длительного застоя орудий лова; 2 – прилов неполовозрелых рыб, имеющих низкую массу тела; 3 – потери за счет недобора прерванного промыслом сезонного роста (рыбы еще растут во время миграции от мест дрифтерного промысла к родным рекам) и 4 – потери в выходе икры при ее промышленном производстве.

По подсчетам М. М. Селифонова (1975a-b), в результате японского дрифтерного промысла в 1960–1970-х гг., когда добывали до 30 % и более неполовозрелых рыб, в итоге терялось порядка 20–30 % от биомассы рыб, которые должны были подойти к берегам рек воспроизводства. В настоящее время, когда промысел сосредоточен в ИЭЗ РФ и вылов неполовозрелых рыб составляет в среднем 15 % (Бугаев А., 2003a-e), потери конечной биомассы, несомненно, меньше, но они составляют не менее 10 % от общей биомассы лососей в случае отсутствия дрифтерного промысла.

В итоге закрытия дрифтерного промысла из-за отсутствия потерь рыб из дрифтерных сетей, вылова неполовозрелых рыб и набора массы тела рыб в год анадромной миграции общие уловы возрастут (+ возрастет количество икры за счет ее созревания), и **от этого выиграют все: люди, рыба, природа**.

Традиционно основную добычу нерки в Азии осуществлял и осуществляет береговой промысел морскими ставными неводами и, как вспомогательный, речной. Исключение составляет только нерка рр. Озерная и Камчатка, где по объемам вылова речной вылов нерки сопоставим с уловами ставных неводов (Бугаев, 1995a; Бугаев и др. 2009; Бугаев, 2010a).

Промысел морскими ставными неводами – это наиболее оптимальный метод добычи тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке, но не во всех районах и не во все годы он применим для добычи нерки (из-за большого прилова второстепенных видов ценных видов рыб, районов с неустойчивыми погодными условиями, экономических и других причин). Тем не менее, при добыче горбуши и кеты ставными неводами на морских участках в уловах всегда присутствует нерка, которая отсортировывается и учитывается статистикой вылова.

Из-за периодически высокой численности западнокамчатской горбуши и наличия нескольких удобных тоней в реке основной вылов озерновской нерки можно осуществлять закидными неводами в нижнем течении р. Озерная, а не ставными неводами. Но, в конечном итоге, решение, как им ловить озерновскую нерку, должны принимать сами рыбопромышленники, исходя из экономической целесообразности.

А вот нерку р. Камчатка, где численность горбуши очень невелика, рациональнее в основе добывать ставными неводами в Камчатском заливе, долавливая плавными сетями в реке. Лов закидными неводами в русле реки мало результативен из-за высоких скоростей течения, отсутствия подходящих тоней, высокой мутности воды и песчано-глинистых, достаточно высоких и крутых берегов.

В остальных реках Камчатского края и Чукотки нерку добывают закидными неводами и ставными (плавными) сетями, но объемы таких выловов, по сравнению с объемами добычи нерки рр. Озерная и Камчатка, на один-два порядка меньше. Вылов стремятся производить в низовьях рек, где качество рыбы остается еще достаточно высоким.

В связи с многообразием факторов, общих причин и сугубо единичных конкретных ситуаций, влияющих на динамику численности тихоокеанских лососей, вопрос о предикторах, влияющих на изменения численности лососевых, всегда находился и будет находиться в непрерывном развитии. Различная изученность, многообразие мнений и подходов к анализу динамики численности лососей, удачные решения (временные, как это часто выясняется позже) не позволяют до настоящего времени ученым Канады, России, США и Японии достаточно полно и гарантированно решить вопрос со стабильным достоверным прогнозированием изменений численности тихоокеанских лососей в многолетнем аспекте.

В основу анализа динамики численности большинства видов тихоокеанских лососей положена модель В. Рикера (Ricker, 1954, 1975) «запас–пополнение» («родители–потомство»). Данная модель особенно удобна для анализа запасов тихоокеанских лососей, у которых пополнение в значительной степени зависит от величины родительского стада, т. е. видов с длительным пресноводным периодом (нерка, чавыча, кижуч).

В. Рикером (Ricker, 1954, 1975) сделано предположение, что факторы, ограничивающие величину запаса, воздействуют в районах нереста и на местах обитания мальков, а не в океане в период нагула. Соотношение между численностью родителей и потомства может определяться эмпирически, на основе результатов наблюдений за численностью производителей и произведенного потомства (Ricker, 1954, 1975; Ройс, 1975).

Несмотря на то, что анализ связи «родители–потомство», предложенный В. Рикером (Ricker, 1954, 1975), до сих пор используется в большинстве исследований по динамике численности лососей, имеется и постоянно появляется все большее число фактов, свидетельствующих о значительной, а в отдельные годы и решающей роли морского периода жизни в формировании динамики численности тихоокеанских лососей (Burgner, 1991; Heard, 1991; Salo, 1991; Healey, 1991; Sandercock, 1991; NPAFC Bulletin No. 1, 1998; NPAFC Bulletin No. 2, 2000; NPAFC Bulletin No. 3, 2003; NPAFC Bulletin No. 4, 2007; NPAFC Bulletin No. 5, 2009; и др.).

По-существу, все современные исследования динамики численности тихоокеанских лососей – это выработка наиболее реального представления между влиянием и ролью пресноводного и морского периодов жизни на динамику численности этой группы рыб (Бугаев и др., 2007а).

Поэтому данный раздел книги не будет являться исчерпывающе полным анализом динамики численности азиатской нерки, а, скорее, станет своеобразным путеводителем по основным результатам и направлениям современных исследований и их интерпретаций. При желании любой интересующийся может ознакомиться с частными вопросами при непосредственном знакомстве с цитируемой литературой.

Рисунок 196 иллюстрирует общий вылов нерки в дальневосточном бассейне в 1971–2010 гг. в сравнении с суммарным выловом нерки рр. Озерная и Камчатка в 1971–2010 гг. без учета вылова дрифтерным промыслом в море ($r = 0{,}992$, $P < 0{,}001$, $n = 40$). Как свидетельствуют данные рисунка, в 1971–1986 гг. доля нерки (%) рек Озерная и Камчатка была очень высокой (обе линии практически совпадают), а в 1987–2010 гг. – понизилась за счет более интенсивного освоения запасов нерки второстепенных стад (расчеты вылова по Дальнему Востоку за 2003–2010 гг. сделаны автором).

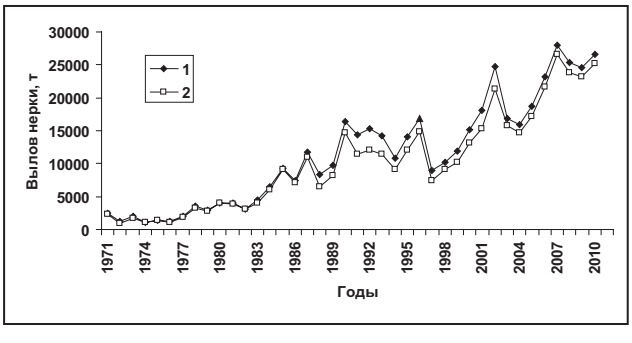


Рис. 196. *Вылов нерки в Азии в 1971–2010 гг.: 1 – в дальневосточном бассейне, 2 – суммарный вылов нерки рр. Озерная и Камчатка (вылов по Дальнему Востоку за 1971–2002 г. – по: Карпенко, Рассадников, 2004), т*

По уточненным данным КамчатНИРО, на рис. 197 представлен вылов нерки в Камчатском регионе по побережьям в 1910–2010 гг., где добывают и воспроизводится более 90–95 % всей нерки в Азии. Причем, только в двух реках – Озерная и Камчатка – вылавливают до 90–95 % этого вида в Камчатском крае (Крогиус, Крохин, 1956; Бугаев, 1995а; Бугаев А., Бугаев, 2003). Из рис. 197 видно, что в годы высокой численности нерки на обоих побережьях почти всегда преобладали рыбы западного побережья Камчатки, а низкой – восточного. Последние годы нерка обоих побережий находится на высоком уровне численности, что и определяет высокие уловы.



Рис. 197. *Вылов нерки в Камчатском регионе в 1910–2010 гг.: 1 – западное побережье, 2 – восточное побережье (по данным КамчатНИРО), т*

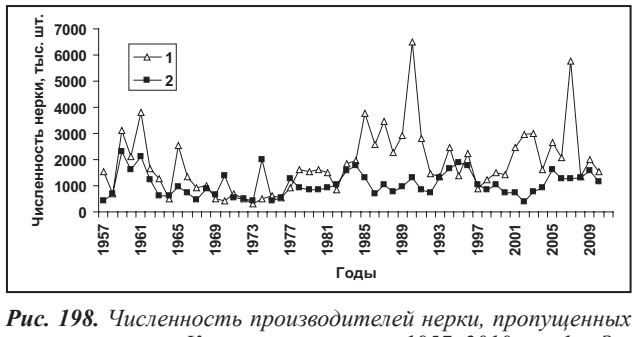


Рис. 198. *Численность производителей нерки, пропущенных на нерестилища Камчатского края в 1957–2010 гг.: 1 – Западная Камчатка, 2 – Восточная Камчатка (по: Остроумов, 1975a-b; А. Г. Остроумов, К. Ю. Непомнящий, А. В. Маслов – архивные материалы КамчатНИРО), тыс. шт.*

На рис. 198 представлен вылов и пропуск производителей нерки на нерестилища Камчатского края (по побережьям) в 1957–2010 гг. (Остроумов, 1975a-b; А. Г. Остроумов, К. Ю. Непомнящий, А. В. Маслов – архивные материалы КамчатНИРО).

Высокая численность производителей нерки на Западной Камчатке в 1990 и 2007 гг. (рис. 198) объясняется очень большими пропусками в оз. Курильское. Последнее не представляет опасности для воспроизводства нерки р. Озерная (Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007a; Бугаев и др., 2009), но наглядно демонстрирует упущенные промышленностью возможности в недолове 3000–4000 тыс. шт. (8,5–10,5 тыс. т).

Рассмотрим промысел и динамику численности нерки наиболее крупных азиатских популяций – рр. Озерная и Камчатка в местах ее основного промысла, а также ряда второстепенных стад, что создаст более полную картину использования запасов этого вида в азиатском регионе.

9.1. Нерка р. Озерная

Как показывает сравнение изменений численности нерки рр. Озерная и Камчатка (рис. 199), в периоды 1952–1969, 1970–1976 и 1977–1984 гг., когда варьировали только интенсивность и дислокация дрифтерного промысла, средняя численность ЗЧС нерки рр. Озерная и Камчатка изменялись в одной фазе.

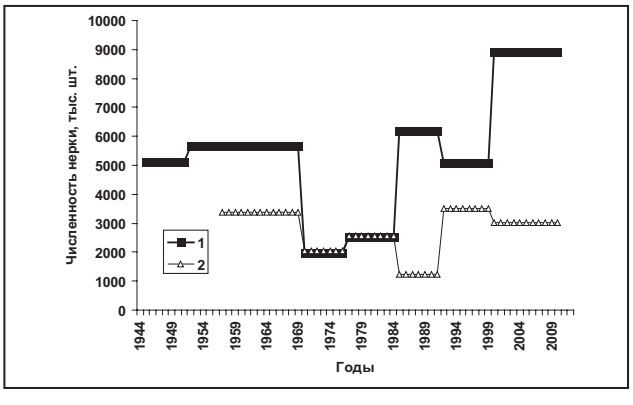


Рис. 199. *Численность зрелой части стада (ЗЧС) нерки рр. Озерная и Камчатка в море до начала сезона дрифтерного промысла в 1945–2010 гг. (по: Бугаев и др., 2009; с дополнениями), тыс. шт.*

В дальнейшем, в периоды 1985–1991, 1992–1999 и 2000–2010 гг., когда, помимо изменений объемов и дислокации дрифтерного промысла, стали происходить флюктуации в численности западнокамчатской горбуши и западнокамчатского минтая, – стали изменяться противофазно. Обращает на себя внимание, что в 1970–1976 и 1977–1984 гг. средняя численность нерки этих стад была практически одинакова (рис. 199).

После прохождения озерновской неркой зоны дрифтерного промысла в море, ее добывают морскими ставными неводами в районе устья р. Озерная и на юго-западном побережье Камчатки, а также закидными неводами на тонях, расположенных в нижнем течении реки.

Вылов нерки р. Озерная ставными неводами колеблется по четным и нечетным годам и зависит от ожидаемой численности западнокамчатской горбуши. В годы высокой численности горбуши, в основном из-за постановки большого числа ставных неводов, доля вылова озерновской нерки морскими ставными неводами выше и наоборот (Дубынин и др., 2007a).

Судя по статистике вылова, промысел закидными неводами в нижнем течении р. Озерная – это основной метод добычи нерки данной реки, который исторически сложился в этом районе с самого первого периода промышленного освоения ее запасов в начале 1900-х гг. и сохранился по настоящее время. Промысел ведется на пяти основных речных тонях. Но надо принимать во внимание, что, при возможности, часть рыбы со ставных неводов рыбопромышленники выдают за пойманную в реке (на нее меньше налоги).

Рассмотрим более подробно особенности динамики численности нерки р. Озерная. На рис. 200 представлена динамика численности нерки этой реки в 1940–2010 гг. Начиная с 1985 г. и по настоящее время, стадо нерки р. Озерная занимает первое место по уловам среди азиатской нерки, опережая стадо р. Камчатки (Бугаев, 1995a; Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев А., Бугаев, 2003; Антонов и др., 2007a; Бугаев и др., 2009; Антонов, 2011; и др.).

Еще по наблюдениям В. И. Грибанова, В. В. Азбелева и Т. В. Егоровой было установлено, что у нерки р. Озерная имеется хорошо выраженная зависимость между количеством прошедших на нерест производителей, скатившейся в море молоди и численностью взрослых рыб соответствующих поколений (Семко, 1961).

На основании первых 10 учтенных циклов воспроизводства Р. С. Семко (1961) построил связь «родители–потомство» для озерновской нерки, где впервые обосновал оптимальную (см. гл. 2 «Материалы и методы исследований») численность производителей для данного стада.

Этот исследователь писал (Семко, 1961, с. 121–122): «Выявляются следующие теоретически интересные и практически важные особенности воспроизводства стада нерки. При сравнительно малых заходах производителей на нерестилищах (0,5–1,0 млн шт.) компенсаторная способность проявляется наиболее сильно. Возвра-

щается в четыре–пять раз, а иногда и в восемь раз больше рыб, чем нерестовало. Но абсолютное поголовье (2,7–4,6 млн рыб) и промысловые возможности (2,2–3,6 млн рыб) далеко не достигают максимальных значений. Наибольшая численность стада озерновской нерки (7,5–8,0 млн рыб) и максимальные промысловые его части (4,3–4,8 млн рыб), возможные для безболезненного изъятия, получались в результате достаточно большого пропуска рыб на нерестилища, т. е. от 2,5 до 3,5, а в среднем от 3 млн производителей (*ближе к популяционному оптимуму – П-оптимуму**. – Курсив В. Ф. Бугаева). Этот максимальный хозяйственный эффект получается в случаях, когда возврат превышал исходное количество производителей в 2,4–2,6 раза.

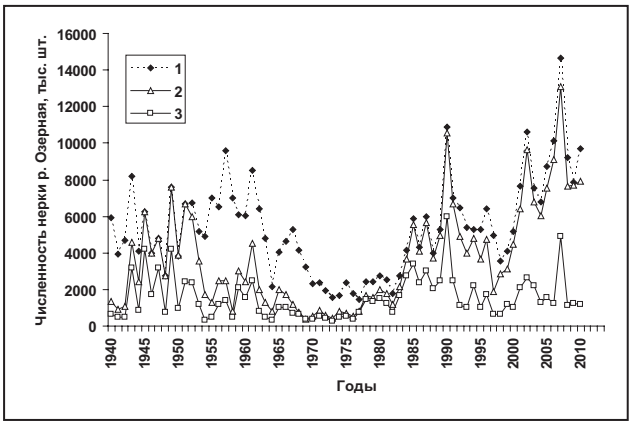


Рис. 200. *Численность нерки р. Озерная в 1940–2010 гг.: 1 – зрелая часть стада в море до начала дрифтерного промысла, 2 – при подходе к устью реки, 3 – на нерестилищах (по: Бугаев и др., 2009, с дополнениями), тыс. шт.*

Таким образом, устанавливается, что в Курильское озеро необходимо ежегодно пропускать не менее 2,5–3,0 млн производителей нерки, чтобы обеспечивать максимальную продуктивность стада…» (*конец цитаты*). Т. В. Егорова и др. (1961) также рекомендовали пропускать на нерестилища оз. Курильское сходное количество нерки – 2,5–3,5 млн шт. (ближе к П-оптимуму).

С тех пор накопление ряда наблюдений за динамикой численности озерновской нерки позволило уточнить связь, впервые представленную Р. С. Семко (1961), но ее суть практически мало изменилась.

На рис. 201 приведена связь «родители–потомство», построенная по материалам М. М. Селифонова (1975a, 1988b); В. Ф. Бугаева, В. А. Дубынина (2002); В. А. Дубынина и др. (2007b) на поколениях нерки р. Озерная 1970–2004 гг. нереста (по варианту оценки численности зрелой части стада, принятому официально в КамчатНИРО).

Значительное общее увеличение численности подходов нерки стада р. Озерная отмечено с 2000 г. (рис. 200), когда основу возвратов составили рыбы поколений 1994–1995 гг. В 2008 г. полностью вернулись рыбы поколения 2000 г. По фактическим данным и экспертным оценкам численности второстепенных возрастных групп были определены возвраты, включая поколение 2004 г. По имеющимся данным построен график и рассчитаны уравнения имеющихся параболических зависимостей (рис. 201).

Хорошо видно (рис. 201), что точки, характеризующие поколения 1995–2004 гг. в целом, расположены на графике заметно выше группы точек, относящихся к поколениям 1970–1994 гг. Это однозначно указывает на возросший уровень воспроизводства и возврата нерки в последних поколениях и на то, что этот высокий уровень сохранился до настоящего времени. Не вызывает сомнения, что рост численности подходов нерки стада р. Озерная в последние годы в значительной степени связан с повышенной выживаемостью молоди в море, хотя бы потому, что в последние 10 лет из оз. Курильское в море скатывались смолты возраста 2+ (основной возрастной группы мигрантов), средние навески которых были почти на 20 % меньше средних многолетних показателей.

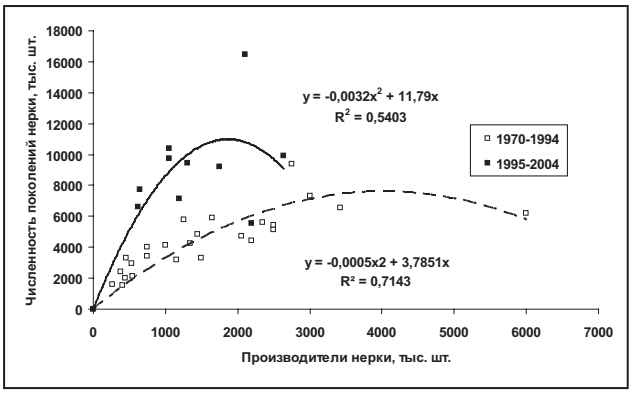


Рис. 201. *Связь «родители–потомство» у нерки р. Озерная поколений 1970–1994 и 1995–2004 гг. (по: Дубынин и др., 2007b; Бугаев и др., 2009, с дополнениями), тыс. шт.*

Но из рис. 201 следует отметить, что поколение 2003 г. (в череде поколений 1995–2004 гг.) имело низкую численность и по своим показателям (черный квадрат: родители – 2200 тыс. шт., величина поколения – 5527 тыс.

* См. гл. 2 «Материалы и методы исследований».

шт.), без сомнения, относится к уровню воспроизводства 1970–1994 гг. Не исключено, что у нерки р. Озерная в ближайшие годы возможен переход с высокого уровня воспроизводства на более низкий. Уточнение может произойти, вероятнее всего, после возврата поколения 2007 г., когда в оз. Курильское на нерест пропустили 4910 тыс. шт. производителей нерки.

За период исследований с 1940 г. и по настоящее время (рис. 200) численность производителей нерки, пропущенных в оз. Курильское на нерест, колебалась в пределах 260–6000 тыс. шт. (Селифонов, 1975a; Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007a; Дубынин и др., 2007b; Бугаев и др., 2009). Очень высокие береговые уловы (с учетом вылова озерновской нерки ставными неводами вдоль Западной Камчатки) наблюдались в 2002 г. (18,8 тыс. т), 2005 г. (15,1 тыс. т), 2006 г. (18,0 тыс. т) и 2008 г. (18,5 тыс. т). Но как свидетельствуют результаты путины 2007 г., абсолютный исторический максимум численности нерки р. Озерная наблюдался в данном году, когда добыли более 21,1 тыс. т (при исключительно высоком пропуске производителей на нерестилища – 4910 тыс. шт.) (Бугаев и др., 2009).

Большинство авторов сходятся на том, что для нерки оз. Курильское рациональная оптимальная численность (P-оптимум) производителей колеблется от 1350–1900 тыс. шт. (Селифонов, 1988b) до 2000 тыс. шт. (Бугаев, Дубынин, 2002), хотя существует мнение о необходимости пропуска в бассейн озера в отдельные годы менее 1000 тыс. шт. (Milovskaya et al., 1998; Миловская, 2006, 2007). В научной литературе имеется критика (Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007a; Бугаев и др., 2009) последней точки зрения, а также негативная модель развития событий при многолетних пропусках на нерест в оз. Курильское менее 1000 тыс. шт. производителей (Меншуткин, Кисляков, 1968).

Исключительно высокое переполнение нерестилищ неркой в бассейне оз. Курильское произошло в 1990 г., когда значительно был превышен П-оптимум. По непосредственным наблюдениям А. В. Маслова, нерест нерки в бассейне озера шел с начала июля 1990 г. и до конца марта 1991 г.

В заключение остановимся на анализе наблюдающейся связи между массой (размерами) тела смолтов возраста 2+ (предыдущего цикла), от которых в массе через три года вернулись родители (в возрасте 2.3), давшие в своей основе начало новому поколению последующего цикла (рис. 202). Поясним сказанное.

Например, смолты возраста 2+, скатившиеся в 1985 г., в основном созрели в возрасте 2.3 в 1988 г. Отнерестившиеся в 1988 г. производители в своей основе созрели в возрасте 2.3 в 1994 г. (пределы созревания – 1991–1996 гг.).

Эта связь, интегрированная на все поколения 1970–2002 гг., представлена на рис. 202a. Как видно, масса тела смолтов ската 1967–1999 гг. (предыдущего цикла) достаточно отчетливо и достоверно негативно коррелирует с численностью поколений последующего цикла 1970–2002 гг. нереста ($r = -0{,}614$, $P < 0{,}001$, $n = 32$), непосредственно не связанными с ростом рыб рассматриваемых поколений. Из анализа связи исключено поколение 2001 г., имеющее очень высокую численность и не вписывающееся пока в общую зависимость (выпадающая точка).

Материалы по массе тела смолтов предыдущего цикла подразделили на две группы в зависимости от особенностей динамики численности горбуши на Западной Камчатке: ската 1967–1984 и 1985–1999 гг.

Оказалось, что для первой группы лет (рисунок не приводим) рассматриваемая выше взаимосвязь была отрицательной, низкой и недостоверной ($r = -0{,}219$, $P > 0{,}05$, $n = 18$), а для второй (рис. 202b) – отрицательной, достаточно высокой и высокодостоверной ($r = -0{,}809$, $P < 0{,}001$, $n = 14$); при этом было исключено поколение 2001 г. (выпадающая точка). Учитывая высокий коэффициент корреляции, связь, представленная на рис. 202b, может иметь и прогностическую ценность в качестве одного из критериев ожидаемой численности поколений в современный период.

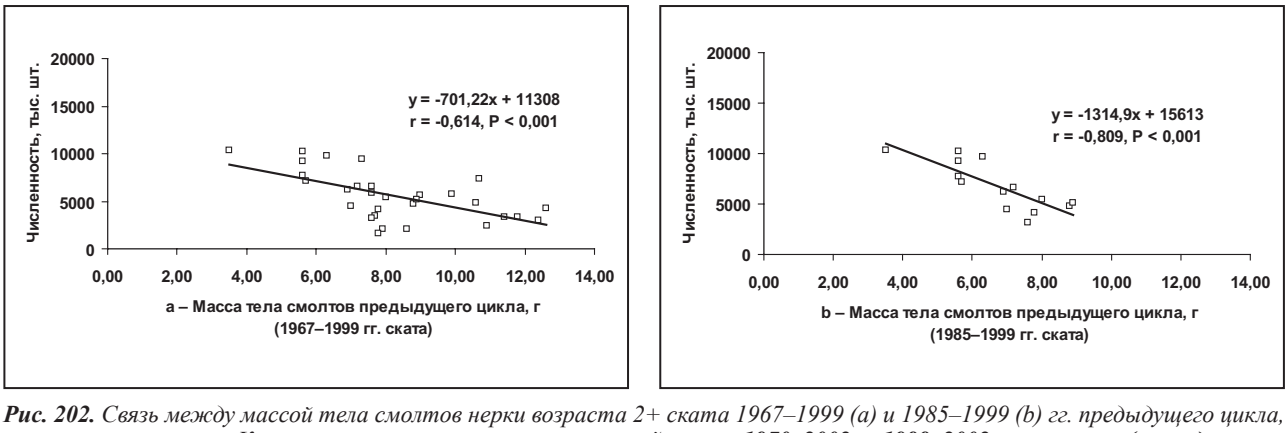


Рис. 202. *Связь между массой тела смолтов нерки возраста 2+ ската 1967–1999 (a) и 1985–1999 (b) гг. предыдущего цикла, мигрировавших из оз. Курильское, и* ***численностью поколений нерки 1970–2002 и 1988–2002 гг. нереста (последующего цикла)****; не включено поколение 2001 г., имеющее экстремально высокую численность – 17484 тыс. шт. (масса тела смолтов предыдущего цикла – 6,70 г) (Бугаев и др., 2009)*

Выводы, сделанные по массе тела смолтов (рис. 202), полностью совпадают с таковыми и при использовании длины тела особей, хотя максимальные коэффициенты корреляции в этом случае наблюдаются несколько ниже (в настоящей работе не приводим).

Данные рис. 202, 58a-d и предыдущих исследователей (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2009), еще раз свидетельствуют, что **высокая численность поколений нерки стада оз. Курильское и высокие размеры (масса тела) смолтов пока явно не совместимы между собой**.

Напомним, что размерно-массовые характеристики смолтов нерки оз. Курильское хорошо можно регулировать численностью пропускаемых на нерест производителей (Дубынин, 1986; Бугаев и др., 1989; Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 1999, 2001; Дубынин, Бугаев, 2004, 2005; Миловская, 2006, 2007; и др.).

О биологическом смысле корреляции, представленной на рис. 202, однозначно сейчас говорить нельзя. Тем не менее, она может быть связана с выеданием нагуливающимися поколениями нерки (предыдущего цикла) кормового зоопланктона и особенностями его восстановления в оз. Курильское через несколько лет.

Не исключено здесь влияние и размерно-массовых показателей смолтов (предыдущего цикла) на биологические характеристики созревших производителей (от смолтов предыдущего цикла), которые (характеристики производителей) в свою очередь влияют на численность и возрастной состав поколения следующего цикла и т. д. (гипотеза Билтона о материнском влиянии на рост и чередование возрастных групп у нерки – Bilton, 1970, 1971).

Возможны и другие дополнительные факторы влияния. Во всяком случае, здесь нужны дальнейшие специальные исследования.

Как показали предыдущие исследования (Бугаев, Дубынин, 2002), кратность возвратов (численность поколения / численность родителей, генерировавших это поколение) у нерки р. Озерная очень хорошо связана с численностью отнерестившихся производителей-родителей. В целом, показатель кратности возвратов (его еще иногда называют «коэффициент кратности воспроизводства») напрямую зависит от численности родителей. Чем она выше, тем всегда будет меньше кратность возвратов. Это давно известно, и исследователи (не только у нерки), применяя показатель кратности возврата, предварительно выделяют несколько градаций численности родителей, например, низкую, среднюю и высокую, или используют две градации – ниже и выше средней численности родителей. А затем, в пределах выделенных границ численности, рассматривают влияние других факторов. Подобный подход применялся ранее и для нерки (Bugaev, 1987b; Бугаев, 1995a).

Позже исследователи (Шевляков, Дубынин, 2004; Дубынин и др., 2007b) довольно успешно стали использовать показатель кратности возвратов в прогностической деятельности применительно к нерке р. Озерная, хотя случались и сбои. Развитие данного подхода к прогнозированию продолжается и в настоящее время.

На рис. 203–204 представлена кратность возвратов поколений нерки р. Озерная в зависимости от численности отнерестившихся производителей-родителей в 1970–1984 и 1985–2004 гг., относящихся к разным периодам динамики численности западнокамчатской горбуши.

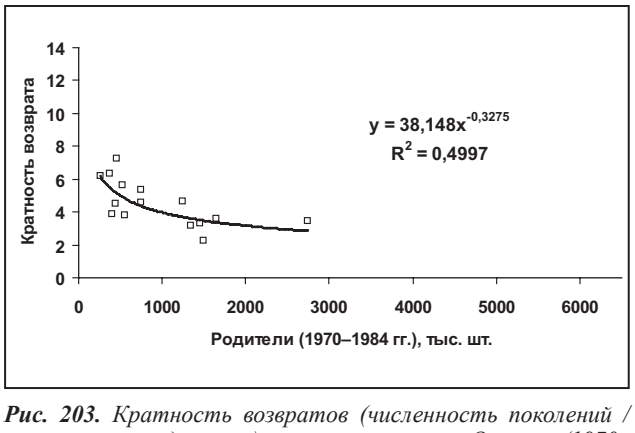


Рис. 203. *Кратность возвратов (численность поколений / численность родителей) поколений нерки р. Озерная (1970–1984 гг.) в зависимости от численности отнерестившихся производителей-родителей, тыс. шт.*

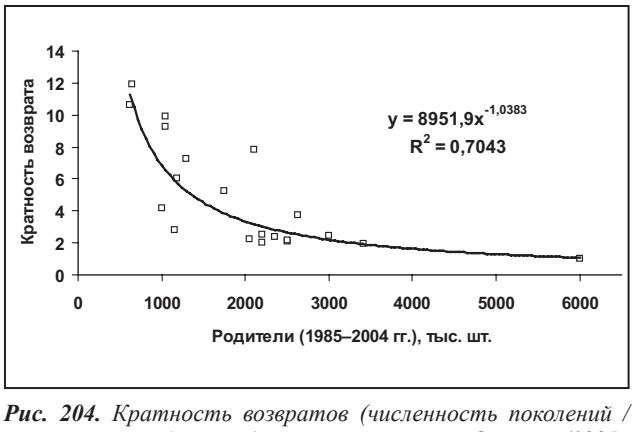


Рис. 204. *Кратность возвратов (численность поколений / численность родителей) поколений нерки р. Озерная (1985–2004 гг.) в зависимости от численности отнерестившихся производителей-родителей, тыс. шт.*

Обращает на себя внимание, что во второй период 1985–2004 гг. (рис. 204) пределы изменчивости признака, в целом, значительно выше, чем в 1970–1984 гг. (рис. 203), что может являться следствием улучшения условий нагула в морской период жизни после смены доминантных лет поколений горбуши Западной Камчатки в 1985 г. (см. гл. 2 «Материалы и методы исследований»).

Итоги добычи озерновской нерки по предприятиям за 2004–2010 гг. приведены в табл. 100. Рассматривая 7-летний период по наиболее значительным предприятиям, можно отметить, что здесь в последние годы лидируют предприятия ОАО «Озерновский РКЗ № 55», ООО «Витязь-Авто», ООО «Дельта» и ООО «Рыбхолкам».

Таблица 100. *Вылов нерки р. Озерная в 2004–2010 гг. (по: Бугаев и др., 2009, с дополнениями)*, т*

Предприятие	Годы						
	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010
ОАО «Озерновский РКЗ № 55»	2609,053	3543,520	3487,850	4272,337	4798,573	4274,864	4113,700
ООО «Рыбхолкам»	1293,453	1743,480	1622,137	1800,715	1377,400	1032,630	1550,000
ООО РК «Западный»	–	268,000	255,008	456,000	320,931	355,414	322,000
РА «Колхоз Красный труженик»	2531,120	3526,599	2949,889	4583,183	1047,888	673,262	533,180
ООО «Витязь-Авто»	1372,609	2024,010	2355,000	2460,000	3040,000	3040,000	2310,840
ООО «Дельта»	1276,411	1691,600	1667,642	2282,000	1988,600	1602,810	2207,197
ИП «Вазиков И. К.»	265,900	551,000	861,970	834,226	766,500	–	–
ООО НИО «Алык»	180,000	334,986	361,144	477,500	613,200	–	–
ООО «Кондор»	128,600	93,790	110,900	269,770	–	–	–
ИП «Евдокимов С. И.»	128,600	44,717	–	–	–	–	–
ООО СОИ «Хайко»	–	–	–	–	317,200	249,280	45,000
ФГУ «Дирекция ЛРЗ»	–	–	49,957	–	–	–	–
КМНС	6,700	6,362	–	16,108	–	20,000	17,045
Любит. и спорт. рыболовство	–	–	30,000	–	–	–	–
ФГУ «Дирекция ЛРЗ»**	–	–	35,593	99,750	–	–	–
ООО «Энергострой»**	–	–	28,175	–	–	–	–
ИП «Евдокимов С. И.»**	–	–	14,350	–	–	–	–
ООО СОИ «Хайко»**	–	25,000	–	–	–	33,100	101,180
Всего р. Озерная	9792,446	13853,064	13829,615	17551,589	14270,292	11281,260	11200,142

Примечание. * – Не считая прилова в ставные морские невода вдоль Западной Камчатки. ** – Лов с морсокй стороны.

Учитывая, что в 2008 г. образовался Камчатский край (объединились Камчатская область и Корякский автономный округ) и сформирована новая Администрация Камчатского края, некоторые заметные различия в уловах (в %-ном соотношении) начиная с 2008 г. можно объяснить сменой приоритетов развития некоторых предприятий в Камчатском крае. Любое предприятие может выловить и переработать значительно больше рыбы, чем наблюдается фактически (табл. 100). Объемы добычи зависят только от первоначальных лимитов вылова (Бугаев и др., 2009).

9.2. Нерка р. Камчатка

Среднегодовые береговые уловы нерки р. Камчатка с 1934 по 2010 г. составляют в среднем 2500 т. В 1944–1947, 1995–2001 и 2007–2008 гг. уловы здесь доходили до 4000–7000, а в 2009, 2010 и 2011 гг. даже составили, соответственно, 7688, 8277 и 9051 т, что является рекордным выловом, начиная с 1934 г. и по настоящее время (рис. 205). Имеются сведения, что в 1920-х гг. уловы нерки р. Камчатка в отдельные годы поднимались до 20 000 т (Бугаев, 1995а).

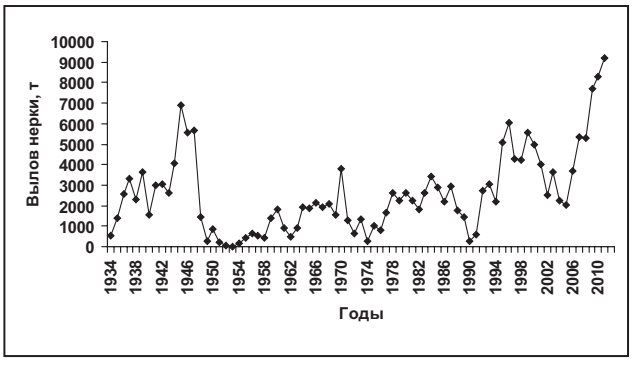


Рис. 205. *Вылов нерки р. Камчатка береговым промыслом в 1934–2011 гг. (по: Бугаев, 2010а, с дополнениями), т*

Подробно история промысла тихоокеанских лососей р. Камчатка с начала XX в. и по настоящее время рассмотрена в ряде работ (Бугаев, 1995а; Бугаев и др., 2007а; Бугаев, 2007а, 2010а).

Распад СССР, перемещение японского дрифтерного промысла в 200-мильную экономическую зону России в 1992 г. (Курмазов, 2001, 2006; Бугаев и др., 2007а; Синяков, 2008) и организация в этой же зоне российского дрифтерного промысла в 1993 г. совпали с начавшимся переделом собственности рыбодобывающих и рыбообрабатывающих предприятий в Усть-Камчатском районе, вызванном процессами приватизации и новой экономической политики в стране.

Многие десятилетия основным добытчиком лососей р. Камчатка являлся рыболовецкий колхоз «Путь Ленина», а переработчиком его продукции – Усть-Камчатский РКЗ. Проработав 65 лет, 18 августа 1992 г. Усть-Камчатский РКЗ прекратил свое существование. На его базе было организовано акционерное общество откры-

того типа «Камчатрыбпродукт», объединившее бывший Усть-Камчатский РКЗ и рыболовецкий колхоз «Путь Ленина» (Бугаев, 2007а).

Но уже в 1993 г. из «Камчатрыбпродукта» образовалось ОАО «Истен Стар Кам». В начале 1995 г. от последнего отделилась рыболовная фирма «Ничира». К фирме «Ничира» отошел один морской (№ 254) и один речной участок, а также необходимый флот для обслуживания одного морского ставного невода.

В конце 1995 – начале 1996 гг. в Усть-Камчатске начался процесс демонополизации и Администрация Усть-Камчатского района закрепила за новым рыбодобывающим предприятием ряд морских и речных участков. Образовались ООО «Соболь» и ООО «Стиль», получившие по одному неводу и одному речному участку (первое предприятие – невод № 250, второе – № 257). В конце 1995 г. возникло российско-американское предприятие «Магна Си», получившее один ставной невод (№ 256) и речной участок, но делавшее ставку на внедрение в Усть-Камчатске малых добывающих судов (МДС), широко используемых в США и Канаде при добыче лососей.

В 1998 г. предприятие ОАО «Истен Стар Кам» признали банкротом и на конкурсной основе его купил предприниматель Б. А. Невзоров, который создал новую рыбфирму «Устькамчатрыба». Таким образом, финальным преемником рыбоконсервого оборудования РКЗ-66 стало это предприятие. Первым генеральным директором ООО «Устькамчатрыба» стал Б. А. Невзоров. В 1999–2005 гг. генеральным директором ООО «Устькамчатрыба» был В. А. Невзоров, а с 2005 г. его возглавляет А. А. Копылов.

На июнь 1999 г. список основных предприятий (пользователей) в Усть-Камчатске и их доля в общем лимите вылова лососей р. Камчатка выглядела следующим образом: ООО «Устькамчатрыба» – 41,51 %, ООО «Стиль» – 8,22 %, ООО «Соболь» – 8,22 %, ООО «Ничира» – 7,94 %, ООО «Роял Стэйт» – 6,91 %, ООО «Дельта Фиш» – 2,78 %, ООО «Барк» – 2,33 %, ЧП «Бобряшов» – 1,11 %, ООО «Сивуч» – 1,00 %, ООО «Ипуин» – 1,00 %, ООО «Кутх» – 0,89 %, ООО «Шельф» – 0,83 % и другие более мелкие (в сумме – 17,26 %).

В последующие годы некоторые мелкие предприниматели разорялись и на их место приходили другие. Табл. 101 хорошо иллюстрирует эволюцию и деградацию предприятий, осваивающих запасы нерки р. Камчатка в современный период – в 1999–2010 гг.

Многие годы традиционно промысел лососей р. Камчатка осуществляли как в Камчатском заливе, так и плавными сетями в реке. Соотношение вылова неводами и сетями в реке в отдельные периоды существенно менялось.

В 1970–1980-х гг. ставные невода в Камчатском заливе вылавливали в среднем 10–15 % чавычи, 50 % нерки, 50 % кеты и 10 % кижуча. Остальную рыбу изымали плавными сетями в реке (Бугаев, 1995а). С середины 1990-х гг. в связи со сменой экономической ситуации в РФ это соотношение изменилось (рис. 206).

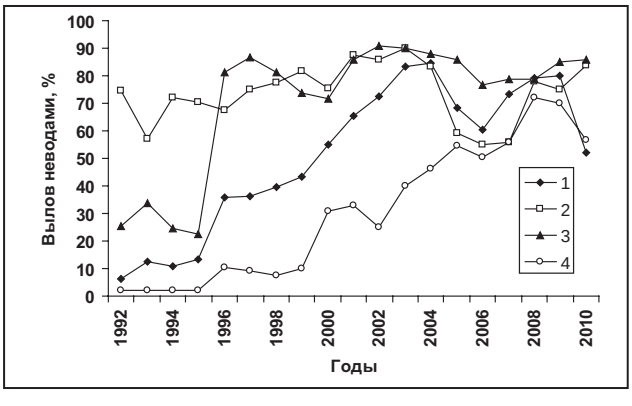


Рис. 206. *Вылов тихоокеанских лососей ставными неводами в Камчатском заливе в 1992–2010 гг.: 1 – чавыча, 2 – нерка, 3 – кета, 4 – кижуч (по: Бугаев, 2010а, с дополнениями), %*

С середины 1990-х гг. значительно изменился ассортимент выпускаемой продукции из лососей р. Камчатка. Так, если прежде (до начала 1990-х гг.) основная масса сырца шла на натуральные лососевые консервы (в собственном соку), то в настоящее время подавляющее большинство добытой рыбы подвергается глубокой заморозке и в таком виде продается (в основном за рубеж). Последнее определяют более высокие цены на международном рынке, чем на внутреннем РФ. Цена нерки на международном рынке значительно выше, чем на другие виды тихоокеанских лососей.

По причине того, что лососи из ставных морских неводов, поступающие на переработку, имеют более высокое качество по сравнению с рыбой из реки, в последнее десятилетие среди рыбопромышленников наметилась тенденция максимального вылова лососей ставными неводами в Камчатском заливе.

Если нерку в рассматриваемые годы вылавливали в основном ставными неводами (рис. 206), то вылов кеты данными орудиями лова резко возрос начиная с 1996 г., а вылов чавычи и кижуча почти последовательно увеличивался начиная с 1996 г. и по настоящее время.

Периоды 1992–1995 и 1996–2010 гг. явно различаются стратегиями промысла: в последний период прослеживается отчетливая тенденция в увеличении доли вылова ставными неводами всех видов лососей. Последнее можно объяснить тем, что начиная с 1995–1996 гг. основная продукция лососей стала продаваться на внешнем рынке в свежемороженом виде по международным ценам, при этом было резко свернуто консервное производство (Море надежды, 2004), где можно использовать рыбный сырец более низкого качества, добываемый на речных рыбалках.

Таблица 101. *Вылов нерки р. Камчатка на территории Усть-Камчатского муниципального района в 1999–2010 гг. (по оперативным данным), т*

Предприятие	Годы											
	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010
ООО «Устькамчатрыба»	2598	2375	1779	905	1496	736	765	1356	1753	2019	3088	2876
ЗАО «Энергия»	–	–	238	230	335	184	224	315	494	819	1319	1533
ООО «Соболь»	548	546	416	354	344	240	154	343	534	532	737	793
ООО «Стиль»	571	451	278	220	353	221	154	299	494	444	689	800
ООО «Ничира»	636	416	388	314	340	155	165	283	497	444	727	1076
ООО «Дельта Фиш»	108	183	140	178	192	316	180	332	404	520	656	587
ООО «Восток-рыба»	–	–	40	+	56	56	45	82	139	190	280	272
ООО «Роял Стэйт»	520	364	264	205	347	279	199	319	514	–	–	–
ООО «Эркам плюс»	42	65	38	28	20	33	18	31	50	–	–	–
ООО «Сивуч»	25	28	20	5	42	17	27	86	82	–	–	–
ООО «Промхоз Мильковский»	32	29	31	24	29	46	23	41	47	–	–	–
ООО «Шельф»	32	25	101	18	–	–	–	–	–	–	–	–
ООО «Ипуин»	33	28	22	24	25	–	22	32	–	–	–	–
ООО «Нокс»	–	–	24	15	–	–	18	33	63	–	–	–
ООО «Вист»	6	10	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ООО «Кутх»	25	21	9	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ООО «Ильчинец»	35	25	11	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ООО «Камаки»	20	14	19	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ООО «Скит»	–	–	34	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ООО «Сапсан»	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ООО «Барк»	8	9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ООО «Долина»	–	6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ОАО «Ключевской ЛПХ»	19	21	56	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ЧП «Беленцов»	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ЧП «Бобряшов»	19	10	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ЧП «Гречаный»	6	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ЧП «Ивакин»	9	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ИП «Рыжов П. М.»	–	–	–	–	–	–	–	–	42	–	–	–
ЧП «Стряпченко»	5	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ЧП «Фомин»	6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ЧП «Яшнев»	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
МНС п. Козыревск*	5	4	1	3	2	3	1	–	–	–	–	–
МНС п. Майское*	–	+	+	–	–	+	–	–	–	–	–	–
МНС «Ханзутин»*	–	22	2	3	12	12	8	–	–	–	–	–
МНС «Конкин»*	–	9	4	2	5	6	–	–	–	–	–	–
МНС п. Ключи*	28	–	–	–	–	–	–	–	–			–
МНС п. Усть-Камчатск*	4	–	10	3	8	10	4	–	–	–	–	–
РО «Толбачик»*	–	–	–	–	–	–	3	–	–	–	–	–
РО «Ощепковых»*	–	–	–	–	–	–	1	–	4	–	–	–
РО «Кумроч»*	–	–	–	–	–	–	–	22	–	–	–	–
Лицензионное и спорт. рыб-во	41	52	30	9	–	24	10	+	–	–	–	–
ФГУП «КамчатНИРО»	–	–	–	–	–	6	–	–	–	–	–	–
Ветераны ВОВ п. Ключи	7	6	–	1	2	–	–	–	–	–	–	–
УРП «Полигон»	–	9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ветераны ВОВ п. Козыревск	6	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ветераны ВОВ п. Майское	+	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Соц. сфера п. Ключи	–	–	–	2	7	–	–	–	–	–	–	–
Ключевской совет РОСТО	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ПРСП «Камчатавтодор»	–	–	17	3	–	–	–	–	–	–	–	–
ЛХО «Стройторгсервис»	12	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Военные части	8	8	6	1	–	–	–	–	–	–	–	–
Военное лесничество	–	6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Погранкомендатура Усть-Камчатска	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ВСЕГО:	5414	4767	3983	2547	3615	2344	2021	3574	5117	4968	7496	7937

Примечание. Не включены предприятия, которые зарегистрировались, но не приступали к лову. «–» – предприятие не существовало, прекратило свою деятельность, не участвовало в промысле или нет отчетности (в случае с МНС). «+» – вылов менее 1 т.

* – В 2006–2010 гг. МНС и РО перестали подавать оперативную статистику вылова в Администрацию Усть-Камчатского муниципального района.

Новые предприятия, которые начали создавать в середине 1990-х гг., для повышения качества мороженой продукции устанавливали свои перерабатывающие мощности максимально близко к месту приемки рыбы. По-существу, это неотапливаемые ангары, используемые только в теплое время года, где располагается необходимое оборудование. Близость переработки к месту разгрузки свела на нет надобность в специальных протяженных

транспортерах, расположенных на эстакадах. На переработку, как правило, стала поступать еще живая рыба, которую подвозили строго по графику.

В случаях, когда на берегу имелись складские помещения, новые предприятия линии по заморозки рыбы устанавливали в них, а если таковых не имелось – строили новые ангары облегченного типа.

«Устькамчатрыба», получившая оборудование РКЗ-66, с капитальными строениями, где располагалось консервное производство, также поменяла основное место производства продукции: морозильное оборудование установили в расположенном на берегу складе, а в основном здании бывшего РКЗ-66 остались только консервная линия и производство икры.

Одно из вновь созданных предприятий – «Роял Стэйт» организовало свое производство на платформе плавучего крана, где, помимо всего, располагались подсобные помещения и столовая для питания рыбообработчиков. К сожалению, это предприятие не прошло по конкурсу, устроенному Правительством Камчатского края в 2008 году (Бугаев, 2010а).

На речных рыбалках с началом новой экономической политики кардинально изменились условия транспортировки рыбы на переработку. Если раньше ее везли навалом в кунгасах, добавляя лед (если он был), то сейчас стали использовать специальные контейнеры с обязательным добавлением льда. Последнее значительно улучшило качество получаемой продукции, сделанной из сырца, добытого на речных рыбалках. Естественно, в лучших экономических условиях оказались Усть-Камчатские предприятия, имеющие речные рыбалки на достаточно близком расстоянии от перерабатывающих мощностей.

По-существу, почти все крупные предприятия в Усть-Камчатске имеют речные и морские участки. Это необходимо для того, чтобы в штормовые дни шла добыча рыбы и производство не останавливалось.

В прежние времена из-за большого количества крупных промышленных рыбалок, расположенных на первых 35 км нижнего течения р. Камчатка, пресс речного промысла был достаточно жестким, и он мог в полной мере компенсировать недолов лососей ставными неводами в Камчатском заливе из-за плохой погоды.

В настоящее время, в связи со значительным сокращением речных рыболовных участков и числа работающих на них рыбаков, интенсивность традиционного вылова рыбы в русле р. Камчатка стала значительно ниже. Но она с избытком компенсируется чрезмерно большим количеством ставных неводов, устанавливаемых в Камчатском заливе.

Резкое увеличение численности нерки в 1995 г. и в последующие годы, какого не наблюдалось до этого более 50 лет, привело к увеличению числа ставных неводов, но несколько лет КамчатНИРО в какой-то мере удавалось сдерживать процесс установки их большого числа (рекомендовали устанавливать не более 8 единиц). В последние годы в Камчатском заливе стали устанавливать 10 ставных неводов.

После перерыва в 1998 г. в 1999 г. ООО «Устькамчатрыба» вновь запустило производство лососевых консервов, что следует признать большой заслугой этого предприятия в обеспечении рабочими местами жителей пос. Усть-Камчатск. Существовала реальная угроза прямого разворовывания цехов и механизмов рыбоконсервного оборудования с перспективой длительного прекращения рыбоконсервного производства в этом районе вообще. В 2002 г. одну из существовавших консервных линий заменили более современной производства Японии. В путину 2009 г. ООО «Устькамчатрыба» выпустило порядка 4 млн банок натуральных лососевых консервов.

Весной 2008 г. Государственный комитет Российской Федерации по рыболовству (Госкомрыболовство РФ – 107996, г. Москва, Рождественский бульвар, 12) провел конкурс на заключение договоров с предприятиями о предоставлении рыбопромышленных участков на 20 лет для осуществления промышленного рыболовства водных биологических ресурсов морских вод РФ и территориальных морей РФ в отношении анадромных, катадромных и трансграничных видов рыб, а также для осуществления их прибрежного рыболовства на территории Камчатского края (Алеутском, Елизовском, Карагинском, Мильковском, Олюторском, Пенжинском, Соболевском, Усть-Большерецком и Усть-Камчатском районах).

9.2.1. Многовидовой промысел тихоокеанских лососей р. Камчатка

При организации рационального рыбного хозяйства на том или ином водоеме очень важно правильно спланировать видовой состав уловов. Это, конечно, не только биологическая, но и в значительной мере экономическая проблема. Исходным при планировании всегда должно быть состояние сырьевой базы и необходимость обеспечения ее гарантированного расширенного воспроизводства, прежде всего для наиболее важных в экономическом отношении видов рыб. Неверно установленные сроки запрета не только не достигают цели, но могут принести существенный вред. Сроки остановки лова во время хода должны быть адаптированы к каждому основному промысловому виду, обеспечивая пропуск необходимой части стада на нерестилища и возможность вылова установленной части стада. Естественно, что общая продолжительность и «структура» запрета должны найти отражение в правилах рыболовства (Мейснер, 1932; Никольский, 1974b; Ройс, 1975; Мина, 1986).

Ситуацию с многовидовым промыслом лососей, сложившуюся в 1990-х гг. в РФ (ранее – СССР), коротко можно охарактеризовать как «выход проблемы из-под контроля научного управления» (Бугаев, 2005а). Несмотря на то, что прежде этому вопросу ведущие отечественные ихтиологи систематически уделяли необходимое

внимание (Мейснер, 1932; Никольский, 1974b; Мина, 1986), на практике принципы многовидового промысла в нашей стране не были подкреплены в законодательном порядке. В результате создатели нормативных актов по рыбоохране были или недостаточно компетентны, или далеки от насущных проблем рыболовства, что часто приводило к созданию по своей сути просто не пригодных для рыбного хозяйства рекомендаций и законов, но вполне приемлемых для «охраны природы» в целом (Бугаев и др., 2007a).

Нормирование и дислокация вылова по районам и сезонам должны входить в общую систему мероприятий, слагающих единую систему рациональной эксплуатации стад промысловых рыб. Научно обоснованный общедопустимый улов (ОДУ) или допустимая норма вылова должны сочетаться с определенной регламентацией режима эксплуатации, а не противопоставляться ей (Мейснер, 1932; Никольский, 1974b; Ройс, 1975; Мина, 1986), как это происходит в настоящее время (Бугаев, 2005a; Котенев и др., 2006).

В связи с межгодовыми колебаниями численности лососей в бассейне р. Камчатка отдельные виды в разные периоды могут иметь как высокую, так и низкую численность (рис. 207). Поэтому в стратегии многовидового промысла к «проблемным» видам в разные годы (периоды) их численности следует подходить дифференцированно: в одни годы режим наибольшего благоприятствования для вылова должны иметь одни, а в другие – совершенно иные виды (Бугаев, 2005a; Бугаев и др., 2007a).

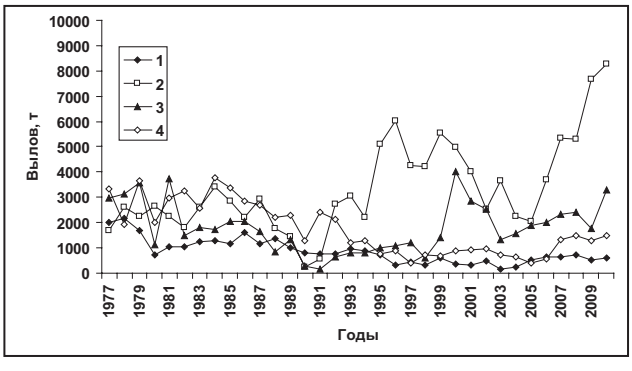


Рис. 207. *Межгодовая динамика вылова основных видов лососей р. Камчатка в 1977–2010 гг., т: 1 – чавыча, 2 – нерка, 3 – кета, 4 – кижуч (по: Бугаев, 2005a, с дополнениями)*

Динамика хода лососей р. Камчатка на нерест, когда в основном и происходит их промысел, у разных видов имеет свои особенности (рис. 208–210). Причем, в годы низкой и высокой численности динамика вылова одного и того же вида лососей может заметно различаться. Это зависит от динамики хода и численности как одних видов, так и других. Меньше всего трансгрессируют между собой по срокам вылова только чавыча (основной вылов в июне) и кижуч (основной вылов в середине августа – середине сентября). Добыча почти всех видов лососей р. Камчатка происходит достаточно комплексно в июне–августе, хотя сроки массового вылова у них и не совпадают.

В случае ведения многовидового промысла отечественные ученые (Мейснер, 1932; Никольский, 1974b; Кузнецов, Мина, 1985; Мина, 1986; Бугаев, 2005a; Бугаев и др., 2007a; Котенев и др., 2006) также рекомендуют исходить из регулирования и оптимизации вылова наиболее многочисленных и ценных видов, даже в ущерб второстепенным и сравнительно малочисленным видам рыб. Зарубежные специалисты теоретически и практически также придерживаются этого же принципа (Ройс, 1975).

Многие годы (начиная с 1981 г.) вышеизложенный подход применялся КамчатНИРО при регуляции промысла лососей р. Камчатка. При этом (с учетом точки зрения рыбаков) принималось как аксиома условие, что нерка – это наиболее многочисленный и экономически ценный вид по сравнению с другими видами лососей в бассейне данной реки. С увеличением численности нерки в 1995 г. в регуляции промысла лососей р. Камчатка ежегодно начали возникать проблемы вылова: между неркой и чавычей, неркой и кетой, неркой и горбушей, неркой и гольцом и др.

В 1981–2002 гг. автор данной книги ежегодно в течение всех лососевых путин участвовал в работе Усть-Камчатской рабочей группы по оперативной регуляции многовидового промысла тихоокеанских лососей р. Камчатка. Ее бессменным председателем был заместитель главы администрации района – Ю. Б. Ковтун.

Рабочая группа успешно справлялась с возникающими промысловыми ситуациями. При принятии решений, помимо собственного опыта, наработанного в КамчатНИРО (Бугаев, 1995a), члены рабочей группы учитывали рекомендации ведущих отечественных и зарубежных ученых (Никольский, 1974b; Ройс, 1975; Мина, 1985; и др.), посвященные данному вопросу. Непродуманная отмена в 2002 г. оперативной регуляции промысла лососей нанесла существенный ущерб их воспроизводству на Дальнем Востоке.

Начиная с 2002 г. применение рекомендаций КамчатНИРО по принципам реализации многовидового промысла на практике из-за полного запрета правительством РФ оперативного регулирования на местах промысла в конечном итоге стало просто невозможным (Бугаев, 2005a; Бугаев и др., 2007a).

Наиболее ярким примером противопоставления ОДУ режиму рациональной эксплуатации может служить 2002 г. (рис. 210), когда ОДУ чавычи р. Камчатка определили в 50 тонн и был поздно начат промысел нерки (в ночь с 10 на 11 июня, вместо традиционных 1–2 июня). Данные меры были приняты для того, чтобы обеспе-

чить высокий пропуск чавычи на нерестилища. Это явилось стратегической ошибкой для освоения всего прогноза вылова лососей р. Камчатка. Еще до начала путины на основании многолетнего опыта было ясно, что в связи с лимитом вылова нерки в 2002 г., равного 3780 тоннам, при добыче нерки лимит вылова чавычи, встречающейся в прилове, закончится через несколько дней. Действительно, ОДУ чавычи при лове нерки ставными неводами в некоторых предприятиях почти выбрали через 2–3 дня. Отсутствие лимита вылова чавычи фактически заблокировало весь промысел нерки. В конечном итоге, через 6 дней неопределенности лимит вылова чавычи был увеличен до 500 тонн (Бугаев, 2005а; Бугаев и др., 2007а). Ответственность за это взял на себя губернатор Камчатской области М. Б. Машковцев, за что на него завели уголовное дело, которое, в итоге, закрыли.

Путину 2002 г. по нерке, вероятно, спасло то, что рыбопользователи на свой страх и риск все-таки вели промысел нерки, но основную часть выловленной чавычи они какой-то период не показывали в уловах до тех пор, пока не были добавлены лимиты вылова чавычи. Об этом свидетельствует «динамика вылова» чавычи в 2002 г., когда в июле чавычи «выловили» значительно больше, чем в июне (рис. 210). Такая ситуация вообще не характерна для чавычи р. Камчатки, т. к. здесь традиционно до 70–80 % ее добывали и добывают в конце мая – июне.

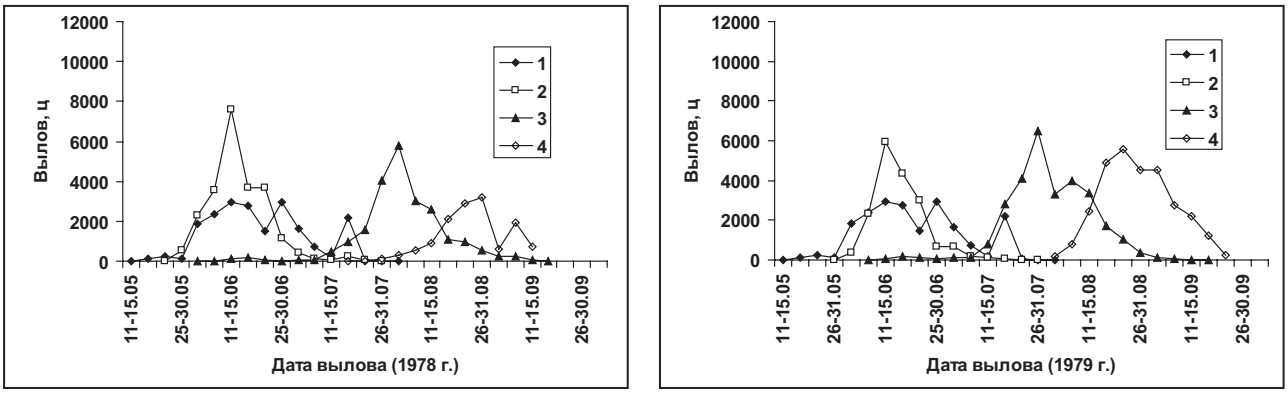


Рис. 208. *Динамика вылова лососей р. Камчатка в 1978 и 1979 гг. (при высокой численности чавычи, сравнительно низкой численности нерки, высокой численности кеты и в 1979 г. – кижуча): 1 – чавыча, 2 – нерка, 3 – кета, 4 – кижуч (по: Бугаев, 2005а)*

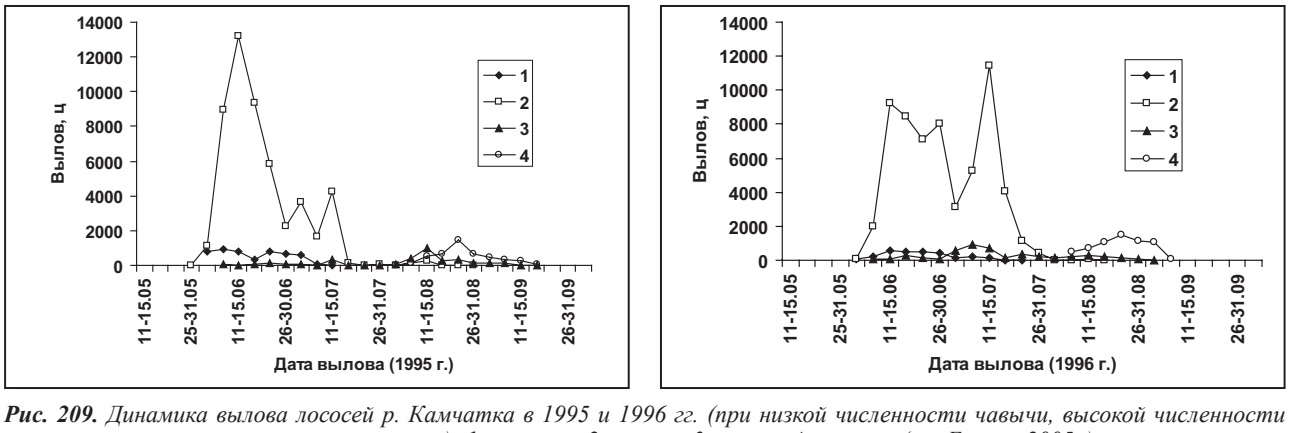


Рис. 209. *Динамика вылова лососей р. Камчатка в 1995 и 1996 гг. (при низкой численности чавычи, высокой численности нерки, низкой численности кеты и кижуча): 1 – чавыча, 2 – нерка, 3 – кета, 4 – кижуч (по: Бугаев, 2005а)*

Если бы в 2002 г. не увеличили достаточно оперативно лимит вылова чавычи, вероятно, произошла бы длительная стагнация и остановка промысла в период массового захода нерки в р. Камчатка. В результате могла бы быть значительно превышена предельно допустимая численность нерки в оз. Азабачье (наиболее важном нагульно-нерестовом водоеме бассейна р. Камчатка), для которой характерна низкая оптимальная численность производителей (Бугаев, 1995а, 2003а). И все это могло произойти при сравнительно низкой, по сравнению с 1995–1997 гг., численностью нерки р. Камчатка в 2002 г. (рис. 210).

Как справедливо подчеркивал Г. В. Никольский (1974b), современные правила рыболовства должны быть не столько сводом санкций за неправильные формы эксплуатации сырьевой базы, сколько руководством к наиболее рациональному использованию стад промысловых рыб.

По нашему мнению (Бугаев, 2005а; Бугаев и др., 2007а), чтобы избежать проблем в течение ежегодных лососевых путин с добычей основных в данном году (или период) видов, в Правила рыболовства лососей (возможно, и некоторых других рыб), где ситуации по многовидовому промыслу не рассматриваются, следует внести понятие «неизбежный или вынужденный прилов».

Неизбежный (вынужденный) прилов – это прилов явно второстепенных по численности видов рыб при специализированном промысле видов, многочисленных в данном году или в данный период промысла.

Режим неизбежного прилова может вводиться оперативно по решению уполномоченной межведомственной рабочей наблюдательной группы в случае, если лимит вылова второстепенных по численности видов исчерпан, но специализированный промысел многочисленного вида необходимо продолжать (Бугаев, 2005a; Бугаев и др., 2007a; и др.).

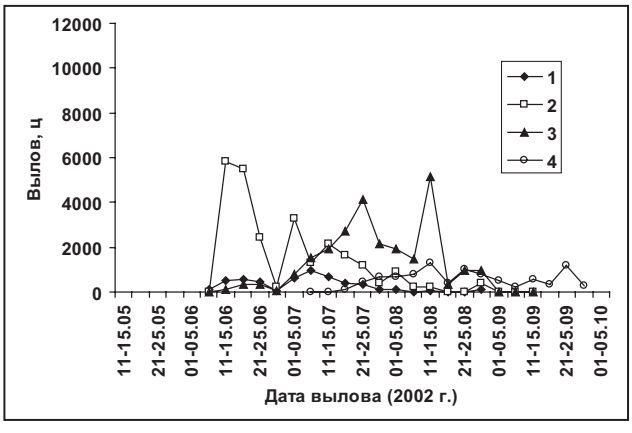


Рис. 210. *Динамика вылова лососей р. Камчатка в 2002 г. (при низкой численности чавычи, относительно низкой численности нерки, высокой численности кеты и низкой численности кижуча): 1 – чавыча, 2 – нерка, 3 – кета, 4 – кижуч (по: Бугаев, 2005a)*

Ситуация, когда возможно введение режима неизбежного прилова, требует обязательной количественной оценки. Таким показателем, на наш взгляд, могут быть случаи, когда из трех и более видов рыб, одновременно встречающихся в уловах, основной вид составляет не менее 60–70 %. Неизбежный прилов можно добывать как некий дополнительный лимит или как безлимитный прилов по факту под надзором соответствующих контролирующих органов и по согласованию с ответственными научными учреждениями.

Предлагаемые простейшие меры по введению режима неизбежного прилова могут значительно оздоровить сложную экономическую и правовую обстановку, создавшуюся вокруг многовидового промысла лососей р. Камчатка (Бугаев, 2005a; Бугаев и др., 2007a; и др.). Дальнейшее развитие темы решения проблемы многовидового промысла при промысле тихоокеанских лососей рассмотрено в работе Е. А. Шевлякова (2006).

Приведем пример того, как необдуманные решения отразились на статистике уловов нерки р. Камчатка после 2002 г. Как выяснилось позднее (Запорожец и др., 2007a-b), отсутствие оперативной регуляции промысла и жесткий подход к изъятию, не допускавший «неизбежного прилова» при выборе лимитов нерки, привели к тому, что в 2003–2006 гг., чтобы не остановливать промысел кеты, рыбопромышленники были вынуждены скрыть значительную часть уловов нерки.

Это привело к занижению статистики вылова нерки, что создало определенные трудности при прогнозировании численности нерки р. Камчатка в последующие годы. На фоне явного повсеместного увеличения численности азиатской нерки официальная статистика вылова нерки р. Камчатка показывала неуклонное «снижение» ее запасов. Только введение поправок на скрытый вылов позволило реконструировать ряд наблюдений за численностью нерки р. Камчатка (Запорожец и др., 2007a-b). Приемлемая оправдываемость прогнозов в 2007–2010 гг. по нерке данного стада подтвердила своевременность и правильность сделанной корректировки.

Начиная с путины 2009 г. и в течение путин 2010–2011 г. в известных пределах было возобновлено оперативное регулирование промысла лососей на уровне краев и областей РФ, прерванное в 2002–2008 гг. (Бугаев, 2004c, 2005a; Шевляков, 2006; Шевляков и др., 2008a-b, 2010; и др.).

Динамика вылова нерки р. Камчатки (по пятидневкам) в 1996–2003 гг. представлена в табл. 33, а за 2004–2010 гг. в табл. 102.

Как уже отмечали ранее (Бугаев, 2007a, 2010a), сложившаяся в Усть-Камчатском районе (в условиях высокой численности нерки) современная структура рыбопромышленных предприятий, в совокупности состоящая из 10 морских ставных неводов, вряд ли является совершенной и полностью приемлемой для рационального регулирования промысла лососей р. Камчатка. Ряд фирм в качестве основного орудия лова имеют по одному морскому ставному неводу, и в случае падения численности запасов нерки, что уже отчетливо наблюдалось в 2002, 2004–2005 гг., во избежание переловов КамчатНИРО будет вынуждено рекомендовать снижать нагрузку промысла неводами. По какому принципу это придется делать, пока не совсем ясно, т. к. по имеющимся законам все предприятия равны.

Теоретически представляются два пути (Бугаев, 2007a): 1 – невода устанавливаются все, но работают очень непродолжительный период, а основное время простаивают; 2 – сокращается общее число неводов за счет того, что фирмы с одним неводом будут использовать совместно один невод на 2–3 предприятия. Крупное ООО «Усть-камчатрыба» (4 ставных невода) и ЗАО «Энергия» (2 ставных невода) могут просто сократить число устанавливаемых неводов.

Начиная с путины 2004 г., номера морских и речных рыболовных участков по Камчатской области и Корякскому автономному округу, существовавшие до этого многие годы, были изменены (Бугаев, 2007a). Следующее изменение нумерации произошло после образования Камчатского края в 2008 г. Поэтому в табл. 103 приведена

нумерация морских ставных неводов, расположенных в Камчатском заливе в 1978–2010 гг. (в разные периоды освоения запасов лососей р. Камчатка).

Таблица 102. *Суммарная (ставными неводами и плавными сетями) динамика вылова нерки р. Камчатка в 2004–2010 гг. (по пятидневкам), %*

Дата	Годы						
	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010
01–05.06	–	–	–	–	–	2,10	1,20
06–10.06	–	–	–	2,10	6,90	14,50	7,00
11–15.06	31,33	25,12	29,94	19,50	21,60	18,60	29,30
16–20.06	21,59	23,81	21,98	16,60	17,60	12,10	1,40
21–25.06	0,69	10,72	10,00	10,70	9,40	9,20	13,60
26–30.06	12,59	4,63	6,31	5,90	11,00	5,00	12,20
01–05.07	1,86	3,32	11,93	8,20	3,30	6,90	9,70
06–10.07	2,29	13,54	0,09	3,10	10,70	4,60	7,50
11–15.07	9,87	8,44	1,79	12,70	3,30	10,40	7,90
16–20.07	3,41	–	6,00	6,10	5,00	2,50	3,70
21–25.07	7,70	7,44	5,30	4,30	2,00	3,30	3,50
26–31.07	2,95	–	1,09	3,90	3,40	4,00	2,30
01–05.08	2,26	0,44	4,58	4,30	3,20	3,30	0,50
06–10.08	0,87	0,36	0,16	1,80	0,10	0,50	+
11–15.08	0,52	1,52	0,20	0,80	2,50	1,10	0,10
16–20.08	2,05	0,46	0,18	–	–	0,60	+
21–25.08	–	+	0,11	–	–	1,10	0,10
26–31.08	–	+	0,34	–	–	0,20	+
01–05.09	0,02	0,17	–	–	–	–	–
06–10.09	–	0,03	–	–	–	–	–
11–15.09	–	–	–	–	–	–	–
16–20.09	–	–	–	–	–	–	–
21–25.09	–	–	–	–	–	–	–
26–30.09	–	–	–	–	–	–	–
Река, %	16,79	43,11	43,09	44,20	22,10	25,00	16,20
Море, %	83,21	56,89	56,91	55,8	77,9	75,0	83,8
Вылов, т	2234	2048	3645	5372	5356	7660	8146

Примечание. Знак «+» – менее 0,01 %. Промысел ставными неводами начался в 2004 г. 7 июня, 2005 г. – 10 июня, 2006 г. – 8 июня, 2007 г. – 10 июня, 2008 г. – 6 июня, 2009 г. – 5 июня, 2010 г. – 2 июня. Первые статистические данные в 2004–2006 гг. появились только с 15 июня.

Таблица 103. *Нумерация морских рыболовных участков в Камчатском заливе в разные периоды освоения запасов лососей р. Камчатка (по: Бугаев, 2010а)*

1978–2003 гг.	2004–2007 гг.	Начиная с 2008 г. и по настоящее время	Пользователь участка после конкурса 2008 г.	1978–2003 гг.	2004–2007 гг.	Начиная с 2008 г. и по настоящее время	Пользователь участка после конкурса 2008 г.
249	146	268	ООО «Устькамчатрыба»	255	152	274	ООО «Устькамчатрыба»
250	147	269	ЗАО «Энергия»	256	153	275	ООО «Стиль»
251	148	270	ООО «Устькамчатрыба»	257	154	276	ООО «Энергия»
252	149	271	ООО «Соболь»	260	155	277	ООО «Дельта Фиш»
253	150	272	ООО «Устькамчатрыба»	261	156	278	не используется
254	151	273	ООО «Ничира»	262	157	279	не используется

9.2.2. Популяционный фактор колебаний численности нерки р. Камчатка

В отличие от других видов лососей бассейна р. Камчатка, по которым отсутствуют многолетние систематические данные об их вылове дрифтерным промыслом в море (чавыче, кете, кижучу, горбуше), для нерки такие сведения имеются за период с 1957 и по настоящее время. Это стало возможным благодаря работам ряда специалистов КамчатНИРО (Селифонов, 1975а; Бугаев, 1995а; Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев А., 2003а-е, 2005, 2007; и др.)

Рис. 211 иллюстрирует численность зрелой части стада (ЗЧС) нерки р. Камчатка в море при оценке вылова дрифтерным промыслом по методу стандартной экспертной оценки в 1957–1994 гг. (Бугаев, 1995а; Бугаев, и др. 2007а) и методу идентификации по структуре чешуи (Бугаев А., 2003а-е, 2005, 2007; с последними дополнениями и уточнениями А. В. Бугаева) в 1995–2010 гг. (1), при подходе к устью реки (2) и на нерестилищах (3), тыс. шт.

У нерки р. Камчатка, имеющей сложную популяционную структуру, колебания численности зрелой части стада определенно не совпадают с таковыми нерки р. Озерная, что хорошо иллюстрируют данные рис. 199–200, 211.

Нерка р. Камчатка имеет раннюю и позднюю сезонные расы (см. разд. 6.2.1 «Популяционная структура», слагаемые из ранних и поздних сезонных рас локальных стад и группировок 2-го порядка нерки р. Камчатка, т. к. они (расы) являются структурными компонентами субпопуляций нерки 2-го порядка (Бугаев, 1995a). Как видно из рис. 212, береговой и речной промысел в отдельные годы очень сильно изменяет общее соотношение сезонных рас всего стада нерки р. Камчатка: при подходе к устью реки наблюдается одно соотношение, а на нерестилищах – другое.

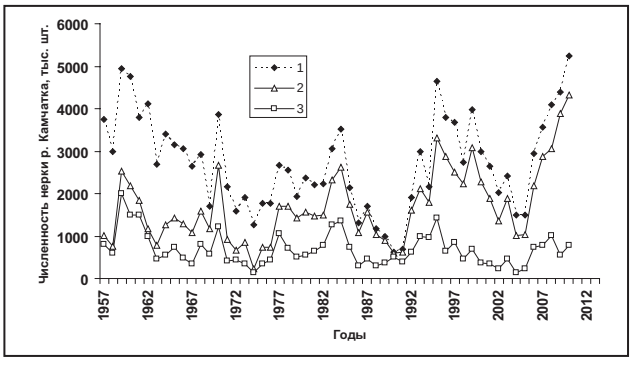


Рис. 211. *Численность нерки р. Камчатка в 1957–2010 гг.: 1 – зрелая часть стада в море до начала дрифтерного промысла, 2 – при подходе к устью реки, 3 – на нерестилищах (3), (по: Бугаев и др., 2007a; Бугаев, 2010a; с дополнениями и уточнениями), тыс. шт.*

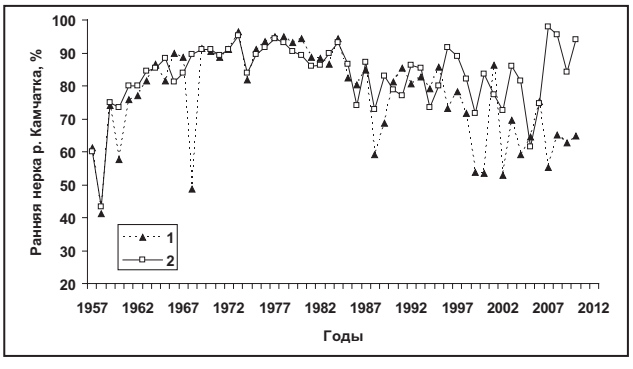


Рис. 212. *Встречаемость ранней нерки р. Камчатка (от общей численности ранней и поздней сезонных рас) в 1957–2010 гг.: 1 – при подходе к устью р. Камчатка, 2 – на нерестилищах бассейна р. Камчатка (по: Бугаев, 2003a, с дополнениями), %*

Обращает на себя внимание (рис. 212), что различия в соотношении сезонных рас увеличились с середины 1990-х гг., по сравнению с предыдущим периодом. Последнее связано с увеличением интенсивности промысла нерки р. Камчатка.

Многие годы динамику численности нерки р. Камчатка, в отличие от других видов тихоокеанских лососей этой реки, изучают на уровне отдельных локальных стад и группировок 2-го порядка. В настоящее время данный метод можно считать базовым (Бугаев, 1983; Бугаев, Остроумов, 1986; Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2003a-c, 2004b). Это обусловлено тем, что динамика численности всех выделяемых стад и группировок (рис. 66) очень сильно различается. Суммарная численность поколений нерки всей системы р. Камчатка равняется сумме всех слагающих ее элементов.

На рис. 213–218 представлена динамика численности выделяемых в бассейне р. Камчатка локальных стад и группировок локальных стад нерки 2-го порядка за 1957–2010 гг. (при анализе следует обращать внимание на то, что некоторые рисунки выполнены в разных масштабах).

Как видно (рис. 213–218), общую динамику численности нерки всей системы р. Камчатка стабильно определяют стадо «A» и наиболее многочисленная группировка «E»; другие структурные компоненты играют достаточно значительную роль только в отдельные годы.

9.2.2.1. Влияние метода оценки возрастного состава нерки р. Камчатка на результаты расчетов численности поколений

Как свидетельствуют многолетние результаты мировой практики исследований нерки с конца XIX – начала XX вв. и по настоящее время, при расчете численности поколений возрастной состав нерестовых подходов складывается из двух составляющих: возрастного состава уловов и возрастного состава репродуктивной части стад (на нерестилищах) (Ricker, 1954; Koo, Smith, 1960; Henry, 1961; Foerster, 1968; Rogers, 1987; Rogers et al., 1991; Burgner, 1991; Бугаев, 1982b, 1987, 1995a; и др.). Все это, безусловно, относится и к другим видам тихоокеанских лососей, но в данном случае мы рассматриваем нерку.

Как показала практика, в подавляющем большинстве мировых исследований (исключая только несколько крупных рек) оказалось, что возрастной состав нерки из промысловых неселективных уловов оказался достаточно адекватным возрастному составу той части рыб, что проходила на нерестилища. Поэтому в практике на долгие годы укоренилось негласное мнение (преобладает оно и сейчас, т. к. отбрасывается много проблем), что возрастной состав уловов в достаточной мере отражает возрастной состав репродуктивной части стада, чтобы рассчитывать численность поколений. Надо подчеркнуть, что изучение возрастного состава рыб на нерестилищах на порядок увеличивает финансовые и людские затраты на исследования, по сравнению с изучением возрастного состава уловов. Последнее, прежде всего, и препятствует развитию таких исследований.

Тем не менее, в дальнейшем **было установлено, что если в системах крупных рек в разных водоемах их бассейнов возрастной состав производителей сходен, то наблюдается бóльшее совпадение возрастного состава уловов и репродуктивной части стада, чем в случаях, если в отдельных водоемах крупных речных систем наблюдаются значительные (принципиальные) различия в возрастном составе производителей**.

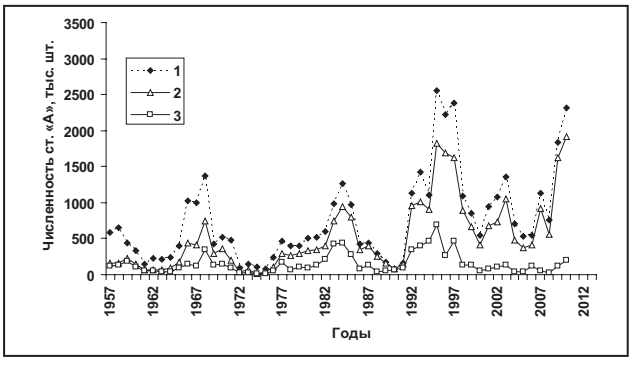


Рис. 213. *Численность половозрелой нерки стада «А»: 1 – ЗЧС в море до начала сезона дрифтерного промысла, 2 – при подходе к устью р. Камчатка, 3 – на нерестилищах бассейна оз. Азабачье в 1957–2010 гг. (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), тыс. шт.*

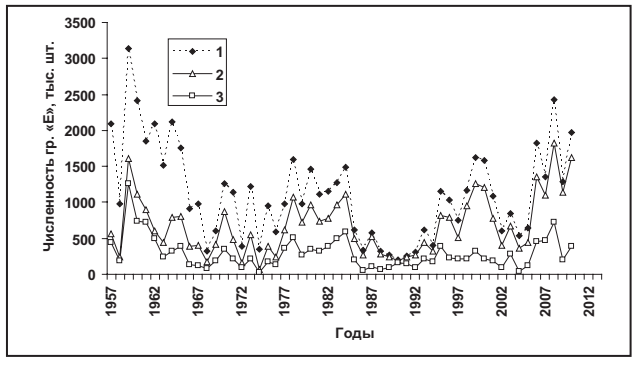


Рис. 214. *Численность нерки группировки «Е»: 1 – ЗЧС в море до начала сезона дрифтерного промысла, 2 – при подходе к устью р. Камчатка, 3 – на нерестилищах в районе воспроизводства группировки «Е» в 1957–2010 гг. (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), тыс. шт.*

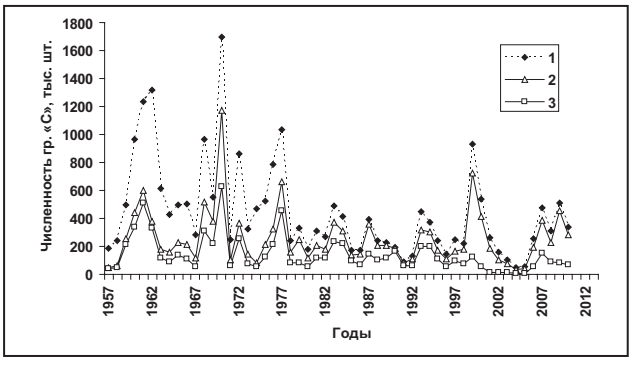


Рис. 215. *Численность нерки группировки «С»: 1 – ЗЧС в море до начала сезона дрифтерного промысла, 2 – при подходе к устью р. Камчатка, 3 – на нерестилищах в районе воспроизводства группировки «С» в 1957–2010 гг. (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), тыс. шт.*

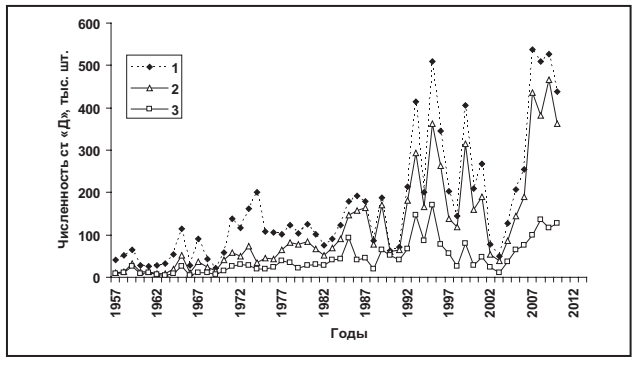


Рис. 216. *Численность половозрелой нерки стада «Д»: 1 – ЗЧС в море до начала сезона дрифтерного промысла, 2 – при подходе к устью р. Камчатка, 3 – на нерестилищах бассейна оз. Двухюрточное в 1957–2010 гг. (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), тыс. шт.*

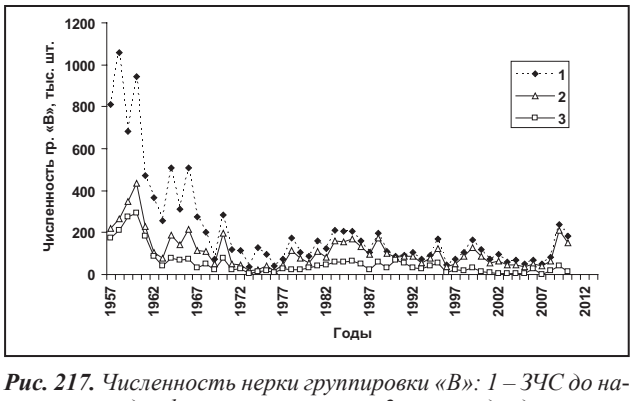


Рис. 217. *Численность нерки группировки «В»: 1 – ЗЧС до начала сезона дрифтерного промысла, 2 – при подходе к устью р. Камчатка, 3 – на нерестилищах в районе воспроизводства группировки «В» в 1957–2010 гг. (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), тыс. шт.*

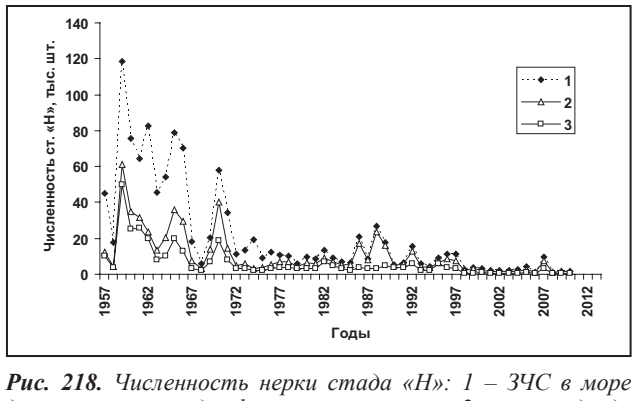


Рис. 218. *Численность нерки стада «Н»: 1 – ЗЧС в море до начала сезона дрифтерного промысла, 2 – при подходе к устью р. Камчатка, 3 – на нерестилищах бассейна оз. Нерпичье в 1957–2010 гг. (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), тыс. шт.*

Поэтому американские и канадские исследователи, уже начиная с 1960–1970-х гг., ведут мониторинг возрастного состава уловов и репродуктивной части стад наиболее крупных популяций нерки Северной Америки (Henry, 1961; Rogers, 1987; Rogers et al., 1991; Burgner, 1991; и др.).

Как показали исследования В. Ф. Бугаева (1978, 1982b, 1983, 1987, 1995a), нерка р. Камчатка является одним из мировых «рекордсменов» по несовпадению возрастного состава уловов и репродуктивной части стада, т. к. **из нее в море одновременно в массовых количествах скатывается молодь нерки в возрасте сеголетков (0+), годовиков (1+) и двухгодовиков (2+)**. Нигде в мире **среди высокочисленных стад нерки** такого массового ската нерки в возрасте сеголетков (иногда дающих достаточно высокие возвраты) не существует (Foerster, 1968; Burgner, 1991; Бугаев, 1995a).

Во многих реках азиатского региона наблюдается скат нерки в возрасте сеголетков, годовиков и двухгодовиков, но объемы воспроизводства нерки в этих водоемах (из-за отсутствия в их бассейнах озер, пригодных для полноценного нагула молоди нерки) на один-два порядка ниже, чем в р. Камчатка, и они не играют такой значительной роли в добыче нерки в Азии (Бугаев, 1991b, 1992a; Бугаев и др., 2007b).

В сравнительно небольших реках Северной Америки, где нет крупных озер, также наблюдается одновременный скат сеголетков, годовиков и двухгодовиков, но уровни ската нерки в возрасте сеголетков в таких водоемах сравнительно невелики (как правило, ничтожны) и рассматриваются как исключения, заметно не влияющие на основное воспроизводство нерки этих рек (Wood et al., 1987; Birtwell et al., 1987; и др.)

Как уже было неоднократно показано на нерке, неравномерное влияние коммерческого промысла на субстада (отличающиеся возрастным составом) крупных сложных речных или озерных систем является обычным явлением и может приводить к различиям в возрастном составе особей из уловов и на нерестилищах (Koo, Smith, 1960; Henry, 1961; Rogers, 1987; Rogers et al., 1991; Бугаев, 1983, 1987, 1995a, Бугаев, Дубынин, 2002; и др.).

Именно по этой причине в основных стадах нерки Бристольского залива (оз. Илиамна, Кларк, система озер р. Вуд и др.) уже многие десятки лет изучается возрастной состав нерки как уловов, так и всех основных нерестилищ и нерестовых притоков; расчет численности поколений делается по средневзвешенным значениям возрастной структуры уловов и численности нерестовой части стада (Rogers, 1987; Rogers et al., 1991). В небольших озерах и речных системах, где производители из отдельных притоков значительно не отличаются возрастным составом, возрастной состав рыб из промысловых уловов и производителей на нерестилищах значительно совпадают (Бугаев, 1995a).

В крупнейшем азиатском стаде нерки р. Озерная из-за того, что ее воспроизводство практически на 100 % осуществляется в бассейне одного оз. Курильское, различий в возрастном составе уловов и репродуктивной части стада не обнаружили (Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2009; и др.).

Автор настоящей работы при анализе динамики численности нерки р. Камчатка на уровне отдельных локальных стад и группировок возрастной состав уловов и нерестовой части стада, как и американские исследователи (Henry, 1961; Narver, 1968; Rogers, 1987; Rogers et al., 1991; и др.), изучающие нерку крупных озерно-речных систем, суммирует. Многие годы прогнозирование численности нерки р. Камчатка шло именно с учетом этого факта (Бугаев, Остроумов, 1986; Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; и др.).

Тем не менее, начиная с 2003 г., по решению объединенного Ученого совета ВНИРО – КамчатНИРО, прогнозирование численности нерки р. Камчатка стали вести с учетом возрастного состава только промысловых уловов (как и по стаду нерки р. Озерная и другим видам лососей). Применявшийся с 1981 г. способ прогнозирования нерки р. Камчатка (Бугаев, Остроумов, 1986; Bugaev, 1987b; Бугаев, 1995a) не вписывался в те методы, какими прогнозировали всех тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Утвержденный в 2003 г. метод прогнозирования нерки р. Камчатка используется и по настоящее время.

Сейчас накопился достаточно продолжительный ряд наблюдений, чтобы сравнить два подхода прогнозирования: по возрасту репродуктивной части стада и по возрастному составу уловов.

Предварительно напомним (разд. 6.2.1 «Популяционная структура»), что из-за почти 100%-ного домашнего инстинкта (Hartman, Raleigh, 1964; Foerster, 1968; Коновалов, 1980; Burgner, 1991; Quinn, 1985, 2005; и др.) ранняя нерка верхнего и среднего течения р. Камчатка (Мильковский район) – группировки «С» (рис. 66) никогда не будет скатываться в массе годовиками и двухгодовиками, а нерка оз. Азабачье и Двухюрточное – сеголетками. Таким образом, **будущие возвраты нерки р. Камчатка будут зависеть от результатов заполнения производителями нерки нерестилищ отдельных районов, продуцирующих рыб определенного возраста, а не от возрастного состава уловов**, если, конечно, он полностью не совпадает с таковым репродуктивной части стада.

Факты свидетельствуют, что различия в этих двух категориях выборок существуют, достигая максимальных различий в годы высокой численности группировки «С» (Бугаев, 1982b, 1983, 1987; Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; и др.).

Как уже подробно рассмотрено в главе 2 «Материалы и методы исследований», достоверный возрастной состав уловов нерки р. Камчатка имеется только начиная с 1978 г. и по настоящее время. Данные о численности отнерестившихся производителей нерки по отдельным притокам р. Камчатка используются начиная с 1957 г. и по настоящее время.

Чтобы ликвидировать дефицит информации по возрастному составу репродуктивной части стада нерки р. Камчатка в 1982 г., был предложен и впервые использован экспресс-метод расчета репродуктивной части стада нерки р. Камчатка (Бугаев, 1982b, Бугаев, Остроумов, 1986; Bugaev, 1987b; Бугаев, 1987; и др.).

Такой подход стал возможен только благодаря счастливому стечению обстоятельств: в каждом стаде или группировке 2-го порядка у нерки р. Камчатка преобладает всего одна возрастная группа, составлявшая порядка 70 % от рыб всех других возрастов выделяемых популяций: «С» – 0.3; «Е», «В», «Н» – 1.3; «А», «Д» – 2.3 (Бугаев, 1982b, 1978, 1983). Для статистических расчетов было сделано допущение, что вся нерка группировки «С» имеет возраст 0.3; «Е», «В», «Н» – 1.3; «А», «Д» – 2.3. (Бугаев, 1978, 1983). Это позволило использовать ряды наблюдений за численностью рыб, начиная с 1957 г. и по настоящее время (1982b, Бугаев, 1995a – табл. 13; здесь – табл. 32). Суммирование численностей возвратов структурных компонентов нерки 2-го порядка давало величину

численности возврата всей нерки р. Камчатка (Бугаев, 1982b, Бугаев, Остроумов, 1986; Bugaev, 1987b; Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2003a-d, 2004b; Bugayev, 2003a-b; и др.).

Возрастной состав уловов нерки р. Камчатка в течение сезона анадромной миграции непрерывно изменяется за счет различной встречаемости в уловах отдельных стад и группировок, имеющих различный возраст, и поэтому возрастной состав уловов (рис. 30–31) и репродуктивной части стада (рис. 32) могут не совпадать.

Как видно из рис. 219–220, в 1978–2007 гг. у нерки стада «А» и группировки «Е» (самых многочисленных структурных элементов) наблюдались средние достоверные корреляции между встречаемостью в уловах и долями их на нерестилищах (%), хотя в отдельные годы различия бывают очень значительны. Из-за низкой численности группировки «С» в 1978–2007 гг. соотношение рыб в уловах и на нерестилищах у особей этой группировки не рассматриваем.

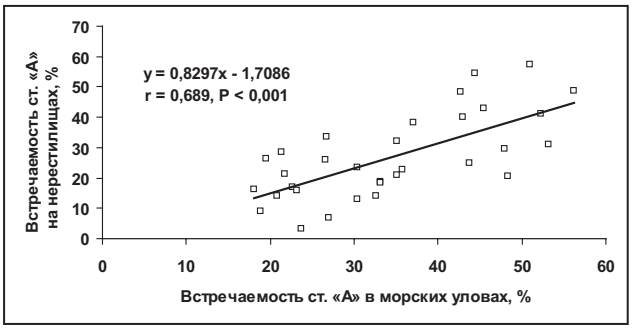


Рис. 219. *Взаимосвязь между встречаемостью в уловах морских ставных неводов (в июне) особей стада «А» и последующей долей производителей этого стада (ранней и поздней форм) на нерестилищах всего бассейна р. Камчатка в 1978–2010 гг., %.*
Без материалов за 2003 г. (встречаемость в уловах – 63,0 %, на нерестилищах – 30,1 %)

Несмотря на неравномерность изъятия отдельных локальных стад и группировок нерки р. Камчатка промыслом (Бугаев, 1987, 1995a) после значительного увеличения ее численности в 1995 г. автор попытался оперативно оценивать долю рыб стада «А» и группировки «Е» в общем подходе нерки р. Камчатка (рис. 219–220). Такая информация, в случае высокой встречаемости рыб стада «А» в уловах, позволяла иногда рекомендовать значительное увеличение пресса промысла на всю нерку р. Камчатка. Эта мера за счет перелова всей популяции нерки р. Камчатка давала возможность значительно снижать численность производителей в бассейне оз. Азабачье, что предусматривает стратегия промысла нерки р. Камчатка (Бугаев, 1995a, 2005a).

В подавляющем большинстве сезонов промысла рекомендации были верными, но случались и сбои в получении достоверной информации. Например, в 2003 г. в уловах ранней нерки р. Камчатка особи стада «А» встречались в 63 % случаев, а на нерестилищах, как это выяснилось впоследствии, доля стада «А» составила всего 30,1 % (от всей численности рыб, пропущенных на нерестилища).

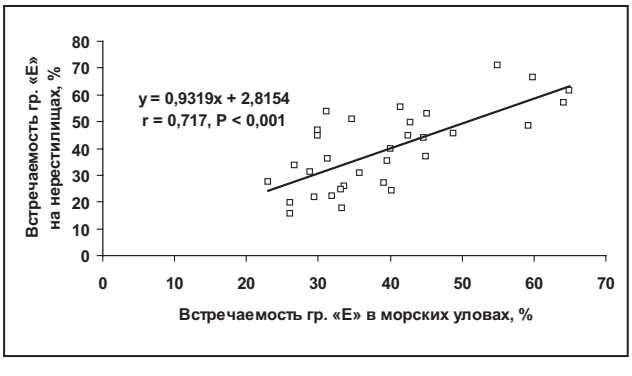


Рис. 220. *Взаимосвязь между встречаемостью в уловах морских ставных неводов (в июне) особей группировки «Е» и последующей долей производителей этой группировки (ранней и поздней форм) на нерестилищах всего бассейна р. Камчатка в 1978–2010 гг., %.*
Без материалов за 2003 г. (встречаемость в уловах – 25,3 %, на нерестилищах – 57,5 %)

В 2003 г. рыбы группировки «Е» встречались в уловах в 25,3 % случаев, а на нерестилищах – доля группировки «Е» составила 57,5 % (от всей численности рыб, пропущенных на нерестилища).

Во встречаемость рыб группировки «Е» на нерестилищах не входят особи группировки «Н» (рис. 220), составляющие в районе воспроизводства группировки «Е» порядка 8–9 % (от всей численности рыб, нерестящихся в районе воспроизводства группировки «Е»).

Тем не менее, в дальнейшем в оперативной регуляции промысла, хотя и с оговорками, при оценке численности нерки стада «А», имеющего низкий оптимум, и при появлении первых данных о фактической численности нерки в районе р. Еловка и оз. Азабачье (20–25 июня) все-таки следует принимать во внимание материалы, представленные на рис. 219–220, т. к. выводы, сделанные по имеющимся связям, чаще совпадают с действительностью, хотя в отдельные годы ошибки будут неизбежны.

Именно наличие достоверных корреляций во встречаемости стада «А» и группировки «Е» в уловах (в июне) и их соотношении на нерестилищах (рис. 219–220) теоретически позволяет прогнозировать численность нерки р. Камчатка по возрастному составу рыб из уловов, но с учетом того, что в отдельные годы возможны значительные ошибки в прогнозах.

Начиная с 1982 г. и по настоящее время автор этой книги собирал и анализировал возрастной состав наиболее многочисленной ранней нерки оз. Азабачье (Бугаев, 1995b; Bugayev, 2000). К сожалению, по другим районам бассейна р. Камчатка, где воспроизводятся иные стада и группировки 2-го порядка, материалы, собранные в районе нерестилищ, практически отсутствуют, т. к. из-за ограниченности средств такой мониторинг наладить не удалось.

Как видно из рис. 221, оценки численности поколений стада «А», сделанные по расчетному возрасту 2.3 (Бугаев, 1982b, 1987, 1995a) и возрастному составу в бассейне оз. Азабачье (табл. 46), очень близки. Если **убрать «выпадающую точку» поколения 1992 г. (большой черный квадрат)**, то коэффициент корреляции Пирсона становится равным r = 0,941 (P < 0,001; n = 20). Данные рис. 221 однозначно свидетельствуют в пользу возможности изучения динамики численности нерки стада «А» как по материалам, собранным на нерестилищах, так и по расчетному возрасту 2.3 (Бугаев, 1982b, 1987, 1995a). Последние расчеты гораздо оперативнее, чем калькуляция с использованием материалов по возрастному составу рыб, собранных в бассейне оз. Азабачье. Тем не менее, мониторинг следует продолжать двумя методами, что в будущем позволит выявить неизвестные еще сейчас детали.

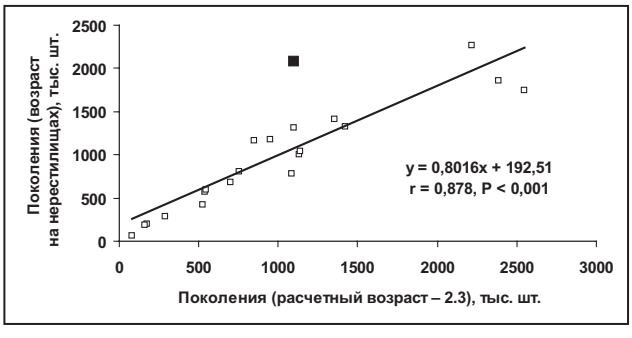


Рис. 221. *Соотношение численности поколений нерки стада «А» 1982–2002 гг., полученных по расчетному возрасту 2.3 (Бугаев, 1987, 1995a) и фактическому возрастному составу нерки в бассейне оз. Азабачье (табл. 46), при всех прочих равных условиях, тыс. шт.*

Сделанный вывод по стаду «А» о высокой эффективности оценки по расчетному возрасту (Бугаев, 1982b, 1987, 1995a) свидетельствует в пользу обоснованности и необходимости продолжения подобных исследований в других стадах и группировках 2-го порядка нерки р. Камчатка, по которым мониторинг на нерестилищах отсутствует.

На основании численности поколений стад и группировок нерки р. Камчатка (оценка по расчетному возрасту) оценили численность поколений нерки всей р. Камчатка, отнерестившейся в 1957–2002 (2004) гг. (табл. 104, рис. 222) и проиллюстрировали кратность возвратов (рис. 223–224). Прежде подобные зависимости мы уже публиковали (Бугаев, 2002b, 2003a; Бугаев и др., 2007a; Антонов и др., 2007a).

Рисунок 222 иллюстрирует суммарную численность поколений нерки р. Камчатка в зависимости от численности производителей-родителей, пропущенных на нерестилища этой реки в 1957–2002 гг. Он свидетельствует о большом разбросе значений численности поколений. Последнее не позволяет в таком виде использовать эти данные для прогнозирования численности нерки р. Камчатка. Поэтому **в практике прогнозирования нерки р. Камчатка специалисты используют только последние 8–10 поколений нерки, что обеспечивает бóльшую адекватность прогнозных величин реальным подходам в современных условиях меняющегося климата и динамики численности всех видов тихоокеанских лососей** (Лососи–2010, 2010; Лососи–2011, 2011).

Как и ранее (Бугаев, 2002b; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2003a; Бугаев и др., 2007a; Антонов и др., 2007a; Антонов, 2011; и др.), данные рис. 222 дают основания предполагать, что популяционный оптимум (П-оптимум, см. гл. 2 «Материалы и методы исследований») заполнения нерестилищ производителями нерки всей р. Камчатка составляет порядка 500–700 тыс. шт. производителей.

Кратность возврата (численность поколения / численность родителей, генерировавших это поколение) поколений нерки находится в обратной связи с численностью производителей (рис. 223–224). Обращает на себя внимание, что при низких значениях численности производителей существенно возрастают пределы колебаний кратности возврата, что свидетельствует о том, что в этой зоне, помимо численности производителей, на динамику численности нерки существенное влияние оказывают и другие факторы.

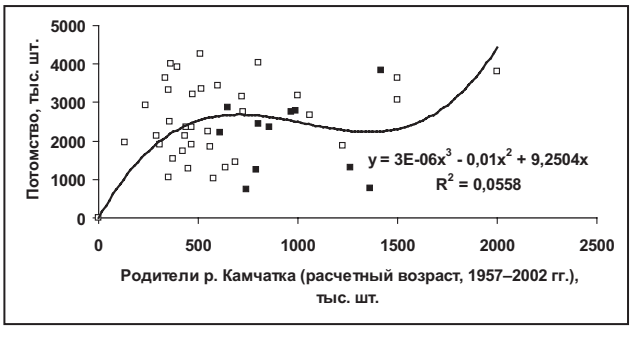


Рис. 222. *Численность поколений 1957–2002 гг. локальных стад и группировок 2-го порядка нерки р. Камчатка, определенная по расчетному возрасту производителей на нерестилищах (Бугаев, 1982b, 1987, 1995a), тыс. шт. Поправок на нелегальный лов в 2002–2008 гг. не вносили. Черные квадраты – случаи, когда пропуск в оз. Азабачье составил более 200 тыс. шт. производителей*

Таблица 104. *Численность поколений 1957–2004 гг. локальных стад и группировок 2-го порядка нерки р. Камчатка и всей р. Камчатка, определенная по расчетному возрасту производителей на нерестилищах (Бугаев, 1982b, 1987, 1995a), тыс. шт.*

Год нереста	Поизводители-родители всей нерки р. Камчатка, тыс. шт.	Поколения нерки						
		стада и группировки 2-го порядка – расчетный возраст						Вся р. Камчатка
		«С» – 0.3	«В» – 1.3	«Е» – 1.3	«Н» – 1.3	«А» – 2.3	«Д» – 2.3	
1951	–	–	–	–	–	**590**	**41,3**	–
1952	–	–	**811,7**	**2085,7**	**45,1**	652,5	50,9	–
1953	–	**184,2**	1059,6	972,7	17,9	445,4	64,3	–
1954	–	239,4	683	3137,7	118,8	327,6	28,5	–
1955	–	499,8	945	2407,8	75,9	144,1	26,5	–
1956	–	964,2	470,2	1854,3	64,5	230,8	28,9	–
1957	800	1232,4	366,7	2097	82,4	217,6	32,3	4028,4
1958	600	1314,2	257,8	1520,3	45,6	241,2	54,4	3433,5
1959	2000	612,4	506,3	2113,6	54,4	394	113,5	3794,2
1960	1500	428,1	312	1755,7	78,8	1028,5	27,5	3630,6
1961	1500	498	509,7	915,6	70,2	996,4	89,6	3079,5
1962	1000	500,5	274,1	972,7	18,5	1374,4	43,6	3183,8
1963	450	284,7	203,8	326,2	5,9	427,1	22,1	1269,8
1964	550	968,1	74,6	601,7	20,3	514,9	58	2237,6
1965	725	549,2	282,8	1258,4	58	475,8	137,7	2761,9
1966	475	1699,9	120,6	1139	34,5	96,7	117,2	3207,9
1967	350	245,4	112,5	386,5	11	146,3	161,5	1063,2
1968	800	860,1	36,1	1217,9	13,3	102,7	201,6	2431,7
1969	575	324,9	128	347,4	19,1	81,7	108,3	1009,4
1970	1225	469,2	97,7	957,2	8,9	245,4	104,9	1883,3
1971	425	522,2	39,1	588,5	12,4	469,6	101,4	1733,2
1972	440	787,7	72,1	976,4	10,7	399,3	122	2368,2
1973	350	1037,8	172,9	1599,5	10,2	400,4	103,9	3324,7
1974	130	239,1	105,9	976	5,8	511,9	125,6	1964,3
1975	355	333	85,3	1457,6	9,5	517,6	101,8	2504,8
1976	435	180,1	161,4	1110,5	8,8	596,2	75,9	2132,9
1977	1060	311,9	122,9	1154,4	13,4	979,9	91,6	2674,1
1978	720	270,2	210,7	1273,1	9,2	1269,6	123,1	3155,9
1979	515	488,5	207,5	1494,7	7,1	973,1	178,2	3349,1
1980	560	415	208,3	612,2	6,5	422,8	193,1	1857,9
1981	640	169,7	160,5	334,1	20,9	433,4	179,4	1298
1982	790	173,6	105	575,6	8,5	290,2	87,1	1240
1983	1265	391,1	195,1	323,9	26,7	175,9	187,8	1300,5
1984	1361	238	111,6	264,7	17,8	83,8	63,6	779,5
1985	741	230,2	85,1	197,8	5,1	163	70,2	751,4
1986	305	194,6	92,7	257,8	6,2	1135,7	214,2	1901,2
1987	465	92,1	103,3	309,7	15,3	1423,8	415	2359,2
1988	293	133,8	74,6	614,9	5,9	1101,4	201,6	2132,2
1989	361	450,8	93,2	396,7	4,4	2548,6	509,8	4003,5
1990	511	370,7	171,5	1153,8	9,3	2220,4	346	4271,7
1991	398	241	45,6	1034,1	11,4	2384,5	202	3918,6
1992	612	144,5	73,5	756,8	11	1097,9	145,2	2228,9
1993	988	246,2	104,1	1166,4	2,7	849,5	405	2773,9
1994	969	221,7	162,8	1619,7	4	542,1	209,7	2760
1995	1419	929	116,8	1584,3	3	947,8	268,5	3849,4
1996	649	539,1	74,3	1085,8	2,4	1083,8	78,4	2863,8
1997	859	262,2	94,6	600,7	2,3	1353,2	48,6	2361,6
1998	469	155,2	57,7	850,4	1,9	700,3	127,6	1893,1
1999	685	101,2	68,7	535,1	2,8	525,9	206,4	1440,1
2000	375	51,3	50,3	639,7	4,2	547,8	254,1	1547,4
2001	335	58,5	67,4	1821,7	1,1	1137,3	538,4	3624,4
2002	236	255,9	50,5	1352,9	9,7	754,6	510,1	2933,7
2003	452	473,2	82,5	2431,8	1,1	1831,7	527,2	5347,5
2004	138	306,9	239,5	1282,1	1,8	2319,5	438,5	4588,3

Примечание. Жирным шрифтом в верхней части табл. 104 выделены поколения, вернувшиеся в 1957 г. Поправки на нелегальное изъятие нерки р. Камчатка промышленностью (Запорожец и др., 2007a-b) в 2002–2008 (поколения 1996–2002) гг. не вносили.

На рис. 225 представлена численность поколений 1986–2002 гг. локальных стад и группировок 2-го порядка нерки р. Камчатка, **определенная по возрастному составу уловов** (с учетом нелегального изъятия промышленностью в 2002–2008 гг. – Запорожец и др., 2007a-b). В свою очередь, на рис. 226 приведена численность поколений 1986–2002 гг. локальных стад и группировок 2-го порядка нерки р. Камчатка, **определенная по расчетному возрасту производителей на нерестилищах** (с учетом нелегального изъятия промышленностью в 2002–2008 гг. – Запорожец и др., 2007a-b).

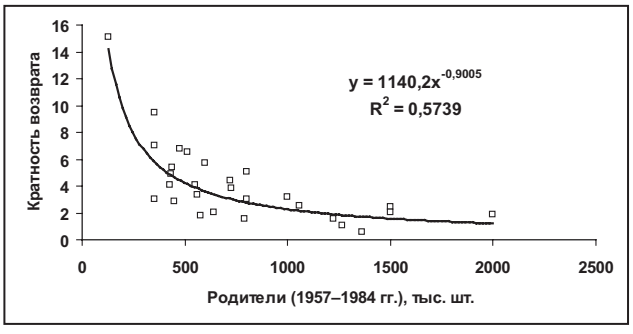


Рис. 223. *Кратность возвратов поколений нерки р. Камчатка (1957–1984 гг.) в зависимости от численности отнерестившихся производителей-родителей (оценка по расчетному возрасту репродуктивной части стада), тыс. шт. Поправки на нелегальное изъятие в 2000–2008 гг. не вносили*

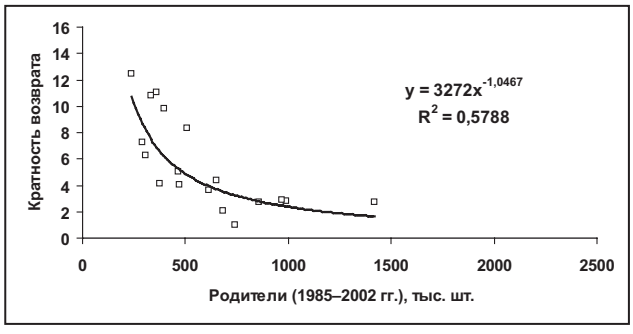


Рис. 224. *Кратность возвратов поколений нерки р. Камчатка (1985–2002 гг.) в зависимости от численности отнерестившихся производителей-родителей (оценка по расчетному возрасту репродуктивной части стада), тыс. шт. Поправки на нелегальное изъятие в 2000–2008 гг. не вносили*

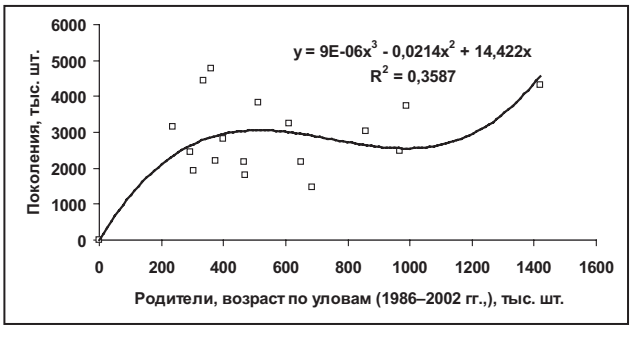


Рис. 225. *Численность поколений 1986–2002 гг. локальных стад и группировок 2-го порядка нерки р. Камчатка, определенная по возрастному составу уловов (с учетом нелегального изъятия промышленностью в 2002–2008 гг.), тыс. шт.*

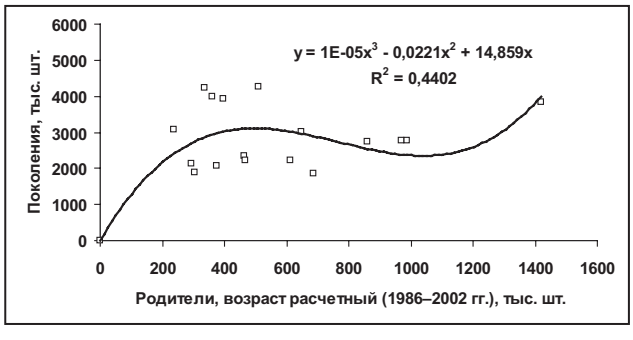


Рис. 226. *Численность поколений 1986–2002 гг. локальных стад и группировок 2-го порядка нерки р. Камчатка, определенная по расчетному возрасту производителей на нерестилищах (с учетом нелегального изъятия промышленностью в 2002–2008 гг.), тыс. шт.*

Как показывает визуальное сравнение рис. 225–226, сходство результатов несомненно, что подтверждает наличие достаточно высокой корреляции Пирсона между численностью поколений ($r = 0{,}804$, $P < 0{,}001$, $n = 17$), рассчитанных двумя совершенно разными методами оценки возраста (рис. 227). Поэтому в дальнейшем в качестве альтернативы есть основания возобновить прогнозирование нерки р. Камчатки и по локальным стадам и группировкам 2-го порядка с использованием данных о расчетном возрасте производителей на нерестилищах, как это делали прежде (Бугаев, 1983; Бугаев, Остроумов, 1986; Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; и др.), до 2002 г. включительно. Пусть один метод дополняет другой.

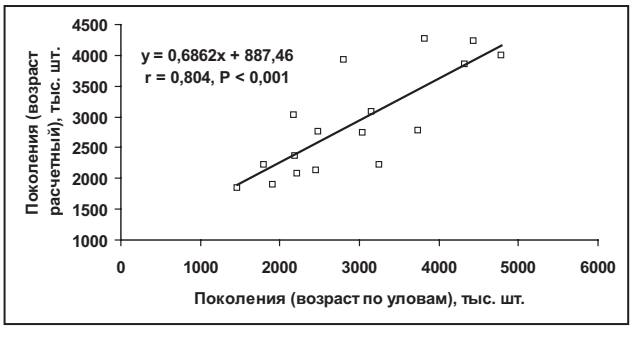


Рис. 227. *Линия регрессии между численностью одних и тех же поколений нерки р. Камчатка (1986–2002 гг.), рассчитанных по промысловым уловам и расчетному возрасту производителей нерки на нерестилищах* ***(с учетом нелегального изъятия промышленностью в 2002–2008 гг.)****, тыс. шт.*

9.2.2.2. Вопросы динамики численности локальных стад и группировок нерки 2-го порядка в бассейне р. Камчатка

Ранее (Бугаев, 1983; Bugaev, 1987b; Бугаев, 1995a, 2003a-b, 2004b; и др.) для локальных стад и группировок нерки 2-го порядка, выделяемых в бассейне р. Камчатка, были проведены исследования связи родители–потомство в зависимости от температурных условий года, но эти исследования выполнены на материалах, когда вылов нерки этой реки дрифтерным промыслом в море был оценен очень условно. Все годы по средним значениям температур воздуха в пос. Усть-Камчатск подразделили на холодные (ниже или равные средней многолетней – $t° \leq 10{,}1$ °C) и теплые (выше средней многолетней $t° – > 10{,}1$ °C) в самый теплый (июнь-август) период года (Бугаев, 1983; Bugaev, 1987b).

Корреляционный анализ в большинстве случаев показал наиболее высокие связи между численностью родителей и возвратом в зависимости от температуры воздуха в пос. Усть-Камчатск в лето нереста производителей (начало инкубации икры), а не в периоды зимней инкубации икры, развития личинок и летнего нагула сеголетков. Причем, холодные годы оказались более благоприятными для локальных стад и группировок, молодь которых после ската с нерестилищ постоянно или в течение какого-то периода нагуливается в мелководных озерах и старицах («С» – мигрирующая в море сеголетками, «Е» – мигрирующая сеголетками на нагул в оз. Азабачье), а теплые годы были благоприятными для стад, размножающихся в бассейнах крупных глубоких озер Азабачье («А») и Двухюрточное («Д»). Для локальной группировки «В», молодь которой нагуливается в первое лето в районе нерестилищ, тип лета нереста почти не влиял на уровень воспроизводства (Бугаев, 1983; Bugaev, 1987b).

Как видно из рис. 228, за период 1955–2010 гг., в 2000-х гг. имеет место заметное увеличение средних температур воздуха в июне-августе в пос. Усть-Камчатск, что, вероятно, является следствием глобального потепления климата (Syplee, 1998; Кокорин и др., 2004; Грицевич и др., 2007; Кокорин, 2010; и др.). Интересно то, что если не принимать во внимание последнее десятилетие, то проявление роста температур за 1955–2000 гг. не наблюдается. Подобное для других районов мира и нашей страны отмечал и А. О. Кокорин (2010).

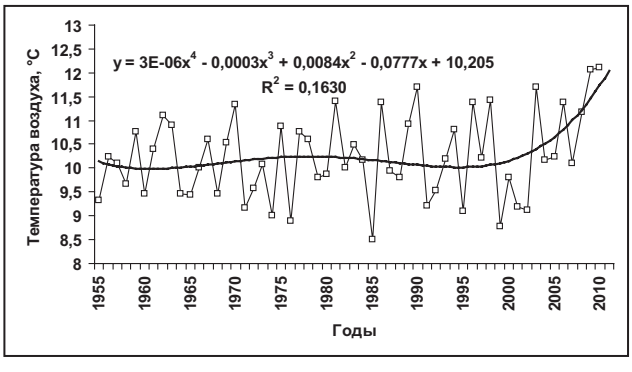


Рис. 228. *Средняя температура воздуха в июне-августе в пос. Усть-Камчатск в 1955–2010 гг. (по данным ГУ «Камчатское УГМС»)*

В отличие от предыдущих исследований (Бугаев, 1983; Bugaev, 1987b), позже были рассмотрены абсолютные величины численности структурных компонентов стада нерки р. Камчатка (Бугаев, 2003c-d). Последнее позволяет несколько уточнить сделанные ранее выводы. В качестве показателя, характеризующего межгодовые изменения численности нерки, использовали кратность возврата (КВ), рассмотренную в зависимости от численности отнерестившихся производителей-родителей, которые оказывают существенное влияние на значения этого коэффициента (Bugaev, 1987b; Бугаев, Дубынин, 2002).

Согласно рекомендаций (Бугаев, Дубынин, 2002), весь материал по нерке был разделен на поколения, возвращающиеся на нерест до 1984 г. включительно (1-й период) и начиная с 1985 г. и по настоящее время (2-й период), что связано с особенностями динамики численности горбуши на Камчатке (см. гл. 2 «Материалы и методы исследований».

Как показывает анализ рис. 229, в поколениях 1957–(1978–1980) гг. (1-й период) в холодные годы при одной и той же численности родителей (до определенной пороговой величины) у группировок «С» (рис. 229a) и «Е» (рис. 229c) значения КВ выше, чем в теплые. У группировки «В» (рис. 229b) в условиях низкой численности родителей в холодные годы КВ несколько выше, чем в теплые, а высокой, наоборот, в холодные годы КВ несколько ниже, чем в теплые.

Для группировки «С» с увеличением численности родителей более чем на 150–200 тыс. шт. (рис. 229a) и группировки «Е» – более 400–600 тыс. шт. (рис. 229c) различия в КВ в теплые и холодные годы нереста нивелируются и с дальнейшим увеличением численности полностью исчезают.

Исходя из того, что популяционный оптимум (П-оптимум) для нерки группировки «С» в настоящее время рассматривается равным 100 тыс. шт. производителей, а группировки «Е» – 300 тыс. шт. (Бугаев, Дубынин, 2002), из рис. 229a и рис. 229c можно представить, какие различия будут наблюдаться в КВ рыб в холодные и теплые годы в этих группировках при одинаковой численности производителей на нерестилищах.

Причину наблюдающихся различий в КВ в холодные и теплые годы у группировок «С» и «Е» (в обоих случаях почти полностью представленных ранней сезонной расой) в настоящее время мы видим в том, что в период анадромной миграции нерки по р. Камчатка в район нерестилищ из-за высоких температур воды на участке р. Еловка – устье р. Камчатка в теплые годы у половозрелых рыб до нереста происходят какие-то необратимые изменения, которые отражаются как на развитии половых продуктов, так и на сроках массового нереста. В комплексе все это, вероятно, негативным образом отражается на его эффективности.

Например, в 2003 г. (самом жарком за последние 100 лет) с 25 июня по 25 июля температура воды в 30 км от устья реки отмечалась в пределах 17–20 °С, что в другие теплые годы в этот период она обычно была несколько ниже – 15–17 °С (в холодные – 11–15 °С). Такие высокие температуры воды в основном русле р. Камчатка объясняются прогревом и стоком теплой воды из пойменных мелководных озер в нижнем течении р. Еловка и озер Камаковской низменности, расположенных в долине р. Камчатка.

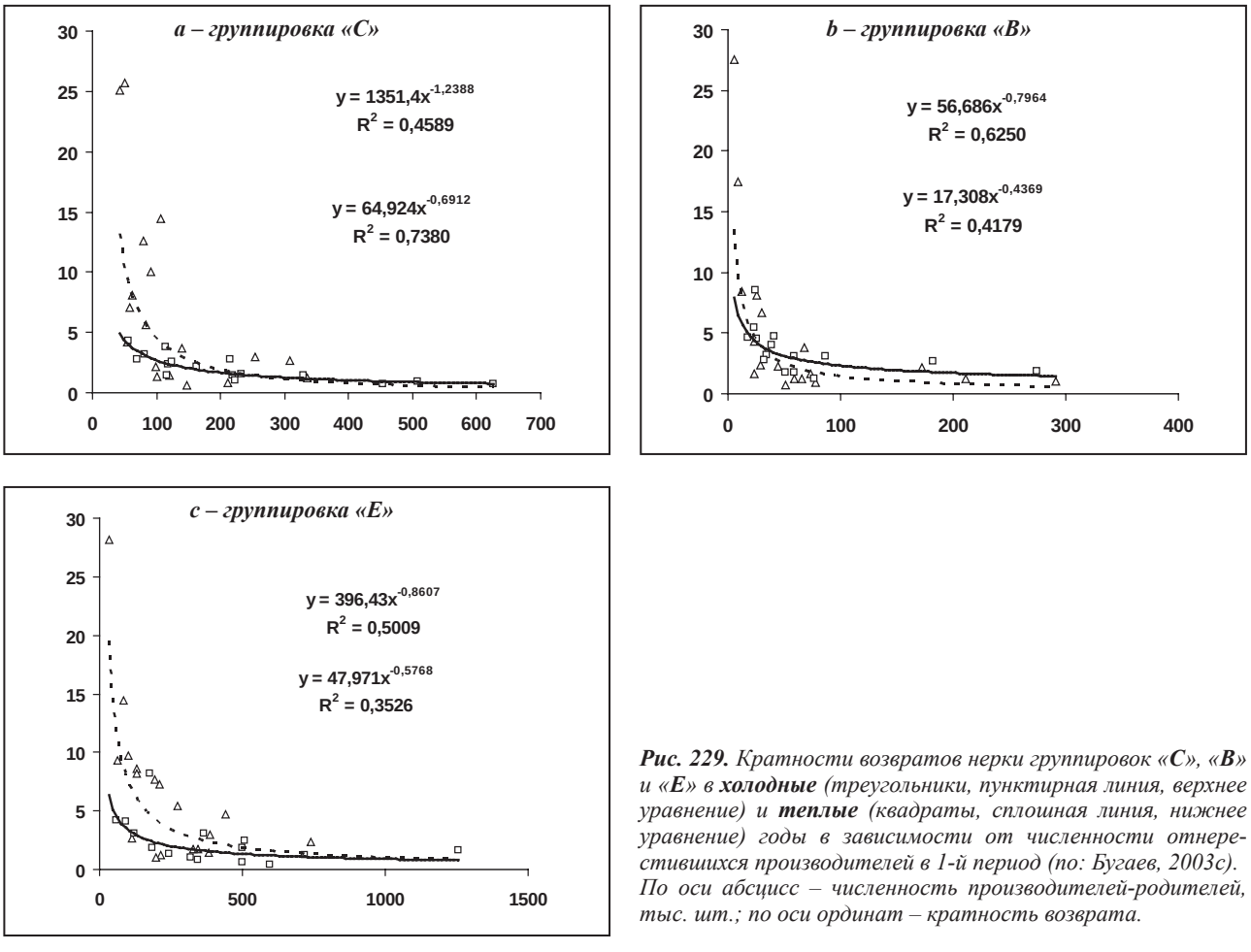


Рис. 229. *Кратности возвратов нерки группировок «**C**», «**B**» и «**E**» в **холодные** (треугольники, пунктирная линия, верхнее уравнение) и **теплые** (квадраты, сплошная линия, нижнее уравнение) годы в зависимости от численности отнерестившихся производителей в 1-й период (по: Бугаев, 2003с). По оси абсцисс – численность производителей-родителей, тыс. шт.; по оси ординат – кратность возврата.*

Интересно, что у нерки группировки «B» (рис. 229b), представленной практически полностью поздней сезонной расой, на имеющихся у нас материалах при низкой численности родителей с КВ наблюдается ситуация, сходная с таковой у группировок «C» (рис. 229a) и «E» (рис. 229c), а при более высокой КВ, наоборот, в более теплые годы повышаются (в холодные – несколько понижаются). Такие различия могут быть объяснены некоторым изменением сроков массовой анадромной миграции нерки группировки «B» в разные по численности годы.

И, наконец, у нерки стада «Д» (расположено в бассейне р. Еловка) и стада «A» КВ (как в теплые, так и в холодные годы нереста) приблизительно одинаковы (рис. 230a, 230b). Отсутствие заметных различий в КВ в этих случаях можно объяснить включением компенсационных механизмов, связанных с воспроизводством озерной формы нерки, молодь которой в массе два года нагуливается в вышеназванных озерах.

Рисунок 231 иллюстрирует наши представления о численности поколений нерки группировки «E» в зависимости от численности родителей, отнерестившихся в 1957–1979 гг. в холодные и теплые годы нереста. Видно, что полиноминальная линия регрессии, соответствующая холодным годам нереста, располагается выше, чем линия, отражающая теплые годы воспроизводства. Особенно большие различия прослеживаются в интервале пропуска в р. Еловка – 100–300 тыс. производителей нерки, что частично совпадает с Р-П-оптимумами.

Из-за небольшого ряда наблюдений (12 поколений), который необходимо подразделить на две категории (холодные и теплые годы), изучение влияния температурных условий года на воспроизводство локальных стад и группировок нерки р. Камчатка во 2-й период считаем пока преждевременным и не проводим.

В заключение поднятой темы необходимо подчеркнуть, что механизм отмеченных различий в уровне воспроизводства локальных стад и группировок 2-го порядка нерки р. Камчатка в холодные и теплые годы нереста, безусловно, требует своего дальнейшего изучения.

Рассматривая динамику численности локальных стад и группировок нерки 2-го порядка в современный период, отметим, что автор настоящего исследования во всех случаях из анализа удалил поколения, в массе вернувшиеся в 2009 г., которые у всех стад и группировок выделялись нестандартно высокими возвратами (выпадающая точка).

Напомним, что в 2009 г. российские дрифтерные суда не участвовали в дрифтерном промысле (рис. 194–195) и А. В. Бугаев дал только экспертную оценку вылова японскими дрифтерами. То есть традиционная схема российско-японского дрифтерного промысла, наблюдавшаяся в 1994–2011 гг., в 2009 г. была нарушена, и это могло привести к некоторой ошибке в экспертной оценке. Но не исключено, что оценка оказалась адекватной и начинает проявляться новая ситуация в динамике численности нерки р. Камчатка (в 2009–2011 гг. отмечены

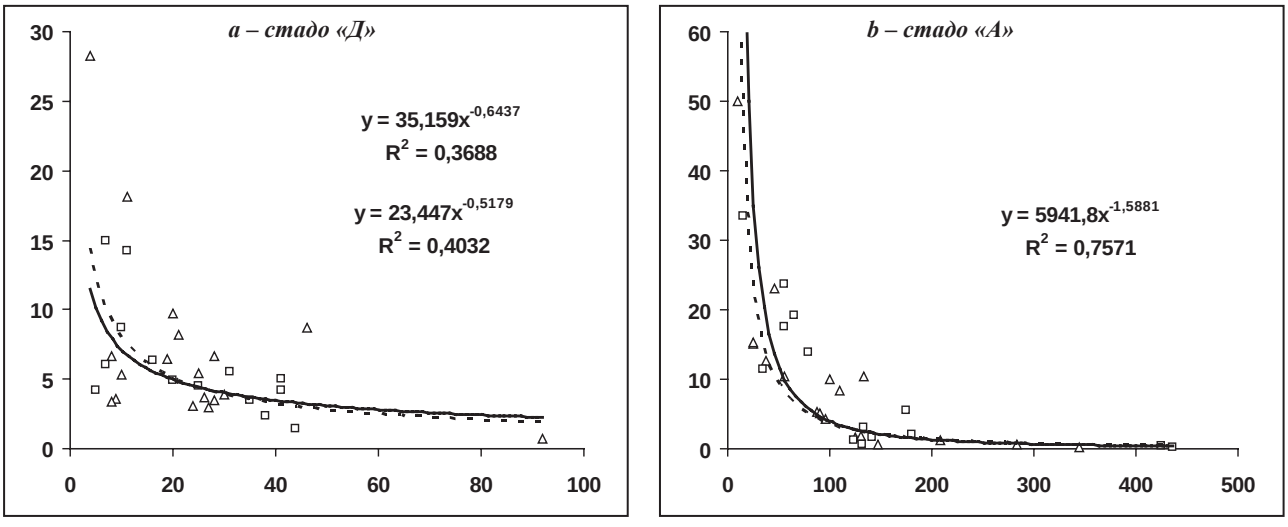


Рис. 230. *Кратности возвратов нерки стад «Д» и «А» в* ***холодные*** *(треугольники, пунктирная линия, верхнее уравнение) и* ***теплые*** *(квадраты, сплошная линия, нижнее уравнение) годы в зависимости от численности отнерестившихся производителей в 1-й период (по: Бугаев, 2003c). По оси абсцисс – численность производителей-родителей, тыс. шт.; по оси ординат – кратность возврата.*

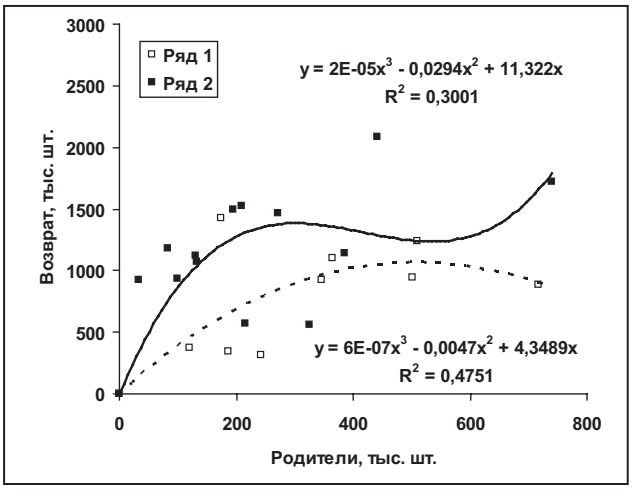


Рис. 231. *Численность поколений нерки группировки «**Е**» в зависимости от численности родителей, отнерестившихся в 1957–1979 гг. в* ***теплые*** *(ряд 1) и* ***холодные*** *(ряд 2) годы нереста, тыс. шт. (по: Бугаев, 2003b):* ***теплые годы*** *– светлые квадраты, пунктирная линия;* ***холодные годы*** *– черные квадраты, сплошная линия. Из-за отсутствия аналога исключен теплый 1959 г., когда отнерестилось 1256 тыс. шт. производителей нерки*

рекордные численности нерки этого стада). Будущие исследования, возможно, позволят выявить причину отмеченного несоответствия, а пока возврат 2009 г. классифицируем как «выпадающую точку».

Стадо «А». Численность нерки стада «А» периодически нерегулярно колеблется: в отдельные периоды наблюдается увеличение, а в иные – понижение (рис. 213). Имеющиеся колебания численности поколений стада нерки оз. Азабачье несут определенный биологический смысл и объяснимы.

По данным А. Г. Остроумова (1972), теоретически площадь нерестилищ в бассейне оз. Азабачье позволяет нормально отнереститься 300–400 (максимально – 500) тыс. шт. производителей нерки, но кормовые условия в бассейне озера не позволяют полноценно нагуливаться потомству нерки от такого количества производителей (Бугаев, 1995a, 2003a). Последнее очень наглядно прослеживается на поколениях 1989–1996 гг., представленных на рис. 232 (Бугаев, 2003a).

В интервале от 0 до 100 тыс. шт. наблюдается увеличение численности возвратов (рис. 232), затем равновесие между численностью молоди и кормовой базой нарушается и наблюдается снижение эффективности воспроизводства (численности поколений). Но в дальнейшем в интервале 200–300 тыс. шт. производителей (пропущенных на нерест) появляется новая точка устойчивого равновесия, связанная с тем, что из-за переполнения нерестилищ во всех небольших притоках озера (кроме р. Бушуева) наблюдается снижение эффективности нереста, приводящее к частичному восстановлению баланса между численностью продуцируемой молоди и обеспеченностью кормом. В результате в интервале 300–400 тыс. шт. производителей наблюдается локальная стабилизация (повышение) эффективности воспроизводства (небольшое плато или пик), но при численности производителей в 400–500 тыс. шт. опять наступает снижение эффективности воспроизводства из-за чрезвычайно высокого переполнения нерестилищ в небольших притоках озера. И, наконец, при численности пропущенных производителей нерки 600–700 тыс. шт., когда наблюдается сильное переполнение нерестилищ уже и в бассейне р. Бушуева (естественно, и во всех остальных притоках), наступает новое частичное восстановление баланса между численностью продуцируемой молоди и обеспеченностью кормом. Последнее вновь ведет к некоторому увеличению эффективности воспроизводства.

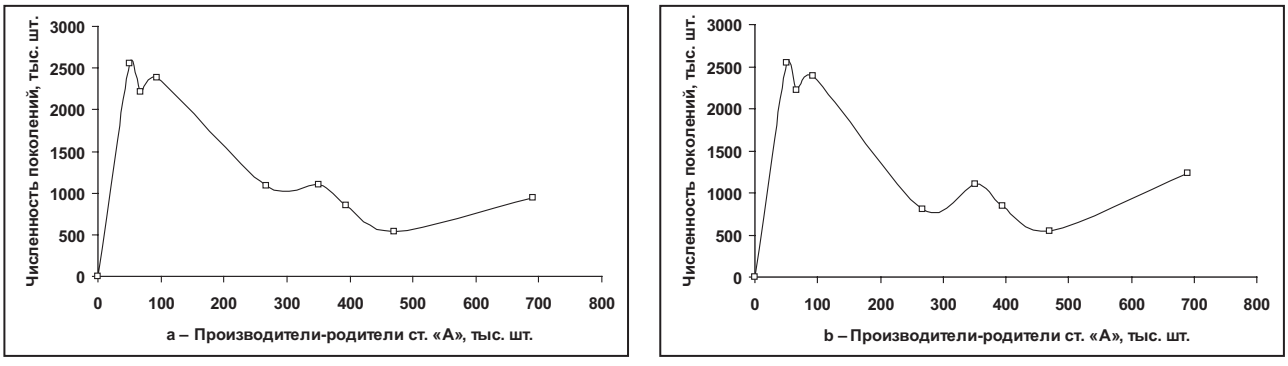


Рис. 232. *Численность поколений (1989–1996 гг.) нерки стада «**A**» (оценка по расчетному возрасту 2.3) в зависимости от численности производителей-родителей, пропущенных на нерестилища в бассейн оз. Азабачье (данные по ранней и поздней сезонным расам объединены) (по: Бугаев, 2003a, с уточнениями), тыс. шт.*
a – без корректировок;
b – с корректировкой на задержку полового созревания в поколении 1989 г. (возврат 1995 г.)

При построении рис. 232b внесены поправки на задержку в половом созревании мощного поколения 1989 г. (от нереста 51 тыс. шт. родителей), которое в возрасте 2.3 в массе вернулось в 1995 г. (тем не менее, значительная часть его из-за высокой численности созрела в возрасте 2.4 и вернулась годом позже – в 1996 г.). По многолетним данным (табл. 46), в возрасте 2.4 созревает в среднем 5,6 % нерки оз. Азабачье, а в 1996 г. доля этой возрастной группы составила 31,6 %. Автор посчитал, что разницу в 26,0 % правильнее отнести к поколению, вернувшемуся в 1995 г., чем к поколению 1996 г. (рис. 232b). Имеющуюся задержку в жизненном цикле стада «A» можно объяснить аномально высокой численностью производителей, вернувшихся на нерест в 1995 г. (по сравнению с другими смежными годами).

В настоящее время ни у кого не вызывает сомнений, что на уровень воспроизводства нерки стада «A» может кардинально влиять удобрение оз. Азабачье вулканическим пеплом в результате извержения вулканов Ключевской группы – Ключевской, Безымянный, Толбачик и влк Шивелуч (Kurenkov, 1966; Куренков, 1975; Bugaev, 1987b; Бугаев, 1995a, 2003a, 2010a; и др.).

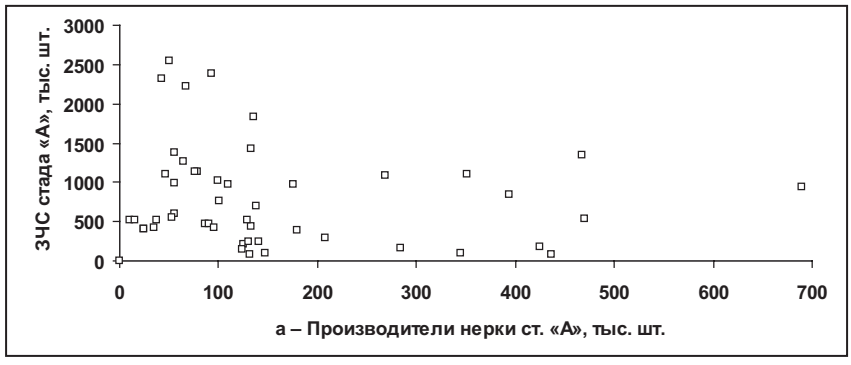
У нерки стада «A» были выделены три группы поколений (Бугаев, 2002a, 2003a; Bugayev, 2003a), соответствующих различным уровням воспроизводства (УВ): 1 – поколения 1957–1988 гг., на которых сказался эффект фертилизации оз. Азабачье (1960–1962, 1977–1979 гг.), а также поколения с исключительно хорошими условиями нагула молоди (1986–1988 гг.); 2 – поколения 1957–1988 г., пресноводный период нагула которых пришелся на годы, когда эффекта фертилизации не наблюдалось и условия нагула молоди были ниже средних (1957–1959, 1963–1976, 1980–1985 гг.); 3 – поколения 1989–1996 гг., на увеличение УВ которых решающее воздействие оказали условия нагула рыб в морской период жизни. Сделанные ранее выводы используются в современном анализе динамики численности нерки стада «A» группировки «E», молодь которых нагуливается совместно в одном оз. Азабачье (Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; Бугаев, 2002a, 2003a, 2003d, 2004b; и др.).

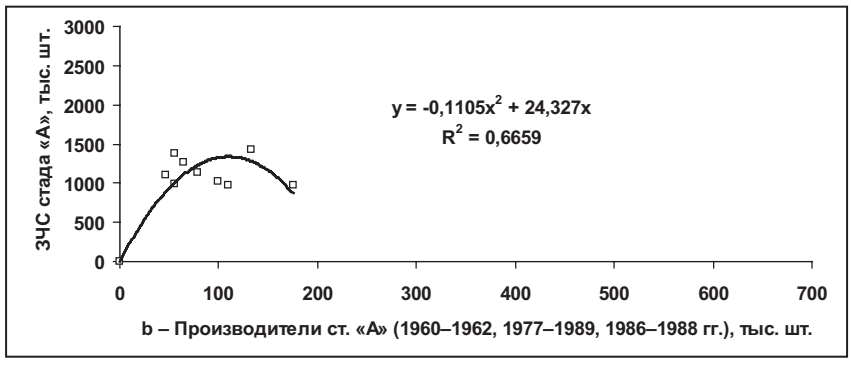
Как видно из рис. 233a, на поколениях 1957–2004 гг. у нерки стада «A» (в пределах нереста 10–690 тыс. шт. производителей нерки) невозможно выявить какие-то определенные зависимости между численностью родителей и численностью поколений. Но если классифицировать поколения по величине возвратов, то вырисовывается определенная закономерность: высокие возвраты наблюдаются в тех поколениях, для которых характерны крупные смолты, которые нагуливались в периоды хороших кормовых условий, чаще являющихся следствием пеплопадов, прошедших над оз. Азабачье (рис. 233b). Но в случае ската мелких смолтов (с размерами ниже среднего многолетнего уровня) наблюдающиеся возвраты ниже (рис. 233c).

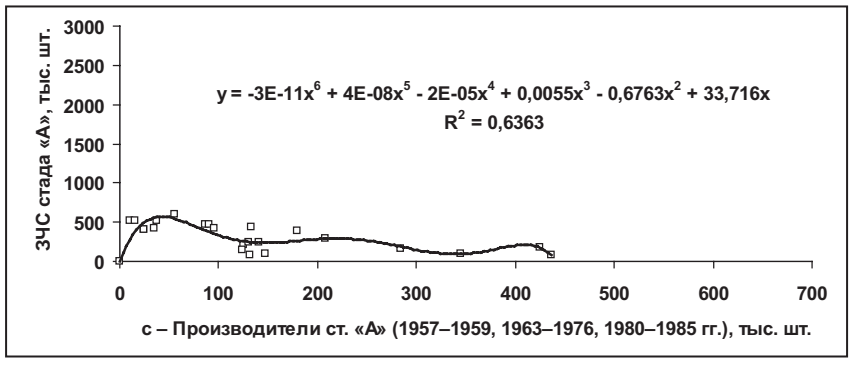
Характерно то, что и для поколений 1957–1988 гг., где мы располагаем более длительным рядом наблюдений, в случае низкого УВ на графике (рис. 233c) также прослеживается три варианта устойчивого равновесия (как и в случае с поколениями 1989–1996 гг. – рис. 232), но здесь нет таких значительных пределов численности производителей, как у поколений 1989–1996 гг. (рис. 233c).

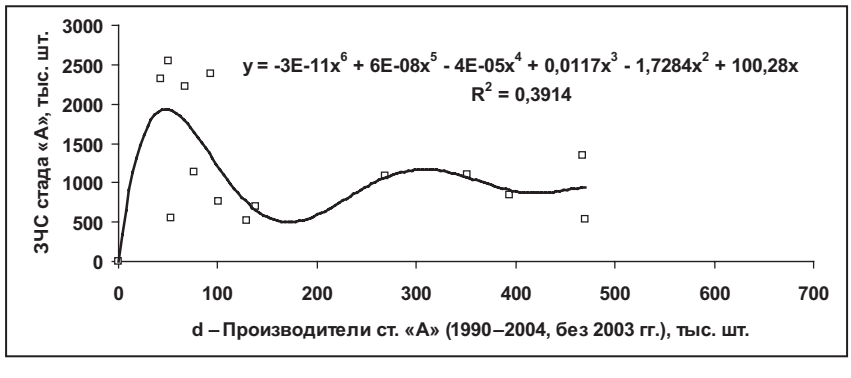
Рассматривая поколения 1989–2004 гг., на увеличение уровня воспроизводства которых значительное воздействие оказали условия нагула рыб в морской период жизни (рис. 233d – продолжение рис. 233), можно отметить группу точек (поколения 1998–2002 гг., основные возвраты в 2004–2008 гг.) с низкой ЗЧС, вернувшихся от нереста 50–150 тыс. шт. производителей. Причины этих низких возвратов пока не совсем ясны, но **именно они приходятся на годы, когда были отмечены скрытые уловы**, не показанные усть-камчатскими рыбаками, вынужденными скрывать часть уловов нерки из-за несовершенных законов о рыболовстве (Запорожец и др., 2007a-b). Без этих поколений связь проявляется более отчетливо (рис. 233e).

Из рис. 233d и 233e следует, что на нерестилища оз. Азабачье в современный период для достижения максимальной популяционной эффективности воспроизводства (П-оптимума) можно пропускать от 50 до 100 (в среднем – 75) тыс. шт. производителей. В период 1957–1988 гг. в случае высокого УВ (рис. 233b) П-оптимум составлял от 50 до 150 (в среднем – 100) тыс. шт.; в случае низкого УВ (рис. 233c) – от 40 до 60 (в среднем – 50) тыс. шт. производителей нерки. Эти выводы не отличаются от сделанных ранее (Бугаев, 2003a).









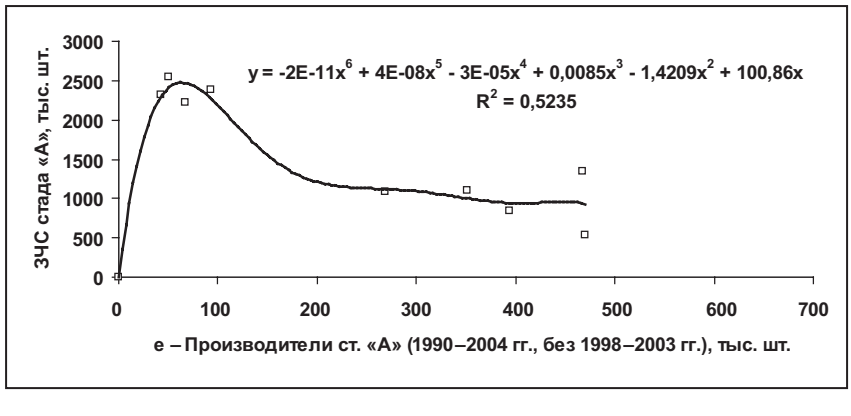


Рис. 233. *Численность поколений (расчетный возраст 2.3) нерки стада «А» в зависимости от численности производителей, пропущенных на нерестилища в бассейн оз. Азабачье в 1957–2004 гг. (материалы по ранней и поздней сезонным расам объединены), тыс. шт.:* ***a*** *– объединенные данные по поколениям 1957–2004 гг. (возвраты 1963–2010 гг.);* ***b*** *– поколения 1957–1988 гг., на которых сказался эффект фертилизации оз. Азабачье (1960–1962, 1977–1979 гг.), а также поколения с исключительно хорошими условиями нагула (1986–1988 гг.);* ***c*** *– поколения 1957–1988 гг., пресноводный период нагула которых пришелся на годы, когда эффекта фертилизации не наблюдалось и условия нагула молоди были ниже средних (1957–1959, 1963–1976, 1980–1985 гг.);* ***d*** *– поколения 1989–2004 гг., на увеличение уровня воспроизводства которых значительное воздействие оказали условия нагула рыб в морской период жизни;* ***e*** *– поколения 1989–2004 гг. (без поколений 1995, 1998–2002 гг.), на увеличение уровня воспроизводства которых значительное воздействие оказали условия нагула рыб в морской период жизни. В 2009 г. отсутствовал российский дрифтерный промысел, поэтому поколение 2003 г. исключили. В фрагментах* ***c-e*** *поколение 1995 г. (690 тыс. шт.) не рассматривали как очень сильно превышающее значение оптимальной численности производителей, если исходить из нерестовых площадей, которыми располагает нерка в бассейне оз. Азабачье (Остроумов, 1972)*

Во избежание риска превышения указанных верхних пределов оптимальной численности производителей на нерестилища оз. Азабачье на практике следует планировать пропускать не более среднего значения популяционного оптимума особей нерки. В современный период – это не более 100 тыс. шт.

К сказанному следует добавить, что Е. А. Шевляков (2001) оптимум производителей для нерки стада «А» считает равным 100 тыс. шт., что, в общем, сходится с нашими представлениями.

В предыдущий период (возвраты до 1984 г. включительно) в случае ожидаемого повышенного УВ на нерестилища следовало бы пропускать не более 100 тыс. шт., а в случае низкого УВ – не более 50 тыс. шт. производителей нерки, что и было рекомендовано ранее (Бугаев, 1995а).

Основным районом воспроизводства нерки в бассейне оз. Азабачье является р. Бушуева, в которую, по данным А. Г. Остроумова (персональное сообщение), в 1957–1976 гг. заходило на нерест в среднем 57,3 % ранней и 68,5 % поздней нерки. В 1995–2002 гг., по наблюдениям А. В. Маслова (персональное сообщение), в р. Бушуева заходило на нерест в среднем 81,9 % ранней и 65,8 % поздней нерки (Бугаев, 2003а). В 2003–2010 гг. доля ранней нерки в р. Бушуева составляла 78,3 %, поздней – 44,2 % (А. В. Маслов, персональное сообщение).

Как свидетельствуют приведенные материалы, в 1995–2002 и 2003–2010 гг. **произошло увеличение доли ранней нерки** р. Бушуева в воспроизводстве всей нерки оз. Азабачье по сравнению с периодом 1957–1976 гг., а **у поздней наблюдается некоторое падение** в доле воспроизводства, которое наиболее сильно проявилось в 2003–2010 гг.

К сожалению, восстановить роль р. Бушуева в воспроизводстве ранней и поздней рас нерки оз. Азабачье в 1977–1994 гг. уже точно нельзя (в связи со смертью носителя информации А. Г. Остроумова в 2000 г.).

По многолетним данным (Остроумов, 1972), численность ранней нерки в оз. Азабачье составляет порядка 70 %, поздней, соответственно, 30 %, т. е. ранняя форма значительно превышает позднюю. Данные А. Г. Остроумова (1972) и современные сведения (А. В. Маслов, устное сообщение) не опровергают этого вывода (рис. 234). Наблюдающиеся различия в доле (%) ранней нерки стада «А» у устья р. Камчатка (рис. 234-1) и на нерестилищах оз. Азабачье (рис. 234-2) объясняются неравномерным береговым и речным промыслом сезонных рас в отдельные годы.

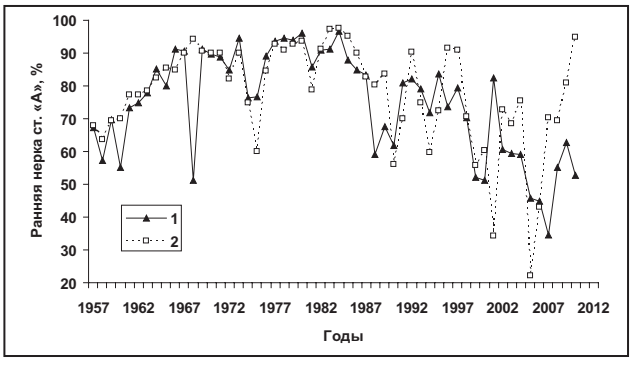


Рис. 234. *Встречаемость ранней нерки стада «**А**» (от общей численности ранней и поздней сезонных рас в 1957–2010 гг.: 1 – при подходе к устью р. Камчатка, 2 – на нерестилищах бассейна оз. Азабачье (по: Бугаев, 2003а, с дополнениями), %*

Анализ динамики численности ранней и поздней сезонных рас нерки оз. Азабачье (данные здесь не приводим) свидетельствует (Бугаев, 2003а), что несмотря на то, что пределы численности производителей-родителей и численности поколений ранней и поздней сезонных рас различны, в целом динамика их численности очень сходна. Это и не удивительно, т. к. молодь обеих сезонных рас нагуливается в одном и том же водоеме.

Строгой изоляции между сезонными расами нерки р. Камчатка (оз. Азабачье) не выявлено (Хрусталева, 2007), что предполагали и ранее (Бугаев, 1986а, 1995а). Уровень попарной межвыборочной дифференциации для сезонных рас нерки бассейна р. Камчатка оказался в 4 раза ниже наименьшего межпопуляционного значения. Различий по частотам генотипов между выборками смежных лет, поколениями и сезонными расами азиатской нерки также не выявлено (Хрусталева, 2007).

Полученные нами результаты, на первый взгляд, расходятся с имеющимися литературными данными (Шевляков, 2001; Паренский, Шевляков, 2001), которые свидетельствуют о различиях в динамике численности ранней и поздней сезонных рас нерки стада оз. Азабачье.

Результаты моделирования (определение возраста рыб по методике С. М. Коновалова, 1980) показали (Шевляков, 2001; Паренский, Шевляков, 2001), что имеющиеся различия могут быть объяснены существованием сильно выраженных плотностных ограничений при участии в нересте у нерки ранней («речной») популяции и отсутствие таковых при нересте нерки поздней («озерной») популяции. По сути эти специфические особенности являются следствием различий в нерестовом фонде, используемом рыбами конкретных популяций (Шевляков, 2001; Паренский, Шевляков, 2001).

Как пишут исследователи (Шевляков, 2001; Паренский, Шевляков, 2001), при моделировании динамики численности сезонных рас нерки оз. Азабачье использовали подконтрольные речные популяции ранней (составляющие порядка 15 % от общей численности ранней расы) и озерные популяции поздней нерки (составляющие порядка 30 % от общей численности поздней расы), т. к. стояла задача сравнить особенности динамики числен-

ности популяций речной и озерной форм. Как уже было сказано, предполагали, что эти особенности в динамике численности речной и озерной форм нерки являются следствием различий в нерестовом фонде, используемом рыбами конкретных популяций (Шевляков, 2001; Паренский, Шевляков, 2001).

Популяции нерки р. Бушуевой, которые определяют в целом динамику численности ранней и поздней сезонных рас нерки оз. Азабачье (Остроумов, 1976; А. В. Маслов, устное сообщение), вышеназванными авторами не исследовались вообще.

Таким образом, результаты нашей настоящей работы не сравнимы и поэтому не противоречат результатам, полученным другими исследователями (Шевляков, 2001; Паренский, Шевляков, 2001), в связи с тем, что они не изучали динамику численности «ядра популяции» нерки оз. Азабачье (р. Бушуева), а ставили перед собой другие задачи.

Как нам представляется, предположение (Шевляков, 2001; Паренский, Шевляков, 2001) о том, что на исследованных речных нерестилищах оз. Азабачье основные ограничения на количество нарождающихся личинок в ранней (речной) расе происходит на этапе нереста, а в поздней (озерной) популяции – во время инкубации, представляется весьма обоснованным и интересным и, безусловно, требует продолжения исследований в этом направлении.

Отсутствие строгой изоляции между сезонными расами у нерки оз. Азабачье (Хрусталева, 2007) и сходный характер динамики численности у ранней и поздней сезонных рас нерки стада «А» (Бугаев, 2003a) дает основания в дальнейшем, как и прежде (Бугаев, 1983, Бугаев, Остроумов, 1986; Bugaev, 1987b; Бугаев, 1995a, 2002a), на практике рассматривать динамику численности нерки оз. Азабачье без подразделения на сезонные расы.

Группировка «Е». Для нее так же, как и для других стад и группировок нерки 2-го порядка в бассейне р. Камчатка, характерны достаточно сильные флюктуации численности (Бугаев, 2004b, рис. 214), имеющие элементы определенной периодичности – как двухлетней, так и многолетней.

Предыдущие исследования показали (Бугаев, 1995a, 2003d, 2004b), что основными причинами большой вариации связи между численностью родителей и потомства группировки «Е» в поколениях 1957–2004 гг. следует считать следующие: некоторые различия в особенностях биологии молоди нерки группировки «Е» из разных районов (притоков) бассейна р. Камчатка (Бугаев, 1995a, 2003d, 2004b); влияние температурных условий года в период нереста (Bugaev, 1987b; Бугаев, 1983, 1995a, 2003c. 2004b); изменение динамики численности нерки р. Камчатка в связи с изменениями таковой доминантных поколений горбуши на Камчатке (Бугаев, Дубынин, 2002); влияние фертилизации (удобрения) бассейна р. Камчатка вулканическим пеплом вулканов Ключевской группы (Бугаев, 1995a); превышение оптимальной численности и переполнение нерестилищ в бассейне оз. Азабачье (Бугаев, 1995a); лохар (грязевой поток с продуктами извержения), который в период извержения влк Безымянный в 1956 г. на многие годы практически вывел из строя нерестилища всех видов лососей, в том числе и нерки, в бассейне р. Большая Хапица (Остроумов, 1984; Бугаев, 2004b).

На рис. 235 представлена динамика численности поколений группировки «Е» 1957–2005 гг. (возвраты 1962–2010 гг.) (фрагмент – a), а также по отдельным периодам высокого (рис. 235b), низкого (рис. 235c) и очень низкого (рис. 235d) уровней воспроизводства (УВ). Высокий УВ приходится на поколения 1957–1960, 1966, 1968, 1976–1979 гг. (возвраты 1962–1965, 1971, 1973, 1981–1984 гг.), низкий – на 1961–1963, 1967, 1969–1971 гг. (возвраты 1966–1968, 1972, 1974–1976), а очень низкий – на 1980–1987 (возвраты 1985–1992 гг.) (Бугаев, 2004b).

Но начиная с поколений 1988 г. (возврат 1993 г.), уровень воспроизводства группировки «Е» возрос (Бугаев, 2004b; рис. 235e). Рассматривая поколения 1988–2005 гг., на увеличение уровня воспроизводства которых значительное воздействие оказали условия нагула рыб в морской период жизни (рис. 235e), можно отметить группу точек (поколения 1996–2000 гг., основные возвраты в 2001–2005 гг.) с низкой численностью, вернувшихся от нереста 200–300 тыс. шт. производителей. Причины этих низких возвратов пока не совсем ясны, но **именно они частично приходятся на годы, когда были отмечены скрытые уловы**, не показанные усть-камчатскими рыбаками, вынужденными скрывать часть уловов нерки из-за несовершенных законов о рыболовстве (Запорожец и др., 2007a-b). Без этих поколений, как и в случае со стадом «А» (рис. 233e), связь проявляется более отчетливо (рис. 235f).

Известно (Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 1999, 2000), что с улучшением кормовых условий в оз. Азабачье улучшается рост молоди нерки не только стада «А», но и группировки «Е», что в дальнейшем положительно влияет на их выживаемость в море. Это как раз и объясняет то, что поколения группировки «Е», характеризующиеся повышенным УВ, были обычно (кроме поколений 1966 и 1968 гг.) связаны со случаями фертилизации вулканическим пеплом бассейна оз. Азабачье во время извержений влк Безымянный в 1956 г. (поколения 1957–1960 гг.) и влк Толбачик в 1975 г. (поколения 1976–1979 гг.), а также поколениями 1972–1975 гг., нагуливавшимися в оз. Азабачье в период исключительно низкой численности производителей нерки стада «А» (Бугаев, 1995a). Все эти поколения нерки группировки «Е» объединяет то, что в оз. Азабачье в период их нагула наблюдались, вероятно, исключительно хорошие кормовые условия для нагуливающейся молоди.

Поколения (1961–1965, 1967, 1969–1971 гг.), характеризующиеся пониженным УВ, прежде всего связаны со случаями плохой кормовой обеспеченности молоди нерки в озере после превышения оптимальной численности производителей в оз. Азабачье, а также дополнительным воздействием некоторых условий, отрицательно влияющих на численность нерки группировки «Е» (например, высокие температуры воздуха в июне-августе в год нереста – Бугаев, 1983, 1995a, 2003c-d).

Среди всех поколений, представленных на рис. 235, особо выделен ряд случаев 1980–1987 гг., отличающихся исключительно низкими УВ (рис. 235, фрагмент – d). На то, что поколения 1980–1986 гг. имеют очень низкий УВ по сравнению с предыдущим периодом 1957–1979 гг. уже давно обратили внимание (Бугаев, 1995a). Но гипотеза, объясняющая эту ситуацию, к моменту публикации результатов исследований еще не была полностью сформирована.

Ранее предполагали, что причина наблюдавшегося понижения эффективности воспроизводства группировки «E» заключается прежде всего в конкурентных взаимоотношениях рыб этой группировки с особями нерки стада «A», а также в изменении видового состава рыб, нагуливавшихся в бассейне оз. Азабачье, где вместо нерки стала преобладать жилая форма трехиглой колюшки, являющаяся сильным пищевым конкурентом для молоди нерки (Бугаев, 1995a).

В последнее время сделано предположение (Бугаев, 2003d), что низкий УВ нерки группировки «E» в 1980–1987 гг. прежде всего связан с очень высокой численностью проходной формы трехиглой колюшки (trachurus), наблюдавшейся в бассейне р. Камчатка в середине 1970 – конце 1980-х гг., поднимающейся вверх по бассейну реки до 500 км (Бугаев, 1992b, 1995a).

И, наконец, все поколения 1988–1997 гг. у группировки «E» имеют высокий УВ (рис. 235, фрагменты – e-f). Это поколения группировки «E», на увеличение УВ которых повлияло улучшение условий нагула в море в связи с изменениями динамики численности горбуши Западной Камчатки, начиная с 1985 г. и по настоящее время (Бугаев, Дубынин, 2002).

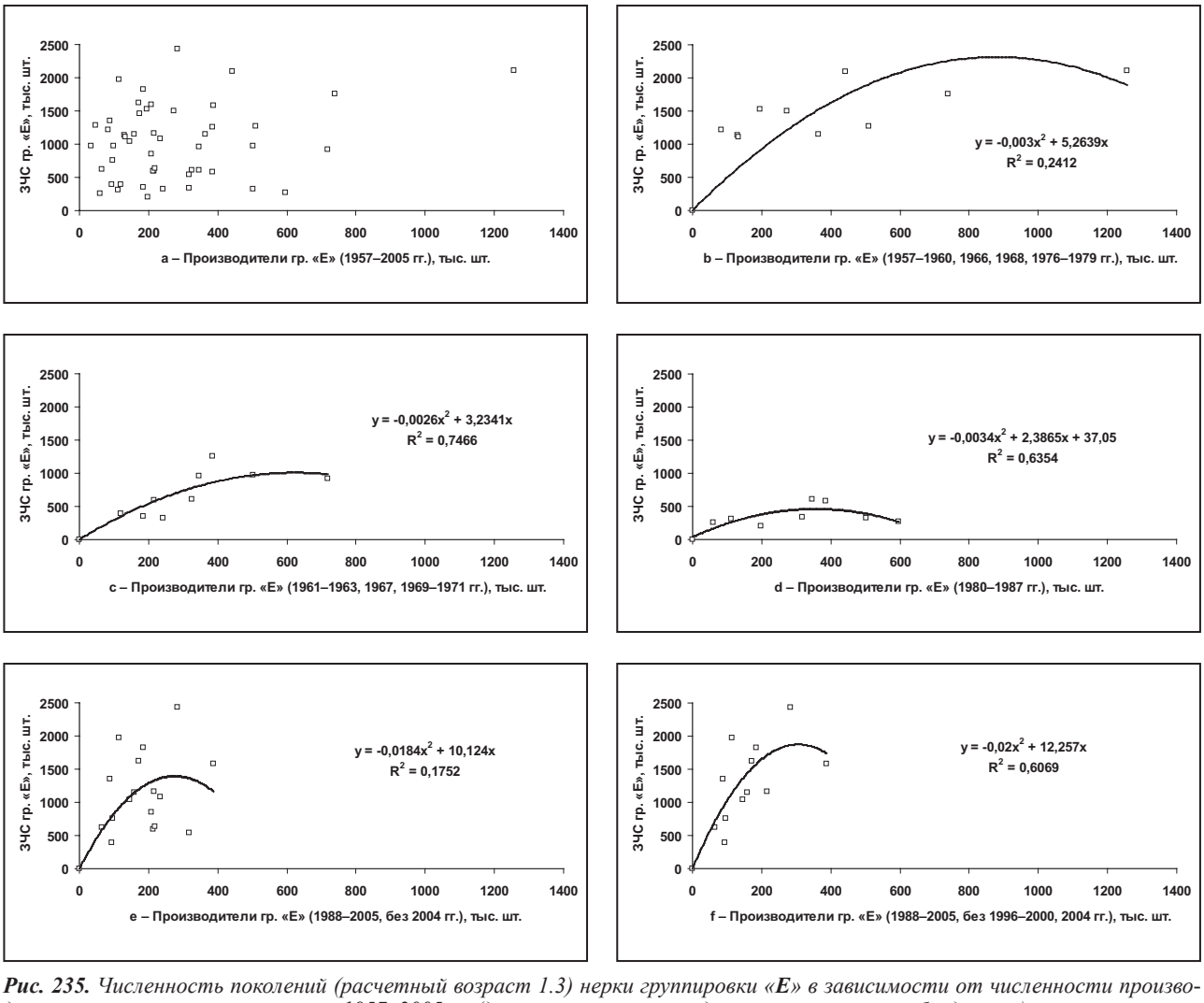


Рис. 235. *Численность поколений (расчетный возраст 1.3) нерки группировки «**E**» в зависимости от численности производителей, пропущенных на нерест в 1957–2005 гг. (данные по ранней и поздней сезонным расам объединены), тыс. шт.: **a** – поколения 1957–2005 гг. (возвраты 1962–2010 гг.); **b** – поколения 1957–1979 гг. с высоким уровнем воспроизводства (1957–1960, 1966, 1968, 1976–1979 гг.); **c** – поколения 1957–1979 гг. с низким уровнем воспроизводства (1961–1963, 1967, 1969–1971 гг); **d** – поколения 1980–1987 гг. со стабильным, очень низким уровнем воспроизводства; **e** – поколения 1988–2005 гг. (без 2004 г.), на увеличение уровня воспроизводства которых решающее воздействие оказали условия нагула рыб в морской период жизни; **f** – поколения 1988–2005 гг. (без 1996–2000, 2004 гг.), на увеличение уровня воспроизводства которых решающее воздействие оказали условия нагула рыб в морской период жизни. В 2009 г. отсутствовал российский дрифтерный промысел, поэтому поколение 2004 г. исключили*

Имеющиеся литературные данные свидетельствуют (Бугаев, 1983, 1995a), что в холодные годы нереста (средняя температура воздуха в июне-августе в пос. Усть-Камчатск меньше или равна 10,1 °С) эффективность воспроизводства нерки группировки «Е» выше, чем в теплые (t > 10,1 °С), что подтверждают и данные рис. 231. Влияние температурных условий года нереста на воспроизводство нерки поколений 1988–2005 гг. (рис. 235, фрагменты – e-f) мы пока не приводим, т. к. ряд наблюдений слишком короток (кроме того, возникают вопросы и со скрытыми уловами).

Для выявления некоторых специфических особенностей динамики численности нерки группировки «Е» выполнили дополнительные исследования, подразделив эту группировку на три субгруппировки (рис. 236): «Е-1» – от р. Быстрая-Козыревка до р. Еловка (включительно), расположенных выше озер Камаковской низменности; «Е-2» – реки Большая и Малая Хапица, впадающие в р. Камчатка в нижней части границы озер Камаковской низменности (р. Б. Хапица) или ниже этих озер (р. Старая Хапица – один из рукавов р. Б. Хапица и р. М. Хапица); «Е-3» – р. Радуга, устье которой расположено очень близко от устья протоки Азабачья (на другой стороне р. Камчатка), соединяющей оз. Азабачье с р. Камчатка. Мы полагали, что удаленность от протоки Азабачья может специфически отражается на особенностях динамики численности особей группировок «Е-1», «Е-2» и «Е-3».

На рис. 236 представлена сравнительная относительная динамика численности особей всех выделяемых группировок в 1957–2010 гг. на нерестилищах. Обращает на себя внимание, что в середине 1980 – конце 1990-х гг. неоднократно заметно снижалась доля рыб группировки «Е-1» и увеличилась группировки «Е-2». Нерка группировки «Е-3» за период исследований также в отдельные годы увеличивала свою численность (рис. 236).

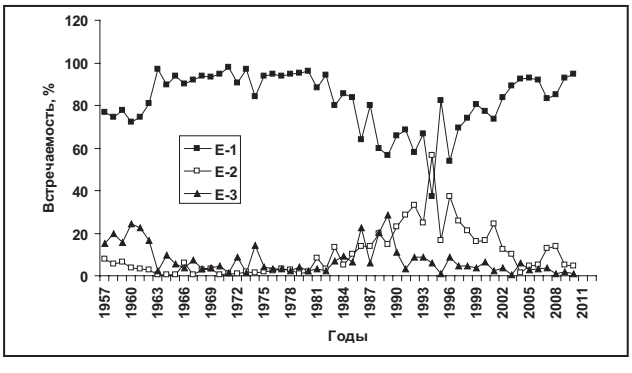


Рис. 236. *Соотношение численности отнерестившихся производителей нерки группировок «**Е-1**», «**Е-2**» и «**Е-3**» в бассейне р. Камчатка в 1957–2010 гг. (по: Бугаев, 2004b, с дополнениями), %*

Причину наблюдающихся различий на нерестилищах (рис. 236) автор видит в присущих им особенностях межгодовой динамики численности выделяемых группировок «Е-1», «Е-2» и «Е-3» (графики приведены в оригинале работы – Бугаев, 2004b).

Во время извержения влк Безымянный по бассейну р. Большая Хапица в 1956 г. прошел сель (лохар), на многие годы уничтоживший практически все нерестилища лососей в бассейне этой реки (Остроумов, 1984; А. Г. Остроумов, персональное сообщение), составляющей основу группировки «Е-2». Длительный период времени многие нерестилища здесь практически не функционировали, но затем они начали промываться. И надо полагать, что в начале-середине 1980-х гг. нерестилища в известной мере восстановились (А. Г. Остроумов, персональное сообщение), о чем свидетельствуют и данные рис. 236.

Как уже указывали выше, имеется предположение (Бугаев, 2004b), что, прежде всего, именно высокая численность проходной морфы трехиглой колюшки trachurus, наблюдавшаяся в бассейне р. Камчатка в середине 1970 – конце 1980-х гг., за счет пищевой конкуренции и прямого выедания мигрирующих в оз. Азабачье сеголетков нерки отрицательно повлияла на численность ряда поколений рыб группировки «Е» (особенно 1980–1987 гг.).

Высокая численность trachurus в бассейне р. Камчатка наблюдалась в 1976–1993 гг., но при этом ее наиболее высокая численность, вероятнее всего, пришлась на 1977–1984 гг. (Бугаев, 2004b).

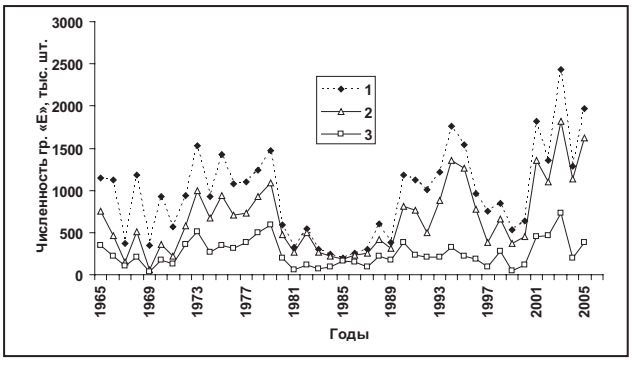


Рис. 237. *Численность поколений нерки группировки «**Е**» 1965–2005 гг.: 1 – в море до начала дрифтерного промысла, 2 – при подходе к устью р. Камчатка, 3 – на нерестилищах в зоне воспроизводства группировки «**Е**». Для наглядности значения численности смещены на 6 лет назад (например, на рисунке 1997 г. – это возврат 2002 г.) (по: Бугаев, 2004b; с дополнениями), тыс. шт.*

Как видно из рис. 237, период аномально низкой численности поколений нерки группировки «Е» в известной мере совпадает с очень высокой численностью trachurus в бассейне р. Камчатка, наблюдавшейся в 1976–1993 гг. Если считать, что увеличение численности trachurus произошло в 1976–1977 гг., то, судя по рис. 237, ее отрицательное воздействие на снижение численности поколений нерки группировки «Е» сказалось не сразу, а только спустя несколько лет (Бугаев, 2004b).

Группировка «С». Для нее, так же, как и для других стад и группировок нерки 2-го порядка в бассейне р. Камчатка, характерны достаточно сильные флюктуации численности (рис. 215).

Особо стоит обратить внимание, что уровни динамики численности нерки группировки «С», скатывающейся в море сеголетками, практически не изменяется от численности производителей на нерестилищах, но очень значительно зависят от температурных условий, складывающихся в период массового ската сеголетков нерки, в Камчатском заливе (Бугаев, Дубынин, 2002),

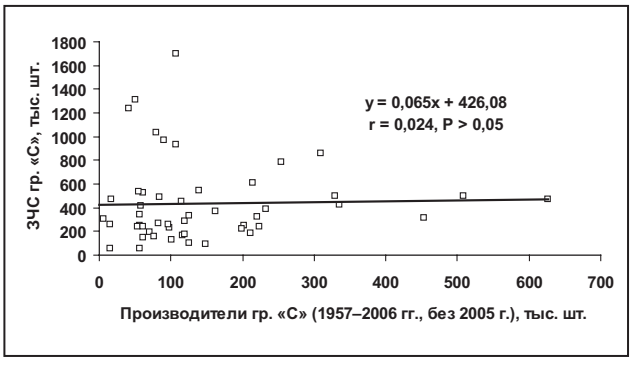


Рис. 238. *Численность поколений (расчетный возраст 0.3) нерки группировки «**С**» в зависимости от численности производителей, пропущенных на нерест в 1957–2006 гг. (без 2005 г.) (данные по ранней и поздней сезонным расам объединены) (по: Бугаев, Дубынин, 2002, с дополнениями). В 2009 г. отсутствовал российский дрифтерный промысел, поэтому поколение 2005 г. исключили), тыс. шт.*

Как видно из рис. 238, на поколениях 1957–2006 гг. линия тренда имеет слабую положительную направленность (в пределах 6–626 тыс. шт. производителей), что свидетельствует об отсутствии влияния количества производителей на численность поколений ($r = 0,024$, $P > 0,05$, $n = 49$). С учетом значительного браконьерства в зоне воспроизводства группировки «С» (Запорожец и др., 2007a-b) для гарантированного воспроизводства в качестве «оптимума» (рационального пропуска) было предложено (Бугаев, Дубынин, 2002) пропускать в этом район 100 тыс. шт. производителей.

Как свидетельствуют факты (рис. 239), температурные условия, складывающиеся в эстуарии р. Камчатка и водах Камчатского залива, в период массового ската сеголетков нерки группировки «С» находятся в прямой положительной связи с численностью последующих возвратов половозрелых рыб ($r = 0,893$, $P < 0,01$, $n = 8$). К сожалению, в 2001 г. Камчатская ГМС в пос. Усть-Камчатск перестала собирать данные по температурам воды в Камчатском заливе.

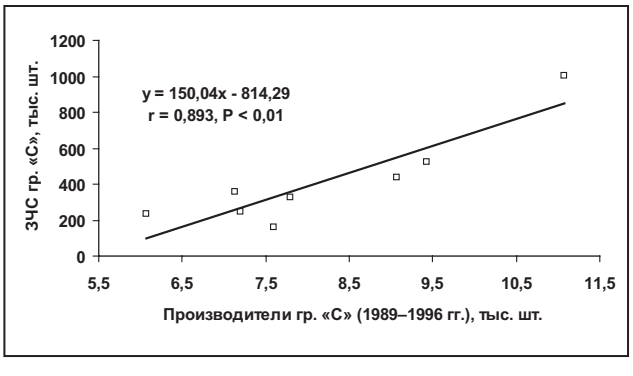
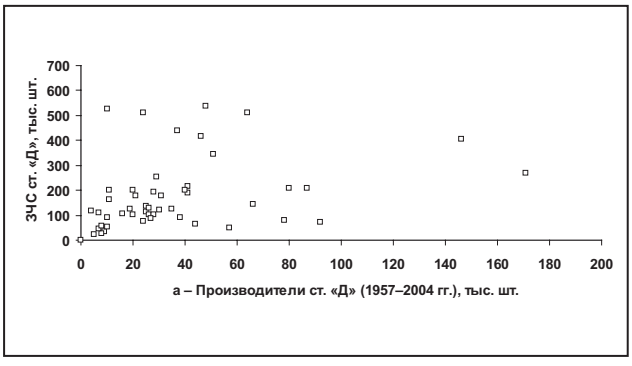


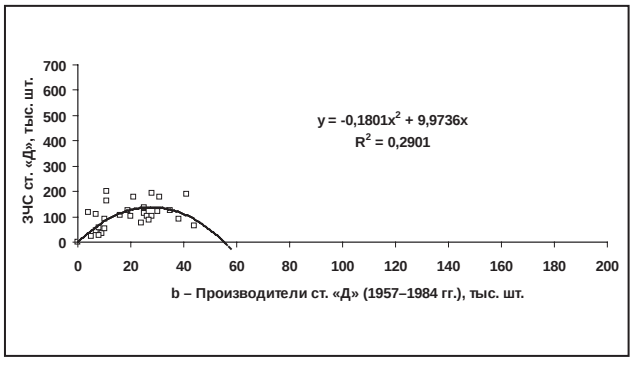
Рис. 239. *Численность поколений (расчетный возраст 0.3) нерки группировки «**С**» в зависимости от температуры воды в период массового ската сеголетков (11–25 июня) в эстуарной зоне р. Камчатка в 1990–1997 гг. (поколения 1989–1996 гг.)(по: Бугаев, Дубынин, 2002), тыс. шт.*

Поэтому значительный пропуск ранней нерки на территорию воспроизводства группировки «С» – Мильковский район (рис. 66) и строительство рыбоводных заводов в бассейне р. Камчатка, продуцирующих сеголетков группировки «С», в настоящее время не оправдано.

Но ситуация может в корне измениться, если произойдет достаточное потепление климата, что уже последовательно происходит на планете (Climate variability, 2006; Suplee, 1998; Кокорин и др., 2004; Грицевич и др., 2007; и др.), и с какого-то определенного периода (по нашему прогнозу – с 2030–2040 гг.) численность нерки группировки «С» резко возрастет. В результате общая численность нерки р. Камчатка значительно увеличится, по сравнению с современным уровнем ее воспроизводства.

Стадо «Д». Анализ связи «родители–потомство» (рис. 240) для нерки стада «Д» (рис. 216), рассмотренной на поколениях 1957–1996 гг. (с использованием расчетного возраста 2.3), показал (Бугаев, 2003b), что в родительских поколениях 1987–1995 (нечетных) гг. и 1988–1996 (четных) гг. численность дочерних годовых классов в нечетные годы выше, чем в четные. В родительских поколениях 1957–1986 гг. значительных различий в поколениях линий четных и нечетных лет не обнаружено (Бугаев, 2003b).





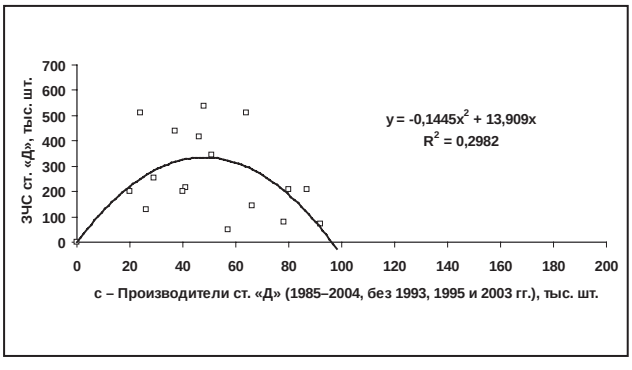


Рис. 240. *Численность поколений (расчетный возраст 2.3) нерки стада «Д» в зависимости от численности производителей, пропущенных на нерест в 1957–2004 гг. (данные по ранней и поздней сезонным расам объединены:* ***a*** *– поколения 1957–2004 гг.;* ***b*** *– поколения 1957–1984 гг.;* ***c*** *– поколения 1985–2004 гг. (без 1993, 1995 и 2003 гг.). В фрагмент* ***c*** *поколения 1993 и 1995 гг. не включили, т. к. численность производителей в эти годы по всем параметрам значительно превышала оптимальное заполнение нерестилищ (см. фрагмент* ***a****). В 2009 г. отсутствовал российский дрифтерный промысел, поэтому поколение 2003 г. исключили; тыс. шт.*

Ранее на поколениях 1957–1986 гг. у нерки стада «Д» популяционный оптимум (П-оптимум) производителей был определен в размере 20–30 тыс. шт. (Бугаев, 1995a; Бугаев, Остроумов, 1993; Бугаев, 2003b).

С накоплением данных по стаду «Д» от возвратов от нереста более 50 тыс. шт., что ранее наблюдали всего один раз (Бугаев, 1995a), на основании материалов рис. 240 мы предлагаем несколько видоизмененную схему «родители–потомство», чем описали ранее (Бугаев, 2003b).

Как видно из рис. 240 (фрагмент – b), у поколений 1957–1984 гг. наибольшие возвраты поколений наблюдаются при 20–30 (в среднем – 25) тыс. шт. производителей, что полностью согласуется с предыдущими выводами (Бугаев, 1995a; Бугаев, Остроумов, 1993; Бугаев, 2003b), а у поколений 1985–2004 гг. – от 40–60 (в среднем – 50) тыс. шт. (фрагмент – c). Поколения 1985–2004 гг. имеют более высокий уровень воспроизводства по сравнению с таковым генераций 1957–1984 гг. Не исключено, что с накоплением возвратов от нереста нерки в бассейне оз. Двухюрточное от численности более 100–170 тыс. шт. выводы могут быть еще раз откорректированы.

Группировка «В». В связи с относительно низкой численностью нерки группировки «В» (рис. 217) для нее провели современный анализ связи «родители–потомство» совсем недавно (рис. 241). В зависимости от динамики численности доминантных поколений горбуши на Камчатке динамику численности нерки группировки «В» (с использованием расчетного возраста 1.3) рассмотрели по двум группам поколений: 1957–1984 и 1985–1999 гг. (Бугаев и др., 2007a). В настоящей работе мы только продлили ряд наблюдений до 2005 г. включительно (массовый возврат в 2010 г.).

Отсутствие высокой численности производителей нерки многие годы в районе воспроизводства группировки «В» (рис. 241) не дает пока оснований сделать равноценные выводы по обоим рассматриваемым периодам. Как представлялось ранее (Bugaev, 1987b) и представляется сейчас (Бугаев и др., 2007a), для поколений 1957–1984 гг. оптимальная численность составляет порядка 200–250 тыс. шт. производителей нерки группировки «В», а 1985–1999 гг. – 50 тыс. шт. Последние данные рис. 241 (фрагменты – b, c) не меняют предыдущих выводов.

На современном этапе знаний можно только предполагать, что популяционные оптимумы (П-оптимумы) для группировки «В» в разные периоды ее воспроизводства могут быть различны, но до появления новых поколений с заполнением нерестилищ производителями в количестве 200–300 тыс. шт. этот вопрос будет оставаться открытым.

К сожалению, рамки настоящей работы не позволяют подробно рассмотреть динамику численности локальных стад и группировок нерки 2-го порядка бассейна р. Камчатка. Поэтому при изложении ситуации мы, в основном, ограничились краткими выводами со ссылками на имеющуюся опубликованную литературу по данному вопросу.

В табл. 22–29 (приложение) показана встречаемость в уловах морских ставных неводов особей локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 2003–2010 гг., а в табл. 30–37 (приложение) – примеры расчета их вылова в 2003–2010 гг. для целей прогнозирования и оценки численности подходов к р. Камчатка и оценка зрелой части стада (ЗЧС) в море.

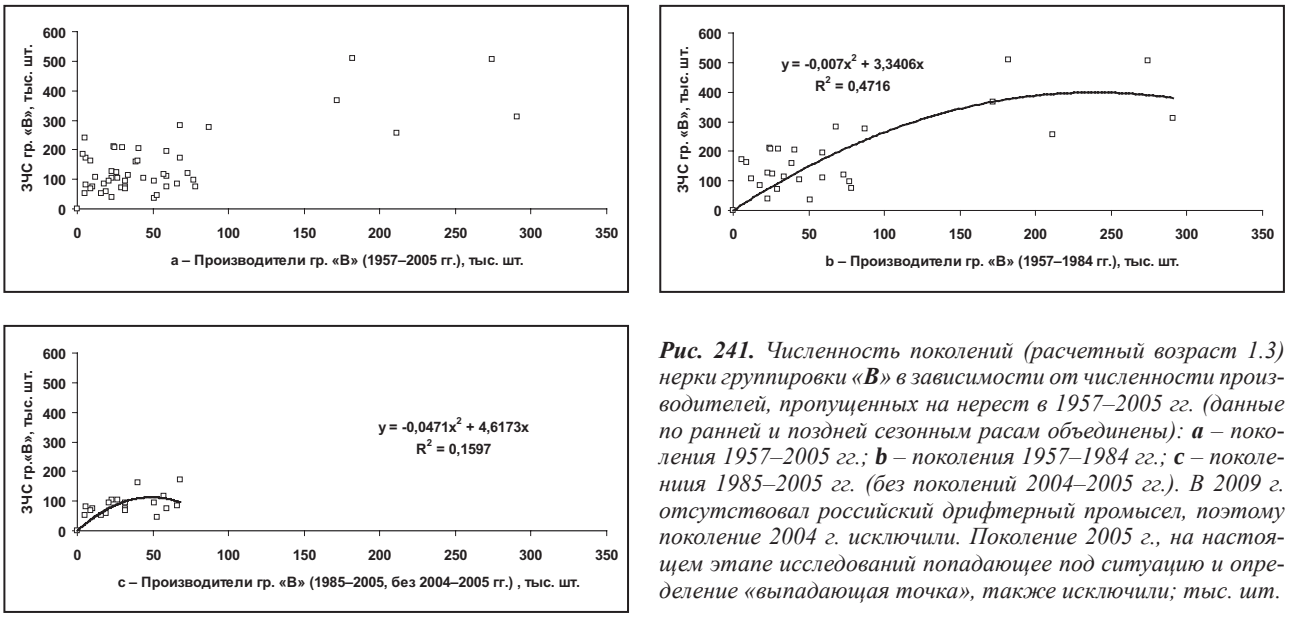


Рис. 241. *Численность поколений (расчетный возраст 1.3) нерки группировки «**B**» в зависимости от численности производителей, пропущенных на нерест в 1957–2005 гг. (данные по ранней и поздней сезонным расам объединены): **a** – поколения 1957–2005 гг.; **b** – поколения 1957–1984 гг.; **c** – поколения 1985–2005 гг. (без поколений 2004–2005 гг.). В 2009 г. отсутствовал российский дрифтерный промысел, поэтому поколение 2004 г. исключили. Поколение 2005 г., на настоящем этапе исследований попадающее под ситуацию и определение «выпадающая точка», также исключили; тыс. шт.*

9.2.2.3. Популяционные и рациональные оптимумы заполнения нерестилищ нерки р. Камчатка

Напомним, что в настоящем исследовании (см. гл. 2 «Материалы и методы исследований») автор вводит новые термины и предлагает разделять «оптимумы» на две категории: 1 – «популяционный оптимум» (П-оптимум), выделяемый в каждой популяции различных видов лососей и соответствующий точке устойчивого равновесного максимума; 2 – «рациональный оптимум» (Р-оптимум), показатель, необходимый рациональному рыболовству.

Р-оптимум – это тот оптимум, при котором достигается максимум прибавочного воспроизводства, т. е. оно соответствует тому понятию, которое предложил В. Риккер (Ricker, 1954). Данный показатель всегда меньше П-оптимума, и на графике он всегда располагается на 10–50 (обычно 30–40) % левее точки популяционного оптимума.

Как было определено ранее, в зависимости от ситуации конкретного года суммарный П-оптимум для нерки р. Камчатка равняется от 530 до 580–650 тыс. шт. Возрастание пределов П-оптимума для всей нерки р. Камчатка связано с увеличением в последних поколениях величин П-оптимумов для нерки стада «А» и стада «Д» (Бугаев, 2002b; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2003a).

На основании проведенного в настоящей работе анализа имеющихся связей «родители–потомство» у локальных стад и группировок нерки 2-го порядка установлено, что на нерестилища стада «А» в случае низких уровней воспроизводства П-оптимум составляет 50 тыс. шт., а высоких – до 100 тыс. шт. производителей нерки; группировки «Е» – во всех случаях 300 тыс. шт. (возможны уточнения после получения новых материалов по очень высоким заполнениям нерестилищ); группировки «С» – во всех случаях 100 тыс. шт.; группировки «В» – в современных условиях 50 тыс. шт. (в дальнейшем возможны уточнения после получения новых материалов по очень высоким заполнениям нерестилищ); стада «Д» – в годы низких уровней воспроизводства 20–30 тыс. шт., в современных условиях в годы высоких уровней воспроизводства 40–60 (в среднем – 50) тыс. шт. (в дальнейшем возможны уточнения после получения новых материалов по очень высоким заполнениям нерестилищ).

Таким образом, в современных условиях для П-оптимума нерки бассейна р. Камчатка требуется порядка 600 тыс. шт. производителей (550 тыс. шт. – если в оз. Азабачье пропускать 50 тыс. шт. рыб). Сделанная оценка близка к предыдущим расчетам (Бугаев, 2002b; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2003a).

На практике такой П-оптимум, адекватный для всех стад и группировок, на нерестилищах обеспечить ежегодно невозможно. Из-за низкой численности нерку стада «Н» не учитываем.

Наиболее многочисленными в бассейне р. Камчатка является нерка стада «А» и группировок «Е» и «С», в сумме, по многолетним данным, составляющих около 85 % от нерки всей системы р. Камчатка (Бугаев, 1983, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002).

Численность поколений группировки «С» практически не зависит от численности отнерестившихся производителей-родителей (табл. 105; Бугаев, Дубынин, 2002). Принимая во внимание высокую эффективность воспроизводства нерки стада «А», особенно при численности производителей, равной 50–100 тыс. шт., можно сделать вывод, что **правильнее всего при воспроизводстве нерки р. Камчатка обеспечивать нижнюю границу П-оптимума стада «А» (50–100 тыс. шт.) и нижнюю границу группировки «Е» (200–300 тыс. шт.) (табл. 105), т. е., соответственно, 50 и 200 тыс. шт. Практически, такие пропуски в этом случае, в известной мере, будет приближаться в рациональному оптимуму (Р-оптимуму), рекомендуемому законами рационального рыболовства** (Ricker, 1954; Ройс, 1975; Рикер, 1979; Островский, 2007; и др.).

Заполнение нерестилищ производителями нерки группировки «С» в среднем в 1981–1990 гг. составило **139 (58–233)** тыс. шт., в 1991–2000 гг.– **104 (57–202)** тыс. шт., в 2001–2010 – **50,9 (6–155)** тыс. шт.;

группировки «Е» в 1981–1990 гг. – **249 (60–596)** тыс. шт., в 1991–2000 гг. – **221 (96–388)** тыс. шт.; 2001–2010 гг. – **295,4 (47–725)** тыс. шт.;

стада «А» в 1981–1990 гг. – **186 (46–436)** тыс. шт., в 1991–2000 гг. – 305 **(53–690)** тыс. шт., 2001–2010 гг. – **91,4 (32–197)** тыс. шт.

Проведенное сравнение показывает, что в целом в 1981–2010 гг. заполнение нерестилищ производителями нерки группировок «С» и «Е» в среднем было удовлетворительным и довольно близким к П-оптимуму, и вряд ли сложившаяся ситуация может вызывать тревогу.

Таблица 105. *Суммарная численность поколений нерки р. Камчатка стада «А» и группировок «Е» и «С» при различной численности родителей (по: Бугаев, 2003а), тыс. шт.*

Численность родителей	Численность поколений			Суммарная численность
	стада «А»	группировки «Е»	группировки «С»	
600	200	171	245	616
500	367	577	260	1204
400	912	914	275	2101
300	1458	1102	290	2850
200	2003	1065	305	3373
100	2549	723	319	3591
50	2822	414	327	3563

Что касается нерки стада «А», то в 1981–1990 гг. превышение П-оптимума нерки в бассейне оз. Азабачье в среднем составило 3,7 (максимальное – 8,7) раза, в 1991–2000 гг. – 6,1 (максимальное – 13,8) раза, в 2001–2010 гг. – 1,8 (максимальное – 3,9). Важно подчеркнуть, что в данном случае речь не идет только о буквальном переполнении нерестилищ в бассейне озера, а прежде всего о превышении П-оптимума производителей, т. к. их многочисленному потомству в период нагула в озере не хватает корма.

Гарантированно решить проблему регуляции численности нерки стада «А» можно путем проведения в некоторые годы для особей этого стада специализированного промысла нерки в протоке, вытекающей из озера, и лова на акватории озера у устьев ручьев и рек, впадающих в озеро (Бугаев, 1995а, 2000, 2001а, 2010а; и др.).

Но из-за несовершенства существующей законодательной базы об особо охраняемых территориях, проведение и развитие специализированного лова нерки в бассейне оз. Азабачье будет возможно только в случае наличия консенсуса между учеными разных институтов, экологами, природоохранными структурами, рыбаками и главами административных образований. Как показала практика (Бугаев, 1995а, 2000, 2001а), до сих пор необходимого взаимопонимания и согласия между вышеперечисленными структурами нет, и в ближайшие годы оно вряд ли наступит.

Исходя из практической ситуации, складывающейся со специализированным ловом нерки в протоке и на акватории оз. Азабачье (Бугаев, 2000, 2001а), автор данной работы уже многие годы рекомендует стратегию перелова всего стада нерки р. Камчатка (Бугаев, 1995а, 2002b; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2003а; 2007а, 2010а; Антонов и др., 2007а; и др.), что в большинстве случаев переводит ситуацию с заполнением нерестилищ с П-оптимума на Р-оптимум.

С 2005 г. рекомендации автора стали поддерживать специалисты ВНИРО и КамчатНИРО. Эти рекомендации полностью согласуются со стратегией рационального использования запасов рыб со сложной структурой популяций, когда регулируется вылов наиболее многочисленных компонентов в связи с возможностью превышения их рациональных оптимумов (Р-оптимумов) при стабильном воспроизводстве высокой численности (Burgner et. al., 1969; Мина, 1986).

В современной структуре промысла, сложившейся в 1990-х гг., пропуск половозрелой нерки в бассейн р. Камчатка и оз. Азабачье очень хорошо коррелируют между собой (рис. 124). Последнее позволяет, ориентировочно, по ожидаемому пропуску в бассейн р. Камчатка прогнозировать ожидаемую численность рыб на нерестилищах оз. Азабачье и наоборот.

Но применение стратегии перелова традиционным промыслом всего стада нерки р. Камчатка даст ощутимый эффект только в те годы, когда численность нерки стада «А» сравнительно невысока и в уловах нерки р. Камчатка составляет менее 35–40 %. Перелов необходимо осуществлять до такой степени, пока ожидаемая численность производителей в бассейне озера не будет близкой к Р-оптимуму, что, в среднем, на 30 % меньше П-оптимума – 50–100 тыс. шт.

Это вполне приемлемо для полноценного воспроизводства нерки р. Камчатка. В такие годы пропуск производителей нерки в бассейн р. Камчатка может составить 300–400 тыс. шт., что несколько ниже П-оптимума (530–650 тыс. шт.), но ближе к Р-оптимуму, являющемуся основным критерием рационального рыболовства (Ricker, 1954; Ройс, 1975; Рикер, 1979; Островский, 2007; и др.). Автор **намеренно не проводит четкой границы между П- и Р-оптимумами в практических рекомендациях по заполнению нерестилищ нерки р. Камчат-**

ки, т. к. многолетняя практика показала (Бугаев, 1995а, Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007а; и др.), что **ежегодное постоянное адекватное заполнение нерестилищ всех стад и группировок нерки 2-го порядка р. Камчатка просто невозможно**.

Заполнение нерестилищ нерки р. Камчатка (и других видов тихоокеанских лососей) производится по остаточному приципу в отличие от нерки р. Озерная, где наличие рыбоучетного заграждения позволяет эффективно регулировать промысел и осуществлять заполнение нерестилищ по достаточному принципу*.

В годы, когда численность нерки стада «А» достаточно высока и в уловах составляет более 40 %, то вышеназванный подход общего перелова в этой ситуации в итоге не дает достаточно удовлетворительных результатов. Здесь, дополнительно к общему перелову стада традиционным промыслом, обязательно необходим еще и специализированный лов азабачинской нерки в протоке и на акватории оз. Азабачье (Бугаев, 2003а).

На рис. 222 показано соотношение «пропуск на нерест – численность поколений» для нерки р. Камчатка поколений 1957–2002 гг., из которых видно, что **наиболее высокие возвраты** особей наблюдались при пропуске родителей в бассейн реки в пределах 350–2000 тыс. шт.

Факты свидетельствуют (рис. 222), что даже от пропуска родителей всей нерки р. Камчатка в 1974 г., равного 130 тыс. шт. (абсолютный минимум за 1957–2010 гг.), численность поколений нерки оказалась достаточно высока и по уточненным данным составила 1964 тыс. шт. половозрелых особей нерки (численность производителей-родителей, пропущенных в оз. Азабачье в 1974 г., была всего 10 тыс. шт.).

Существует и более свежий пример (на рис. 222 его нет), когда от пропуска в бассейн р. Камчатка в 2004 г. 138 тыс. шт. производителей нерки численность поколения составила без учета скрытых уловов более 4588 тыс. шт. (при этом в бассейн оз. Азабачье в 2004 г. пропустили 43 тыс. шт. производителей).

Ранее (Бугаев, 1995а) автор много раз обращал внимание на необходимость соблюдения П-оптимумов и Р-оптимумов при заполнении нерестилищ оз. Азабачье. На рис. 242–243 представлена численность поколений 1957–1978 и 1979–2002 гг. нерки р. Камчатка с выделенными поколениями, когда **численность производителей в бассейне оз. Азабачье явно превышала П-Р-оптимальную – более 200 тыс. шт**.

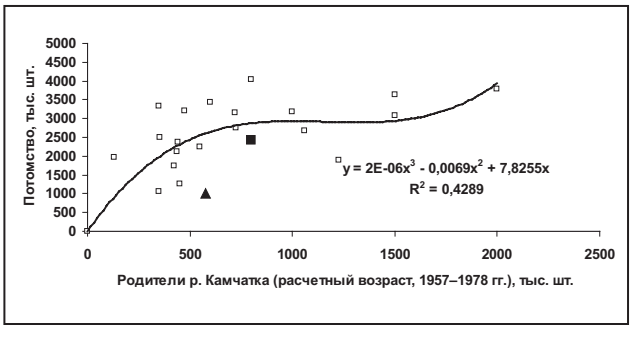


Рис. 242. *Численность поколений 1957–1978 гг. локальных стад и группировок 2-го порядка нерки р. Камчатка, определенной по расчетному возрасту производителей на нерестилищах (Бугаев, 1987, 1995а). Черный квадрат – поколение 1968 г.,черный треугольник – поколение 1969 г., тыс. шт.*

Единственным исключением из предложенного подхода является рис. 242, где черным треугольником указано поколение 1969 г., когда в оз. Азабачье пропустили 132 тыс. шт., но в предыдущем, 1968 г., в озеро пропустили 345 тыс. шт. производителей нерки. И, как видно из рис. 242, поколение 1968 г. явно отрицательно повлияло на возврат поколения 1969 г.

Рассматривая поколения 1982–1985 гг. (рис. 243), можно отметить, что здесь наглядно прослеживаются результаты превышения П-оптимума нерки в оз. Азабачье, а вот в поколениях 1992–1997 гг. такого заметного влияния не наблюдается. Вероятнее всего, это **может быть связано с общим значительным увеличением возвратов нерки р. Камчатка, начиная с 1995 г., что, в целом, продолжается и по настоящее время** (с сильным падением численности в 2002–2005 гг.). Последнему есть объяснение. Частично могли сказаться результаты сокрытия уловов промышленностью в 2002–2008 гг., наибольший процент которых пришелся на 2002–2006 гг. (Запорожец и др., 2007a-b).

Кроме того, не следует забывать, что в 1993, 1995–1997 гг. усть-камчатские рыбаки осуществляли специализированный лов нерки в протоке Азабачьей и на акватории оз. Азабачье. Особенно интенсивный вылов имел место в 1995–1997 гг. Не исключено, что из-за того, что рыбу тревожили, эффективность ее воспроизводства в оз. Азабачье была ниже, чем обычно, и несмотря на значительную численность пропущенных в озеро производителей нерки влияние негативного эффекта высокой численности не состоялось за счет высокой смертности в период инкубации и на ранних этапах жизни в озере.

Фактические данные о численности поколений нерки р. Камчатка (рис. 222–243) свидетельствуют в пользу того, что в бассейн реки для получения максимально высокой численности поколений и сохранения высоких уловов следует пропускать на нерест порядка 300–400 тыс. шт. производителей, но при желательном условии заполнения нерестилищ в оз. Азабачье до уровня П-Р-оптимумов.

* Река Камчатка, в отличие от р. Озерная, – это значительно более крупная, судоходная река (мутная на протяжении первых 300 км), уровни воды в которой в течение года сильно варьируют, что не позволяет в ней в необходимых местах нижнего течения установить рыбоучетное(ые) заграждение(ия) и обслуживать их.

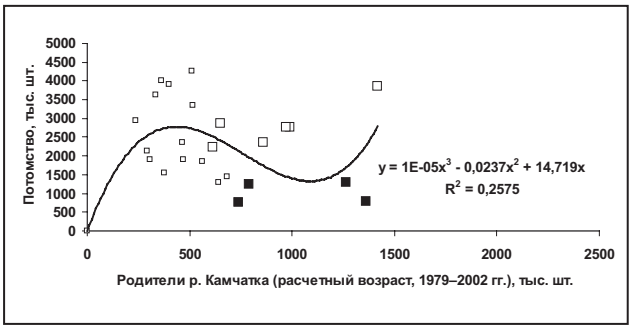


Рис. 243. *Численность поколений 1979–2002 гг. локальных стад и группировок 2-го порядка нерки р. Камчатка, определенной по расчетному возрасту производителей на нерестилищах (Бугаев, 1987, 1995а). Черные квадраты – поколения 1982–1985 гг. Большие светлые квадраты – поколения 1992–1997 гг.; тыс. шт.*

Таким образом, в случае отсутствия специализированного лова в бассейне оз. Азабачье, даже пропуск производителей нерки на нерестилища р. Камчатка в количестве 150–250 тыс. шт. (при П-Р-оптимумах в оз. Азабачье) является менее рискованным и более предпочтительным, чем пропуск в систему реки более 500–600 тыс. шт., но с превышением П-Р-оптимумов нерки в бассейне оз. Азабачье.

Наши рекомендации о необходимости П-Р-оптимального заполнения нерестилищ в бассейне оз. Азабачье в ущерб некоторым другим стадам и группировкам нерки 2-го порядка в бассейне р. Камчатка полностью согласуются со стратегией рационального использования запасов рыб со сложной структурой популяций, когда регулируется вылов наиболее многочисленных компонентов в связи с возможностью превышения Р-оптимумов численности (Burgner et. al., 1969; Мина, 1986).

9.2.3. Сравнительная динамика межгодовых изменений численности нерки и других лососевых рыб р. Камчатка

В настоящее время КамчатНИРО располагает статистикой уловов основных видов лососевых рыб (чавычи, нерки, кеты, кижуча, горбуши, гольца) по р. Камчатка, начиная с 1934 г. и по настоящее время (рис. 244–245). Не исключено, что в некоторые годы в статистику вылова гольца включали и кунджу (Бугаев и др., 2007а).

В многолетнем плане (за исключением некоторых лет) нерка – наиболее многочисленный вид среди тихоокеанских лососей р. Камчатка. Поэтому все рекомендации по рациональному использованию запасов лососевых рыб этой реки исследователи советуют реализовывать с учетом данного фактора (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2005а; Бугаев и др., 2007а; Бугаев, 2007а; Антонов и др., 2007а; и др.): в первую очередь необходимо стремиться создать оптимальные условия для воспроизводства именно нерки. Такой подход позволяет получить максимальный экономический эффект от использования суммарных запасов лососевых рыб этой реки.

Авиаучеты тихоокеанских лососей, позволяющие оценивать их численность на нерестилищах, были начаты только в 1957 г. и продолжаются по настоящее время. Поэтому анализ межгодовой динамики численности лососей р. Камчатка проведен в двух вариантах: на основе анализа уловов и на основе оценки общей численности подходов рыб (вылов + пропуск производителей) к устью р. Камчатка (Бугаев и др., 2007а).

Отсутствие единых многолетних стандартных данных по изъятию всех видов лососей р. Камчатка в море дрифтерным промыслом в значительной мере препятствует сравнительному изучению межгодовых колебаний и взаимовлияния численности зрелой части их стад в море. Этот же фактор, определенно, осложняет и изучение сравнительной численности поколений разных видов.

Проведенный анализ (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2006, 2007; Бугаев, 2010а) численности поколений чавычи, нерки, кеты и кижуча 1957–1997 гг. способствовал существенному уточнению выводов, полученных при изучении уловов и численности нерестовых подходов этих видов к устью р. Камчатка.

Анализ уловов. Несмотря на то, что уловы не в полной мере характеризуют состояние численности лососей, их анализ значительно расширяет исторический временной интервал наблюдений.

Данные о вылове основных промысловых видов лососей р. Камчатка в 1934–2010 гг. береговым и речным промыслом (рис. 244–245) представлены без учета вылова дрифтерным промыслом в море.

Сделанный ранее анализ уловов за 1934–2004 гг. проведен по трем степеням детализации: по ежегодным и средним значениям, по трехлетним и пятилетним периодам. Такой подход позволяет более объективно оценить имеющиеся тенденции в колебаниях численности отдельных видов (Бугаев и др., 2007а).

Из рис. 244 видно, что максимальные (высокие) выловы чавычи в этом регионе наблюдались в 1977–1978 (1948, 1954, 1971–1973, 1979, 1986 и др.) гг.; нерки – в 1945–1947, 1996, 2009–2010 (1995, 1999–2000, 2007–2008 и др.) гг.; кеты – в 1959, 1963, 2000, 2010 (1946–1947, 1977–1979, 1981 и др.) гг.

Далее, из рис. 245 следует, что максимальные (высокие) выловы кижуча наблюдались в 1970, 1978, 1984 (1948, 1974–1977, 1981–1982, 1985 и др.) гг.; горбуши – в 1997, 2009 (1943, 1959 и др.) гг.; гольца – в 1942 (1949, 1986, 2002 и др.) гг.

Очень низкие уловы нерки, наблюдавшиеся в 1951–1958 гг. (рис. 244), объясняются тем, что в этот период из-за резкого снижения численности нерки р. Камчатка в 1948–1950 гг. для более обильного заполнения нерестилищ

в 1951 на 10 лет ввели запрет на ее специализированный лов. Лов нерки в реке запретили полностью, а неводной лов в Камчатском заливе стал ежегодно начинаться только с 1 июля, а не в конце мая, как было до запрета. Это обеспечило ранней нерке беспрепятственный проход на нерестилища. Облову подвергалась лишь незначительная часть этой формы, входящей в реку в начале июля (Остроумов, 1964; Лагунов, 1968).

Для наблюдения за состоянием стада нерки после введения запрета в заливе ежегодно выставлялись в конце мая один-два контрольных невода. В 1960 г. (формально – еще в год запрета) было выставлено 4 невода (Остроумов, 1964), что можно практически считать концом запрета и началом ежегодного промысла.

В связи с тем, что **ситуация с закрытием промысла создана искусственно**, при анализе взаимосвязей между уловами разных видов лососей по ежегодным данным, трехлетним и пятилетним периодам **рассматривали связи как с использованием годов запрета (1951–1959 гг.), так и без них**.

Кроме того, при анализе взаимосвязей между уловами лососей для того, чтобы стандартизировать точку отсчета (1936 г. открывал новое пятилетие), материалы за 1934–1935 гг. не использовали.

Анализ ежегодных уловов лососей р. Камчатка за 1936–2004 гг. в большинстве случаев не показал наличие достаточно заметных зависимостей между уловами отдельных видов. Исключение составили сочетания видов: чавыча–кижуч и нерка–чавыча (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2006).

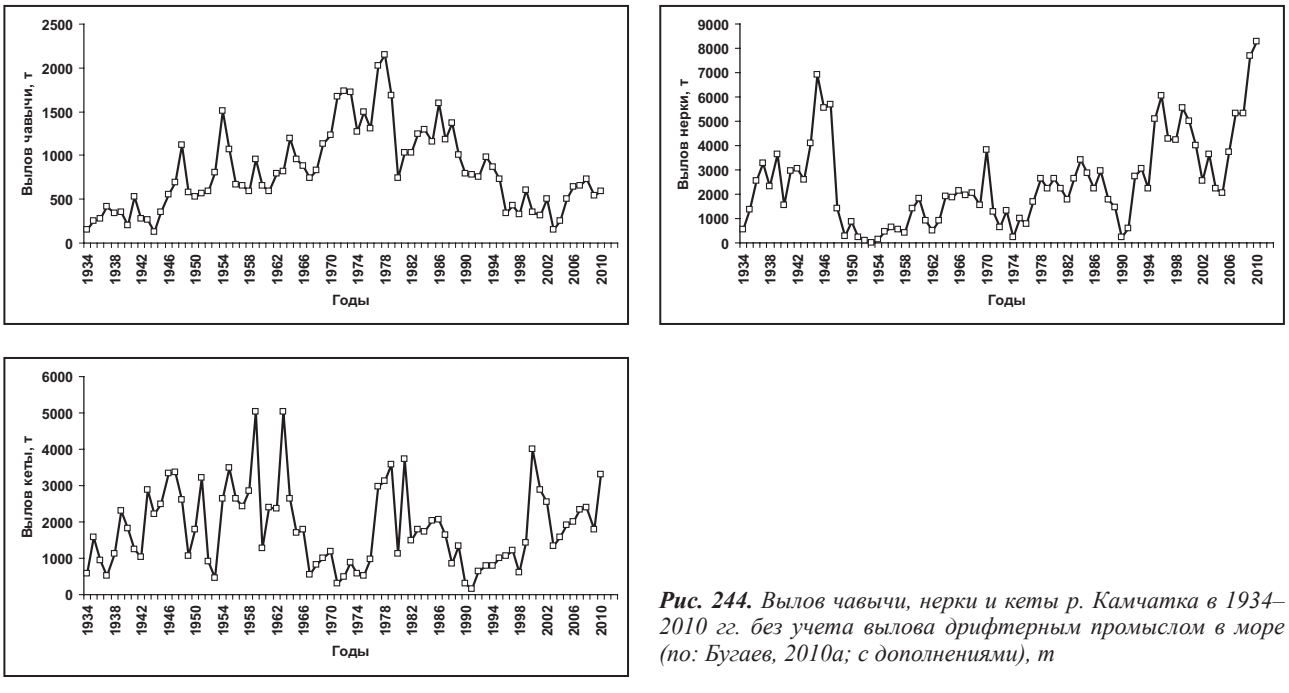


Рис. 244. *Вылов чавычи, нерки и кеты р. Камчатка в 1934–2010 гг. без учета вылова дрифтерным промыслом в море (по: Бугаев, 2010а; с дополнениями), т*

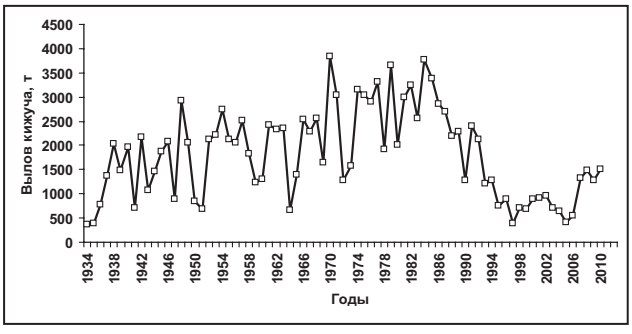
Так, между ежегодными уловами чавычи и кижуча в 1936–2004 гг. наблюдалась средняя достоверная положительная взаимосвязь ($r = 0,576$, $P < 0,001$, $n = 69$), а без учета 1951–1959 гг. (запрета промысла нерки, что могло повлиять на вылов чавычи), теснота связи несколько возрастала ($r = 0,585$, $P < 0,001$, $n = 60$).

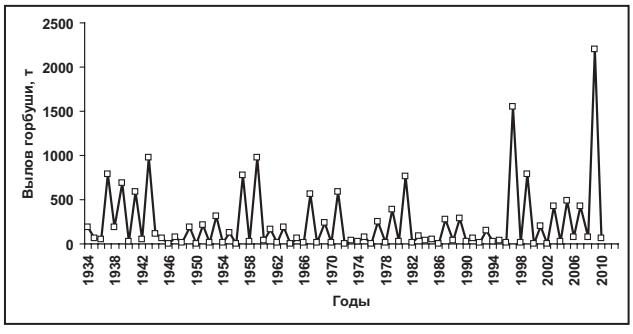
В табл. 106 приведены средние данные о вылове основных промысловых видов лососей р. Камчатка в 1936–2010 гг. по трехлетним периодам.

Анализ связи между **уловами чавычи** и **кижуча** р. Камчатка за 1936–2004 гг. по трехлетним периодам показал наличие высокой положительной достоверной корреляции ($r = 0,782$, $P < 0,001$, $n = 22$). Исключение 1951–1959 гг., когда был наложен запрет на лов ранней нерки (в какой-то мере это могло повлиять на объемы вылова чавычи), несколько даже понизило тесноту связи, но в целом связь наблюдалась высокой и достоверной ($r = 0,778$, $P < 0,001$, $n = 20$) (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2006). Продление ряда наблюдений до 2010 г. включительно также показало наличие данной зависимости ($r = 0,775$; $P < 0,001$, $n = 22$) (рис. 246).

Между уловами **нерки** и **чавычи** р. Камчатка за 1936–2004 гг. по трехлетним периодам была выявлена низкая отрицательная достоверной корреляции ($r = -0,421$, $P < 0,05$, $n = 23$). Исключение 1951–1959 гг., когда был наложен запрет на лов ранней нерки (это могло повлиять на объемы вылова чавычи и в полной мере повлияло на объемы вылова нерки), заметно повысило тесноту связи ($r = -0,504$, $P < 0,05$, $n = 20$) (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2006). Продление ряда наблюдений до 2010 г. включительно также показало наличие данной зависимости ($r = -0,480$; $P < 0,05$, $n = 22$) (рис. 247).

Анализ корреляции между **уловами нерки и кижуча** р. Камчатка за 1936–2004 гг. по трехлетним периодам показал наличие низкой отрицательной достоверной связи ($r = -0,422$, $P < 0,05$, $n = 22$). Исключение 1951–1959 гг. (в полной мере это повлияло на объемы вылова нерки) несколько повысило тесноту связи ($r = -0,481$, $P < 0,05$, $n = 20$) (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2006). Продление ряда наблюдений до 2010 г. включительно также показало наличие данной зависимости ($r = -0,478$; $P < 0,05$, $n = 22$) (рис. 248).





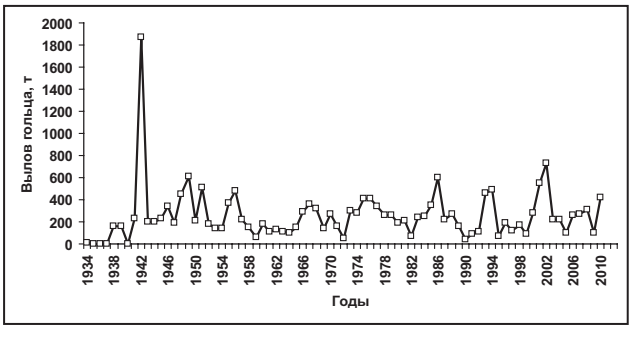


Рис. 245. *Вылов кижуча, горбуши и гольца р. Камчатка в 1934–2010 гг. без учета вылова дрифтерным промыслом в море (по: Бугаев, 2010; с дополнениями)*

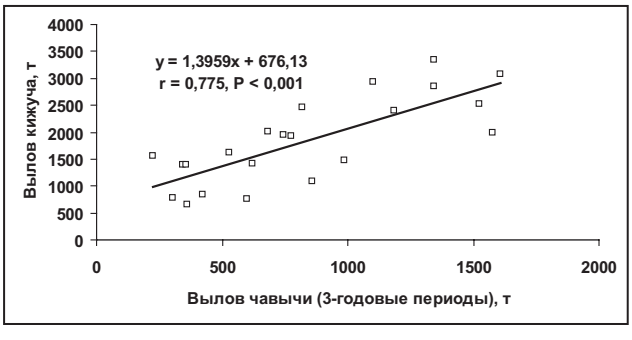


Рис. 246. *Корреляция между выловом* ***чавычи и кижуча*** *р. Камчатка в 1936–2010 гг. (при анализе по трехлетним периодам, без 1951–1959 гг.) (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями)*

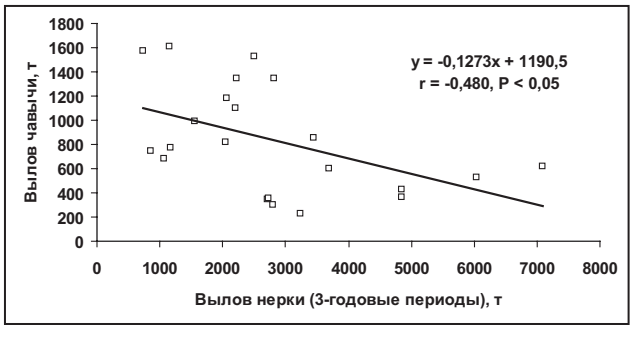


Рис. 247. *Корреляция между выловом* ***нерки и чавычи*** *р. Камчатка в 1936–2010 гг. (при анализе по трехлетним периодам, без 1951–1959 гг.) (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями)*

Как и при сравнении ежегодных данных (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2006), анализ корреляции между **уловами нерки и горбуши** р. Камчатка за 1936–2004 гг. по трехлетним периодам не показал наличия достоверной связи ($r = 0{,}247$, $P > 0{,}05$, $n = 23$). Исключение 1951–1959 гг. (в полной мере это повлияло на объемы вылова нерки) несколько повысило тесноту связи, но она все-таки осталась недостоверной ($r = 0{,}413$, $P > 0{,}05$, $n = 20$). Но исключение из анализа дополнительно еще одного случая, соответствующего периоду 1945–1947 гг. (выпадающая точка), сразу же сделало связь достаточно достоверной ($r = 0{,}683$, $P < 0{,}001$, $n = 19$) (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2006). Продление ряда наблюдений до 2010 г. включительно также показало наличие данной зависимости ($r = -0{,}827$; $P < 0{,}001$, $n = 21$) (рис. 249).

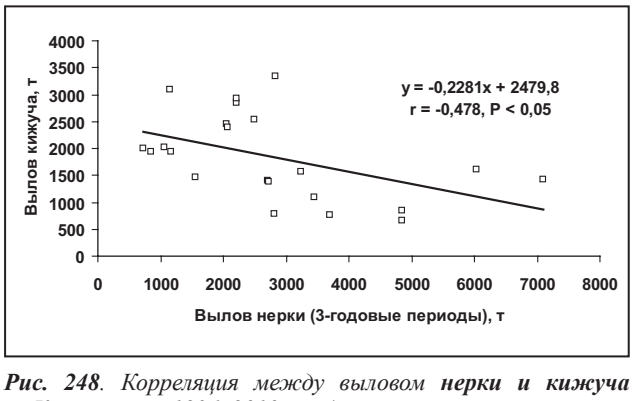


Рис. 248. *Корреляция между выловом* ***нерки и кижуча*** *р. Камчатка в 1936–2010 гг. (при анализе по трехлетним периодам, без 1951–1959 гг.) (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями)*

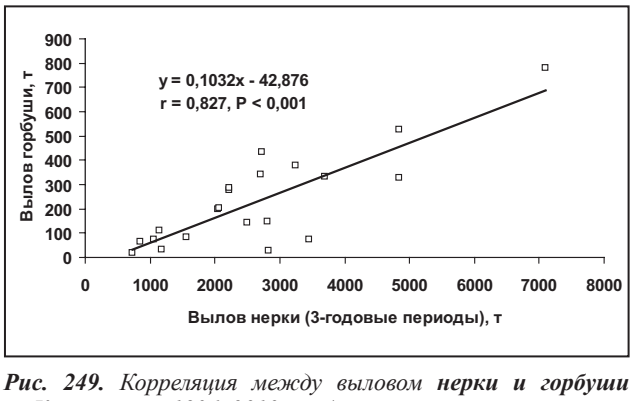


Рис. 249. *Корреляция между выловом* ***нерки и горбуши*** *р. Камчатка в 1936–2010 гг. (при анализе по трехлетним периодам, без 1945–1947 и 1951–1959 гг.) (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями)*

Таблица 106. *Средние уловы лососевых рыб бассейна р. Камчатка в 1936–2010 гг. (по трехлетним периодам) (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), т*

Годы	Чавыча	Нерка	Кета	Кижуч	Горбуша	Голец
1936–1938	343,2	2712,7	849,0	1399,0	342,6	54,6
1939–1941	358,6	2722,9	1784,1	1386,0	434,9	129,4
1942–1944	225,0	3241,1	2037,1	1566,7	380,3	754,5
1945–1947	528,1	6035,0	3062,0	1610,7	46,0	256,3
1948–1950	743,3	852,7	1824,7	1944,3	65,0	423,2
1951–1953	654,6	98,8	1530,3	1683,3	179,1	278,5
1954–1956	1081,4	419,8	2918,2	2311,0	45,2	329,0
1957–1959	730,9	793,0	3447,7	1859,7	592,0	144,5
1960–1962	682,0	1066,0	2009,3	2019,7	71,8	141,9
1963–1965	988,1	1558,7	3120,0	1468,3	84,9	120,3
1966–1968	818,3	2052,7	1053,3	2460,7	197,4	323,7
1969–1971	1343,2	2216,3	823,7	2842,0	279,1	191,0
1972–1974	1575,8	733,3	642,3	1994,3	20,0	210,0
1975–1977	1608,4	1153,7	1746,7	3083,3	111,3	385,3
1978–1980	1525,0	2503,3	2598,3	2529,7	141,3	238,0
1981–1983	1102,8	2214,3	2333,3	2932,7	285,0	172,0
1984–1986	1345,8	2823,7	1943,7	3334,3	29,3	401.0
1987–1989	1186,1	2064,3	1272,3	2397,7	202,0	217,3
1990–1992	775,0	1173,7	368,3	1931,7	34,1	78,8
1993–1995	858,3	3451,0	863,7	1088,3	71,9	339,7
1996–1998	361,0	4848,0	969,3	662,3	523,9	163,0
1999–2001	424,7	4845,0	2761,3	835,7	326,6	305,4
2002–2004	303,3	2807,7	1815,0	776,3	146,4	389,6
2005–2007	600,2	3696,4	2079,0	758,7	332,5	210,8
2008–2010	622,0	7092,7	2495,2	1422,0	778,4	277,3

Что касается корреляции между **уловами нерки и кеты** р. Камчатка, то анализ за 1936–2004 гг. по трехлетним периодам не показал наличие достоверной связи ($r = 0,088$, $P > 0,05$, $n = 23$). Исключение 1951–1959 гг. (это могло повлиять на объемы вылова кеты и в полной мере повлияло на вылов нерки) также не показало достоверной связи ($r = 0,323$, $P > 0,05$, $n = 20$). Анализ корреляции между другими видами тихоокеанских лососей по трехлетним периодам, помимо приведенных выше, более не обнаружил достоверных связей (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2006).

В табл. 107 приведены данные о вылове основных промысловых видов лососей р. Камчатка в 1936–2010 гг. по пятилетним периодам.

Таблица 107. *Средние уловы лососевых рыб бассейна р. Камчатка в 1936–2010 гг. (по пятилетним периодам) (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), т*

Годы	Чавыча	Нерка	Кета	Кижуч	Горбуша	Голец
1936–1940	316,8	2666,6	1331,4	1529,2	348,6	108,0
1941–1945	309,0	3916,7	1970,4	1454,2	358,1	545,2
1946–1950	693,1	2755,3	2432,3	1760,6	54,6	360,8
1951–1955	908,2	181,2	2139,4	1983,4	134,0	269,4
1956–1960	703,1	966,4	2855,7	1791,4	364,0	218,6
1961–1965	870,9	1214,2	2820,2	1830,4	85,8	120,5
1966–1970	961,6	2305,4	1065,0	2574,2	168,2	276,2
1971–1975	1579,1	894,8	546,8	2409,8	145,1	240,0
1976–1980	1581,6	1995,4	2344,8	2762,0	136,2	292,6
1981–1985	1149,7	2581,0	2156,2	3190,4	187,8	224,2
1986–1990	1190,6	1728,6	1233,6	2263,2	126,5	257,6
1991–1995	820,6	2726,6	679,0	1557,2	59,1	243,5
1996–2000	407,4	5011,8	1665,0	716,4	471,4	171,7
2001–2005	344,8	2899,2	2042,8	728,3	224,4	363,2
2006–2010	632,8	6062,9	2364,1	1228,4	568,9	272,8

Анализ корреляции между **уловами чавычи и кижуча** р. Камчатки за 1936–2004 гг. по пятилетним периодам показал наличие положительной высокой достоверной связи ($r = 0,818$, $P < 0,001$, $n = 14$). Исключение 1951–1960 гг. (1960 г. был включен вынужденно – анализ по пятилетним периодам), когда был наложен запрет на лов ранней нерки (в какой-то мере это могло повлиять на объемы вылова чавычи), не изменило тесноту, но несколько понизило достоверность связи ($r = 0,818$, $P < 0,01$, $n = 12$) (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2006). Продление ряда наблюдений до 2010 г. включительно также показало наличие данной зависимости ($r = -0,815$; $P < 0,001$, $n = 13$) (рисунок не приводим).

Анализ корреляции **между уловами нерки и чавычи** р. Камчатка за 1936–2010 гг. по пятилетним периодам показал наличие отрицательной достоверной связи ($r = -0,577$, $P < 0,05$, $n = 14$). Исключение 1951–1960 гг. (в из-

вестной мере это могло повлиять на объемы вылова чавычи и в полной повлияло на вылов нерки) значительно повысило тесноту связи (r = -0,726, P < 0,01, n = 12) (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2006). Продление ряда наблюдений до 2010 г. (включительно) также показало наличие данной зависимости (r = -0,615; P < 0,05, n = 13) (рис. 250).

Анализ корреляции **между уловами нерки и кижуча** р. Камчатка за 1936–2004 гг. по пятилетним периодам показал наличие отрицательной связи (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2006), но она была недостоверна (r = -0,513, P > 0,05, n = 14). Исключение 1951–1959 гг., когда наложили запрет на лов ранней нерки (это могло повлиять на объемы вылова чавычи и определенно повлияло на вылов нерки), значительно повысило тесноту связи и она стала достоверной (r = -0,632, P < 0,05, n = 12) (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2006). Продление ряда наблюдений до 2010 г. включительно подтвердило наличие данной зависимости (r = -0,599; P < 0,05, n = 13) (рис. 251).

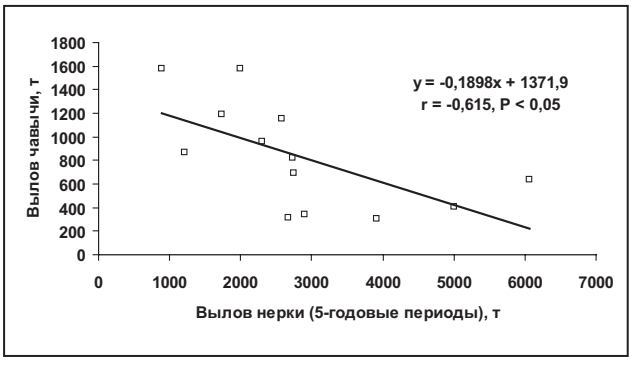


Рис. 250. *Корреляция между выловом* ***нерки и чавычи*** *р. Камчатка в 1936–2010 гг. (при анализе по пятилетним периодам, без 1951–1960 гг.) (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями)*

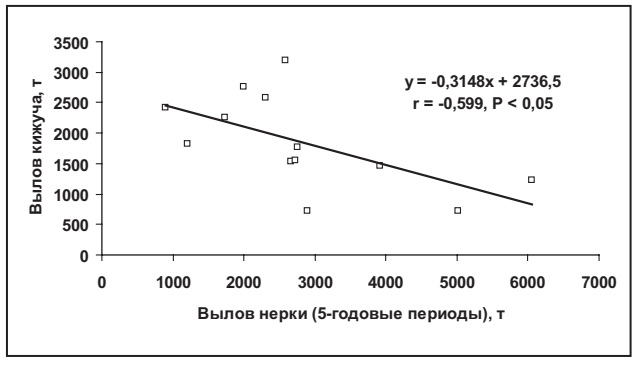


Рис. 251. *Корреляция между выловом* ***нерки и кижуча*** *р. Камчатка в 1936–2010 гг. (при анализе по пятилетним периодам, без 1951–1960 гг.) (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями)*

Анализ корреляции **между уловами нерки и горбуши** р. Камчатка за 1936–2004 гг. по пятилетним периодам не показал наличия достоверной связи (r = 0,494, P > 0,05, n = 14). Исключение 1951–1960 гг. (это повлияло на объемы вылова нерки), повысило тесноту связи и она стала высокодостоверной (r = 0,723, P > 0,01, n = 12) (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2006). Продление ряда наблюдений до 2010 г. включительно подвердило наличие данной зависимости (r = -0,854; P < 0,001, n = 13) (рис. 252).

Анализ связи **между уловами кеты и нерки** р. Камчатка за 1936–2004 гг. по пятилетним периодам показал наличие нелинейной связи – параболическую куполообразную зависимость (R^2 = 0,3194, n = 14). Исключение 1951–1960 гг. (это повлияло на объемы вылова нерки), несколько повысило тесноту связи (R^2 = 0,4841, n = 12). Как свидетельствовали факты, до уловов кеты в 1500–1700 т уловы нерки возрастали одновременно с уловами кеты, но при дальнейшем увеличении уловов кеты уловы нерки падали (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2006). Продление ряда наблюдений до 2010 г. включительно подтвердило показало наличие данной зависимости (R^2 = 0,4674; n = 13) (рис. 253).

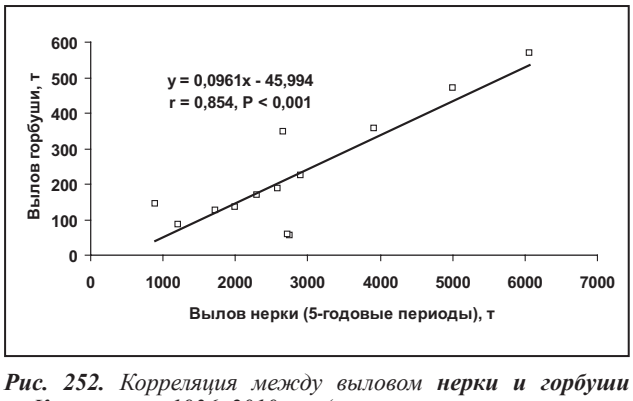


Рис. 252. *Корреляция между выловом* ***нерки и горбуши*** *р. Камчатка в 1936–2010 гг. (при анализе по пятилетним периодам, без 1951–1960 гг.) (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями)*

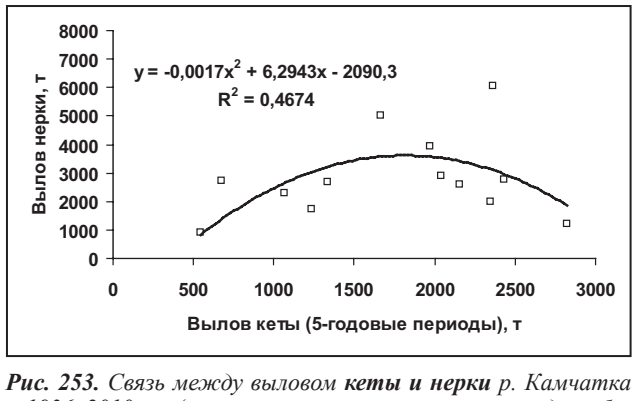


Рис. 253. *Связь между выловом* ***кеты и нерки*** *р. Камчатка в 1936–2010 гг. (при анализе по пятилетним периодам, без 1951–1960 гг.) (по: Бугаев и др., 2007а, дополнениями)*

Сравнение **уловов нерки и гольца** р. Камчатка за 1936–2010 гг. по пятилетним периодам (без 1936–1940, 1951–1955 и 1956–1960 гг.) показало наличие нелинейной связи – параболическую куполообразную зависимость (R^2 = 0,3221, n = 13). Но ее можно рассматривать как предварительный вывод (рисунок не приводим).

Анализ подходов. На рис. 254 приведены имеющиеся материалы по численности подходов и пропущенных на нерест некоторых наиболее важных и многочисленных видов лососей р. Камчатка в 1957(1974)–2010 гг.

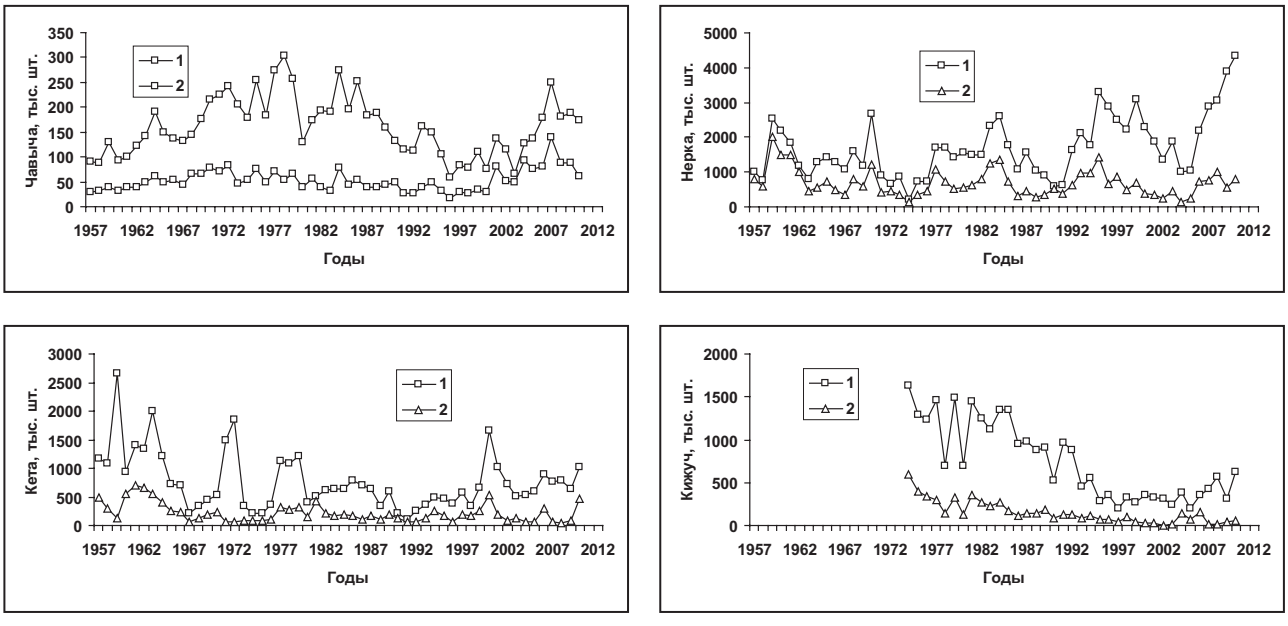


Рис. 254. *Численность подходов (1) и пропущенных на нерест производителей (2) некоторых видов лососей бассейна р. Камчатка в 1957(1974)–2010 гг. (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), тыс. шт.*

Ранее (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2007) на материалах 1957–2004 гг. в ряде случаев было показано наличие отдельных достоверных связей между численностью подходов некоторых пар видов лососей. Продление ряда наблюдений до 2010 г. включительно (табл. 108–109) заметно сократило число достоверных связей и показало наличие только нескольких достойных упоминания случаев. Не исключено, что это связано с изменяющимися условиями нагула тихоокеанских лососей в северной части Тихого океана и последние, сильно отклоняющиеся точки-значения, являются предвестниками новых зависимостей других уровней.

Таблица 108. *Средние подходы некоторых видов лососевых рыб к устью р. Камчатка в 1957(1974)–2010 гг. (по трехлетним периодам) (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), тыс. шт.*

Годы	Чавыча	Нерка	Кета	Кижуч	Горбуша
1957–1959	102,8	1434,0	1363,3	–	–
1960–1962	105,3	1737,0	1226,7	–	96,2
1963–1965	161,0	1165,7	1313,7	–	102
1966–1968	137,1	1319,3	415,0	–	227,5
1969–1971	296,4	1581,3	819,7	–	354,5
1972–1974	208,8	584,3	800,0	–	29,3
1975–1977	236,5	1054,0	566,3	1327,0	133,2
1978–1980	230,2	1566,0	900,0	959,0	143,5
1981–1983	186,3	1764,7	591,3	1276,7	274,3
1984–1986	240,3	1815,2	713,7	1217,0	35
1987–1989	176,7	1158,0	522,7	920,3	209,7
1990–1992	120,5	945,3	193,3	791,0	47
1993–1995	138,7	2403,3	442,7	431,0	123,7
1996–1998	73,6	2540,0	432,2	290,3	429,3
1999–2001	107,9	2416,7	1118,6	314,7	409
2002–2004	102,8	1420,7	594,0	311,5	166
2005–2007	188,0	2037,0	750,8	81,3	394
2008–2010	181,0	3758,7	810,3	39,0	918

Так, наблюдавшиеся ранее корреляции между численностью **подходов чавычи и кижуча**, хорошо прослеживавшиеся на трехлетних ($r = 0{,}888$, $P < 0{,}001$, $n = 10$) и пятилетних периодах в 1975(1976)–2004 гг. ($r = 0{,}943$, $P < 0{,}01$, $n = 6$) (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2007), при продлении ряда наблюдений до 2010 г. включительно (табл. 108, 109) подтвердило наличие данной зависимости только для трехлетних периодов, но она резко понизилась ($r = 0{,}609$, $P < 0{,}05$, $n = 12$). Средние значения по последним двум периодам (табл. 108) явно не вписываются в предыдущую связь (рисунок не приводим).

Продление ряда наблюдений до 2010 г. включительно показало наличие достоверного коэффициента корреляции по трехлетним периодам для численности **подходов нерки и кижуча** ($r = -0{,}656$, $P < 0{,}05$, $n = 14$) (рисунок не приводим).

Таблица 109. *Средние подходы некоторых видов лососевых рыб к устью р. Камчатка в 1957(1974)–2010 гг. (по пятилетним периодам) (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), тыс. шт.*

Годы	Чавыча	Нерка	Кета	Кижуч
1957–1960	100,3	1621,3	1465,5	–
1961–1965	141,2	1305,0	1336,2	–
1966–1970	161,3	1558,4	443,8	–
1971–1975	220,7	679,0	217,2	–
1976–1980	229,3	1425,6	838,2	1113,4
1981–1985	205,5	1934,2	643,8	1304,0
1986–1990	183,4	1027,4	495,8	846,1
1991–1995	132,1	1890,4	338,6	628,8
1996–2000	82,7	2597,8	725,Э7	297,8
2001–2005	119,2	1435,8	681,2	288,7
2006–2010	194,2	3270,2	816,7	456,7

Примечание. Из-за отсутствия в отдельные годы авиаучетов горбуши на нерестилищах р. Камчатка, что не позволило достаточно достоверно оценить среднюю численность ее подходов по пятилетним периодам, материалы по горбуше в таблицу не включили.

Продление ряда наблюдений до 2010 г. включительно подтвердило наличие куполообразной связи (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2007) между **подходами кеты и чавычи** по трехлетним периодам ($R^2 = 0,3779$, $n = 18$) (рисунок не приводим).

Сравнение **подходов по трехлетним периодам у нерки и горбуши** р. Камчатка показало наличие достоверной связи на материалах 1960–2010 гг. ($r = 0,825$, $P < 0,001$, $n = 17$) (рисунок не приводим). Из-за отсутствия в отдельные годы авиаучетов горбуши на нерестилищах р. Камчатка, что не позволило достаточно достоверно оценить среднюю численность ее подходов, по пятилетним периодам анализ не проводили.

Подводя итог результатам исследований по поиску у некоторых пар видов лососей р. Камчатка связей между численностью береговых уловов, а также численностью их подходов, следует подчеркнуть, что по своей сути численность уловов и подходов – это несколько различающиеся показатели в связи с тем, что в большинстве случаев лососи названной реки добываются промыслом, носящим многовидовой характер. Поэтому при интенсификации добычи одного основного, наиболее многочисленного вида одновременно невольно будет происходить увеличение добычи другого.

В этом отношении для лососей р. Камчатка, где промысел носит многовидовой характер, анализ численности подходов (вылов + нерест), по сравнению с уловами (неводными и речными), более объективен для анализа связи между межгодовыми колебаниями численности отдельных видов лососей. Но и такой подход не лишен недостатков, т. к. часть лососей может добываться дрифтерным промыслом в отдельных районах морей и северо-западной части Тихого океана часто неадекватно их общей численности. Об этом свидетельствуют многочисленные примеры идентификации локальных стад тихоокеанских лососей в море зарубежными и отечественными исследователями (Margolis, 1963, 1965; Коновалов, 1971; Burgner, 1991; Harris, 1989; Davis et al., 1990; Heard, 1991; Salo, 1991; Healey, 1991, Sandercock, 1991; Kato, 1991; Myers, 1991; Urawa et al., 1998; Бугаев А., 2003а-е, 2005, 2007; и др.).

Как уже отмечали выше, из-за отсутствия многолетних стандартных данных по идентификации отдельных видов лососей р. Камчатка в море и расчета их изъятия дрифтерным промыслом, что позволяет рассчитать их абсолютную численность (необходимое требование), исследование связей численности зрелой части стад между разными видами лососей этой реки в настоящее время и в ближайшем будущем будет невозможно.

Применительно к бассейну р. Камчатка только о чавыче и кижуче можно говорить, что их промысел проходит раздельно друг от друга, остальные сочетания видов значительно в большей мере подпадают под воздействие многовидового промысла, что усложняет анализ ситуации (Бугаев и др., 2007а).

Анализ численности поколений. При выявлении межгодовых тенденций в динамике численности рыб, **численность поколений является базовым показателем, т. к. она интегрирует численность всех рыб, достигших половой зрелости в разном возрасте** (Ricker, 1954; Аксютина, 1968; Никольский, 1974b; Ricker, 1975; Ройс, 1975; Хилборн, Уотерс, 2001; и др.).

На рис. 255 представлена численность поколений чавычи, нерки, кеты и кижуча р. Камчатка 1957–2003 гг. В табл. 110 приведены данные о численности поколений чавычи, нерки, кеты и кижуча, осредненные по трем поколениям.

Как видно из рис. 255, для всех видов лососей отмечены колебания численности отдельных поколений, но наибольшие характерны для нерки, в меньшей степени – кеты и кижуча. В связи с тем, что нерка, исключая отдельные периоды, традиционно является более многочисленным видом в бассейне реки, рассмотрим прежде всего связь численности ее поколений с таковыми других видов лососей.

Анализ численности поколений лососей за 1957–2003 гг. проведен по средним значениям по трем поколениям. Такой подход из-за того, что возраст наступления половой зрелости у разных видов не совпадает, позволяет более объективно оценить имеющиеся тенденции в колебаниях численности отдельных видов. К сожалению, недостаточно длинный ряд наблюдений не дает возможности провести анализ по периодам, осредненным по пяти поколениям, как это было сделано выше при анализе уловов и численности нерестовых подходов.

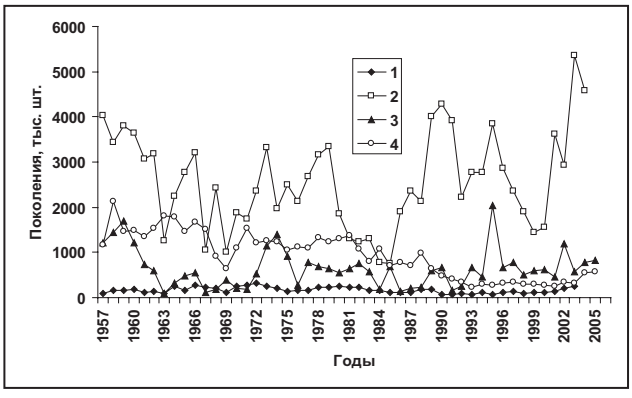


Рис. 255. *Численность поколений чавычи (1), нерки (2), кеты (3) и кижуча (4) р. Камчатка 1957–(2003–2005) гг., тыс. шт. Поколения нерки приведены с учетом морского дрифтерного промысла, поколения остальных видов лососей – без его учета (по: Бугаев и др., 2007а)*

Таблица 110. *Средняя численность поколений некоторых видов лососей бассейна р. Камчатка в 1957–2003 гг. (по трем поколениям) (по: Бугаев и др., 2007а), тыс. шт.*

Годы	Чавыча	Нерка	Кета	Кижуч
1957–1959	143,8	3708,1	1454,2	–
1960–1962	144,5	3196,5	845,2	–
1963–1965	168,2	1956,4	299,4	–
1966–1968	231,9	2140,2	282,2	–
1969–1971	208,7	1494,7	253,8	–
1972–1974	257,8	2444,6	1023,2	–
1975–1977	152,4	2358,1	658,8	1089,7
1978–1980	232,1	2709,0	631,9	1293,3
1981–1983	205,4	1204,3	655,9	1084,0
1984–1986	128,1	1099,0	335,4	849,7
1987–1989	155,9	2804,7	342,6	777,3
1990–1992	73,0	3975,0	361,6	410,7
1993–1995	87,3	3180,0	1049,4	270,0
1995–1997	119,9	2263,0	728,6	217,3
1998–2000	107,2	1626,9	573,6	291,9
2001–2003	203,9	3968,5	732,5	308,6

Примечание. Поколения нерки приведены с учетом морского дрифтерного промысла по расчетам методом стандартной экспертной оценки (Бугаев, 2004b), поколения остальных видов лососей – без его учета.

Проведенный анализ показал, что по ежегодным данным не наблюдается достоверной отрицательной корреляции **между численностью поколений нерки и чавычи** р. Камчатка в 1957–1997 гг. ($r = -0,267$, $P > 0,05$, $n = 41$). При рассмотрении материалов за этот же период по трем поколениям связь становится достаточно существенной и достоверной ($r = -0,636$, $P < 0,05$, $n = 14$) (Бугаев и др., 2007а; Bugaev et al., 2007). Продление ряда наблюдений до 2001 г. включительно подтвердило наличие данной зависимости ($r = -0,558$; $P < 0,05$, $n = 15$), но увеличение ряда до 2003 г. сделало связь недостоверной ($r = -0,426$; $P > 0,05$; $n = 16$) (рис. 256).

Между численностью **поколений нерки и кеты** р. Камчатка 1957–1997 гг. по ежегодным материалам отмечена достоверная положительная корреляция ($r = 0,538$, $P < 0,001$, $n = 41$). Существует она и при анализе средних значений при группировке по трем поколениям за 1957–1997 гг. ($r = 0,701$, $P < 0,01$, $n = 13$) (Бугаев и др., 2007а). Продление ряда наблюдений до 2003 г. включительно подтвердило наличие последней связи ($r = 0,631$, $P < 0,05$, $n = 15$) (рис. 257).

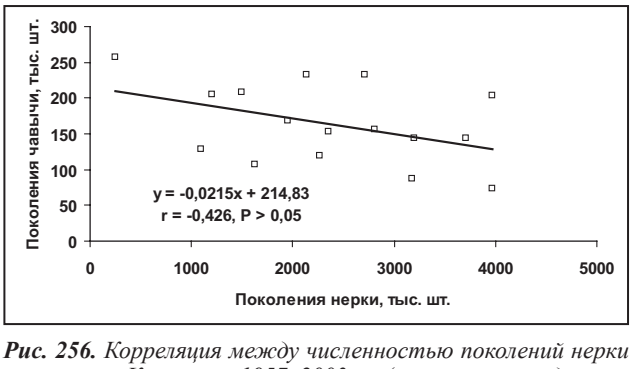


Рис. 256. *Корреляция между численностью поколений нерки и чавычи р. Камчатка 1957–2003 гг. (при анализе средних по трем поколениям) (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), тыс. шт.*

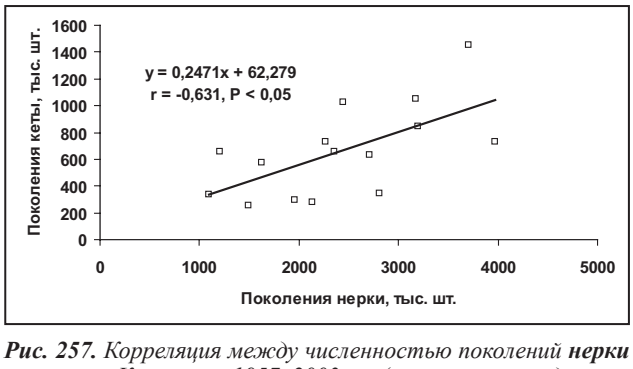


Рис. 257. *Корреляция между численностью поколений* ***нерки и кеты*** *р. Камчатка 1957–2003 гг. (при анализе средних по трем поколениям; без показателей 1990–1992 гг., куда входит поколение 1991 г.) (по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), тыс. шт.*

По ежегодным данным, между численностью **поколений нерки и кижуча** 1974–1997 гг. наблюдается слабая отрицательная достоверная корреляция ($r = -0{,}428$, $P < 0{,}05$, $n = 24$), а при анализе средних значений при группировке по трем поколениям на имеющихся материалах она недостоверна ($r = -0{,}437$; $P > 0{,}05$, $n = 8$) (Бугаев и др., 2007a; Bugaev et al., 2007). Продление ряда наблюдений до поколения 2003 г. включительно не меняет сделанных ранее выводов.

Из-за короткого жизненного цикла горбуши сравнение численности **поколений горбуши и нерки** лишено биологического смысла, но доказано, что горбуша оказывает существенное влияние на рост нерки в год созревания (анадромной миграции) и в предшествующий ему год (см. Глава 3, разделы 6.1.6 и 6.2.5.2). Поэтому выше автором приведены результаты **сравнения подходов по трехлетним периодам у нерки и горбуши** р. Камчатка, которое показало наличие положительной достоверной связи на материалах 1962–2010 гг. ($r = 0{,}825$; $P < 0{,}001$, $n = 17$).

Не наблюдается связи между численностью **поколений чавычи и кеты** р. Камчатка 1957–1997 гг. ($r = -0{,}074$, $P > 0{,}05$, $n = 41$). Отсутствует она и при анализе средних по трем поколениям ($r = -0{,}093$, $P > 0{,}05$, $n = 14$) (Бугаев и др., 2007a; Bugaev et al., 2007). Продление ряда наблюдений до поколения 2003 г. включительно не меняет сделанных ранее выводов.

Положительная корреляция между численностью **поколений чавычи и кижуча** р. Камчатка в 1974–1997 гг. очень тесна и высокодостоверна ($r = 0{,}852$, $P < 0{,}001$, $n = 24$). Наблюдается она и при анализе средних значений при группировке по трем поколениям ($r = 0{,}862$, $P < 0{,}01$; $n = 8$) (Бугаев и др., 2007a; Bugaev et al., 2007). Продление ряда наблюдений до 2001 г. включительно подтвердило наличие данной высокой взаимосвязи ($r = -0{,}865$; $P < 0{,}01$, $n = 9$), но увеличение ряда до 2003 г. сильно понизило уровень связи ($r = 0{,}649$; $P < 0{,}05$; $n = 10$). На данном уровне знаний среднее значение поколений 2001–2003 гг. следует рассматривать как «выпадающую точку», относящуюся к другому уровню взаимосвязей между численностью поколений чавычи и кижуча (рисунок не приводим).

Выявленную выше положительную связь между численностью поколений, а также уловами (подходами) чавычи и кижуча в значительной мере можно объяснить сходством факторов, влияющих на динамику численности этих видов.

Так, общеизвестно, что молодь чавычи и молодь кижуча в пресноводный период жизни часто нагуливаются совместно. В море эти виды сразу же после ската из рек переходят на хищное питание. В начале морского периода сходство в питании между чавычей и кижучем выше, чем в последующее время (Карпенко, 1998; Ерохин, 2002a-b). Так, в Карагинском заливе пищевое сходство между чавычей и кижучем в период летнего нагула достигает 50 % в случаях, когда молодь этих рыб потребляет личинок и молодь сельди, мойвы, корюшек, камбал (Карпенко, 1998).

Корреляция между численностью **поколений кеты и кижуча** р. Камчатка 1974–1997 гг. отсутствует ($r = -0{,}042$, $P > 0{,}05$, $n = 24$). Не выявляется достоверной связи и у поколений 1975–1997 гг. при анализе по трехлетним периодам ($r = 0{,}259$, $P > 0{,}05$, $n = 8$) (Бугаев и др., 2007a; Bugaev et al., 2007). Продление ряда наблюдений до поколения 2003 г. включительно не меняет сделанных ранее выводов.

Механизмы найденных связей между численностью поколений, уловами (подходами) нерки и чавычи, нерки и кижуча, кеты и нерки, нерки и горбуши, нерки и гольца р. Камчатка и т. д. пока однозначно не ясны, но факты их наличия в ряде случаев достаточно очевидны и требуют в будущем своего объяснения и уточнения.

Выявленные корреляции достаточно значимы, что в принципе позволяет корректировать подходы видов с более поздними сроками нерестового хода по численности ранее идущих на нерест (Бугаев и др., 2007a; Bugaev et al., 2007; материалы настоящей книги).

9.3. Второстепенные стада

В этом разделе рассмотрим в первую очередь наиболее важные в экономическом плане второстепенные стада нерки, по которым имеется большее количество материалов, а затем – менее значительные и те, по которым у нас сведения очень ограничены.

9.3.1. Нерка р. Палана

На данном этапе исследований, в связи с тем, что имеется небольшой ряд наблюдений за возрастным составом нерки р. Палана (табл. 68), исследователи могут рассчитать численность только нескольких поколений. Но такие расчеты мы пока не производим. Они будут иметь практический смысл только лет через 10 и не ранее.

В настоящей работе, как и прежде (Бугаев и др., 2001a, 2002b), продолжена оценка численности зрелой части стада (ЗЧС) нерки р. Палана в море. В своей оценке исходили из допущения о том, что интенсивность морского дрифтерного промысла нерки р. Палана (в силу того, что она мигрирует тем же путем, что и нерка р. Озерная) должна быть не меньше или равняться интенсивности дрифтерного промысла нерки р. Озерная.

В настоящее время при изучении динамики численности нерки р. Палана мы используем численность ЗЧС и численность подхода нерки к устью р. Палана (рис. 258). При расчетах сделано допущение, что во все годы вся нерка р. Паланы созревает в расчетном возрасте 2.3 (например, рыбы от нереста 1993 г. в наших расчетах достиг-

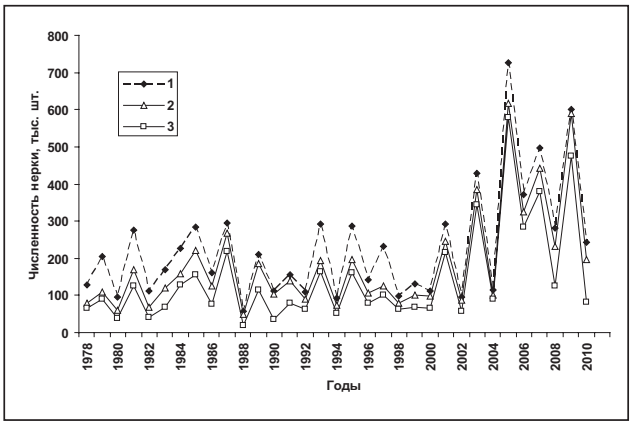


Рис. 258. *Численность нерки р. Палана в 1978–2010 гг.: 1 – зрелой части стада в море до начала дрифтерного промысла, 2 – при подходе к устью реки, 3 – на нерестилищах (по: Антонов и др., 2007b; с дополнениями А. В. Маслова), тыс. шт.*

ли половой зрелости в 1999 г.). Поэтому значения численности поколений и численности ЗЧС в настоящем исследовании совпадают. Накопление ряда наблюдений в дальнейшем позволит выявить систематическую ошибку, получаемую в результате сделанных допущений (Бугаев и др., 2002b).

Как видно из рис. 258, численность ЗЧС, подходы нерки к устью реки и численность отнерестившихся производителей нерки р. Палана, начиная с 1978 г. и по настоящее время, обнаруживает устойчивую двухлетнюю цикличность (нарушается только в 1984 г.).

В 1979, 1981, 1985, 1987, 1989, 1991, 1993, 1995, 1997, 1999, 2001, 2003, 2005, 2007 и 2009 гг. **наблюдаются пики**; а в 1978, 1980, 1982, (1984 – нет), 1986, 1988, 1990, 1992, 1994, 1996, 1998, 2000, 2002, 2004, 2006, 2008 и 2010 гг. – **падения численности**.

Мы полагаем, что данная цикличность связана с колебаниями численности горбуши, которая, как известно, имеет двухлетний цикл жизни. Двухлетняя цикличность, прослеживающаяся у половозрелой нерки р. Палана в 1984–2006 гг., едва не нарушилась в 2000 г. (рис. 258).

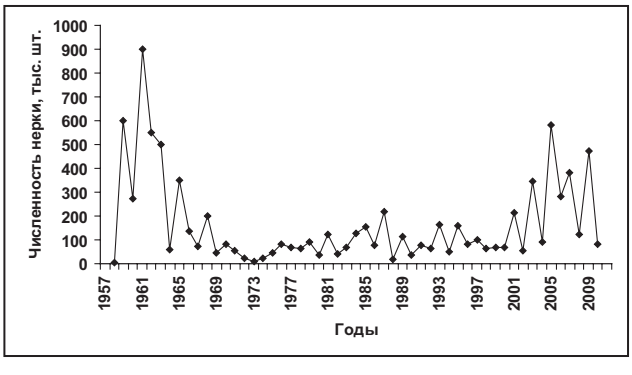


Рис. 259. *Численность производителей нерки, пропущенных в бассейн р. Палана (оз. Паланское) в 1958–2010 гг. (по: Антонов и др., 2007b; с дополнениями А. В. Маслова), тыс. шт.*

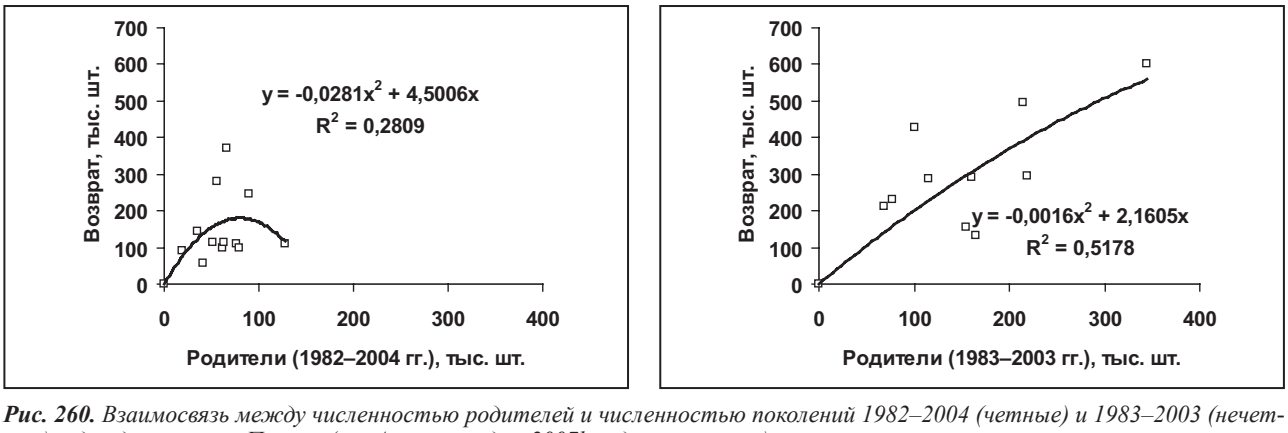


Рис. 260. *Взаимосвязь между численностью родителей и численностью поколений 1982–2004 (четные) и 1983–2003 (нечетные) годов для нерки р. Палана (по: Антонов и др., 2007b, с дополнениями), тыс. шт.*

По предварительным данным, в четные годы популяционная оптимальная численность (П-оптимум) производителей нерки р. Палана равна 80 тыс. шт., в нечетные – 150 тыс. шт. (Бугаев и др, 2002b). Как видно из рис. 259, очень высокие пропуски нерки р. Палана на нерестилища в прошлом не приводили к стабильному увеличению численности этого стада.

На рис. 260 представлена взаимосвязь между численностью родителей и численностью возвратов нерки р. Палана в поколениях четных и нечетных лет (при расчетном возрасте 2.3).

Нерка р. Палана традиционно имеет достаточно слабую интенсивность берегового вылова (рис. 258). В 2000–2006 гг. средний улов нерки р. Палана составил 88,9 (пределы 28,0–146,9) т (Антонов и др., 2007b). Последние данные о вылове нерки р. Палана представлены в табл. 112.

9.3.2. Нерка р. Большая

В отличие от крупных и ряда мелких стад нерки на Камчатке, для которых не существует значительной проблемы оценки объема прибрежного и речного вылова, что позволяет оценить общий подход половозрелых рыб к устью нерестовой реки, для нерки р. Большая достоверная оценка прибрежного и речного вылова остается открытой по настоящий день (Бугаев, 1995a; Бугаев и др., 2001b; Бугаев и др., 2002c). Автор настоящей книги не разделяет оптимизма О. М. Запорожца и др. (2007a-b) в определении расчетного скрытого и фактического вылова нерки р. Большая, т. к. проблема очень сложна и не однозначна.

Частично это связано с тем, что половозрелая нерка крупнейшего в Азии стада нерки р. Озерная, устье которой расположено несколько южнее р. Большая, совершает сложные миграции вдоль побережья Западной Камчатки (Коновалов, 1971, Бирман, 1985), и уловы нерки, добытые ставными неводами, расположенными между устьями рр. Озерная и Большая, вероятно, содержат и особей из р. Озерная (Дубынин и др., 2007a). Стадо нерки р. Озерная значительно доминирует по численности над особями стада нерки р. Большая. По результатам исследования М. М. Селифонова (персональное сообщение) и В. Ф. Бугаева (1995a), в некоторые годы особи нерки р. Озерная составляют до 90 % от всего вылова нерки ставными неводами, установленными у р. Большая.

С середины 1990 и начала 2000-х гг., с появлением большого числа рыбодобывающих предприятий в бассейне р. Большая и резким увеличением браконьерского промысла, говорить о реальной межгодовой оценке вылова нерки этой реки и реставрировать предыдущий период стало еще проблематичнее. Эти же причины не позволяют реконструировать вылов нерки р. Большая в море, как это было сделано для нерки р. Палана (Бугаев и др., 2001a, 2002b).

С учетом всего вышеизложенного, как и ранее (Бугаев, 1995a; Бугаев и др., 2001a, 2002b; Антонов и др., 2007b), у нерки р. Большая автор оценивает только межгодовую численность отнерестившихся производителей, что позволяет все же сделать некоторые выводы о динамике численности нерки этой реки.

Как видно из рис. 261, в 1957–2010 гг. численность производителей нерки, отнерестившихся в бассейне р. Большая, претерпевает значительные изменения. Так, в 1957–1967 гг. наблюдалась высокая численность производителей, затем в 1967–1983 гг. начался период устойчивой низкой численности. В последующие 1984–2004 гг. в целом можно говорить об увеличении численности пропускаемых на нерестилища рыб, но при этом наблюдаются отдельные годы с очень низким пропуском особей на нерестилища. В 2005–2010 гг. имело место значительное снижение численности рыб.

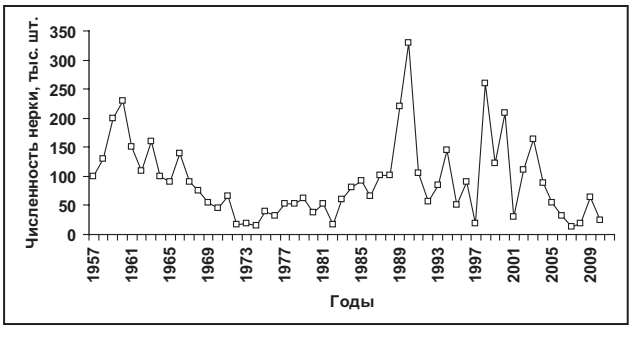


Рис. 261. *Численность производителей нерки, пропущенных в бассейн р. Большая в 1957–2010 гг. (объединенные данные по ранней и поздней сезонным расам) (по: Антонов и др., 2007b; с дополнениями А. В. Маслова), тыс. шт.*

Основной особенностью динамики численности нерки рек Западной Камчатки (за исключением рыб р. Палана) является то, что колебание численности этого вида в них находится в большинстве случаев в одной фазе: одновременно численность нерки почти во всех западнокамчатских реках уменьшается или увеличивается, что в полной мере относится и к нерке рр. Большая и Озерная (Бугаев, 1995a).

Так, ранее была отмечена высокая положительная достоверная корреляционная связь между численностью подходов нерки к устью р. Озерная и численностью нерки, отнерестившейся в бассейне р. Большая (Бугаев, 1995a).

Причину однонаправленных колебаний численности нерки в большинстве рек Западной Камчатки В. Ф. Бугаев (1995a) рассматривает как следствие однонаправленных изменений в выживаемости особей различных стад в морской период жизни, который и определяет в целом динамику их численности на этом побережье.

Другой причиной, работающей синхронно с первой, может быть то, что с увеличением численности нерки р. Озерная несколько снижается общий пресс промысла на второстепенные стада нерки Западной Камчатки.

Вопрос о точной цифре популяционной оптимальной (П-оптимум) численности производителей нерки р. Большая в настоящее время открыт, но, по мнению некоторых исследователей (Бугаев и др., 2001b, 2002c), он находится на уровне порядка 100–150 тыс. шт.

Как было показано на примере нерки р. Камчатка (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002), озерные и речные стада нерки имеют значительно различающуюся динамику численности, и рассматривать их по этому показателю надо раздельно.

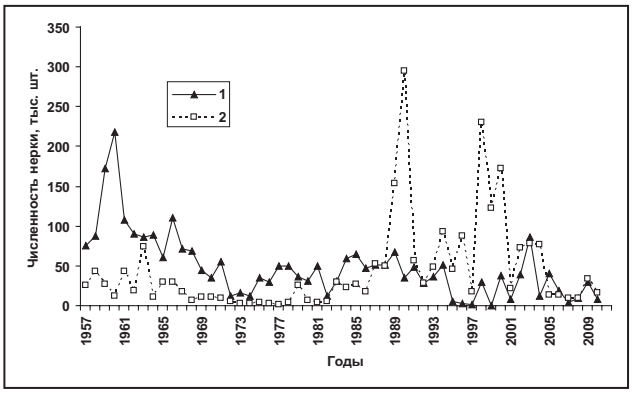


Рис. 262. *Численность производителей нерки стада «БН» (1) и группировки «БР» (2), пропущенных в бассейн р. Большая в 1957–2010 гг. (объединенные данные по ранней и поздней сезонным расам) (по: Антонов и др., 2007b; с дополнениями А. В. Маслова), тыс. шт.*

Основываясь на данных рис. 262, можно предполагать, что в структуре всего стада нерки р. Большая с конца 1980-х гг. и по 2001 г. произошли принципиальные изменения, когда численность нерки группировки речных стад 2-го порядка («БР») начала преобладать над неркой стада 2-го порядка – оз. Начикинское («БН») (Бугаев и др., 2002с), но в 2002–2010 гг. ситуация становится довольно неопределенной.

По современным экспертным представлениям, вылов нерки р. Большая в разные годы значительно колеблется и составляет от 60–100 до 300–400 тонн.

9.3.3. Некоторые второстепенные водоемы Камчатского края

Многие годы камчатские рыбаки неоднократно говорили о необходимости освоения второстепенных стад нерки севернее м. Олюторский. И только в конце 1980-х гг. это освоение началось. В настоящее время обловы данного района промышленностью проводятся ежегодно.

В табл. 111 показан вылов нерки на Северо-Восточном побережье Камчатки от м. Олюторский до м. Наварин в 1988–1995 гг. Лов рыбы в этом районе производится экспедиционным способом, когда одно судно курсирует между соседними бухтами, принимая уловы, выловленные мобильными рыболовецкими бригадами. К сожалению, такой детальной статистики вылова, как в 1988–1995 (табл. 111), в современный период мы не располагаем, т. к. имеются негласные сведения о корректировке статистики уловов из разных мест поимки рыбы. Поэтому ограничимся данными об уловах нерки, полученными в первые годы освоения названного района.

В табл. 112 представлена статистика вылова нерки в реках и у некоторых рек п-ва Камчатка и о. Беринга. При анализе данной таблицы надо иметь в виду, что нерка часто добывается не в самих реках, а ставными неводами, установленными вдоль морского побережья в районах этих рек, и часто невода вылавливают не аборигенную, а проходную рыбу из соседних водоемов (Бугаев, 1995а; Дубынин и др., 2007а). Например, прилов транзитной нерки у р. Большая может достигать 90 % (Бугаев, 1995а). Высок прилов транзитной рыбы и у р. Русакова (в совокупности с Кануриваям) (табл. 112), т. к. вылов нерки здесь высок, а сама р. Русакова, судя по заполнению нерестилищ (А. В. Маслов, персональное сообщение), к явно «нерочьим» не принадлежит.

Таблица 111. *Вылов нерки на северо-восточном побережье Камчатки от м. Олюторский до м. Наварин (по данным акционерного общества ОПХ «Петропавловское»), т*

Район лова	Годы							
	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995
Лим. Северный	–	–	20	25	20	30	20	45
Бух. Шлюпочная	–	20	25	30	40	20	20	35
Бух. Южная Мочевна	75	100	50	70	80	30	84	100
Бух. Северная Мочевна	–	50	80	55	40	20	50	50
Бух. Анастасия	10	20	20	25	20	20	30	20
Бух. Дежнева	10	20	20	25	20	10	20	20
Бух. Опуха	10	20	25	30	20	20	20	30
Всего вылов	105	230	240	260	240	150	244	300

Примечание. Колхоз XX партсъезда выловил в р. Ананапыльген в 1994 г. 50 т, в 1995 г. – 59 т нерки.

Из табл. 112 видно, что в 2006–2010 гг. уловы в большинстве районов возросли, по сравнению с 1996–2000 и 2001–2005 гг. Обращает на себя внимание отсутствие статистики вылова у нерки рр. Паратунка и Авача, хотя эти реки находятся наиболее близко к г. Петропавловск-Камчатский, а имеющиеся цифры вылова явно не отража-

ют объемов изъятия. Явно занижена статистика вылова нерки и в Авачинской губе, что, вероятно, связано с тем, что рыбопользователи скрывают уловы.

Вылов нерки р. Саранная (оз. Саранное) в конце 1980 – середине 1990-х гг. ежегодно составлял 70–100 т (Бугаев, 1995a). Как видно из табл. 112, в современный период уловы нерки в этом водоеме остались на прежнем уровне.

На рис. 263–269 автор приводит пропуск производителей нерки на нерестилища некоторых второстепенных рек Камчатского края. Интенсивность вылова в реках Камчатского края со временем изменялась. Если в 1970–1980-х гг. она составляла 30–60 %, то в последние 15–20 лет она значительно возросла и сейчас находится на уровне 60–90 %. На наш взгляд, данные о заполнении нерестилищ по нерке достовернее характеризуют межгодовую изменчивость численности в этих реках, чем ненадежная в силу объективных и субъективных причин статистика вылова по рекам (табл. 112). Та, которая, имеется сейчас (табл. 112), явно не учитывает скрытые уловы, безусловно, имеющие место (Запорожец, Запорожец, 2007; Запорожец и др., 2007a-b). Результаты браконьерства на нерестилищах ряда рек, без сомнения, искажают материалы рис. 263–269, но в данном случае анализируем то, что имеем.

Обращает внимание (рис. 264) высокий пропуск производителей нерки в р. Колпакова в 2005 г. (вылов нерки в районе этой реки в 2005 г. был низким).

Таблица 112. *Статистика вылова нерки в реках и у некоторых рек Камчатки и о. Беринга в 1996–2010 гг. (по данным КамчатНИРО), т*

Водоем	1996–2000 гг.		2001–2005 гг.		2006–2010 гг.	
	Пределы	Среднее	Пределы	Среднее	Пределы	Среднее
Р. Палана	49–90	69,06	28–122	81,81	108–313	241,05
Р. Хайлюля	10–28	16,84	14–28	21,48	6–44	22,51
Р. Ича	0,3–17	5,55	3–20	11,10	11–34	28,45
Р. Облуковина	1–9	5,08	0,5–7	2,68	22–84	39,66
Р. Крутогорова	0,2–23	7,22	0,8–4	2,30	9–42	21,65
Р. Колпакова	1–27	12,43	1–21	8,79	13–42	23,67
Р. Воровская	2–29	10,61	3–15	6,56	20–162	70,32
Р. Кихчик	0,4–69	20,34	0,9–7	3,25	2–29	14,54
Р. Большая	78–884	406,16	57–592	327,67	682–1959	1341,93
Р. Лиственничная	0,4–13	6,48	2,2–3,51	2,85	0,33–0,9	0,61
Р. Паратунка	н. д.	н. д.	н. д.	н. д.	0,1–1,03	0,57
Р. Авача	0,2–6	0,21	н. д.	н. д.	0,49–0,5	0,49
Авачинская губа	0,8–3	2,03	0,3–2	0,99	1–6	3,82
Р. Налычева	10–17	15,36	2–24	12,65	0,2–6	2,71
Р. Жупанова	4–19	11,29	20–49	35,13	50–148	85,23
Р. Хайлюля	33–166	49,90	33–297	100,10	26–85	62,90
Р. Русакова	64–259	124,09	56–148	89,02	81–434	167,44
Р. Вывенка	3–59	24,64	1–43	22,36	60–304	137,96
Р. Култучная	0,5–21	8,89	0,2–85	20,59	0,1–53	36,61
Р. Наваринваям	29–71	50,00	9–55	28,84	1–86	46,11
Р. Пахача	6–56	32,13	5–154	64,89	59–435	240,93
Р. Апука	15–119	60,33	13–156	72,71	52–685	303,89
Р. Ананапыльген	15–50	26,67	29–52	41,54	48–262	107,43
Р. Саранная	69–151	109,89	34–94	73,97	32–89	71,11

Примечание. Н. д. – нет данных.

Более подробно рассмотрим заполнение нерестищ в очень важной популяции азиатской нерки – р. Ананапыльген (оз. Лагуна Анана). Как видно из рис. 269, численность нерки, пропущенная на нерестилища в бассейн этой реки в 1970–2010 гг., колебалась в значительных пределах. Высокий пропуск в 2005 г. объясняется поздним началом лова нерки реки, связанным с организационными причинами. Обращает внимание, что, начиная с 1984–1985 гг., пропуск производителей в озеро на нерест в целом увеличился. Последнее явилось следствием общего увеличения численности нерки данной популяции.

Вылов нерки р. Ананапыльген в 1987 и 1991–2002 гг. ежегодно составлял от 12 до 99 (в среднем 46,8) (в 1988–1989 гг. – 337–390) тонн. К сожалению, имеющаяся статистика вылова нерки данного стада недостаточно полна и не отражает истинной картины уловов (Бугаев и др., 2004b). Статистика вылова нерки р. Ананапыльген свидетельствует об увеличении в 2006–2010 гг. уловов по сравнению с 1996–2000 и 2001–2005 гг. (табл. 112).

Из-за пропусков в ряду наблюдений имеющиеся материалы не дают однозначного ответа об оптимальной численности нерки р. Ананапыльген. По мнению исследователей (Бугаев и др., 2004b), оптимальная численность нерки этого водоема находится на уровне 20–30 тыс. шт., но это предположение нуждается в уточнении.

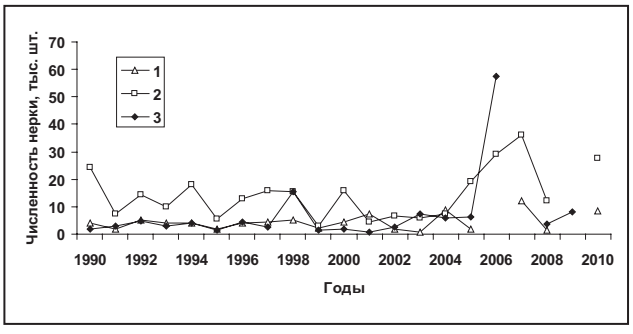


Рис. 263. *Численность производителей нерки, пропущенных на нерестилища рр. Хайрюзова (1), Ича (2), Крутогорова (3) в 1990–2010 гг. (по данным А. Г. Остроумова, К. Ю. Непомнящего и А. В. Маслова – архив КамчатНИРО), тыс. шт.*

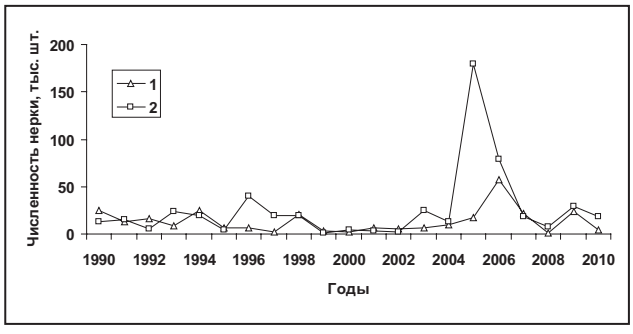


Рис. 264. *Численность производителей нерки, пропущенных на нерестилища рр. Облуковина (1) и Колпакова (2) в 1990–2010 гг. (по данным А. Г. Остроумова, К. Ю. Непомнящего и А. В. Маслова – архив КамчатНИРО), тыс. шт.*

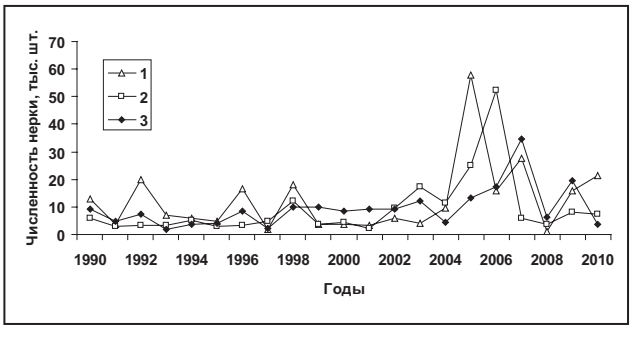


Рис. 265. *Численность производителей нерки, пропущенных на нерестилища рр. Воровская (1), Кихчик (2), Камбальная (3) в 1990–2010 гг. (по данным А. Г. Остроумова, К. Ю. Непомнящего и А. В. Маслова – архив КамчатНИРО), тыс. шт.*

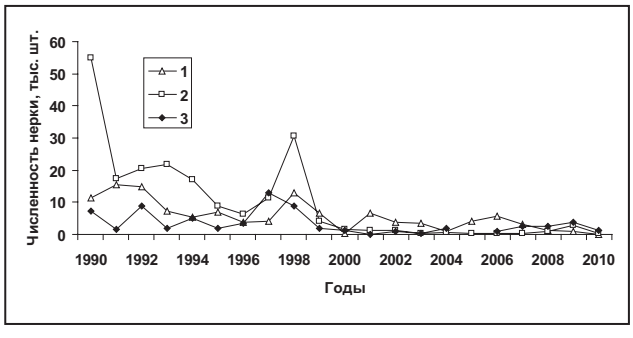


Рис. 266. *Численность производителей нерки, пропущенных на нерестилища рр. Лиственничная (1), Паратунка (2), Авача (3) в 1990–2010 гг. (по данным А. Г. Остроумова, К. Ю. Непомнящего и А. В. Маслова – архив КамчатНИРО), тыс. шт.*

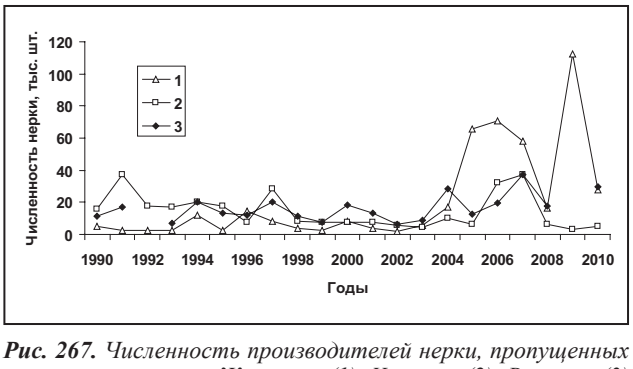


Рис. 267. *Численность производителей нерки, пропущенных на нерестилища рр. Жупанова (1), Хайлюля (2), Вывенка (3) в 1990–2010 гг. (по данным А. Г. Остроумова, К. Ю. Непомнящего и А. В. Маслова – архив КамчатНИРО), тыс. шт.*

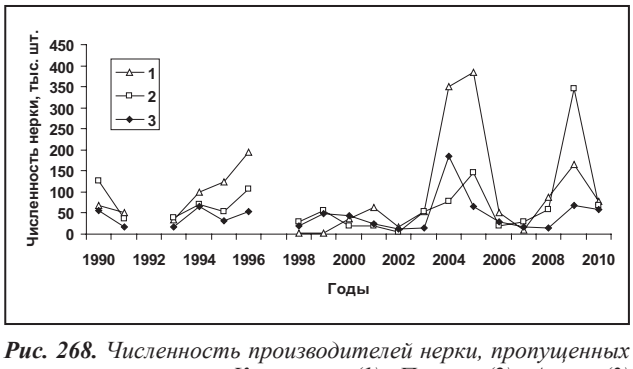


Рис. 268. *Численность производителей нерки, пропущенных на нерестилища рр. Култучная (1), Пахача (2), Апука (3) в 1990–2010 гг. (по данным А. Г. Остроумова, К. Ю. Непомнящего и А. В. Маслова – архив КамчатНИРО), тыс. шт.*

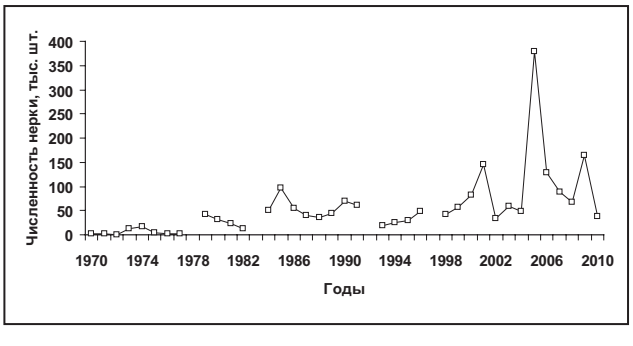


Рис. 269. *Численность производителей нерки, пропущенных на нерест в оз. Лагуна Анана в 1970–2010 гг. (по: Бугаев и др., 2004b, с дополнениями А. В. Маслова), тыс. шт.*

9.3.4. Водоемы Восточной Чукотки

Доля чукотской нерки в суммарном вылове азиатских стад в среднем составляет 3,37 (от 0,22 в 2002 до 13,82 в 1972 г.) %. Основной промысел на территории Чукотского автономного округа сосредоточен в Мейныпильгынской озерно-речной системе (ОРС). В среднем здесь добывают 73,6 (39,6–100) % чукотской нерки (Голубь, 2007a-b).

Промысел нерки Мейныпильгынской ОРС в протоках озер начинается в начале июля и заканчивается в конце августа. Численность Мейныпильгынской нерки была очень высокой в 1940-е и первой половине 1960-х гг., когда вылов достигал 634 т (1941 г.), а по некоторым данным (Черешнев и др., 2002) – до 750 т (1963 г.). Во второй половине 1960–1970-х гг. уловы уменьшились с 285 до 58 т (Голубь, 2003a). Среднемноголетний вылов нерки в районе системы в 1941–2002 гг. составил 226,4 т, а средняя доля промыслового изъятия в 1970–2002 гг. находилась на уровне 30,0 % (Голубь, 2003a).

На рис. 270 представлены многолетние данные о вылове (1941–2010 гг.) и подходах (1970–2010 гг.) мейныпильгынской нерки к устью озерно-речной системы по результатам работ Охотскрыбвода и ЧукотТИНРО (Голубь, 2003a, 2007a), а на рис. 271 – численность производителей, пропущенных на нерестилища этой системы. Наблюдаемое снижение уловов нерки в Мейныпильгынской ОРС в период с 1993 г. по сегодняшний день в большой степени обусловлено негативными процессами в экономике, а не уменьшением численности нерестового стада (Голубь, 2003a).

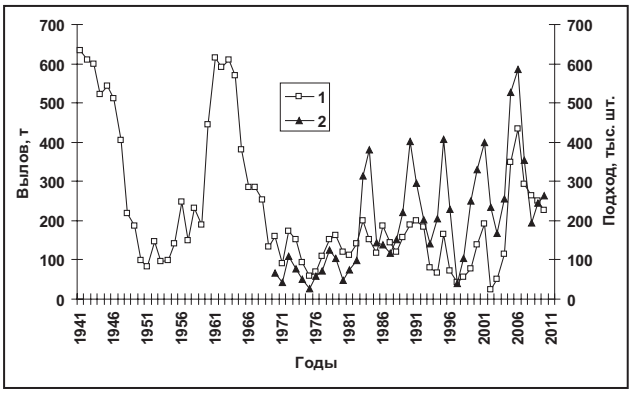


Рис. 270. *Вылов (1) и подход (2) к устью реки мейныпильгынской нерки в 1941–2010 гг. (по: Голубь, 2003a, 2007d; с дополнениями Е. В. Голубь)*

Данные о подходах и вылове производителей мейныпильгынской нерки, накопленные за длительное время, позволили установить 6-летнюю цикличность смены лет доминантного нереста. Максимальные подходы производителей, повторяющиеся, как правило, каждые 6 лет, соответствуют возврату потомков предыдущего многочисленного поколения в возрасте 2.3, 1.4 и 3.2 (5-годовики или 6-летние рыбы). Доля особей этих возрастов в годы доминантного нереста (1978, 1984, 1990, 2001, 2006 гг.) существенно увеличивается по сравнению со среднемноголетним уровнем (51,2 %) и в сумме составляет не менее 65 % всех производителей (Голубь, 2003a). «Переключение» фаз цикличности у мейныпыльгинской нерки происходит за счет увеличения доли 5-летних рыб (4-годовиков) по сравнению с их долей в годы доминантного нереста (1978, 1984, 1990, 2001, 2006 гг.).

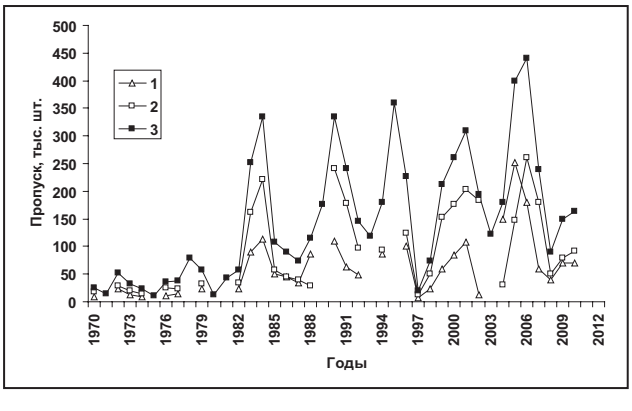


Рис. 271. *Пропуск производителей нерки на нерестилища Мейныпильгынской озерно-речной системы в 1970–2010 гг.: 1 – бассейн оз. Ваамочка, 2 – бассейн оз. Пекульнейское (по: Голубь, 2007a; с дополнениями Е. В. Голубь)*

Коэффициент корреляции Пирсона между численностью родительского поколения и численностью потомков $r = 0{,}691$ ($P < 0{,}001$; $n = 26$). Еще более тесная связь существует между численностью потомков и численностью самок, пропущенных на нерестилища: $r = 0{,}772$ ($P < 0{,}001$; $n = 23$). Все это свидетельствует, что основным фактором, определяющим численность дочерних поколений у мейныпильгынской нерки, является количество отнерестившихся родителей (Голубь, 2007a-b).

Кратность возвратов мейныпильгынской нерки имеет обратную связь с численностью отнерестившихся родителей: $R^2 = 0{,}5058$; $r_s = -0{,}713$ ($P < 0{,}01$, $n = 23$) (Голубь, 2003a).

У мейныпильгынской нерки прослеживается достоверная негативная зависимость сроков начала массового нерестового хода от численности ее подходов: r = -0,840; P < 0,001, n = 33) (Голубь, Голубь, 2009b).

Лов нерки бассейна оз. Кайпыльгин не ведется вообще, хотя в 1970-е гг. здесь добывали от 2 до 7 т нерки. Слабое освоение запасов (здесь можно вылавливать не менее 10–12 т нерки) объясняется удаленностью от населенных пунктов и отсутствия перерабатывающей базы (Голубь, Голубь, 2005; Голубь, 2007a-b).

В 1930-е гг. И. Д. Агапов (1941) считал возможным вылов нерки в р. Туманская до 200 тыс. шт. По данным И. А. Черешнева и А. С. Агапова (1992b), промысел нерки в бассейне р. Туманская может быть вполне рентабельным и давать ежегодно до 50–55 т этого ценного вида.

Специального промысла нерки в Анадырском лимане не существует, поэтому точные данные отсутствуют. Ориентировочно в Анадырском лимане добывают за путину 50 т нерки. Величина вылова нерки зависит от времени открытия промысла в лимане: при открытии неводов после 20 июля большая часть нерки проходит необловленной. В бассейне р. Анадырь нерка крайне малочисленна и в уловах в нижнем и среднем течении встречается очень редко (Коротаев и др., 1999; Черешнев и др., 2002).

В бассейне р. Туманская и лаг. Орианда объемы вылова нерки в 2000–2004 гг. не превышали 15 т; в р. Хатырка, лаг. Амаам, Алькатвам, Южная, Кейнгыпильгын – 6 т. В бассейне оз. Кайпыльгин лов нерки не ведется вообще, хотя в 1970-е гг. здесь добывали от 2,1 до 7,0 т (Голубь, Голубь, 2005).

В 1950-хх гг. в оз. Аччен добывали до 80–150 т нерки (Черешнев и др., 2002). В начале 1960-х гг. уловы составляли ежегодно 30–50 т при максимальном вылове в 1963 г. – 206 т. В дальнейшем уловы стали падать и в 1973 г. дошли до уровня 3 т (Черешнев, 1981; Черешнев и др., 2002). Позже, в 1980 – начале 1990-х гг. здесь добывали ежегодно до 50 т нерки (Путивкин, 1994). В последние годы в оз. Аччен ежегодно вылавливают до 10–15 т нерки. Около 8 т добавляет прилов разнорыбицы (горбуши, арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex, сибирской ряпушки и др.).

В оз. Сеутакан нерки ловят намного меньше, чем в оз. Аччен (Черешнев, 1981; Путивкин, 1994; Черешнев и др., 2002). В настоящее время в лагуне Сеутакан ведут регулярный промысел нерки. В 2001–2009 гг. здесь вылавливали в среднем около 10 т (20 % от численности подходов) (Голубь, Голубь, 2010b). В 2009 г. в лагуне Сеутакан промышленный вылов составил 12,0 т (квота, 12,0 т), а в р. Хатырка было добыто 4,6 т нерки (квота 28,0 т), (Голубь, Голубь, 2009b).

Данные о возрастном составе производителей нерки из других водоемов Чукотки и характере изменения длительности морского нагула, а также о динамике вылова в отдельных водоемах позволили предположить, что изменения численности нерки в Мейныпильгынской ОРС, в бассейнах оз. Кайпыльгин, Аччен, лаг. Амаам, Орианда, Лэйнгыпильгын, а также Сеутаканской ОРС имеют сходный характер, тогда как динамике численности нерки в бассейнах рр. Туманская и Анадырь свойственны свои особенности. По-видимому, различия в колебаниях численности производителей нерки из этих водоемов в первую очередь обусловлены тем, что инкубация и пресноводный период жизни молоди происходит в разных климатических областях.

Отмеченные особенности изменений численности и данные о популяционной биологии позволили разработать алгоритм формирования перспективных прогнозных оценок подходов производителей и объемов возможного промыслового изъятия нерки в водоемах Чукотки. Сформированные на этой основе принципы рационального управления запасами позволили в течение 10 лет увеличить объемы вылова чукотской нерки с 50 до 450 т (Голубь, 2007a-b).

9.3.5. Охотоморское побережье

Численность нерки на материковом побережье Охотского моря невелика, наиболее значимые популяции обитают в бассейнах рр. Охота и Ола. Из них наиболее крупная – охотская популяция. В 1930-е гг. только в Уегинскую озерно-речную систему заходило до 100 тыс. особей нерки (Правдин, 1940). В 1960-е гг. численность этого локального стада снизилась до 10–20 тыс. рыб (Никулин, 1970). Тем не менее, данная популяция представляет интерес в плане увеличения численности проходной нерки за счет мероприятий по ее искусственному воспроизводству.

Другой, перспективной в этом направлении, является популяция р. Ола с субпопуляциями, обитающими в озерно-речных системах Мак-Мак, Чека, Киси. После проведения Охотскрыбводом работ по фертилизации и зарыблению этих озер сеголетками нерки возвраты ее в р. Ола возросли на порядок, и в 1996 г. там учли около 10 тыс. производителей (Пузиков, 1998). В районе р. Ола самостоятельного промыслового значения этот вид не имеет. В качестве прилова при промысле горбуши, нерки добывают не более 3–5 т (Волобуев, Голованов, 2001).

Согласно промысловой статистике, вылов нерки на северном побережье в 1991–2000 гг. колебался от 0,3 до 2,0 т, в Охотском районе – от 0,6 до 92,0 т. В среднем за 10 лет ежегодный вылов нерки в Охотском районе составил 33,5 т или 13 тыс. шт. В 1998 г. здесь добыли всего 14 т нерки, а в 1999 г. – 70, 4 т (Волобуев, Марченко, 2004).

ГЛАВА 10
Перспективы использования запасов азиатской нерки

Несмотря на то, что после выхода первой книги «Азиатская нерка» (Бугаев, 1995а) прошло более 15 лет, подавляющее большинство из рассмотренных ранее принципов использования запасов азиатской нерки, изложенных в ней, остаются актуальными и сейчас. Появилось много новой информации, которая, как правило, подтверждает сделанные ранее выводы, но в некоторых – даже сводит на нет отдельные, казавшиеся ранее незыблемыми положения по биологии и динамике численности отдельных азиатских стад.

Использование запасов популяций рыб (в том числе нерки и других видов тихоокеанских лососей) требует знания их популяционной структуры. Рассматривая вопросы организации рационального использования и перспективы воспроизводства популяций рыб, представляя хотя бы теоретически возможные негативные последствия изменений популяционной структуры стад, необходимо максимально возможно препятствовать возникновению ситуаций, в которых вероятность этих негативных последствий особенно велика. На первый взгляд, наиболее эффективный способ решения этой задачи состоит в том, чтобы предотвратить или свести к минимуму любые изменения популяционной структуры стад, но это возможно только при отказе от эксплуатации стад и создании заповедных районов их обитания. **Любые изменения условий обитания и воздействия на численность стад, как уменьшающие ее (промысел), так и увеличивающие (рыборазведение), в той или иной мере затрагивают и изменяют популяционную структуру стад** (Мина, 1986).

Иногда выход из положения видят в том, чтобы равномерно распределять промысловое воздействие по популяциям, слагающим стадо (Алтухов, 1974; Коновалов, 1980). Однако, как отмечает П. Ларкин (Larkin, 1972), реализовать подобную стратегию при эксплуатации природных популяций практически невозможно. В лучшем случае в качестве «единиц регулирования» можно выделить составные части стада, которые могут обладать достаточно сложной популяционной структурой.

Кроме того, возникает вопрос, имеет ли смысл добиваться в промысловых условиях сохранения популяционной структуры и генетического состава, характерных для данного стада в естественных условиях при отсутствии промысла. В стремлении предотвратить негативные последствия изменений популяционной структуры стад мы не вправе утверждать, что любые изменения популяционной структуры приводят к негативным последствиям (Мина, 1986).

Необходимо помнить, что стадо рыб, как и каждая из слагающих его популяций, представляет собой компонент экосистемы. В интересах развития рыбного хозяйства стадо должно поддерживаться в таком состоянии, чтобы оно возможно полнее использовало ресурсы среды обитания и сохраняло оптимальный с экономической точки зрения состав. **Если какая-то популяция, входящая в состав стада, исчезает в результате действия промысла или под влиянием иных внешних воздействий, но затем ее место в экосистеме занимает новая популяция, произошедшая от эмигрантов из других популяций того же стада, то вновь образовавшаяся популяция заведомо не будет генетически тождественна ранее существовавшей. Это не означает, однако, что произошедшая замена непременно пагубно скажется на численности и воспроизводительной способности стада как целого. Нельзя даже утверждать, что при такой замене уменьшится генетическое разнообразие стада.**

Подобные **замещения одних популяций другими, а также слияние и дробление популяций, вероятно, имели место в истории каждого стада в естественных условиях и при отсутствии промысла**. Высокие репартивные способности популяций некоторых видов обнаруживаются при акклиматизации в новых районах, когда сконструированные популяции с высокой численностью возникают от малых групп особей-основателей (Мина, 1986).

Режим промыслового использования стад рыб тем совершеннее, чем больше он приближается к полному хозяйственному освоению. **Чем эффективнее меры воздействия на численность и состав стад, тем менее опасны непрогнозируемые изменения их популяционной структуры**. Негативные последствия этих изменений могут быть частично или полностью компенсированы за счет создания условий, благоприятствующих если не всем, то некоторым популяциям, входящим в состав стад (Мина, 1986).

Рациональное использование локальных стад нерки (и других видов лососей) заключается в регуляции пропуска и вылова, что достигается предварительным и оперативным прогнозированием.

Управляемое лососевое рыболовство основывается на стратегии ежегодного оптимального заполнения нерестилищ рыбами контролируемых локальных стад. Такое оптимальное заполнение можно осуществлять, если контролировать продолжительность, места и методы рыболовства.

В теории рыболовства оптимальным считается такое количество производителей, при котором достигается максимум прибавочного воспроизводства (Ricker, 1954; Burgner et al., 1969; Рикер, 1979) или, в других терминах, максимум прибавочной продукции запаса (Бабаян, 2000). Здесь и ниже речь идет об P-оптимумах (см. гл. 2 «Материалы и методы исследований»).

Оптимальную численность производителей определяют по историческому соотношению между пополнением, которое обычно измеряется как число новых половозрелых производителей, и численностью производителей-родителей. На практике хорошее соотношение, коррелирующее между составляющими, трудно получить. Вначале надо накопить ряд наблюдений о численности нерестовой части стада (Ricker, 1954; Burgner et al., 1969).

Оперативная корректировка решений является особенно важной деталью регулируемого промысла. С ее помощью можно исправлять некоторые погрешности, допущенные при заблаговременном прогнозировании. Большая межгодовая изменчивость в численности подходов является общей для большинства локальных стад нерки Азии и Америки.

Исследователи (менеджеры), регулирующие вылов и пропуск, должны указать направления практических мероприятий, подкрепленных теоретическими решениями, чтобы гарантировать максимально устойчивую продукцию рационально используемых локальных стад нерки.

Прежде всего в каждом конкретном случае надо выяснить максимально допустимую численность производителей для каждого локального стада, а **на нерест пропускать особей с численностью, близкой к оптимальной (P-оптимумам)**. В период регуляции промысла необходимо учитывать биологические показатели производителей, которые могут скорректировать имеющиеся предположения о численности подхода, а также условия в районе нереста.

Научный сотрудник (менеджер), зная, что его представления, как правило, отличаются от фактической картины, должен **в первую очередь уделять внимание крупномасштабному промышленному рыболовству, которое изымает основную часть идущих на нерест рыб, и даже допускать небольшие переловы, если существует хоть малейшая опасность переполнения нерестилищ**. В общем случае надо полнее использовать как нерестовые площади, так и выростные водоемы. Подобный подход используется при регуляции промысла нерки в Северной Америке (Burgner et al., 1969), где этот вид, как правило, находится на достаточно высоком уровне численности (Alaska Commercial..., 1989; Bull. NPAFC No. 1-5, 1998–2009; и др.).

Использование запасов рыб неотделимо от совершенствования нормативной базы рационального использования биологических ресурсов. Этот вопрос очень важен, т. к. использование несовершенной нормативной законодательной базы всегда будет приводить к систематическим негативным последствиям.

Задачи охраны рыб существенно отличаются от общих задач охраны животного мира (Мина, 1986). Принципы рационального использования ресурсов должны учитывать частую невозможность добычи в природе в промышленных масштабах только отдельных видов рыб, и соответствующие положения нормативной базы должны обязательно содержать разъяснения ситуаций многовидового промысла рыб (Бугаев, 2005а, 2007а; Бугаев и др., 2007а).

Так как нерка является самым экономически важным объектом российско-японского дрифтерного промысла (Курмазов, 2001, 2006; Бугаев А., 2003а-е, 2005, 2007; Синяков, 2005; Бугаев и др., 2007а; Синяков, 2008; и др.), **рациональное использования запасов азиатской нерки находится в неразрывной связи с максимальным снижением или прекращением дрифтерного промысла лососей в Исключительной экономической зоне РФ**.

Информация, получаемая при проведении морских научных исследований преднерестовых миграций тихоокеанских лососей с использованием российских дрифтерных судов, является основой для определения и корректировки общего допустимого улова (ОДУ), но в последние годы этот промысел стал носить откровенно коммерческий характер. Японский коммерческий дрифтерный лов осуществляется по межправительственному соглашению между РФ и Японией (Синяков, 2008; Гриценко, 2009).

При морском лове, помимо добычи половозрелых рыб (с примесью неполовозрелых), происходят регулярные потери из сетей неполовозрелых особей, а также рыб с недостаточной массой. Кроме того, в дрифтерных порядках гибнет значительное количество морских млекопитающих и птиц (Селифонов, 1975a-b; Harris, 1987; Коммерческий дрифтерный промысел…, 2004; Артюхин и др., 2010; и др.).

С перемещением дрифтерного промысла лососей в ИЭЗ РФ, что произошло в 1992 г. и продолжается в настоящее время, накопился ряд наблюдений, которые позволяют уже сейчас сделать определенные выводы о его влиянии на численность нерки р. Озерная и некоторые виды лососей (нерка, чавыча) р. Камчатка.

Так, по данным идентификации локальных стад нерки в море, проведенным А. В. Бугаевым (2003а-е, 2005, 2007, 2011), в 1995–2010 гг. вылов нерки р. Камчатка в относительных величинах в 2000–2010 гг. был значительно выше, чем более многочисленной нерки р. Озерная (оз. Курильское), что хорошо видно из табл. 1.

Если в будущем для дрифтерного промысла лососей закрыть 1-й район (рис. 194), где нерка р. Камчатка, по данным А. В. Бугаева (2003а-е, 2005, 2007, 2011), составляет 50–70 %, или начинать этот промысел в этом районе позднее – с 10–11 июня, то можно предполагать, что в относительном и абсолютном выражении вылов нерки

р. Камчатка заметно снизится и при сохранении общих дрифтерных объемов вылова нерки в пределах 5–6 тыс. т, пресс промысла несколько переместится на нерку р. Озерная. Такие действия по регулированию промысла могут уравнять относительный вылов нерки рек Камчатка и Озерная (Бугаев, 2007а; Бугаев и др., 2007а, 2009; Бугаев, Кириченко, 2008).

Знание этого факта и сохранение имеющейся ситуации в будущем можно рассматривать, прежде всего, как существенный пример нерационального использования запасов данного вида и как акт социальной несправедливости к рыбакам и населению, добывающему нерку в Камчатском заливе и бассейне р. Камчатка. Тем не менее, пора уже ставить вопрос вообще о прекращении дрифтерного промысла, а не о его передислокации.

Уже неоднократно отмечали (Бугаев, 2007а; Бугаев, Кириченко, 2008; Бугаев и др., 2009; Бугаев, 2010а), что стабилизировавшийся в последнее десятилетие на уровне 6,0 тыс. т дрифтерный промысел нерки в ИЭЗ РФ для рыб азиатского происхождения по объемам изъятия фактически соответствует имевшему место вылову нерки порядка 9,0 тыс. т (!!!), добывавшейся прежде японским промыслом в море за пределами морской экономической зоны РФ. Тогда существенную часть японских уловов составляла нерка американских стад. Сейчас российский и японский промыслы облавливают совместно половозрелую нерку только стад российского происхождения.

Другой аспект негативного влияния дрифтерного промысла на запасы нерки р. Камчатка и уменьшения ее биоразнообразия в некоторых районах воспроизводства бассейна реки заключается в том, что из-за применения на этом промысле крупноячеистых рабочих сетей (есть еще научно-исследовательские, имеющие несколько меньшую ячею), вылавливаются особи наиболее крупных размеров (средняя навеска половозрелой нерки из рабочих сетей в отдельные годы составляет 2,7–3,0 кг). При этом средняя масса особей, подходящих после дрифтерного промысла к рр. Камчатка и Озерная, часто составляет 2,4–2,6 кг и менее.

Показано (Бугаев, Остроумов, 1990; Бугаев, 1995а), что производители нерки, размножающиеся в верхнем и среднем течении р. Камчатка (на территории Мильковского района), по сравнению с другими районами бассейна реки имеют несколько большие размеры и массу тела. Поэтому с учетом вышеизложенного дрифтерный промысел в ИЭЗ РФ можно рассматривать как дополнительный (после браконьерства) фактор деградации численности популяции нерки верховьев р. Камчатка (в Мильковском районе) в современный период.

Учитывая, что в бассейне р. Камчатка воспроизводится до 90 % чавычи в Азии, а дрифтерный промысел выбирает много неполовозрелых рыб этого вида, чем безусловно снижает подходы и нерестовый потенциал чавычи (Бугаев А. и др., 2004), существующий промысел также следует рассматривать как нерациональный.

Выводы относительно влияния дрифтерного промысла в ИЭЗ РФ на другие виды лососей бассейна р. Камчатка и нерки, воспроизводящейся в других районах Дальнего Востока, пока из-за недостатка имеющихся данных еще нельзя конкретизировать.

10.1. Основные особенности условий воспроизводства нерки в Азии

Численность стад проходной нерки в общем прямо пропорциональна размерам (площади) водоемов и глубине эвфотической зоны, которая часто зависит от общей глубины в водоеме (Koenings, Burkett, 1987).

По И. И. Куренкову (1978а, 2005), средняя глубина озер должна быть не менее 13–18 м, что объясняется необходимостью наличия устойчивой кормовой базы зоопланктона для молоди нерки в течение всего года. В озерах с глубинами менее 13–18 м численность кормового зоопланктона нестабильна в течение года: она обильная в летний период, но с похолоданием резко снижается. Уменьшение глубины еще более усугубляет эти процессы (Куренков, 1978а, 2005).

Рассматривая перспективы естественного воспроизводства азиатской нерки, нужно прежде всего исходить из того, что условия воспроизводства для нерки в этом регионе менее благоприятны, чем для нерки Тихоокеанского побережья Северной Америки. Здесь данный факт объясняется наличием большого количества подходящих по размерам и глубине нагульных и нерестовых озер, в бассейнах которых, как правило, воспроизводятся высокочисленные популяции нерки.

С учетом изложенных требований в Азии известно только два стада нерки – рр. Камчатка и Озерная, составляющие основу всей численности этого вида в регионе (рис. 196). Высокая численность нерки в р. Камчатка объясняется наличием в ее бассейне оз. Азабачье, где нагуливается до 70 % всей молоди нерки этой реки, а в р. Озерная – оз. Курильское, где практически нагуливается 100 % нерки данного стада.

Принципиально изменить ситуацию с увеличением численности нерки в Азии могло бы создание на базе оз. Кроноцкое стада проходной нерки, в бассейне которого сейчас воспроизводится популяция кокани (жилой формы нерки) (Крохин, Куренков, 1964; Куренков, 1979).

По сравнению со стадами нерки рр. Камчатка и Озерная численность всех других второстепенных стад азиатской нерки невысока, но среди них есть ряд стад, которые в настоящее время или в перспективе представляют или могут представлять для промышленности интерес, имея в основном местное промысловое значение. Но именно наличие в их бассейнах озер и увеличивает их значимость для воспроизводства нерки. На Камчатке это нерка рр. Большая (оз. Начикинское), Палана (оз. Паланское), Култушная (оз. Илир-Гытхын), Пахача (оз. Потат-Гытхын), Апука (оз. Ватыт-Гытхын), Ананапыльген (оз. Лагуна Анана), Паратунка (оз. Дальнее, Ближнее),

Лиственничная (оз. Лиственничное); некоторые реки Охотского побережья (рр. Кухтуй и Охота), Анадырско-Наваринского района и Чукотки (реки и озерно-речные системы Мейныпильгын, Туманская, Сеутакан и Аччен), Командорских (р. Саранная) и Курильских о-вов (р. Урумпет).

Рациональному использованию азиатских стад нерки и определению оптимальной численности производителей в них долгое время препятствовало отсутствие статистики их вылова дрифтерным промыслом в море. Исключением являлась только нерка р. Озерная, расчет вылова который производил в течение многих лет М. М. Селифонов (1975a, 1988a; Selifonov, 1987a, 1989).

Но начиная с 1995 и по настоящее время, сотрудник КамчатНИРО А. В. Бугаев (2003a-e, 2005, 2007, 2011; и др.) по чешуйным критериям идентифицирует нерку в море и делает расчеты изъятия дрифтерным промыслом особей рр. Озерная, Камчатка и комплексов второстепенных стад восточного и западного побережий Камчатки.

И, наконец, численность нерки в Азии может увеличиться, если интродуцировать кокани (жилую нерку) в некоторых озерах, вполне пригодных для воспроизводства нерки и в которых проходная нерка и кокани по ряду причин (водопады, нет стока) отсутствуют вообще. Эти идеи были практически реализованы на юге Камчатского края – в оз. Карымское, Ключевое, Толмачева, Сево и др. (Куренков, 1985, 1999, 2000; Погодаев, Куренков, 2007; Маркевич, 2007, 2008a-d; Погодаев и др., 2010; и др.). Камчатскую кокани вселили в оз. Чизени (о. Хонсю) в Японии (Iwata et al., 1991). Но на Камчатке новые, ранее не существовавшие популяции кокани из-за несовершенных законов о рыболовстве не стали объектом местного потребительского и спортивного рыболовства, а начали из-за отсутствия промысла деградировать – катастрофически мельчать (Маркевич, 2007, 2008a-d; Погодаев и др., 2010; и др.).

В последние годы появились отдельные перспективы в увеличении численности азиатской нерки (Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2010a), связанные с изменениями климата в результате глобального потепления (Кокорин и др., 2004; Грицевич и др., 2007; и др.).

Напомним, что уже достаточно давно проводились исследования с целью создания рыбоводных хозяйств, базирующихся на популяциях скатывающихся в море акселерированных сеголетков нерки (Попова, Толстяк, 1986; Кляшторин, Смирнов, 1990; Кляшторин и др., 1990).

Наше отношение к созданию рыбоводных заводов, базирующихся на популяциях, скатывающихся в море на стадии сеголетков и выпускающих в море неакселерированных сеголетков нерки, отрицательное. В таких популяциях скат сеголетков нерки в море (в значительной мере) имеет вынужденный характер и вряд ли рыбоводные заводы с такой биотехникой разведения нерки будут стабильно эффективно работать. Печальным примером данной биотехники рыборазведения может служить закрытый ныне Ушковский рыбоводный завод в бассейне р. Камчатка (Бугаев, 1995a; Бугаев и др., 2007a).

Но в 2030–2040-х гг., в связи с потеплением климата на планете, рыбоводство, основанное на неакселерированных сеголетках нерки может стать вполне реальным. Так, для нерки р. Камчатка было показано (Бугаев, Дубынин, 2002), что численность возвратов популяции ранней нерки верхнего течения р. Камчатка, скатывающихся сеголетками (группировка «С»), очень сильно зависит от температур воды, складывающихся в Камчатском заливе в период их массового ската, и практически не зависит от численности производителей.

Но не следует забывать, что во многих реках Камчатского края и Восточной Чукотки часть нерки скатывается в море сеголетками (Бугаев, 1995a; Бугаев и др., 2007a; Голубь, 2007a-b), и в случае потепления климата на планете численность возвратов нерки от ската из рек сеголетками заметно возрастет. Более того, она может возрасти так, что не понадобятся и рыбоводные заводы, выпускающие сеголетков нерки.

Рассмотрим более подробно перспективы использования основных стад азиатской нерки – рр. Озерная и Камчатка.

10.2. Стратегия управления запасами нерки и перспективы природопользования в бассейне р. Озерная

Ранее специалисты КамчатНИРО считали, что существенно увеличить уровень воспроизводства ряда стад азиатской нерки может фертилизация (удобрение) некоторых озер. Положительный эффект фертилизации, совпавший с улучшением выживаемости в море, был продемонстрирован для нерки оз. Курильское (Селифонов, 1986, 1988a), оз. Азабачье (Kurenkov, 1966; Куренков, 1975; Бугаев, 1995a; Bugaev, 1987b; и др.), оз. Лиственничное (Куренков, Куренков, 1988).

В КамчатНИРО даже сформировали целое подразделение специалистов, многие годы занимавшихся теоретическими и практическими вопросами фертилизации. В итоге, КамчатНИРО провел искусственное удобрение ряда озер. Так, оз. Лиственничное удобряли в 1980 и 2003–2005 гг. (Куренков, Куренков, 1988; Лепская и др., 2007); оз. Курильское – в апреле 1981 г. (дополнительно к этому в конце апреля 1981 г. произошла естественная фертилизация водоемов пеплом влк Алаид), 1982, 1985, 1987 и 1989 (Миловская, Уколова, 1993); оз. Паланское – в 1991 и 2004–2005 гг. (Бугаев и др., 2002b; Лепская, 2007).

Тем не менее, главной целью ученых являлась фертилизация оз. Курильское, где велись основные теоретические исследования по этому вопросу (Бугаев, 1995a; Milovskaya et al., 1987; Миловская, 2000, 2002, 2004, 2006, 2007; и др.).

Но неожиданно в начале 2000-х гг. произошло значительное увеличение численности нерки оз. Курильское, и этот подъем численности никаким образом не был связан с увеличением размерно-массовых показателей смолтов (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Синяков, 2005; Бугаев и др., 2009). Данный факт лишил идею фертилизации этого водоема теоретической и практической основы – она стала несостоятельной. Ведь главная идея фертилизации состояла в том, что за счет ее в оз. Курильское улучшатся кормовые условия для нагула молоди нерки и увеличатся размерно-массовые характеристики смолтов, которые будут иметь повышенную выживаемость в морской период жизни. Последнее должно было благоприятно отразиться на увеличении численности возвратов половозрелых рыб.

Но оказалось, что увеличение возвратов созревших рыб в начале 2000-х и всех последующих годов произошло от смолтов, которые имели размерно-массовые характеристики на 15–20 % ниже средних многолетних значений. Стало ясно, что фертилизация никак не может влиять на регуляции и увеличение запасов нерки р. Озерная (оз. Курильское). По предположению (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2009), увеличение численности нерки р. Озерная явилось результатом улучшения условий нагула молоди нерки в море за счет снижения численности поколений горбуши, что произошло после смены лет нереста доминантных поколений западнокамчатской горбуши с нечетного года на четный (см. гл. 2 «Материалы и методы исследований»), а также снижения численности минтая (Шевляков, Дубынин, 2004).

Поэтому стратегия рационального использования запасов нерки р. Озерная не должна принимать в расчет какие-либо перспективы фертилизации этого водоема, как предполагали прежде (Проблемы фертилизации, 1988; Бугаев, 1995a), а должна базироваться только на естественном воспроизводстве, регулируемом промыслом.

Стратегия рационального использования запасов нерки р. Озерная с учетом одного неизвестного (масштабов и объемов дрифтерного лова) в настоящее время заключается во взаимодействии промысла (морскими ставными неводами в районе устья и закидными неводами в нижнем течении этой реки) и пропуска оптимальной численности производителей нерки на нерестилища бассейна оз. Курильское (Семко, 1961; Егорова и др., 1961; Егорова, 1968; Селифонов, 1988b; Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007a; Дубынин и др., 2007b; Бугаев и др., 2009; и др.).

Численность рыб, пропущенных в озеро, фиксируется на рыбоучетном заграждении, установленном в истоке р. Озерная. Как показали события, единичные очень высокие пропуски нерки (1990 г.) в бассейн оз. Курильское оказались не опасными для воспроизводства (потеряла только промышленность, не освоившая запасы нерки) (Bugaev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2009).

В бассейне р. Озерная сформировался блок, включающий в себя сферы регионального значения (население, социальная сфера, инфраструктура), представленный системой населенных пунктов (Моисеев, Михайлова, 2006): пос. Озерная (специализация – рыбное хозяйство), пос. Запорожье (рыбное хозяйство); пос. Паужетка (геотермальная электростанция); пос. Шумный (в настоящее время специализация не определена).

В 1990-е гг. этот блок в процессе общегосударственной приватизации в значительной мере потерял финансовые и материальные связи с производственной сферой. Бюджетное же финансирование блока не сформировалось. Результатом оказалось неудовлетворительное финансирование систем водоснабжения и теплоснабжения, содержания и ремонта жилых и общественных зданий, сооружений и дорог. Населению предлагалась занятость трудом по найму только в сезон лососевой путины. При этом общий объем заработной платы за сезон не обеспечивал круглогодичное содержание семей. Это обстоятельство стало объективной причиной развития бытового браконьерства (Моисеев, Михайлова, 2006).

Основная масса населения и все рыбохозяйственные предприятия, могущие иметь долговременный исторический интерес к сохранению воспроизводственного лососевого потенциала бассейна р. Озерная, в целом сосредоточены в приустьевой зоне реки.

Геотермальная электростанция, расположенная на р. Паужетке (приток р. Озерная), использует геотермальные ресурсы, способные устойчиво обеспечивать приустьевой производственно-селитебный комплекс не только электрической, но и тепловой энергией, а также стать основой для высоко прибыльного многоотраслевого комплекса. Основной угрозой рыбному потенциалу р. Озерная от этого объекта считают сброс отработанных геотермальных вод.

В течение почти 40 лет эксплуатации Паужетской ГеоЭС (мощность 6 Мвт) сброс таких вод в р. Паужетка не причинил фиксируемого ущерба рыбопромышленному потенциалу реки. Но не исследовано, проявится ли ущерб и в каких масштабах при изменении таких параметров. Намерение увеличить эти параметры есть (например, увеличение мощности ГеоЭС до 12–25 Мвт), а прямых интересов энергетического предприятия к охране природного комплекса р. Озерная – нет. Поэтому природоохранные проблемы, связанные с функционированием и развитием Паужетской ГеоЭС и возможным созданием на ее базе так называемого «геотехнологического» комплекса, должны решаться по специфичной модели (Моисеев, Михайлова, 2006).

Значительная часть бассейна р. Озерная входит в Южно-Камчатский заказник (Лобков, 1999), являющийся особо охраняемой природной территорией (ООПТ) федерального значения. Имея главной задачей сохранение природной среды, заказник не выделяет в отдельную задачу сохранение рыбовоспроизводительного потенциала р. Озерная с ее притоками, оз. Курильского и водотоков, впадающих в него (Моисеев, Михайлова, 2006).

Озерновский наблюдательный пункт КамчатНИРО, расположенный на оз. Курильское, выполняет научные

задачи, сотрудничает с научными подразделениями заказника и другими научными организациями, но не имеет прямых природоохранных задач.

Коммерциализация заказника теми структурами, которые должны их охранять, приводит к допущению на территории заказника хозяйственной туристической деятельности, не имеющей прямых интересов к сохранению рыбопроизводственного потенциала водоема, но при определенных условиях могущей нанести ущерб этому потенциалу. Средствами для охраны природы на подведомственной территории заказник не располагает, в связи с чем нарушения природоохранного режима носят здесь не случайный, а систематический характер (Моисеев, Михайлова, 2006).

В публичных сообщениях до общественности доводится информация об обнаружении на территории заказника оборудованных и замаскированных браконьерских баз, тайников с приготовленной для нелегального вывоза рыбопродукцией, следов браконьерского убийства десятков бурых медведей с использованием вертолетов и высокопроходимой техники.

Главная проблема в этом районе бассейна р. Озерная – экономическими, а не только административными интересами связать функционирование заказника с охраной рыбопроизводственного потенциала; финансово, кадрово и материально обеспечить в этой зоне реальную охрану природы (Моисеев, Михайлова, 2006).

На основе анализа действующих и рекомендуемых экономических и правовых механизмов камчатские ученые Р. С. Моисеев и Т. Р. Михайлова (2006) предложили следующие основные положения стратегии рационального природопользования в бассейне р. Озерная:

1. Система экономических отношений в производственном секторе, специализированном на извлечении из природы лосося и его переработке, должна быть переориентирована с современной, реально сложившейся цели получения сверхприбыли за счет сверхэксплуатации природно-ресурсной базы на формирование **исторически долговременного экономического интереса ограниченного количества природопользователей** к сохранению и рациональному использованию природного потенциала водных биологических ресурсов как экономической основы исторически длительного производства и жизнедеятельности населения.

2. Пределы участка природной среды, на котором должны быть сформированы такие экономические интересы, должны определяться **границами экологической системы, в которой воспроизводится эксплуатируемый водный биологический ресурс**. В этом случае границы систем определяются по выработанному в биологических, географических и других науках по бассейновому принципу.

3. В пределах рассматриваемых бассейнов, где основная сфера производства экономически специализирована на извлечении и переработке для пищевых и иных целей водных биологических ресурсов, интересы и действие всех остальных сфер социально-экономического комплекса, функционирующего в этом бассейне, **должны быть сформированы в соответствии с долговременными и экологическими интересами производительной сферы**. Такая координация – основа для исторически долговременного «устойчивого развития» всей существующей здесь природообщественной системы на принципах экономической эффективности, социального благополучия и экологической обоснованности.

4. В основе экономической заинтересованности в «устойчивом развитии» у «сырьедобывающих» природопользователей должна лежать **уверенность в долгосрочном существовании исключительного права на использование природного ресурса, в сочетании с долговременной обязанностью использовать этот ресурс рационально**. Экономические, социальные и правовые механизмы, обеспечивающие формирование и длительное существование такой заинтересованности, известны. Задача состоит в рациональном применении этих механизмов в конкретном регионе и в конкретной системе правовых и социально-экономических отношений, существующих в государстве.

5. В бассейне р. Озерная целесообразно сохранить не более 3–4 «рыбопользователей», производственная деятельность которых обеспечивает постоянную трудовую занятость проживающего здесь населения. Для обеспечения (не только сезонного) функционирования, гарантирующего устойчивость доходов занятого на производстве населения, целесообразно обеспечить этим пользователям возможность промысла и глубокой переработки не только лососей, но и других видов рыб (морских).

6. Для обеспечения охраны водных биологических ресурсов как основы экономики региона, а также охраны природной экосистемы, в которой воспроизводятся эти ресурсы, **должна быть создана долговременная система связей** между всеми основными организациями-природопользователями.

7. Система договоров «рыбопользователей» с государственными органами может быть сформирована на основе отношений долгосрочной аренды, долгосрочных, устойчивых по параметрам рентных отношений, долгосрочных концессий. **Важная часть этих договоров – обеспечение системы прав и обязанностей «рыбопользователей» по участию в государственно регулируемой деятельности по охране природы и рационализации природопользования**.

8. Система договоров с другими «природопользователями» основывается на идее координации, взаимодействия, распределении прав и обязанностей в природоохранной сфере и регламентации возможности «рыбопользователей» участвовать в финансовом, материальном и кадровом обеспечении природоохранной деятельности в бассейне р. Озерная в целом. Финансовая основа этой деятельности – часть прибыли от использования рыбных ресурсов.

В бассейне р. Озерная к основным «природопользователям» могут быть отнесены Южно-Камчатский заказник, КамчатНИРО, охотопользователи на охотничье-промысловых участках (настоящее время: № 22 «Верхнеголыгинский», № 25 «Приморский»), Паужетская ГеОЭС, объекты производственной и социальной инфраструктуры в пос. Озерная, Запорожье, Шумный и Паужетка (Моисеев, Михайлова, 2006).

9. Должны быть развиты научные исследования, ориентированные на познание структуры и механизмов развития природной системы «Бассейн р. Озерная» с целью обеспечить сохранение и увеличение естественного воспроизводства биологических ресурсов.

В первую очередь это относится к высокоценным видам лососей на основе способствования развитию природных процессов. Необходимы также исследования, ориентированные на разработку и внедрение высокоэффективных технологий переработки биологического сырья для получения продукции как пищевого назначения, так и используемой в фармацевтической, парфюмерной промышленности и т. п.

10. Реализация названной стратегии охраны природы и рационального природопользования должна опираться на идею ее единства для всех главных общественных систем, воздействующих на природные комплексы в регионе. Она должна быть в равной степени: стратегией природопользователей, стратегией федеральных органов управления, стратегией субъекта федерации, стратегией муниципалитетов, стратегией научных и общественных организаций.

11. Предлагаемая стратегия корреспондируется с идеями, закладываемыми в разработки по организации биологических (лососевых) заказников областного значения в бассейнах р. Камчатка и р. Коль. Развитие совокупности этих идей может стать основой для разработки стратегий рационального природопользования в разнотипных лососевых реках Камчатки (Моисеев, Михайлова, 2006).

Заключая раздел, следует отметить, что некоторые положения предложенной выше программы сейчас начинают претворяться в жизнь.

10.3. Пути управления запасами нерки и перспективы природопользования в бассейне р. Камчатка

Бассейн р. Камчатка начал осваиваться российскими землепроходцами более 300 лет назад. За этот период некогда дикие территории претерпели значительное изменение, и на современной экологической карте РФ долина р. Камчатка по степени антропогенной нарушенности оценивается на уровне территорий ее европейской части (Чернягина и др., 2004).

Благоприятный климат и наличие строевого леса в бассейне р. Камчатка способствовали быстрому развитию сельского хозяйства и лесодобывающей промышленности. Развитие земледелия повлекло за собой распашку, мелиорацию и интенсивную эксплуатацию значительных площадей в южной и средней части долины реки. Стремительное развитие лесодобывающей промышленности – вырубку хвойных лесов, восстановление которых идет исключительно медленными темпами, а в отдельных случаях хвойные леса заменяются на леса из мелколиственных пород и кустарниковые пустоши.

Усиливающаяся антропогенная трансформация лесного покрова Центральной Камчатки привела к значительному сокращению площадей хвойных лесов. Более половины прежних местообитаний хвойных лесов в настоящее время занимают вторичные мелколиственные леса, около 200 тыс. га – антропогенные ландшафты, вырубки и гари.

Увеличение численности населения, развитие населенных пунктов и повышение, благодаря развитию дорожной сети, доступности территории привело к увеличению числа пожаров, в первую очередь – в хвойных лесах. За последние 15 лет пожарами уничтожено более 55 тыс. га хвойных лесов (Чернягина и др., 2004).

Все эти воздействия привели к изменению гидрологического режима р. Камчатка: некогда судоходная от устья до 486 км, река обмелела, и навигация в настоящее время возможна только до пос. Ключи (130–140 км).

Развитие браконьерства всех уровней в последние годы достигло небывалых масштабов, и на сегодняшний день численность отдельных видов тихоокеанских лососей в притоках бассейна р. Камчатки, по сравнению с предыдущими годами, резко сократилась не только из-за хозяйственной деятельности человека, но, прежде всего, из-за их браконьерского истребления. Начавшееся развитие горнодобывающей промышленности, без всякого сомнения, увеличит антропогенную нагрузку на нерестовые водоемы бассейна р. Камчатка.

Большинство районов бассейна р. Камчатка сохраняют свои естественные гидрологические параметры, но некоторые из них потеряли биологическую продуктивность под влиянием браконьерского пресса, что подтверждает необходимость и целесообразность принятия неотложных мер по организации комплексной охраны бассейнов ряда рек-притоков – создание особо охраняемых природных территорий (ООПТ) (Чернягина и др., 2004).

Проведенный современный анализ социально-экономической ситуации в Мильковском и Усть-Камчатском районах, расположенных в бассейне р. Камчатка, показал (Чернягина и др., 2004; Бугаев, 2007а, 2010а), что:

– сложившаяся социально-экономическая ситуация (высокий уровень безработицы, низкий уровень жизни населения, низкие доходы, недостаточный уровень социально-экономического развития, неразвитость производственной и финансовой инфраструктуры, сравнительно низкий уровень предпринимательской деятельности) объективно ограничивает возможности получения населением альтернативных видов доходов и сдерживает возможности роста доходов населения; тенденций для существенных изменений социально-экономической ситуации в ближайшее время в рассматриваемых районах не наблюдается;

– наиболее вероятной перспективой для решения социальных проблем (занятость населения, обеспечение стабильного заработка, повышение уровня доходов населения) является развитие рыбной промышленности, а именно восстановление и совершенствование рыбоперерабатывающей отрасли и поддержка прибрежного рыболовства. При постоянном использовании такого ресурса, как рыба, и в «явной» и в «теневой» экономике необходимо думать о его воспроизводстве и сохранении. Если эти условия выполняться не будут, пострадает все население, в том числе владельцы и работники рыбных предприятий, коренные народы Севера, «работники теневой экономики» – браконьеры, т. е. реальные рыбопользователи;

– организация проектируемых ООПТ не противоречит долговременному социально-экономическому развитию обоих районов – Мильковского и Усть-Камчатского, она может только способствовать неограниченному во времени использованию рыбных ресурсов;

– в то же время выполнение основных задач создаваемых природных территорий, т. е. сохранение нерестилищ и охрана рыбных ресурсов, в охарактеризованных выше сложившихся социально-экономических условиях труднодостижима и проблематична. Одно из главных условий решения этих задач – обеспечение занятости местного населения.

Нерка – это самый востребованный вид из всех лососей, воспроизводящихся в бассейне р. Камчатка, имеющий максимальную экономическую значимость для жителей данного региона. Тем не менее, ее биоразнообразие и принципы его сохранения для нерки находятся в неразрывной связи с сохранением биоразнообразия других лососевых рыб этой самой важной реки Камчатского края.

Анализ биоразнообразия промысловых лососевых рыб р. Камчатка за 1936–2010 гг., что находит свое отражение в промысловых уловах, показал (Бугаев и др., 2007a; Бугаев, 2007a, 2010a), что видовой состав за данный период здесь не изменился, но в отдельные периоды численность некоторых видов рыб возрастала, а в другие – падала (рис. 255). Последнее, с одной стороны, является отражением обычной флюктуации численности рыб в условиях промышленного использования, а с другой – следствием влияния биогенных и антропогенных факторов, в разные периоды действующих дифференцированно.

Из-за критического снижения численности нерки р. Камчатка, начавшегося в 1948 г., в 1951 г. был введен запрет на ее промысел. После применения строгого запрета в июне 1951–1959 гг., в 1961–1965 гг. наступило некоторое восстановление численности нерки, что позволило в это и последующее пятилетие несколько увеличить ее добычу (рис. 244).

Что примечательно, высокая численность нерки р. Камчатка в 1983–1984 гг. и особенно высокая численность нерки р. Камчатка, наблюдавшаяся в 1995–2000 гг., никаким образом не была связана с охранными мероприятиями, а, определенно, с фертилизацией (удобрением) бассейна оз. Азабачье вулканическим пеплом влк Толбачик в июле 1975 г. и влк Ключевской в апреле 1990 г. (Бугаев, 1986b, 1995a, 2003a; Базаркина, 2002, 2004a-b, 2007). Об этом однозначно свидетельствует и проведенный в последнее время анализ озерного и морского темпов роста половозрелой нерки оз. Азабачье за 1989–2004 и 1978–2005 гг. (Бугаев, 2006, 2008a; материалы настоящей книги).

Более того, уже сейчас можно говорить о возрастании как желательного, так и нежелательного биоразнообразия рыб в басейне реки в связи с успешной акклиматизацией серебряного карася, амурского сазана и случайной акклиматизацией сибирского усатого гольца, который сейчас заметно начал расширять свой ареал. Последний является потенциальным пищевым конкурентом молоди лососей, в частности кеты, чавычи и кижуча.

Очень важно подчеркнуть, что специалистам-исследователям, рыбакам и широким массам населения бассейна реки необходимо ясное понимание того, что численность всех видов рыб не может постоянно держаться на высоком уровне. Естественные колебания численности отдельных представителей ихтиофауны неизбежны, и снижение запасов какого-то вида на некоторый период, хотя это и нежелательно, не может расцениваться как трагедия и необратимая деградация вида. Имеющее место снижение следует рассматривать как естественную флюктуацию его численности (Бугаев и др., 2007a; Бугаев, 2007a, 2010a).

Наиболее характерным таким примером для бассейна р. Камчатка может служить ситуация с неркой этой реки, численность которой претерпела большие изменения с середины 1930 до начала 2000-х гг., что выразилось в колебании ее уловов (рис. 244). Все вышесказанное в полной мере относится и к другим видам лососей.

Как показали последние исследования (Бугаев и др., 2007a), вылов нерки, чавычи и кижуча р. Камчатка в многолетнем плане взаимосвязаны: высокая численность нерки совпадает с уменьшением уловов чавычи и кижуча и это, вероятно, не случайно, т. к. подобная взаимосвязь прослеживается на разных периодах за 1936–2010 гг. Обращает на себя внимание и то, что за рассмотренные годы с увеличением численности чавычи, увеличивается и численность кижуча р. Камчатка. Механизмы найденных негативных связей между уловами нерки и чавычи, нерки и кижуча, и позитивной – между уловами чавычи и кижуча, пока не совсем ясны, но факт таких связей очевиден.

Общеизвестно, что р. Камчатка ценна не только неркой или чавычей. Главное то, что здесь в промысловых количествах ежегодно воспроизводятся практически все виды тихоокеанских лососей. В совокупности вылов этих ценных видов (+ вылов арктического гольца) за 1934–2010 гг. составил в среднем 7,4 тыс. т, в отдельные годы достигал 10–14 тыс. т и более (рис. 272). При этом, как уже показано выше, численность некоторых видов лососей в отдельные периоды падала, а других, в эти же периоды, возрастала.

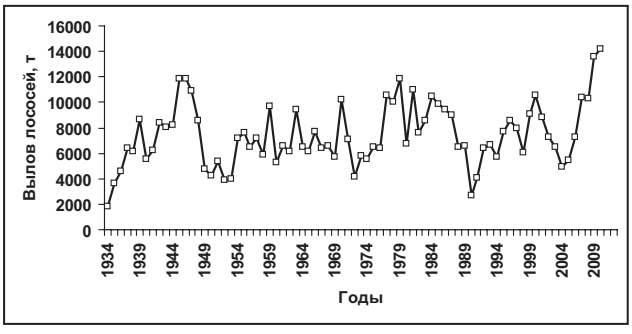


Рис. 272. *Вылов всех видов тихоокеанских лососей (без учета вылова дрифтерным промыслом) и арктического гольца р. Камчатка в 1934–2010 гг. по: Бугаев и др., 2007а, с дополнениями), т*

Сохранение современного биологического разнообразия рыб бассейна р. Камчатка должно развиваться и идти, как минимум, одновременно по нескольким направлениям (Бугаев и др., 2007а; Бугаев, 2007а, 2010а).

1. Рациональное использование запасов и оптимизация естественного воспроизводства. Учитывая, что систематический авиаучет тихоокеанских лососей на нерестилищах в бассейне р. Камчатка начат с 1957 г. и продолжается по настоящее время, в совокупности со статистикой вылова в данном регионе существуют реальная база данных для функционирования здесь устойчивого, управляемого и контролируемого лососевого рыболовства. Но необходимо дальнейшее совершенствование как научного, так и стратегического руководства промыслом, которое должно осуществляться с единых позиций.

Регуляцию пропуска нерки на нерестилища в бассейне р. Камчатка осуществлять гораздо сложнее, чем в бассейне р. Озерная. Река Камчатка – это крупная река, и нерку в ней ловят одновременно с чавычей, кетой, горбушей, гольцом (с кижучем лов нерки практически не совпадает).

Проблему биоразнообразия рыб р. Камчатка, прежде всего, следует непременно рассматривать в неразрывной связи и в совокупности с проблемой многовидового промысла лососей при явном приоритете нерки (Бугаев, 2005а; Бугаев и др., 2007а; Бугаев, 2007а, 2010а). Так, в отдельные годы невозможность продолжения промысла в период путины из-за низкой численности одних видов (вида) будет приводить к недолову других видов (вида), в настоящее время многочисленных. Этот их недолов в дальнейшем выразится в снижении численности в настоящее время высокочисленных видов (вида). В результате, при формально-видовом качественном сохранении биоразнообразия в дальнейшем биоразнообразие может пострадать в его количественном выражении.

2. Создание новых особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Сохранению биоразнообразия рыб бассейна р. Камчатка, помимо рационального использования их запасов и соблюдения законов многовидового промысла, будет также способствовать создание в ее бассейне ООПТ (по предложенной недавно терминологии, РХЗЗ – рыбохозяйственных заповедных зон – по: Лососевые рыбохозяйственные заповедные…, 2010).

По данным Камчатского краевого Управления природных ресурсов и охране окружающей среды в пределах бассейна р. Камчатка в настоящее время утверждены и функционируют следующие ООПТ (Чернягина и др., 2004): участок Кроноцкого государственного биосферного заповедника (площадью 43,1 тыс. га), два региональных природных парка (1701,0 тыс. га), 5 биологических заказников (714,46 тыс. га) и 21 памятник природы (22,9 тыс. га без площади охранных зон). Но из существующих территорий ООПТ только памятники природы «Озеро Двухюрточное» и «Озеро Ажабачье» (образованы в 1981 г.) являются резерватами для тихоокеанских лососей, для остальных ООПТ не поставлено комплексных задач охраны их местообитаний.

В настоящее время необходимость создания новых ООПТ в бассейне реки связана как с назревшими социально-экономическими, так и экологическими условиями, сложившимися в этом регионе, где рыбный промысел исконно занимал и занимает первое место. Причем, ситуация не терпит отлагательств.

В дополнение к уже существующим памятникам природы «Озеро Двухюрточное» и «Озеро Ажабачье», специалистами-биологами и Администрацией Усть-Камчатского района в 2003 г. были предложены районы новых ООПТ: «Верховья р. Камчатки от р. Машихинская до р. Большая Клюквенная», «Река Андриановка», «Река Кирганик», «Река Еловка» и «Река Большая Хапица», которые выбрали на основе их рыбохозяйственной значимости в воспроизводстве тихоокеанских лососей (Чернягина и др., 2004).

Основанием для создания этих ООПТ послужил референдум населения Усть-Камчатского района, проведенный осенью 2003 г. по инициативе Администрации Усть-Камчатского района (Невзоров, 2003). За их создание 7 декабря 2003 г. проголосовало большинство населения этого района.

Главная цель создания пяти ООПТ в бассейне р. Камчатка, а, следовательно, и их главная целевая функция состоит, прежде всего, в сохранении имеющих системообразующее рыбохозяйственное значение популяций лососевых рыб. Таким образом, главная цель создания этих ООПТ носит прежде всего социально-экономический характер, обусловленный необходимостью сохранения рыбного хозяйства как отрасли специализации, а также сохранения населения в бассейне р. Камчатка (Чернягина и др., 2004).

На это обстоятельство необходимо обратить особое внимание, поскольку, как правило, создание ООПТ со статусом заказника связывается с главной целью сохранения или восстановления типичных или уникальных для определенных местностей природных комплексов, их живых или косных компонентов в естественном или близком к естественному состоянии.

В последние 10–15 лет в РФ и на Камчатке такая «экологически ориентированная» цель вызывает, как минимум, неприятие. В данном случае, когда в режим особо охраняемых природных территорий предполагается перевести природные объекты на общей площади более 6000 км² с ограничениями на отдельные виды хозяйственной деятельности, неизбежно возникнет непонимание и сопротивление данному акту.

В связи с этим необходимо еще раз подчеркнуть, что в данном случае главная цель создания новых ООПТ состоит в сохранении природных объектов, имеющих важнейшее экономическое и социальное значение. «Экологические» цели в данном случае имеют значение как средство для спасения и восстановления находящихся в критическом состоянии или стабильно низком уровне численности локальных популяций лососевых рыб. Не исключено, что после достижения главной цели ООПТ режим особой охраны природных объектов будет отменен и можно будет ограничиться применением обычных, ведомственных водоохранных, рыбоохранных, лесоохранных режимов охраны природы, которые в условиях 1990 – начала 2000-х гг. оказались недостаточно эффективными (Чернягина и др., 2004).

Необходимо отметить, что для воспроизводства лососей выделяемые территории неравнозначны: верховья р. Камчатка (от р. Машихинской до р. Большой Клюквенной) и рр. Андриановка, Кирганик и Еловка имеют высокую значимость для всех видов лососей; р. Большая Хапица – в основном для нерки.

Следует подчеркнуть, что биология нерки р. Большая Хапица тесно связана с нахождением в нижнем течении р. Камчатка оз. Азабачье, имеющего статус «Памятник природы». В озеро мигрируют практически 100 % сеголетков нерки из р. Большая Хапица, которые нагуливаются в нем один год и в возрасте годовиков скатываются в море, где в массе проводят 3 года (расчетный возраст производителей – 1.3). Эффективность воспроизводства нерки р. Большая Хапица достаточно высока (Бугаев, 1995a, 2004b).

3. Строительство рыбоводных заводов в проблемных и особо перспективных районах. В настоящее время в связи с развитием теоретических исследований в биологии методы подходов к строительству рыбоводных заводов начинают меняться в сторону учета многообразия факторов, которые могут потенциально влиять на эффективность работы таких заводов.

В бассейне р. Камчатка многие годы функционировал Ушковский рыбоводный завод (Рассохина, 1988). Как показал длительный опыт его работы (1928–1988 гг.) по воспроизводству поздних форм нерки, кеты и кижуча, его деятельность не сказалась заметно на увеличении численности данных видов рыб в бассейне оз. Ушковское, где был расположен завод. Более того, по оценке Б. Б. Вронского (1977), для нерки и кижуча эффективность работы этого завода была в два раза ниже уровня естественного воспроизводства ушковских популяций лососей (только в отношении кеты она оказалась равной естественной). Общая эффективность естественного воспроизводства всех популяций кеты и нерки в бассейне р. Камчатка за весь период его существования выше эффективности заводского разведения этих видов на Ушковском ЛРЗ в 1,8 и 4,4 раза, соответственно (Вронский, 1977).

Причиной низкой эффективности работы завода, помимо его неудачного расположения, послужило и то, что не были учтены все особенности биологии лососей, воспроизводящихся в данном водоеме.

Построенный в 1959 г. Азабачинский рыбоводный завод не функционировал ни одного дня, т. к. его неправильно спроектировали и на нем не хватало воды для инкубации икры. На базе его жилых помещений в 1963 г. был организован Азабачинский наблюдательный пункт КоТИНРО.

Из-за высокой значимости нерки р. Большая Хапица по просьбе рыбопромышленников, добывающих лососей р. Камчатки, в 1998 г. КамчатНИРО сделало биологическое обоснование для постройки в бассейне этой реки рыбоводного завода по воспроизводству нерки. Предполагали, что сеголетки нерки из р. Большая Хапица на нагул будут мигрировать в оз. Азабачье, где проведут одну зиму и на следующий год скатятся в море (Бугаев и др., 1998).

Но этот проект до сих пор так и не реализовали, и он был отложен заказчиком на неопределенное время. По нашему мнению, статус особо охраняемой территории в случае необходимости не должен препятствовать в дальнейшем постройке рыбоводного завода в бассейне р. Большая Хапица.

В настоящее время Ассоциацией рыбопромышленников Усть-Камчатского района прорабатывается вопрос о строительстве рыбоводного завода в бассейне р. Быстрая (приток р. Козыревка) по воспроизводству чавычи и кеты. Для других районов воспроизводства биологических обоснований на строительство лососевых ЛРЗ в бассейне р. Камчатка пока нет, но это не исключает их появления в будущем.

Так, в частности, имеется точка зрения (Бугаев, Остроумов, 1993) о необходимости постройки в бассейне оз. Двухюрточное завода-инкубатора по воспроизводству нерки, который будет выпускать в озеро для нагула сеголетков этого вида. По мнению авторов, в бассейне оз. Двухюрточное для расширенного воспроизводства нерки не хватает качественных нерестовых площадей. Около 40 % их находится в местах с крайне неустойчивыми гидрологическими условиями для воспроизводства (очень быстрое течение, крупнокаменистый грунт, значительное понижение уровня воды в зимний период).

Учитывая исключительно хороший рост молоди нерки в озере (такой встречается всего в 3–4 водоемах ее ареала), можно предполагать, что кормовые ресурсы данного водоема систематически недоиспользуются неркой (Бугаев, Остроумов, 1993; Бугаев, 1995a, 2003b). Постройка завода-инкубатора могла бы исправить ситуацию (его обслуживание возможно проводить вахтовым методом).

В связи с тем, что мы коснулись вопроса искусственного воспроизводства нерки, уместно привести мнение Г. В. Запорожец и О. М. Запорожца (2011 – с. 211) относительно общих перспектив лососеводства на Камчатке,

которые пришли к следующему выводу: «Анализ экономических показателей камчатских лососевых рыбоводных заводов свидетельствует, что затраты на искусственное воспроизводство далеко не эквивалентны условной стоимости возвращающихся производителей. В большинстве случаев с позиций как экосистемного подхода, так и рационального использования ресурсов разумнее охранять естественный нерест, а не тратить сотни миллионов рублей на искусственное воспроизводство, тем более, что жизнестойкость заводской молоди ниже, чем дикой. В то же время имеются исключения, когда невозможно обойтись без поддержки практически исчезающих по разным причинам природных популяций. Но делать это следует очень грамотно, осторожно и постепенно, руководствуясь экосистемными принципами» (*конец цитаты*).

Предлагаемые ранее проекты лососевых рыбоводных заводов по воспроизводству нерки бассейна р. Камчатка (Бугаев, Остроумов, 1993; Бугаев, 1995a; Бугаев и др., 1998) учитывают популяционную структуру нерки р. Камчатка, но здесь еще нужны оценки влияния заводской искусственной молоди нерки на другие виды лососевых рыб, воспроизводящихся и нагуливающихся в бассейне этой реки. Только в этом случае названные проекты в какой-то мере будут соответствовать требованию соблюдать «экосистемные принципы», к которым призывают Г. В. Запорожец и О. М. Запорожец (2011). Получается, что охранять, рационально использовать и не доводить до деградации стада лососей, в конечном итоге, экономически выгоднее, чем восстанавливать.

4. Особые меры и нестандартные проекты по увеличению уровня воспроизводства и численности некоторых видов рыб в приоритетных районах бассейна р. Камчатки. Пока существует два проекта.

4.1. Бассейн оз. Азабачье. Например, если будут внесены изменения в охранное обязательство ООПТ «Озеро Ажабачье» (в терминологии КамчатНИРО – «Озеро Азабачье»), в бассейне данного водоема, в случае необходимости и при условии права оперативного регулирования, будет возможно проведение специализированного промысла нерки с целью доведения здесь численности производителей до оптимальной.

В настоящее время уже накоплен многолетний опыт таких ловов. Поэтому, если возникнет необходимость в снижении численности производителей нерки в системе оз. Азабачье, реализация этого пути увеличения численности нерки р. Камчатки не вызовет трудностей (Бугаев, 2001a).

Более того, если эти ловы приведут к стабильному увеличению численности нерки данного водоема, будет смысл рассмотреть в дальнейшем всем заинтересованным сторонам и вопрос об ограниченной экспериментальной фертилизации (удобрении) оз. Азабачье. Все известные случаи природной фертилизации вулканическим пеплом бассейна данного озера всегда приводили к увеличению численности нерки этого стада (Kurenkov, 1966; Куренков, 1975; Бугаев, 1986b, 1995a, 2003a; Базаркина, 2002, 2004a-b, 2007; и др.).

Принципиальная возможность ограниченной фертилизации оз. Азабачье уже обсуждалась в КамчатНИРО 20 февраля 1998 г. на межлабораторном коллоквиуме лабораторий Динамики численности лососевых рыб и Лаборатории мониторинга озерных экосистем. Коллоквиум решил: в оз. Азабачье возможно проведение фертилизационных работ в ограниченном объеме, как активный научный эксперимент (Бугаев, 2007a).

В связи с тем, что предложения КамчатНИРО от 16 марта 1998 г. о внесении дополнений в охранное обязательство памятника природы «Азабачье озеро», адресованные вице-губернатору Камчатской области С. В. Тимошенко, начальнику департамента по рыболовству Е. Н. Кабанову, начальнику Камчатрыбвода В. Н. Бурканову, председателю Камчатского комитета охраны природы Н. С. Карпухину, начальнику управления охотничье-промыслового хозяйства К. Ф. Кудзину, не достигли консенсуса, все процессы, связанные с организацией научно-производственных работ в оз. Азабачье, были приостановлены на неопределенное время.

В 2007–2008 гг. Камчатским филиалом Института географии ДВО РАН (ответственный исполнитель А. С. Валенцев) было подготовлено биологическое обоснование на создание в бассейне оз. Азабачье общебиологического заказника краевого значения «Озеро Ажабачье», статус которого позволял проводить в озере рыбохозяйственные эксперименты, в том числе отлов «лишней» рыбы.

Основной целью заказника являлось сохранение, восстановление, воспроизводство и рациональное использование ценных в хозяйственном, научном и культурном отношении лососевых видов рыб и бурого медведя; сохранения среды их обитания и средообразующих естественных природных комплексов.

Проект прошел все согласования во всех имеющих к этому отношение природоохранных организациях, но в 2009 г., на заключительном этапе, администрации Усть-Камчатского района и Камчатского края по какой-то причине потеряли к нему интерес и проект не получил практического продолжения.

Но не исключено, что если произойдет серия значительных превышений численности в оз. Азабачье, к идее о необходимости создания заказника «Озеро Ажабачье» вернутся вновь, т. к. только после его государственной регистрации станут возможны работы по регуляции численности производителей нерки в бассейне озера (Бугаев, 2010a). Факты свидетельствуют, что в 2010 г. в оз. Азабачье на нерест пропустили 197 тыс. шт., а в 2011 г., при новом рекордном вылове нерки р. Камчатка за 1934–2011 гг. – 9,051 тыс. т, в озере учли 90 тыс. шт. (как мы уже отмечали выше, в 2011 г. произошел исключительно сильный перелов всей нерки р. Камчатка). Есть основания считать, что в 2011 г. имел место некоторый недоучет пропущенных на нерест рыб.

Проводимое, в случае необходимости, снижение численности нерки стада «А» создало бы лучшие условия для нагула в озере молоди нерки группировки «Е», что отразилось бы в целом благоприятно на всей численности нерки р. Камчатка, так как эта группировка, по многолетним данным, составляет более 40 % популяции нерки реки.

Факты свидетельствуют, что в увеличении численности нерки неоднократно фертилизованных озер Курильское, Лиственничное и Паланское до настоящего времени заметных успехов не достигнуто.

Как представляется сейчас автору этой книги, из всех озер Камчатского края в настоящее время только фертилизация оз. Азабачье может дать значительный положительный эффект (Базаркина, 2002, 2004a-b, 2007; Бугаев, 2007a, 2010a). Но пока необходимости в этом нет, т. к. за счет увеличения активности вулканов Ключевской группы в последние годы резко участились случаи естественной фертилизации озера выбросами пеплов этих вулканов.

Документальная **хроника значительных вулканических пеплопадов над оз. Азабачье** в настоящее время выглядит следующим образом: март 1956 г. – влк Безымянный, июль 1975 г. – влк Толбачик, апрель 1990 г. – влк Ключевской, май 2004 г. – влк Шивелуч, май 2006 г. – влк Безымянный, декабрь 2008 г. – влк Ключевской, октябрь 2010 г. – влк Ключевской. Но продолжение следует…

Первостепенной задачей в регуляции численности нерки р. Камчатка и фертилизации оз. Азабачье должно быть осуществление стабильного пропуска на нерест в оз. Азабачье 50–100 тыс. экз. нерки (после 150 тыс. производителей наблюдается снижение эффективности перепроизводства), что возможно только в случае специализированного лова нерки в его бассейне (Бугаев, 2001a), но юридических прав на это в связи с тем, что оз. Азабачье имеет статус «Памятник природы», сейчас нет.

Следует отметить, что в современных условиях высокой численности нерки р. Камчатка (Бугаев, 2010a) желание у Ассоциации рыбаков пос. Усть-Камчатск проводить специализированные ловы нерки в бассейне озера и его фертилизацию также отсутствует.

4.2. Бассейн оз. Нерпичье. При разработке рационального использования нерки р. Камчатка следует ориентироваться на оптимальное воспроизводство стада «А» и группировок «Е» и «С», которые наиболее многочисленны и имеют в ряде случаев различия в сроках хода (Bugaev, 1987a; Бугаев, 1995a; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2010a; и др.).

В бассейне р. Камчатка значительная часть молоди нерки скатывается в возрасте сеголетков (Бугаев, 1978, 1995a). Ранее автор сделал предположение (Бугаев, 1984a), что резкое снижение уловов (численности) нерки р. Камчатка, наблюдавшееся с конца 1940-х гг., связано с осолонением оз. Нерпичье, расположенного в нижнем течении р. Камчатка. Осолонение озера произошло с начала 1940-х гг. после прокопки жителями пос. Усть-Камчатск устья реки через косу, отделяющую реку от вод Камчатского залива. Оно остается солоноватым и по настоящее время (Куренков,1967b, 1970).

По нашему мнению (Бугаев, 1984ba; Бугаев, Кириченко, 2008; Бугаев, 2010a), в те периоды, когда оз. Нерпичье было пресным (Куренков, 1967a, 1970), значительно большая часть сеголетков нерки (по сравнению с современным периодом) мигрировала в водоем и нагуливалась в нем, так как оно в такие периоды имело более устойчивую кормовую базу для молоди нерки. В результате эффективность воспроизводства и уловы (численность) нерки р. Камчатка были выше. В связи с этим новое опреснение оз. Нерпичье также может способствовать росту эффективности воспроизводства нерки р. Камчатка.

Для этого необходимо только увеличить длину перемычки, отделяющую старое устье р. Камчатка от моря (расположено в нескольких километрах южнее ныне существующего). В результате удлинения расстояния от устья протоки до моря действие морских приливов будет значительно снижено и оз. Нерпичье вновь станет пресным (все это может произойти естественным путем). Но учитывая, что опреснение оз. Нерпичье приведет к полному исчезновению в нем озерной сельди (Куренков, 1967b, 1970; Бугаев, 1995a; Бугаев, Кириченко, 2008; Бугаев, 2010a), этот вопрос требует своего принципиального и взвешенного решения.

10.4. Пути сохранения и повышения запасов нерки во второстепенных водоемах

В связи с низкой численностью нерки во второстепенных водоемах, обусловленной прежде всего отсутствием в их бассейнах крупных глубоких озер (Куренков, 1978a, 2005; Бугаев, 1995a), вероятно, почти все предлагаемые проекты (в том числе – искусственное воспроизводство и фертилизация) будут не рентабельны. А если такие проекты возникнут, то, скорее всего, они могут носить спекулятивный характер, связанный с дополнительным получением лимитов на вылов тихоокеанских лососей. Но автор не исключает и появление действительно реальных, хорошо проработанных идей.

Поэтому в настоящее время и в дальнейшем основное внимание во второстепенных водоемах следует уделить естественному воспроизводству и оптимальному, с помощью адекватного промысла, пропуску производителей на нерест. Для этого в удаленных местах (например, на Чукотке), где отсутствует коммерческий промысел, следует более широко, на льготных условиях привлекать представителей коренных народов Севера, использующих рыбу в своем рационе. Главное, не допускать превышения оптимальной численности на нерестилищах.

В районах, где нерка прежде имела достаточно высокую численность, необходимо проводить научные исследования для выяснения причин современной деградации стад и пытаться ликвидировать эти причины. В этом аспекте очень интересны проекты, которые в свое время предлагал О. А. Никулин (1975) для нерки р. Охота (материковое охотоморское побережье).

Предполагается, что в районах воспроизводства многих второстепенных стад (реже – субстад крупных водоемов) лососей (и нерки) могут быть организованы особо охраняемые природные территории – ООПТ. В по-

следнее время идея создания ряда новых лососевых ООПТ (по предложенной терминологии – РХЗЗ, рыбохозяйственных заповедных зон) в разных регионах Дальнего Востока РФ стала активно обсуждаться в нашей стране (Лососевые рыбохозяйственные заповедники…, 2010).

В результате проведения двух рабочих совещаний в г. Москва (в декабре 2009 и в апреле 2010 г.), на которых обсуждались перспективы организации РХЗЗ на дальневосточных лососевых реках, были определены три основных направления действий для достижения целей рационального использования лососевых ресурсов: обеспечение устойчивого и максимально эффективного промысла; развитие рыбоводства и сохранение природного разнообразия лососей. Этим задачам для лососей соответствует три типа рыбохозяйственных заповедных зон: I – РХЗЗ для сохранения промысловых популяций диких рыб, II – рыбоводные РХЗЗ и III – РХЗЗ для сохранения генофонда лососей (Лососевые рыбохозяйственные заповедники…, 2010).

В совещаниях приняли участие специалисты из ВНИРО, ИПЭЭ РАН им. А. Н. Северцова, Федерального агентства по рыболовству, КамчатНИРО, МагаданНИРО, СахНИРО, ТИНРО-Центра, Чукотского филиала ТИНРО-Центра, Хабаровского филиала ТИНРО-Центра, Межведомственной ихтиологической комиссии, ИОГен РАН им. Н. И. Вавилова, Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, Сахалинского государственного университета, АНО «Сахалинская Лососевая Инициатива», Центра Дикого Лосося (США). На совещаниях были обсуждены зарубежный опыт сохранения тихоокеанских лососей, нормативно-правовая база формирования лососевых РХЗЗ в РФ, их возможные формы, цели и режимы; критерии выбора рек и участков для организации РХЗЗ (Лососевые рыбохозяйственные заповедники…, 2010).

В результате работы совещаний их участники составили списки рек для начального этапа организации системы лососевых РХЗЗ в регионах Дальнего Востока РФ.

С позиций охраны нерки в Азии представляют интерес организация РХЗЗ в следующих регионах (Лососевые рыбохозяйственные заповедники…, 2010):

в Чукотском автономном округе: I типа (Мейныпильгынская озерно-речная система, Сеутаканская озерно-речная система, бас. лаг. Амаам), II типа (нет) и III типа (оз. Майниц с бас. рр. Гытгыпокыткынваам и Гытгывеем, бас. оз. Кайпыльгин, бассейн лаг. Орианда);

в Камчатском крае: I типа (бас. р. Апука, бас. р. Палана, бас. р. Еловка, бас. р. Воровская), II типа (бас. оз. Саранное) и III типа (нет);

в Хабаровском крае: I типа (бас. р. Охота, бас. р. Кухтуй), II типа (нет) и III типа (нет);

в Сахалинской области: I типа (нет), II типа (на о. Итуруп – бас. р. Саратовка и оз. Сопочное, Куйбышевское, Благодатное; на о. Кунашир – бас. рр. Филатова и Первухина) и III типа (на о. Итуруп – бас. р. Урумпет и оз. Красивое; на о. Кунашир – бас. оз. Валентины).

По сравнению с другими лососевыми регионами Дальнего Востока РФ для Камчатки в меньшей степени характерны серьезные антропогенные угрозы. Лишь в последнее время в связи с предстоящей разработкой углеводородов на Западно-Камчатском шельфе эти угрозы становятся актуальными.

Как пишут Е. А. Шевляков и О. О. Коваль (2010): «Камчатка является одним из приоритетных полигонов для сохранения генофонда диких популяций лососей и отработки новых подходов к управлению их ресурсами. Крупные промысловые реки характеризуются и наибольшим разнообразием обитающих здесь форм лососей и их местообитаний. Это является основным противоречием, возникающим при решении: к какому типу РХЗЗ относить реку – для поддержания устойчивого промысла или для сохранения генофонда лососей.

Сейчас сложно представить себе ситуацию, когда крупный или даже средний рыбохозяйственный бассейн будет полностью или частично выведен из пользования в целях сохранения биоразнообразия лососей. Не способствуют этому и прошедшие на полуострове конкурсы на закрепление рыбопромысловых участков сроком на 20 лет. На наш взгляд, идеальная система, способная совмещать пользование рыбными ресурсами и охрану малых популяций лососей в реках, может быть реализована, исходя из принципа «один водоем – один пользователь. Однако организаторы конкурсов по закреплению рыбопромысловых участков пошли по другому пути. Возможность была упущена, и сейчас можно констатировать, что, как правило, бассейны рек с прилегающими морскими акваториями «делят» несколько промышленных форм, находящихся в конкурентных отношениях. Исключение составляют лишь отдельные бассейны, участки побережья и рыбопромысловые районы, в которых удалось выстроить согласованные отношения и внутренние связи.

Поэтому в данной ситуации реки, предназначенные для промышленного освоения, нецелесообразно рекомендовать для организации РХЗЗ в целях сохранения генофонда лососей. Реки для сохранения генофонда были отобраны, исходя из предложенных в данном сборнике критериев, с акцентом на отборе рек с ненарушенными экосистемами и наиболее высоким разнообразием видов и внутривидовых форм лососей» (*конец цитаты*).

Наибольший интерес для Камчатки представляют реки, отобранные для организации РХЗЗ в целях обеспечения устойчивого промысла диких популяций. Здесь в качестве основных критериев выступали «дикое» состояние популяций, отсутствие рыборазводных заводов и планов их строительства в будущем. Еще один важный критерий отбора – ненарушенные или слабонарушенные речные экосистемы. Дальнейшее ранжирование бассейнов осуществлялось, исходя из их промыслового значения (Шевляков, Коваль, 2010).

Из-за труднодоступности и малонаселенности Чукотский автономный округ остается территорией, где хозяйственная деятельность человека сказывается на состоянии стад тихоокеанских лососей значительно мень-

ше, чем в любом другом регионе Дальнего Востока РФ (Голубь, Голубь, 2010b). Здесь нет рыбоводных заводов, а единственный на территории округа магистральный газопровод проложен от месторождения Западно-Озерное до г. Анадырь (протяженность 105 км) и не пересекает реки, где нерестятся тихоокеанские лососи. Состояние нерестилищ тихоокеанских лососей почти везде можно оценить как очень хорошее. Поэтому при выборе критериев для отбора водоемов, приоритетных для сохранения лососевых, не учитывали такие параметры, как влияние рыбоводных заводов, пересеченность водоемов трубопроводами и состояние нерестилищ. Поскольку данные о нерестовых площадях и динамике численности тихоокеанских лососей есть далеко не для всех чукотских водоемов, эти критерии оценки исключили (Голубь, Голубь, 2010b).

Законодательную возможность выделения вышеназванных зон представляет Статья 49 «Рыбохозяйственные заповедные зоны» (Федеральный закон РФ от 20 декабря 2004 года 166-Ф-3 «О рыболовстве и сохранении водных биологических ресурсов», с изменениями на 3 декабря 2008 г.) (цит. по: Лососевые рыбохозяйственные заповедники…, 2010):

1. Водные объекты рыбохозяйственного значения или их участки, имеющие важное значение для сохранения водных биологических ресурсов ценных видов, могут быть объявлены рыбохозяйственными заповедными зонами.

2. Рыбохозяйственной заповедной зоной является водный объект или его часть с прилегающей к ним территорией, на которой устанавливается особый режим хозяйственной и иной деятельности в целях сохранения водных биоресурсов и создание условий для развития рыбоводства и рыболовства.

3. В рыбохозяйственных заповедных зонах хозяйственная и иная деятельность может быть запрещена полностью или частично либо постоянно или временно.

4. Порядок образования рыбохозяйственных заповедных зон, виды хозяйственной и иной деятельности, которые могут быть запрещены или ограничены в рыбохозяйственных заповедных зонах, определяются Правительством Российской Федерации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние 10–15 лет российские исследователи активно публиковали результаты своих работ по азиатской нерке в научных журналах и сборниках международных совещаний и симпозиумов. Повышение активности ученых было связано с тем, что, начиная с 2000-х гг., численность нерки этого региона значительно возросла и продолжает оставаться высокой по настоящее время.

О причинах увеличения численности нерки в Азии существует ряд предположений (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Шевляков, Дубынин, 2004; и др.). В то же время в конце 1990 – первой половине 2000-х гг. понизилась численность этого вида на американской стороне Северной Пацифики (Синяков, 2005), что также вызвало подъем активности исследований американских и канадских коллег, пытавшихся объяснить причины такого снижения (NPAFC Bull. № 4, 2007; NPAFC Bull. № 5, 2009; и др.).

Специалисты по тихоокеанским лососям, по различиям в численности и наличию плотностных зависимостей у ряда видов выделяют конкретные временные периоды достаточно сходных условий нагула в северной части Тихого океана (Ruggerone et al., 2005, 2009; Helle et. al., 2007; и др.). Из этого можно сделать практический вывод, что наряду с общими изменениями, происходящими в северной части Тихого океана, необходимо учитывать и региональные особенности изменчивости биологических характеристик и численности лососевых рыб.

Начиная с середины 1930-х гг. и по настоящее время, азиатская нерка (вместе с другими видами тихоокеанских лососей) подвергается японскому дрифтерному промыслу, к которому в 1993–1994 гг. подключились и российские рыбаки. Дрифтерный сетной промысел был и остается селективным (Harris, 1987, Pacific salmon…, 1991; и др.). Его влияние отражается на биологических показателях всех видов лососей во всех регионах. Сейчас, с переводом дрифтерного промысла в Исключительную экономическую зону РФ, его влияние стало более локальным.

При анализе биологических характеристик стад азиатской нерки, по которым имеются достаточно длинные ряды наблюдений, предложено все накопленные материалы по половозрелым рыбам подразделять на известные периоды дислокации и объема вылова дрифтерным промыслом (Бугаев и др., 2007а, 2009; Антонов и др., 2007а; Бугаев, 2010а; и др.).

Полностью признавая факт улучшения условий для нагула лососей в северной части Тихого океана, начавшегося с 1977–1978 гг. (Ruggerone et al., 2005; Helle et al., 2007; Ruggerone, Nielsen, 2009; Irvine, Fukuwaka, 2011; и др.), применительно к нерке и другим азиатским лососям, В. Ф. Бугаев и В. А. Дубынин (Бугаев, 1995а; Бугаев, 2000; Bugayev, Dubynin, 2000; Bugaev, 2002а; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2007а, 2009; Бугаев, 2010а; и др.) в зависимости от численности горбуши в Камчатском регионе выделили два основных периода: до 1984 г. включительно и с 1985 г. и по настоящее время.

Из-за сбоя в организации промысла в 1983 г. массовый подход горбуши к западному побережью Камчатки привел к сильнейшему переполнению нерестилищ ее производителями в этом районе. Почти все поколение горбуши Западной Камчатки 1983 г. погибло, что с 1985 г. привело к смене возврата доминантных (высокочисленных) поколений с нечетных лет на четные (Бугаев, 1995а).

По предположению (Бугаев, 2000; Bugaev, Dubynin, 2000; Bugaev, 2001, 2002; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2007а; и др.), от поколений горбуши по 1982 г. включительно в результате одновременного ската в море с западного и восточного побережий Камчатки многочисленных сеголетков горбуши доминантных поколений (нечетных лет) и их дальнейшего нагула в море регулярно, через год, происходило сильное выедание кормовой базы. Последнее отрицательно сказывалось прежде всего на выживаемости молоди горбуши, кеты и нерки. Начиная с поколения 1985 г. (возврат от поколения 1983 г.), из-за несовпадения по годам на обоих побережьях ската доминантных поколений горбуши могло происходить улучшение условий нагула у нерки камчатских стад и выживаемости горбуши, кеты и нерки в морской период жизни.

Последнее, частично, нашло свое подтверждение в работах японских ученых, которые продемонстрировали, что **биомасса зоопланктона в центральной части Тихого океана уменьшается в июне и июле в нечетные годы** (Sugimoto, Tadokoro, 1997; Shiomoto et al., 1997). Эти исследователи сделали заключение, что азиатская горбуша, которая имеет высокую численность в нечетные годы, уменьшает численность зоопланктона в этом большом регионе. Таким образом, есть основания считать, что многие годы (до 1984 г. включительно), **т. е. до коллапса**

1983 г., происшедшего с горбушей Западной Камчатки (ее доминантные поколения приходились на нечетные годы), азиатская горбуша еще больше уменьшала численность зоопланктона в центральной части Тихого океана, чем это, уже после смены доминант у горбуши Западной Камчатки, отмечали японские исследователи (Sugimoto, Tadokoro, 1997; Shiomoto et al., 1997).

В результате, после смены доминант у горбуши Западной Камчатки, в период 1985–2002 гг. и последующие годы значительно выросла численность нерки. Не исключено, что это стало следствием более равномерного (в межгодовом аспекте) поступления сеголетков горбуши в океан и снижения межгодовой пищевой конкуренции по сравнению с периодом до 1983 г. нереста. После чего, с 1985 г., произошла смена лет возврата доминантных высокочисленных поколений у горбуши Западной Камчатки (Бугаев, 2000; Bugaev, Dubynin, 2000; Bugaev, 2001, 2002; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2007а, 2009; Бугаев, 2010а; и др.).

В 2000–2011 гг. наблюдается еще более масштабное, чем в предыдущие 1985–1999 гг. (Бугаев, Дубынин, 2002), достаточно стабильное увеличение численности западнокамчатской нерки (преимущественно – р. Озерная). В 2006 г. началось увеличение численности нерки р. Камчатка (после периода заметно высокой численности 1995–2001 гг.), и в 2009–2011 гг. нерка этой реки достигла рекордной численности, какой она не имела более 80 лет. В 1990–2011 гг. периодически возрастает и общая численность второстепенных стад нерки Камчатки и Чукотки, но часто из-за плохо организованного промысла, особенно в северных областях региона, что ведет превышению оптимальных пропусков на нерестилища, численность нерки здесь периодически снижается (Голубь, 2007a-b; Погодаев, 2010).

За годы своей деятельности, образованная в 1992 г. NPAFC регулярно организовывала международные симпозиумы и рабочие встречи (NPAFC Bull. № 1–5, 1998, 2000, 2003, 2007, 2009; и др.). Ежегодно, начиная с 1991 г., свои митинги проводила и PICES, где вопросы динамики численности тихоокеанских лососей занимали не последнюю роль (PICES Program Abstracts, 2007, 2008, 2009; и др.).

Свой посильный вклад в изучение азиатской нерки внес и автор данной монографии, где обобщены результаты многолетних исследований азиатской нерки российскими исследователями за 1991–2010 гг. Потребность в таком обобщении из-за большого количества публикаций и необходимости ориентации в них возникла уже достаточно давно,

Автор постарался максимально использовать имеющиеся в его распоряжении данные об азиатской нерке и интерпретировать их с позиций практического опыта изучения биологии и динамики численности этого вида. В настоящей работе автор не претендует на исчерпывающую информацию по всем вопросам биологии азиатской нерки и ограничился, в основном, изучением пресноводного периода жизни и структуры локальных стад после завершения их жизненного цикла обитания в морской среде и возвращения на родные нерестилища. Подавляющее большинство исследователей единодушны во мнении, что особенности биологии нерки складываются из сложных причинно-следственных связей, существующих между пресноводным и морским периодами жизни этого вида.

Нерка в Азии наиболее многочисленна на Камчатке, где только в бассейнах рр. Камчатка и Озерная в современный период в отдельные годы добывают до 90 % азиатской нерки, но представляет интерес и изучение биологии нерки стад второго плана как пример адаптаций вида к неуклонно изменяющимся условиям среды обитания.

В настоящее время наиболее высокую численность в Азии имеет нерка р. Озерная, воспроизводство которой сконцентрировано в бассейне практически одного оз. Курильское. В бассейне р. Озерная существуют две сезонные расы нерки, но одна из них (ранняя) составляет только около 1–2 %, в связи с чем долгие годы существовало представление об однородности и отсутствии сезонных рас у нерки оз. Курильское (Бугаев, 1995а; Бугаев и др., 2009).

В отличие от нерки р. Озерная, нерка р. Камчатка имеет более сложную популяционную структуру, что связано с ее воспроизводством в бассейне крупной реки. Здесь существуют нагульно-нерестовые водоемы разных типов, отличающихся глубинами, температурами воды, видовым набором кормовых организмов и составом ихтиофауны.

В результате анализа строения чешуи молоди и производителей нерки, зараженности ее паразитом-индикатором *Diphyllobothrium* sp., изучения миграций молоди и особенностей ее роста в бассейне р. Камчатка были выделены следующие наиболее важные локальные стада и группировки локальных стад 2-го порядка:

1. Группировка локальных стад притоков верхнего и среднего течений р. Камчатка, молодь которых скатывается в море в возрасте сеголетков («С»).

2. Группировка локальных стад притоков верхнего и среднего течений р. Камчатка, молодь которых первый год жизни проводит в районе нерестилищ и скатывается в море в следующем году («В»).

3. Группировка локальных стад притоков нижнего и частично среднего течения р. Камчатка, молодь которых сеголетками мигрирует на нагул в оз. Азабачье и скатывается в море в следующем году («Е»).

4. Локальное стадо оз. Азабачье, молодь которого нагуливается совместно с молодью группировки «Е» и проводит в озере в основном две зимы («А»).

5. Локальное стадо оз. Двухюрточное, молодь которого обитает в озере в основном два года («Д»).

6. Локальное стадо солоноватоводного оз. Нерпичье и группировка локальных стад из притоков нижнего течения р. Камчатка, молодь которых мигрирует на нагул в оз. Нерпичье (в уловах разделение названных структурных компонентов невозможно); молодь стада и группировки проводит в озере одну зиму («Н»).

7. Локальное стадо оз. Курсин, молодь которого живет в озере в основном один год («К»).

Все стада и часть перечисленных группировок имеют раннюю (весеннюю) и позднюю (летнюю) сезонные расы нерки («Е», «А», «К», «Н», «Д»). Некоторые группировки представлены практически одной сезонной расой: группировка «С» – только ранней, «В» – только поздней; район их размножения совпадает.

Для нерки мы рассматриваем сезонные расы как структурные компоненты локальных стад второго порядка (Коновалов, 1980; Бугаев, 1983, 1986а, 1995а; и др.), что было подтверждено современными исследованиями аллельных частот микросателлитных локусов ДНК (Хрусталева, 2007; Хрусталева и др., 2006, 2009), показавшими, что сезонные расы у нерки строго не изолированы.

Длина и масса тела нерки р. Озерная на материалах 1970–2010 гг. демонстрирует негативные тренды, как правило, усиливающиеся при подразделении на периоды 1970–1984 и 1985–2010 гг., до и после смены доминантных лет возврата у западнокамчатской горбуши (с нечетных, на четные годы). Подобные негативные тренды имеют место и у нерки р. Камчатка, но показано это было только на материалах 1985–2010 гг., т. к. за предыдущие годы имеющийся ряд наблюдений слишком короток (Бугаев, 1995а).

На анализе возрастного состава половозрелых рыб более 60 стад анадромной азиатской нерки от о-ва Итуруп до водоемов Восточной Чукотки сформировано достаточно полное представление о жизненных циклах азиатской нерки. У нерки западного побережья Камчатки преобладают особи в возрасте 1.3. Исключение составляют рыбы рр. Озерная и Палана, где преобладают производители с двумя пресноводными годами роста: соответственно в возрасте 2.3–2.2 и 2.3. У нерки восточного побережья Камчатки возрастная структура разнообразнее, но в речных стадах преобладают особи в возрасте 1.3. Основу возрастного состава нерки р. Камчатка из отечественных уловов составляют представители вида в возрасте 1.3 и в меньшей мере – 2.3 и 0.3.

Таким образом, у нерки Восточной Камчатки, Корякского нагорья, Олюторско-Наваринского района, Анадырского залива и о-ва Беринга, как, впрочем, и во всем ареале, не обнаружено наличия связи возрастной структуры половозрелых рыб с широтой расположения района воспроизводства. На возрастные показатели рыб более всего влияют особенности нагульно-нерестового водоема: наличие в бассейнах рек или озерно-речных систем различных типов озер, имеющих специфические морфологические и гидрологические характеристики (в совокупности с видовым составом зоопланктона).

В отличие от возраста, размерно-массовые показатели длины тела и плодовитость рыб отдельных стад часто обнаруживают связь с географической широтой, на которой расположено устье нерестовой реки, в которой осуществляется воспроизводство этих рыб: чем ближе к северу, тем названные показатели выше. В итоге, условия морского нагула могут влиять и на биологические показатели рыб. Все это в полной мере относится к стадам нерки, молодь которых фронтально непосредственно мигрирует в открытые морские и океанические воды (стада Восточной Камчатки, Корякского нагорья, Олюторско-Анадырского района, Анадырского залива и о-ва Беринга). Но это не относится к стадам нерки, молодь которых при миграции в открытые океанические воды вынуждена через северо-курильские проливы огибать южную оконечность п-ва Камчатка (охотоморские стада нерки Западной Камчатки).

Помимо общей генеральной зависимости увеличения размеров тела, у нерки (по направлению к северу) существуют отдельные исключения, которые всегда несколько нарушают имеющиеся корреляции, делая их далеко не идеальными. Вероятно, это связано с тем, что в некоторых водоемах существуют особые условия естественного отбора у особей на размеры тела на нерестилищах или на пути миграции к ним по рекам.

Мониторинг роста молоди р. Озерная, нагуливавшейся в оз. Курильское, показал, что рост молоди и конечные размеры смолтов положительно коррелируют с численностью главных кормовых организмов (циклопов и дафний), температурами воды и отрицательно – с численностью популяции.

На основании высокой связи родители–потомство, а также отсутствия высокой достоверной связи длины и массы тела смолтов с численностью поколений исследователи пришли к выводу, что для формирования высокочисленных поколений нерки р. Озерная численность производителей в совокупности с морскими условиями жизни имеет более важное значение, чем длина и масса тела продуцируемых смолтов (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Дубынин, Бугаев, 2004; Синяков, 2005; Антонов и др., 2007а; Бугаев и др., 2009).

Приведенные выше выводы полностью опровергают и демонстрируют несостоятельность точки зрения Л. В. Миловской (Milovskaya et al., 1998; Миловская, 2007), предлагавшей с помощью искусственной фертилизации оз. Курильское увеличивать длину и массу тела смолтов, что, по ее мнению, должно было привести к увеличению численности нерки этой крупнейшей популяции вида в Азии.

Озеро Азабачье, расположенное в нижнем течении р. Камчатка, является самым важным нагульно-нерестовым водоемом этой реки, т. к. здесь нагуливается до 70 % всей молоди нерки р. Камчатка. В озере нагуливается аборигенная (стадо «А») и транзитная (группировка «Е») молодь нерки, находящаяся между собой в конкурентных пищевых взаимоотношениях, осложняемых наличием мощного пищевого конкурента – трехиглой колюшки (жилой и проходной форм).

Мониторинг роста молоди нерки, нагуливавшейся в оз. Азабачье (как и в случае с неркой оз. Курильское), показал, что рост молоди и конечные размеры смолтов положительно коррелируют с численностью главных кормовых организмов (циклопов и дафний), температурами воды и отрицательно – с численностью популяции. Но, в отличие от нерки оз. Курильское, возвраты нерки стада «А» и всей р. Камчатка положительно высокодостоверно коррелирует с длиной и массой тела смолтов стада «А» (Бугаев, 2004а; Бугаев и др., 2004а; и др.). Численность

возвратов нерки группировки «Е» обнаруживает наибольшую положительную связь с размерами сеголетков нерки в момент миграции непосредственно в оз. Азабачье: чем крупнее мигрирующие в озеро сеголетки нерки группировки «Е», тем выше численность половозрелых рыб (соответствующих поколений) этой группировки.

В бассейне р. Камчатка из-за различий в биологии пресноводного периода жизни выделяемые локальные стада и группировки нерки 2-го порядка имеют специфичную, присущую только им динамику численности. Общая динамика численности нерки р. Камчатка рассматривается как сумма колебаний субчисленностей составляющих ее компонентов. В бассейне оз. Азабачье периодически наблюдается переполнение нерестилищ производителями нерки, что неблагоприятно сказывается на динамике численности не только стада «А», но и группировки «Е». Это объясняется тем, что особи стада «А» и группировки «Е» находятся в конкурентных пищевых взаимоотношениях.

На увеличение численности нерки стада «А» систематически, но нерегулярно оказывают влияние пеплопады вулканов Ключевской группы, приводящие к фертилизации (удобрению) оз. Азабачье. После таких событий длина и масса тела смолтов нерки стада «А» возрастают, возрастают и последующие возвраты от этих поколений. Последнее в отдельные годы приводит к превышению оптимальной численности производителей в бассейне озера и последующему сильному падению численности этой популяции. В связи с этим, в годы очень высокой численности нерки стада «А» рекомендован ее специализированный промысел на всем протяжении протоки Азабачьей (соединяет оз. Азабачье с р. Камчатка) и на акватории озера у крупных нерестовых притоков (Бугаев, 1995а, 2001а, 2010а; Бугаев и др., 2007а; и др.).

Популяция нерки, воспроизводящаяся в оз. Двухюрточное (второй по значимости нагульно-нерестовый водоем для нерки р. Камчатка), заметно увеличила свою численность с середины 1990-х гг. и по настоящее время, что, вероятнее всего, является следствием увеличения выживаемости тихоокеанских лососей в море.

В отличие от оз. Азабачье, где нагуливается до 70 % молоди нерки р. Камчатка, полученные данные свидетельствуют о небольшом значении солоноватоводного оз. Нерпичье (крупнейшего озерного водоема на северо-востоке Азии) для нагула молоди нерки из притоков р. Камчатка. Можно предположить, что неустойчивость кормовой базы в период осолонения оз. Нерпичье и послужила причиной того, что миграция молоди нерки в озеро не принимает таких широких масштабов, как в оз. Азабачье. Озеро Нерпичье относится к мелким, с преобладающими глубинами 4–5 м. В пресноводных озерах такого типа кормовая база для молоди нерки в сезонном аспекте неустойчива. Поэтому, вероятно, в периоды, когда оз. Нерпичье было пресным, оно и тогда не являлось нагульным водоемом первостепенной важности для молоди нерки бассейна р. Камчатка. Но, по мнению автора, значение оз. Нерпичье как нагульного водоема для молоди нерки из притоков р. Камчатка в периоды его опреснения повышалось.

У нерки одних и тех же стад и группировок 2-го порядка р. Камчатка наблюдаются различия в возрастном составе рыб из уловов плавных сетей в реке и морских ставных неводов, а также по срокам нерестового хода. Возрастная структура рыб из уловов существенно отличается от возрастной структуры репродуктивной части стада нерки р. Камчатка, что связано с влиянием промысла на его структуру. Определив соотношение численности производителей отнерестившихся стад и группировок (на основе данных авиаучетов с 1957 г. и по настоящее время), зная их основной возраст наступления половой зрелости, получили возрастной состав репродуктивной части стада с 1957 г. и по настоящее время (Бугаев, 1995а).

В связи с тем, что достоверная статистика вылова по отдельным рекам отсутствует, колебания численности нерки второстепенных стад азиатской нерки на Камчатке характеризуются, как правило, сведениями о заполнении нерестилищ. Последнее, в основном, является следствием установки морских ставных неводов вдоль п-ва Камчатка, в значительной степени вылавливающих проходную рыбу.

Численность нерки второстепенных стад Западной Камчатки отличается синхронными колебаниями с численностью нерки р. Озерная – увеличение численности нерки этой реки совпадает с увеличением численности нерки в небольших реках. Исключение составляет только стадо нерки р. Палана.

«Теория рыболовства» создана человечеством, чтобы получать максимум прибавочного воспроизводства, и понятие «оптимум» отражает желание потребителей получать максимум продукции ежегодно.

Но в сравнительных исследованиях динамики численности лососей исследователям на этапе, пока они не связаны с промыслом, необходимо знание точек равновесных максимумов в рассматриваемых популяциях и в разные периоды динамики их численности. С «точки зрения лососей», точка устойчивого равновесного максимума – это и есть тот «оптимум», когда популяция находится в ситуации на достаточно высоком уровне воспроизводства. Все живое, адаптируясь к условиям среды, стремится поддерживать свою высокую численность, т. к. это один из основных аспектов устойчивого существования видов (Риклефс, 1979).

Поэтому в настоящем исследовании автор вводит новые термины и предлагает разделять «оптимумы» на две категории: 1 – «популяционный оптимум» (П-оптимум), выделяемый в каждой популяции различных видов лососей и соответствующий точке устойчивого равновесного максимума; 2 – «рациональный оптимум» (Р-оптимум), показатель, необходимый рациональному рыболовству.

Р-оптимум – это тот оптимум при котором достигается максимум прибавочного воспроизводства, т. е. оно соответствует тому понятию, которое предложил В. Риккер (Ricker, 1954). Данный показатель всегда меньше П-оптимума и на графике он всегда располагается левее на 10–50 (обычно 30–40) % от точки популяционного оптимума.

Считая с 1940 г., начиная с 2000 г. и по настоящее время, численность нерки р. Озерная достаточно стабильно находится на очень высоком уровне численности, достигнув абсолютного максимума в 2007 г. и высоких возвра-

тов в смежные годы. Аномально высокий пропуск нерки в оз. Курильское в 1990 г. (6,0 млн шт. при Р-оптимуме 1,5–2,0 млн шт.) привел к очень сильному снижению длины и массы тела смолтов (они были самыми мелкими за последние 70 лет), но это заметно не отразилось на численности вернувшегося поколения, отнерестившегося в 1990 г. Данный факт свидетельствует о высокой устойчивости популяции нерки, воспроизводящейся и нагуливающейся в бассейне оз. Курильское, к превышениям Р-П-оптимальной численности.

В 2009–2011 гг. береговые уловы и численность нерки р. Камчатка достигли максимума, считая за период с 1934 г. и по настоящее время. Нерка стада оз. Азабачье (стадо «А») имеет низкую устойчивость к превышению П-оптимальной численности, составляющей всего 50–100 тыс. шт. производителей, при площади нерестилищ, позволяющих, по данным А. Г. Остроумова (1972), нереститься 400–500 тыс. шт. производителей нерки.

Как и предполагал автор этой книги (Бугаев, 2009b, 2010a), в 2010 г. в бассейне оз. Азабачье возникло превышение оптимальной численности производителей нерки: в озеро пропустили 197 тыс. шт. Но в 2011 г. ожидаемое превышение численности производителей не произошло, что объясняется переловом нерки этой реки береговым промыслом: при рекордном вылове в 9051 т (3775 тыс. шт.), в р. Камчатка на нерестилищах учли всего порядка 155 тыс. шт. производителей этого вида (в том числе, в оз. Азабачье – 90 тыс. шт.) (рис. 125). Надо признать, что такое неожиданное развитие событий до настоящего случая казалось невозможным (подтверждается многолетней статистикой вылова). Но оказалось, что невозможное – возможно. Технический прогресс позволяет сейчас изымать практически всю нерку р. Камчатка. Случившийся факт в дальнейшем необходимо учитывать при оперативной регуляции промысла тихоокеанских лососей в бассейне этой реки.

Тем не менее, пока нельзя отбрасывать версию некоторого недоучета на нерестилищах нерки р. Камчатка в 2011 г. из-за плохих погодных условий, высокой мутности, аномально высоких уровней воды, позднего начала авиаучетных работ и других причин. После возврата половозрелых рыб поколения 2011 г., вероятно, будут произведены корректировки полученных ныне представлений о численности производителей нерки р. Камчатка в 2011 г. По представлениям автора настоящей работы, с учетом перелова нерки р. Камчатка в 2011 г., в 2012 г. в бассейне оз. Азабачье вновь ожидается превышение оптимальной численности производителей нерки.

Несмотря на то, что в бассейне р. Камчатка воспроизводятся все виды тихоокеанских лососей, нерка р. Камчатка по численности и ценности является «ключевым видом». Уловы и уровень ее воспроизводства находятся во взаимосвязи с колебаниями численности других лососевых рыб реки.

Заслуживает внимания факт, что у нерки и чавычи между численностью поколений существует отрицательная корреляция: с увеличением численности нерки уменьшается этот показатель для чавычи. Последнее прослеживается как на уловах, так и на подходах этих видов к устью р. Камчатка.

Между численностью поколений нерки и кижуча также имеет место отрицательная корреляция, которая прослеживается как на уловах, так и на численности подходов нерки и кижуча.

Отмечена устойчивая положительная связь между численностью поколений нерки и кеты, что частично находит свое отражение в уловах и численности подходов этих видов: до определенного объема вылова или подхода связь положительная, а затем она начинает иметь отрицательный характер (куполообразнная кривая) (Бугаев и др., 2007a; Bugaev et al., 2007).

Из-за короткого жизненного цикла горбуши сравнение численности поколений горбуши и нерки лишено биологического смысла, но доказано, что горбуша оказывает существенное влияние на рост нерки в год созревания (анадромной миграции) и в предшествующий ему год. Поэтому автором приведены результаты сравнения подходов по трехлетним периодам у нерки и горбуши р. Камчатка, которые показали наличие положительной достоверной связи на материалах 1962–2010 гг. ($r = 0{,}825$; $P < 0{,}001$, $n = 17$).

На фоне всего изложенного следует отметить положительную высокодостоверную связь между численностью поколений чавычи и кижуча, прослеживающуюся как на многолетних уловах, так и на подходах чавычи и кижуча к устью р. Камчатка (Бугаев и др., 2007a; Bugaev et al., 2007, материалы настоящей книги). Выявленную выше положительную связь между численностью поколений чавычи и кижуча в значительной мере можно объяснить сходством факторов, влияющих на динамику численности этих видов.

Сделанные выводы по взаимовлиянию численности поколений тихоокеанских лососей р. Камчатка необходимо учитывать при перспективном планировании уловов рыб этой реки.

Рассматривая перспективы естественного и искусственного воспроизводства нерки в Азии, необходимо исходить из того, что они ограничены ввиду отсутствия в этом регионе значительного количества озер, пригодных для нагула молоди нерки до ската. Резервы увеличения численности азиатской нерки можно видеть в рациональном использовании запасов этого вида, опреснении солоноватоводного оз. Нерпичье, что сделать практически несложно. Последнее могло бы увеличить численность нерки бассейна р. Камчатка.

Существенно изменить ситуацию с численностью нерки на Камчатке могло бы создание на базе стада кокани (жилой формы нерки) оз. Кроноцкое стада проходной нерки, чему препятствует расположение оз. Кроноцкое на территории Кроноцкого государственного биосферного заповедника, где запрещена любая хозяйственная деятельность (Науменко и др., 1986; Лобков, 1999).

Как и первую свою книгу «Азиатская нерка» (Бугаев, 1995a), предлагаемую сейчас новую работу «Азиатская нерка-2» автор хочет закончить одним и тем же финальным абзацем: «Нерка Азии представляет собой компонент экосистемы северной части бассейна Тихого океана, как и каждая из слагающих ее популяций. В целях развития

рыбного хозяйства локальные стада азиатской нерки должны поддерживаться в таком состоянии, чтобы они возможно полнее использовали ресурсы среды обитания и сохраняли оптимальный с экономической точки зрения состав. Знание особенностей биологии вида позволяет хотя бы чисто теоретически представить возможные негативные последствия изменения популяционной структуры стад и препятствовать возникновению ситуаций, в которых вероятность этих негативных последствий особенно велика» (*конец цитаты*).

Но тут возникает новая мысль: «Исключения не всегда подтверждают правила – они могут предвещать другие, еще не известные правила… Грядет потепление климата на планете Земля…».

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1 (приложение). *Некоторые факторы, влияющие на биологические показатели и динамику численности нерки рек Озерная и Камчатка (по: Бугаев, Дубынин, 2002)*

КОДЫ ФАКТОРОВ	ОПИСАНИЕ
Температура воздуха	
TVOZ	Средняя температура воздуха в июне–августе в п. Усть-Камчатск в исследуемый год, °С.
TVOZBF	Средняя температура воздуха в июне–августе в п. Усть-Камчатск в предыдущий год, °С.
Нерка р. Озерная	
SPKU	Численность отнерестившихся в оз. Курильское производителей-родителей всех возрастных групп исследуемого поколения нерки, тыс. шт.
LSMKU	Длина тела смолтов нерки оз. Курильское возраста 2+, от которых происходил возврат в исследуемый год, мм
LSMKUBF	Длина тела смолтов нерки оз. Курильское возраста 2+, от которых происходил возврат нерки р. Озерная в предыдущий год, мм
WSMKU	Масса тела смолтов нерки оз. Курильское возраста 2+, от которых происходил возврат нерки р. Озерная в исследуемый год, г
WSMKUBF	Масса тела смолтов нерки оз. Курильское возраста 2+, от которых происходил возврат нерки р. Озерная в предыдущий год, г
OZZR	Численность зрелой части стада нерки р. Озерная в море до начала дрифтерного промысла в исследуемый год, тыс. шт.
OZZRBF	Численность зрелой части стада нерки р. Озерная в море до начала дрифтерного промысла в предыдущий год, тыс. шт.
OZRUN	Численность подходов нерки к устью р. Озерная в исследуемый год, тыс. шт.
OZRUNBF	Численность подходов нерки к устью р. Озерная в предыдущий год, тыс. шт.
OZFML	Средняя длина тела самок половозрелой нерки р. Озерная всех возрастных групп в исследуемый год, см
OZFMW	Средняя масса тела самок половозрелой нерки р. Озерная всех возрастных групп в исследуемый год, кг
OZMLL	Средняя длина тела самцов половозрелой нерки р. Озерная всех возрастных групп в исследуемый год, см
OZMLW	Средняя масса тела самцов половозрелой нерки р. Озерная всех возрастных групп в исследуемый год, кг
Нерка р. Камчатка	
ZRKAM	Численность зрелой части стада нерки р. Камчатка в море до начала дрифтерного промысла в исследуемый год, тыс. шт.
ZRKAMBF	Численность зрелой части стада нерки р. Камчатка в море до начала дрифтерного промысла в предыдущий год, тыс. шт.
RUNKAM	Численность подходов нерки к устью р. Камчатка в исследуемый год, тыс. шт.
RUNKAMBF	Численность подходов нерки к устью р. Камчатка в предыдущий год, тыс. шт.
MR50	Дата вылова прибрежным и береговым промыслом 50 % нерки р. Камчатка за путину всеми орудиями лова в исследуемый год (число дней, считая от 1 июня включительно)
MR50BF	Дата вылова прибрежным и береговым промыслом 50 % нерки р. Камчатка за путину всеми орудиями лова в предыдущий год (число дней, считая от 1 июня включительно)
CMJN	Встречаемость в уловах морских ставных неводов нерки р. Камчатка группировки «С» в июне в исследуемый год, %

КОДЫ ФАКТОРОВ	ОПИСАНИЕ
CRJN	Встречаемость в уловах плавных сетей в р. Камчатка нерки группировки «С» в июне в исследуемый год, %
EMJN	Встречаемость в уловах морских ставных неводов нерки р. Камчатка группировки «Е» в июне в исследуемый год, %
ERJN	Встречаемость в уловах плавных сетей в р. Камчатка нерки группировки «Е» в июне в исследуемый год, %
BMJN	Встречаемость в уловах морских ставных неводов нерки р. Камчатка группировки «В» в июне в исследуемый год, %
BRJN	Встречаемость в уловах плавных сетей в р. Камчатка нерки группировки «В» в июне в исследуемый год, %
HMJN	Встречаемость в уловах морских ставных неводов нерки р. Камчатка стада и группировки «Н» в июне в исследуемый год, %.
HRJN	Встречаемость в уловах плавных сетей в р. Камчатка нерки стада и группировки «Н» в июне в исследуемый год, %
AMJN	Встречаемость в уловах морских ставных неводов нерки р. Камчатка стада «А» в июне в исследуемый год , %
ARJN	Встречаемость в уловах плавных сетей в р. Камчатка нерки стада «А» в июне в исследуемый год, %
DMJN	Встречаемость в уловах морских ставных неводов нерки стада «Д» в июне в исследуемый год, %
DRJN	Встречаемость в уловах плавных сетей в р. Камчатка нерки стада «Д» в июне в исследуемый год, %
SPC-2	Численность производителей нерки группировки «С», отнерестившихся на второй год после нереста производителей-родителей нерки стад «А» и «Д» и вернувшихся в исследуемый год (пример, нерест «А» и «Д» в 1985 г., нерест «С» в 1987 г.), тыс. шт.
SPKU-AD	Численность производителей нерки, отнерестившихся в оз. Курильское в год нереста производителей-родителей нерки стад «А» и «Д» и вернувшихся в исследуемый год, тыс. шт.
KAMSMLA	Длина тела смолтов нерки стада «А» возраста 2+, мигрировавших из оз. Азабачье три года назад и созревших в исследуемый год, мм
KAMSMWA	Масса тела смолтов нерки стада «А» возраста 2+, мигрировавших из оз. Азабачье три года назад и созревших в исследуемый год, г
KAMSMLE	Длина тела смолтов нерки группировки «Е» возраста 1+, мигрировавших из оз. Азабачье три года назад и созревших в исследуемый год, мм
KAMSMWE	Масса тела смолтов нерки группировки «Е» возраста 1+, мигрировавших из оз. Азабачье три года назад и созревших в исследуемый год, г.
KAMFEAL	Средняя длина тела самок ранней нерки р. Камчатка всех возрастных групп из уловов морских ставных неводов в исследуемый год, см
KAMFEAW	Средняя масса тела самок ранней нерки р. Камчатка всех возрастных групп из уловов морских ставных неводов в исследуемый год, кг
KAMMEAL	Средняя длина тела самцов ранней нерки р. Камчатка всех возрастных групп из уловов морских ставных неводов в исследуемый год, см
KAMMEAW	Средняя масса тела самцов ранней нерки р. Камчатка всех возрастных групп из уловов морских ставных неводов в исследуемый год, кг
KAMFLTL	Средняя длина тела самок поздней нерки р. Камчатка всех возрастных групп из уловов морских ставных неводов в исследуемый год, см
KAMFLTW	Средняя масса тела самок поздней нерки р. Камчатка всех возрастных групп из уловов морских ставных неводов в исследуемый год, кг
KAMMLTL	Средняя длина тела самцов поздней нерки р. Камчатка всех возрастных групп из уловов морских ставных неводов в исследуемый год, см
KAMMLTW	Средняя масса тела самцов поздней нерки р. Камчатка всех возрастных групп из уловов морских ставных неводов в исследуемый год, кг
Численность горбуши	
PINW	Численность зрелой горбуши Западной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла в исследуемый год, млн шт.
PINWBF	Численность зрелой горбуши Западной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла в предыдущий год, млн шт.
PINE	Численность зрелой горбуши Северо-восточной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла в исследуемый год, млн шт.
PINEBF	Численность зрелой горбуши Северо-восточной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла в предыдущий год, млн шт.
PINWE	Суммарная численность зрелой горбуши Западной и Северо-восточной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла в исследуемый год, млн шт.
PINWEBF	Суммарная численность зрелой горбуши Западной и Северо-восточной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла в предыдущий год, млн шт.

Табл. 1 (приложение) (окончание)

КОДЫ ФАКТОРОВ	ОПИСАНИЕ
PINW-0	Численность зрелой горбуши Западной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла за год до начала морского нагула нерки, вернувшейся в исследуемый год, млн шт.
PINW-1	Численность зрелой горбуши Западной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла в первый год морского нагула нерки, вернувшейся в исследуемый год, млн шт.
PINW-2	Численность зрелой горбуши Западной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла во второй год морского нагула нерки, вернувшейся в исследуемый год, млн шт.
PINW-3	Численность зрелой горбуши Западной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла в третий год морского нагула нерки, вернувшейся в исследуемый год, млн шт.
PINE-0	Численность зрелой горбуши Северо-восточной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла за год до начала морского нагула нерки, вернувшейся в исследуемый год, млн шт.
PINE-1	Численность зрелой горбуши Северо-восточной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла в первый год морского нагула нерки, вернувшейся в исследуемый год, млн шт.
PINE-2	Численность зрелой горбуши Северо-восточной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла во второй год морского нагула нерки, вернувшейся в исследуемый год, млн шт.
PINE-3	Численность зрелой горбуши Северо-восточной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла в третий год морского нагула нерки, вернувшейся в исследуемый год, млн шт.
PINWE-0	Суммарная численность зрелой горбуши Западной и Северо-восточной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла за год до начала морского нагула нерки, вернувшейся в исследуемый год, млн шт.
PINWE-1	Суммарная численность зрелой горбуши Западной и Северо-восточной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла в первый год морского нагула нерки, вернувшейся в исследуемый год, млн шт.
PINWE-2	Суммарная численность зрелой горбуши Западной и Северо-восточной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла во второй год морского нагула нерки, вернувшейся в исследуемый год, млн шт.
PINWE-3	Суммарная численность зрелой горбуши Западной и Северо-восточной Камчатки в море после прохождения зоны дрифтерного промысла в третий год морского нагула нерки, вернувшейся в исследуемый год, млн шт.

Таблица 2 (приложение). *Возрастной состав нерки р. Озерная в 1985–2010 гг. (по: Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007а; Дубынин, 2010), %*

Годы	Возрастные группы, %														Число рыб
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	3.1	3.2	3.3	3.4	4.3	
1985	–	–	0,56	–	0,74	12,04	53,32	1,30	–	–	3,89	27,78	0,37	–	540
1986	0,49	0,73	1,71	–	1,46	30,00	52,45	3,66	0,49	0,24	1,46	6,34	0,73	0,24	410
1987	–	1,43	4,29	–	2,86	21,82	59,22	1,97	–	–	2,33	6,08	–	–	559
1988	–	0,39	4,34	–	1,38	30,37	54,45	0,39	–	0,20	1,18	7,30	–	–	507
1989	–	–	–	0,19	0,97	30,99	53,82	2,34	–	0,19	7,60	3,90	–	–	513
1990	0,20	0,20	0,99	–	1,38	28,80	55,99	2,37	0,20	–	3,16	6,51	0,20	–	507
1991	–	0,69	0,28	–	2,36	25,80	51,45	2,77	–	0,28	4,44	11,79	0,14	–	721
1992	–	0,57	2,41	–	0,57	37,36	51,69	0,43	–	–	2,70	3,84	0,43	–	704
1993	–	2,33	0,17	–	0,33	18,17	72,50	0,83	–	–	1,67	4,00	–	–	600
1994	–	–	9,25	–	0,59	17,33	61,52	0,44	0,15	–	2,06	8,66	–	–	681
1995	–	–	0,28	0,14	0,71	28,57	53,76	2,12	–	0,28	5,80	7,92	0,42	–	707
1996	–	0,28	0,28	–	0,43	24,35	62,43	1,85	–	0,28	2,99	6,83	0,28	–	702
1997	–	–	0,57	–	0,57	13,03	60,33	1,58	–	0,14	8,88	14,62	0,28	–	698
1998	0,43	–	0,28	–	0,57	34,33	28,20	0,43	–	–	19,31	15,88	0,57	–	699
1999	–	1,29	1,43	0,14	0,29	11,45	62,95	1,00	–	–	0,57	20,02	0,29	0,57	699
2000	–	0,70	7,20	0,70	0,40	17,70	58,50	1,90	–	–	11,4	0,90	0,60	–	685
2001	–	0,30	2,00	0,40	0,10	13,50	63,60	1,90	–	–	1,00	17,20	–	–	695
2002	–	1,30	0,10	–	0,10	16,20	64,40	4,60	–	–	2,70	7,60	3,00	–	699
2003	–	–	6,30	0,10	0,70	13,90	59,10	7,90	–	1,20	6,90	3,20	0,60	0,10	696
2004	–	–	1,00	0,30	1,40	21,30	47,50	2,70	–	–	12,00	13,10	0,70	–	695
2005	–	–	0,30	–	1,40	28,70	43,90	2,20	–	–	4,20	18,60	0,70	–	592
2006	–	0,50	0,70	–	0,50	32,10	53,90	0,50	–	0,20	3,90	7,50	0,20	–	598
2007	–	–	1,80	–	1,00	13,10	72,60	1,70	–	0,20	2,20	6,70	0,70	–	600
2008	–	–	–	0,20	+	9,60	63,40	4,40	0,20	–	5,40	16,80	–	–	500
2009	–	0,50	0,20	0,20	+	35,80	42,40	1,20	–	–	4,30	14,00	1,20	0,20	600
2010	–	0,40	0,70	0,20	1,10	21,30	64,60	0,70	–	–	3,30	7,50	–	0,20	572

Примечание. Данные о возрастном составе нерки р. Озерная за 1945–2010 гг. (по периодам) помещены в табл. 12 (основной текст).

Таблица 3 (приложение). *Средняя длина тела самцов и самок нерки р. Озерная основных возрастных групп в 1985–2010 гг. (по: Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007а; Дубынин, 2010), см*

Годы	1.2		1.3		2.1	2.2		2.3		2.4		3.1	3.2		3.3		3.4		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1985	–	–	58,0	62,0	41,0	55,2	55,2	62,9	59,7	69,5	61,8	–	56,1	55,1	62,4	59,5	63,8	–	60,6	58,8
1986	53,3	–	57,5	62,5	40,6	56,0	55,0	63,0	59,8	62,5	60,0	44,5	53,3	53,5	67,3	60,6	65,0	63,6	59,1	58,4
1987	50,5	47,2	60,8	56,6	38,8	54,4	52,3	62,6	59,3	62,1	58,3	–	55,9	53,6	60,3	57,1	–	–	58,6	57,4
1988	49,5	–	62,7	58,8	37,6	55,1	54,5	62,3	59,6	62,8	–	38,5	54,5	54,2	63,4	60,7	–	–	58,8	58,4
1989	–	–	–	–	40,0	53,2	52,8	62,9	59,6	64,9	61,5	39,0	54,4	54,6	62,8	60,2	–	–	57,8	57,8
1990	47,5	–	–	63,6	41,3	55,6	54,3	63,8	60,8	64,8	61,9	–	57,3	54,3	64,6	61,8	69,0	–	63,0	59,0
1991	46,7	49,0	64,0	61,6	38,7	53,3	53,3	61,6	58,2	62,5	60,8	44,1	54,5	52,5	62,6	58,4	62,0	–	57,4	56,0
1992	52,5	–	60,4	59,5	38,9	54,1	53,2	61,5	58,9	66,5	59,5	–	58,2	54,1	61,2	59,7	–	61,0	57,7	57,0
1993	51,8	52,7	–	59,0	39,0	54,0	53,7	62,3	59,6	62,3	59,0	–	54,7	54,6	63,3	59,6	–	–	59,7	58,6
1994	–	–	61,6	58,6	38,0	53,3	53,0	62,4	59,1	63,2	65,5	–	55,6	59,9	62,0	59,1	–	–	59,6	58,5
1995	–	–	61,0	57,0	37,8	54,6	53,6	60,8	58,3	65,1	61,4	49,3	54,3	53,4	62,7	58,9	64,7	–	58,1	57,0
1996	55,0	52,0	57,5	62,0	38,8	53,1	53,0	63,3	60,4	63,0	62,9	42,0	55,8	53,3	61,9	58,9	–	59,5	59,2	59,0
1997	–	–	55,0	57,7	39,0	52,6	51,7	61,5	58,4	63,2	61,5	37,5	52,8	51,9	61,1	59,1	61,0	57,0	59,0	57,2
1998	–	–	53,0	57,5	38,8	51,4	51,2	60,1	57,7	61,2	–	–	53,4	51,9	60,0	57,9	56,5	59,8	54,6	54,9
1999	49,8	52,8	57,0	57,8	38,0	52,6	52,8	58,2	56,4	60,0	59,3	–	56,6	–	58,7	56,3	57,8	–	56,9	56,2
2000	53,3	–	59,5	57,5	38,0	52,0	50,8	59,9	57,4	61,3	58,8	–	51,9	51,9	61,6	55,0	58,3	55,5	56,9	56,1
2001	49,5	–	62,5	58,6	36,0	52,6	52,7	58,9	57,5	61,6	60,9	–	52,6	51,2	59,6	57,3	–	–	57,7	57,1
2002	51,5	–	61,0	–	38,5	51,6	52,3	60,4	58,0	61,0	58,1	–	50,6	52,7	60,2	59,1	60,8	58,4	57,7	57,5
2003	–	–	59,3	57,3	39,1	51,4	51,7	60,8	58,1	63,4	59,7	38,8	52,8	51,0	62,0	58,5	61,0	60,3	58,0	57,2
2004	–	–	59,5	58,1	38,8	54,1	53,4	60,3	58,3	62,3	61,8	–	55,2	53,6	61,0	59,3	62,3	59,5	58,1	56,9
2005	–	–	61,5	56,5	36,9	53,5	52,4	60,6	58,4	64,3	59,8	–	54,6	52,5	59,2	57,1	60,0	66,5	57,2	56,4
2006	50,0	51,0	62,5	55,8	38,2	52,3	51,8	59,7	57,7	59,5	60,0	37,5	52,3	52,1	60,4	58,1	58,5	–	56,1	56,1
2007	–	–	61,3	57,1	38,3	51,7	51,8	60,7	57,4	65,1	57,8	37,0	52,8	51,3	60,0	57,4	61,0	62,8	58,1	56,9
2008	–	–	–	–	–	52,4	52,9	62,5	59,0	61,1	61,0	–	56,3	54,4	61,2	58,5	–	–	60,9	58,2
2009	53,0	–	59,0	–	–	52,9	51,6	59,7	57,4	58,1	60,7	–	54,2	52,7	60,1	57,8	63,3	58,0	56,4	55,8
2010	46,0	54,5	59,8	54,8	37,6	51,6	51,5	59,1	57,2	60,7	59,0	–	51,9	51,9	58,6	58,2	–	–	56,0	56,4

Примечание. Данные о длине тела нерки р. Озерная за 1945–2010 гг. (по периодам) помещены в табл. 13 (основной текст).

Таблица 4 (приложение). *Средняя масса тела самцов и самок нерки р. Озерная основных возрастных групп в 1985–2010 гг. (по: Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007а; Дубынин, 2010), кг*

Годы	1.2		1.3		2.1	2.2		2.3		2.4		3.1	3.2		3.3		3.4		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1985	–	–	2,20	2,55	0,97	2,38	2,31	3,38	2,85	4,55	3,27	–	2,51	2,27	3,39	2,84	3,32	–	3,11	2,75
1986	2,08	–	2,63	3,30	1,14	2,45	2,22	3,41	2,95	3,37	3,02	1,20	2,14	2,11	4,02	3,11	3,70	3,50	2,89	2,74
1987	1,82	1,40	3,18	2,45	0,85	2,21	1,96	3,38	2,86	3,27	2,78	–	2,40	1,99	3,01	2,45	–	–	2,87	2,60
1988	1,70	–	3,56	2,88	0,74	2,67	2,21	3,37	2,91	3,25	–	0,75	2,14	2,15	3,59	3,00	–	–	2,88	2,74
1989	–	–	–	–	0,88	2,03	1,92	3,34	2,85	3,74	2,98	0,75	2,11	2,01	3,24	2,81	–	–	2,66	2,60
1990	1,15	–	–	3,34	0,98	2,30	2,15	3,58	3,02	3,78	3,29	–	2,54	2,18	3,82	3,14	4,95	–	3,07	2,79
1991	1,31	1,35	3,65	3,25	0,75	1,99	2,00	3,09	2,64	3,30	2,92	1,15	2,22	1,87	3,22	2,55	3,40	–	2,50	2,44
1992	1,47	–	2,84	2,84	0,70	2,10	1,89	3,05	2,64	4,08	2,55	–	2,49	1,99	3,06	2,90	–	3,02	2,55	2,40
1993	1,76	1,87	–	2,70	0,98	2,10	1,96	3,22	2,76	3,16	2,65	–	2,20	2,12	3,40	2,70	–	–	2,87	2,62
1994	–	–	2,98	2,63	0,59	1,90	1,82	3,23	2,71	2,98	3,50	–	2,23	2,84	3,07	2,63	–	–	2,81	2,61
1995	–	–	2,80	2,70	0,71	2,21	2,02	2,99	2,63	3,88	3,07	1,45	2,18	1,96	3,28	2,69	3,85	–	2,67	2,46
1996	1,80	2,00	2,60	3,65	0,70	1,96	1,97	3,52	2,97	3,42	3,32	0,85	2,32	1,87	3,24	2,71	–	2,78	2,89	2,77
1997	–	–	2,40	2,80	0,82	2,06	1,81	3,22	2,74	3,62	3,29	0,75	1,97	1,85	3,12	2,78	3,20	2,65	2,89	2,57
1998	–	–	1,90	2,90	0,71	1,78	1,72	2,91	2,57	3,12	–	–	1,98	1,80	2,90	2,53	2,20	2,75	2,20	2,19
1999	1,71	2,04	2,38	2,56	0,70	1,94	1,99	2,63	2,37	2,83	2,72	–	2,38	–	2,67	2,35	2,36	–	2,47	2,35
2000	1,94	–	2,86	2,54	0,73	1,85	1,73	2,83	2,49	2,93	2,78	–	1,86	1,78	3,10	2,20	2,35	2,18	2,47	2,33
2001	1,72	–	3,50	2,71	0,68	1,99	1,96	2,84	2,59	3,35	3,21	–	1,96	1,81	2,97	2,55	–	–	2,69	2,55
2002	1,83	–	3,11	–	0,73	1,85	1,91	3,13	2,70	3,15	2,62	–	1,78	1,95	3,12	2,78	3,14	2,73	2,75	2,61
2003	–	–	2,81	2,57	0,83	1,80	1,81	3,12	2,62	3,73	2,90	0,79	1,98	1,66	3,31	2,70	3,02	2,79	2,75	2,51
2004	–	–	2,88	2,75	0,79	2,19	2,03	2,96	2,67	3,39	3,31	–	2,24	1,97	3,07	2,81	3,38	2,92	2,70	2,47
2005	–	–	3,04	2,26	0,71	2,04	1,90	2,96	2,64	3,67	2,70	–	2,12	1,90	2,68	2,40	2,68	3,94	2,52	2,37
2006	1,70	1,75	2,85	2,36	0,73	1,90	1,81	2,88	2,57	3,00	2,77	0,73	1,90	1,77	2,96	2,65	2,72	–	2,41	2,36
2007	–	–	2,92	2,52	0,74	1,81	1,78	2,96	2,47	3,69	2,45	0,67	1,92	1,71	2,77	2,43	2,91	3,37	2,65	2,41
2008	–	–	–	–	–	1,96	1,94	3,31	2,74	2,83	3,00	–	2,37	2,11	3,06	2,61	–	–	3,05	2,63
2009	1,98	–	2,70	–	–	1,92	1,82	2,76	2,50	2,59	2,78	–	2,07	1,92	2,87	2,56	3,38	2,25	2,36	2,31
2010	1,37	2,24	3,05	2,04	0,69	1,79	1,78	2,74	2,47	3,02	2,69	–	1,80	1,82	2,74	2,57	–	–	2,37	2,37

Примечание. Данные о массе тела нерки р. Озерная за 1945–2010 гг. (по периодам) помещены в табл. 14 (основной текст).

Таблица 5 (приложение). *Половой состав нерки р. Озерная в 1970–1999 гг. (среднее по пробам) (по: Бугаев, Дубынин, 2002), %*

Годы	ЗЧС, тыс. экз.	Всего, %		Встречаемость самок по основным возрастным группам, %				
		Самцы	Самки	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3
1970	2301	48,42	51,58	53,11	45,16	66,67	55,56	55,56
1971	2352	49,67	50,33	56,54	50,19	66,67	57,69	66,67
1972	1951	54,65	45,35	49,82	45,02	50,00	40,00	33,33
1973	1539	52,33	47,67	55,15	56,65	44,44	61,22	25,00
1974	1687	49,64	50,36	44,77	59,72	85,71	52,17	62,96
1975	2344	60,63	39,37	39,45	53,11	28,57	53,85	45,59
1976	1753	63,37	36,63	30,51	48,31	60,00	24,32	0,00
1977	1440	50,42	49,58	50,74	55,56	60,00	38,98	31,25
1978	2420	53,10	46,84	47,86	48,90	–	61,40	53,98
1979	2415	51,75	48,25	50,67	55,40	50,00	44,44	48,78
1980	2773	47,96	52,04	52,11	51,18	100,00	61,45	100,00
1981	2540	50,31	49,69	45,62	50,32	71,43	40,00	57,69
1982	1794	51,51	48,49	50,01	54,45	37,50	50,00	46,07
1983	2752	55,22	44,78	24,14	50,84	0,00	34,15	50,00
1984	4161	48,68	51,32	30,81	51,40	0,00	48,65	61,18
1985	5881	51,11	48,89	35,38	46,53	85,71	71,43	55,33
1986	4320	46,82	53,18	48,77	58,15	46,67	50,00	69,23
1987	5980	45,97	54,03	47,57	57,09	45,45	69,23	55,88
1988	4000	50,69	49,31	39,61	55,45	0,00	33,33	56,76
1989	5272	49,70	50,30	33,33	59,44	58,33	53,85	60,00
1990	10883	48,95	51,05	45,87	53,15	50,00	37,50	72,73
1991	6979	44,66	55,34	44,07	61,19	55,00	65,63	65,88
1992	5490	42,06	57,94	49,81	65,37	33,33	52,63	62,96
1993	5408	43,67	56,33	43,09	59,77	40,00	40,00	79,17
1994	5282	51,25	48,75	27,99	54,18	100,00	28,57	42,37
1995	4448	41,57	58,43	50,02	64,75	60,00	53,66	60,71
1996	6258	50,71	49,29	29,82	56,62	30,77	42,86	62,50
1997	4654	41,98	58,02	48,35	58,89	72,73	64,52	58,82
1998	3778	49,21	50,79	38,33	60,43	0,00	51,85	63,06
1999	4217	45,07	54,93	27,50	60,23	42,86	0,00	59,29
1970–1984	2281	52,51	47,49	45,42	51,75	51,50	48,26	49,20
1985–1999	5523	46,89	53,11	40,63	58,08	48,06	47,67	61,65

Примечание. Данные о соотношении полов нерки р. Озерная за 1970–2010 гг. (по периодам) помещены в табл. 15 (основной текст).

Таблица 6 (приложение). *Коэффициенты зрелости самцов и самок нерки р. Озерная в 1985–2010 гг. (по: Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007а; Дубынин, 2010), %*

Годы	1.2		1.3		2.1	2.2		2.3		2.4		3.1	3.2		3.3		3.4		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1985	–	–	2,36	5,57	4,25	3,12	6,54	2,49	6,45	1,43	5,14	–	3,35	6,51	2,35	6,08	–	7,83	2,61	6,32
1986	4,66	–	2,55	–	5,26	3,12	6,78	2,43	6,88	2,52	7,45	4,67	3,99	12,45	2,18	5,15	1,78	5,33	2,94	6,72
1987	2,70	7,70	2,70	7,90	5,80	3,00	8,00	2,40	6,60	2,40	8,90	–	2,80	6,70	2,70	10,80	–	–	2,80	7,30
1988	5,30	–	2,50	9,50	3,00	3,30	8,00	2,80	8,30	2,00	–	–	–	5,70	–	6,20	–	–	3,10	8,10
1989	–	–	–	–	6,20	3,80	8,00	2,60	9,80	2,50	6,60	–	3,30	8,40	2,40	9,80	–	–	3,20	9,30
1990	4,09	–	–	13,63	5,11	3,66	9,21	2,58	8,80	–	8,44	–	3,22	8,39	2,11	7,10	1,96	–	3,11	8,90
1991	4,28	8,89	7,69	–	6,41	3,36	6,55	2,81	7,56	2,72	6,98	4,91	3,72	7,64	1,96	6,00	–	–	3,25	7,17
1992	6,27	–	2,70	8,35	6,27	3,98	8,21	2,89	9,91	2,21	–	–	3,27	7,98	2,40	8,92	–	4,45	3,48	9,20
1993	4,94	8,64	–	5,11	4,37	3,82	5,76	2,44	6,91	1,94	5,73	–	2,33	5,02	1,91	9,88	–	–	2,88	6,74
1994	–	–	2,78	9,59	4,67	3,74	8,24	2,78	8,86	2,00	–	–	3,61	10,34	2,45	8,01	–	–	2,97	8,76
1995	–	–	–	8,60	7,30	3,74	9,43	3,07	9,78	2,15	4,78	3,03	3,51	8,47	2,77	10,46	1,97	–	3,36	9,60
1996	–	–	1,88	5,89	–	3,68	7,77	2,69	7,69	2,26	6,78	–	2,91	6,36	2,62	8,95	–	11,46	3,00	7,80
1997	–	–	–	6,90	6,33	3,61	8,14	2,59	8,98	2,27	6,90	5,33	3,35	8,85	2,73	7,15	–	–	3,00	8,63
1998	–	–	2,68	–	7,70	3,97	8,03	2,51	8,25	3,33	–	–	3,27	7,63	2,87	7,92	3,41	–	3,46	8,02
1999	3,81	4,81	3,54	8,87	7,44	3,49	8,00	2,63	8,85	2,87	6,48	–	3,20		2,59	9,19	–	–	2,86	8,82
2000	3,02	–	2,21	9,94	6,97	3,78	9,98	2,56	8,29	2,09	7,49	–	3,74	8,81	2,25	–	2,51	10,46	3,07	8,76
2001	2,69	–	1,74	8,48	4,44	3,13	7,01	2,48	7,62	2,10	5,46	–	2,98	9,64	2,40	7,54	–	–	2,54	7,56
2002	3,82	–	–	–	5,18	3,48	7,98	2,57	7,42	2,34	9,97	–	3,81	6,29	2,68	7,87	2,20	11,91	2,94	7,72
2003	–	–	2,50	7,97	6,01	3,86	8,99	2,46	8,16	2,33	6,87	6,96	3,55	8,85	2,43	5,71	3,07	8,21	2,90	8,19
2004	–	–	2,67	4,31	6,11	3,63	7,52	2,76	8,29	2,31	7,20	–	3,16	8,22	2,78	7,22	1,91	5,56	3,08	8,09
2005	–	–	1,64	12,30	5,56	3,75	8,90	2,63	8,54	2,04	9,57	–	3,70	9,38	2,56	10,19	2,13	4,11	3,07	9,02
2006	5,81	8,34	1,89	5,09	7,22	3,90	8,52	2,93	8,32	2,33	7,37	6,58	3,91	8,58	2,75	7,74	2,13	–	3,45	8,30
2007	–	–	2,45	7,52	6,30	4,42	8,28	2,89	8,28	2,84	9,37	6,61	4,01	8,78	3,03	8,25	3,27	7,11	3,32	8,28
2008	–	–	–	–	–	4,61	7,52	2,58	8,82	2,52	6,93	–	2,85	6,77	2,48	6,59	–	–	2,72	6,87
2009	4,82	–	2,37	–	–	3,87	8,05	2,89	7,80	2,72	6,48	–	3,59	7,57	2,64	7,11	2,77	9,42	3,35	7,73
2010	2,63	4,46	2,71	8,87	6,89	4,28	8,07	2,83	8,44	2,50	6,91	–	3,99	9,92	2,27	6,51	–	–	3,40	8,20

Примечание. Данные о коэффициентах зрелости нерки р. Озерная за 1949–2010 гг. (по периодам) помещены в табл. 16 (основной текст).

Таблица 7 (приложение). *Абсолютная плодовитость самок нерки р. Озерная в 1985–2010 гг. (по: Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Антонов и др., 2007а; Дубынин, 2010), шт. икринок*

Годы	Возраст								Все возраста
	1.2	1.3	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	3.4	
1985	–	4012	4084	4277	4146	3731	4244	–	4192
1986	–	–	3668	4167	3666	3352	4474	4572	4050
1987	2862	3335	2990	4125	3277	3069	3321	–	3693
1988	–	4227	3720	3901	–	2421	4060	–	3896
1989	–	–	3205	3911	5026	3027	4102	–	3760
1990	–	3861	3217	3918	4580	3147	3329	–	3656
1991	2748	–	3099	3936	3773	2910	3898	–	3672
1992	–	3418	3143	3743	–	3564	4108	3971	3569
1993	3505	3760	3118	3661	3967	4000	3413	–	3604
1994	–	3329	3085	3824	–	3663	3497	–	3624
1995	–	4727	3721	3807	5082	3823	3941	–	3823
1996	–	4601	3120	4300	4583	2857	3776	3135	3990
1997	–	3780	3232	3940	3824	3270	4231	–	3799
1998	–	–	2768	3680	–	2992	3712	–	3347
1999	2999	3131	3497	3304	3531	–	3128	–	3272
2000	–	3580	2993	3395	4448	3000	–	2736	3324
2001	–	4516	3178	3602	4483	3113	3845	–	3601
2002	–	–	3268	3767	3297	2877	3109	–	3612
2003	–	3662	3305	3580	4434	2999	3514	3197	3625
2004	–	3712	3367	3733	4411	3297	3873	2407	3591
2005	–	–	3447	3846	3696	4000	3975	4269	3748
2006	–	2578	2601	3348	3444	2365	3674	–	3097
2007	–	3717	2633	3473	4429	3143	3450	–	3452
2008	–	–	3531	4057	4715	3376	3980	–	4006
2009	–	–	2867	3210	3733	2720	3480	2491	3165
2010	–	3006	3050	3695	3962	3963	4397	–	3660

Примечание. Данные о плодовитости нерки р. Озерная за 1949–2010 гг. (по периодам) помещены в табл. 18 (основной текст).

Таблица 8 (приложение). *Возраст смолтов нерки (самцы + самки), мигрировавших из оз. Курильское в 1965–2009 гг. (по: Дубынин, Бугаев, 1988, 2004; Дубынин, 2003; Антонов и др., 2007а; Дубынин, 2010), %*

Годы ската	Возраст, %				Число рыб	Годы ската	Возраст, %				Число рыб
	1+	2+	3+	4+			1+	2+	3+	4+	
1975	3,9	82,8	13,3	–	128	1993	4,7	93,3	2,0	–	256
1976	45,4	38,7	15,9	–	132	1994	3,1	87,5	9,4	–	128
1977	2,1	95,0	2,9	–	392	1995	–	74,6	25,4	–	189
1978	4,9	82,7	12,4	–	242	1996	13,5	84,7	1,8	–	386
1979	0,8	92,9	6,3	–	659	1997	13,6	64,4	20,3	1,7	59*
1980	1,8	91,9	6,3	–	320	1998	12,3	78,4	9,3	–	432
1981	0,3	87,7	12,0	–	375	1999	0,6	98,0	1,4	–	511
1982	5,2	82,5	12,3	–	464	2000	5,1	86,2	8,7	–	550
1983	16,7	71,1	12,2	–	353	2001	2,0	85,5	12,5	–	510
1984	22,7	74,9	2,4	–	666	2002	3,3	87,1	9,6	–	303
1985	38,8	55,1	6,1	–	516	2003	3,0	89,7	7,3	–	400
1986	9,2	86,6	4,2	–	381	2004	5,5	87,8	6,7	–	420
1987	5,8	90,4	3,8	–	313	2005	–	82,5	17,5	–	399
1988	1,3	83,9	14,8	–	384	2006	–	77,5	22,5	–	360
1989	20,2	76,4	3,4	–	627	2007	7,6	75,3	17,1	–	420
1990	5,1	85,2	9,7	–	196	2008	–	81,7	18,3	–	398
1991	30,8	61,2	8,0	–	425	2009	37,4	44,9	17,7	–	447
1992	10,6	87,6	1,8	–	330						

Примечание. * Ранее за 1997 г. (Дубынин, 2003; Дубынин, Бугаев, 2004) приведены данные по возрастному составу смолтов нерки без возраста 4+.

Таблица 9 (приложение). *Длина и масса тела смолтов (самцы + самки), мигрировавших из оз. Курильское в 1965–2009 гг. (по: Дубынин, Бугаев, 1988, 2004; Дубынин, 2003; Антонов и др., 2007а; Дубынин, 2010)*

Годы ската	Возраст – 1+			Возраст – 2+			Возраст – 3+		
	Длина тела, мм	Масса тела, г	Число рыб	Длина тела, мм	Масса тела, г	Число рыб	Длина тела, мм	Масса тела, г	Число рыб
1965	–	–	–	96,0	10,2	–	108,0	13,1	–
1966	–	–	–	99,0	9,0	–	114,0	13,1	–
1967	–	–	–	103,0	10,9	–	111,0	13,2	–
1968	–	–	–	95,0	8,6	–	111,0	12,3	–
1969	–	–	–	94,0	7,9	–	106,0	11,1	–
1970	–	–	–	94,0	7,8	–	103,0	9,6	–
1971	–	–	–	106,0	11,4	–	116,0	15,0	–
1972	–	–	–	110,0	12,4	–	128,0	21,1	–
1973	–	–	–	102,0		–	121,0		–
1974	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1975	73,0	3,7	5	102,8	10,6	106	125,5	18,2	17
1976	92,5	8,0	60	108,0	12,6	51	117,6	16,0	21
1977	65,1	2,3	8	109,4	11,8	373	113,8	12,9	11
1978	87,0	6,1	12	103,6	9,9	200	118,8	14,6	30
1979	87,6	5,6	5	97,3	7,7	612	112,3	11,9	42
1980	84,8	5,4	5	95,4	7,6	295	106,1	10,6	20
1981	73,0	3,7	1	93,1	7,3	329	107,5	10,7	45
1982	82,1	5,1	24	93,6	7,6	383	105,0	10,4	57
1983	83,7	5,3	59	99,2	9,0	251	117,0	14,2	43
1984	93,8	7,6	151	106,5	10,7	499	116,0	15,8	16
1985	84,9	5,4	200	100,7	8,8	284	116,3	13,4	32
1986	85,8	5,7	35	100,9	8,9	330	107,2	11,3	16
1987	83,7	4,6	18	95,0	6,9	283	105,8	9,7	12
1988	88,2	5,8	5	99,7	8,0	321	108,1	10,0	58
1989	87,3	5,6	127	97,2	7,6	479	109,8	10,9	21
1990	70,8	2,6	10	100,0	7,8	167	108,6	9,9	19
1991	84,1	5,0	131	92,4	7,0	260	106,3	9,6	34
1992	79,7	4,2	35	91,5	6,3	289	104,0	9,8	6
1993	59,6	2,0	12	86,8	5,6	239	102,4	10,2	5
1994	63,0	2,1	4	90,6	5,6	112	94,6	6,3	12
1995	–	–	–	88,9	7,2	141	94,5	8,4	48
1996	61,0	1,9	52	88,5	5,7	327	104,6	8,9	7
1997	56,1	1,5	8	72,1	3,5	38	76,0	4,0	12
1998	82,9	4,8	53	93,0	6,7	339	99,7	8,2	40
1999	80,0	4,8	3	88,5	5,6	501	94,0	6,5	7
2000	78,9	3,9	28	84,8	4,7	474	89,2	5,5	48
2001	82,2	4,7	10	92,7	6,7	436	103,3	8,9	64
2002	85,4	5,4	10	99,0	8,2	264	110,6	11,3	29
2003	78,0	4,1	12	93,6	6,9	359	107,6	10,2	29
2004	87,8	5,9	23	96,6	7,8	369	109,3	11,3	28
2005	–	–	–	103,0	9,6	329	113,5	12,7	70
2006	–	–	–	89,8	5,7	279	109,4	10,5	81
2007	81,6	4,4	32	88,6	5,6	316	96,7	7,2	72
2008	–	–	–	92,5	6,4	325	99,3	7,9	73
2009	90,3	6,5	167	106,4	10,6	201	121,4	15,2	79

Примечание. Смолт нерки возраста 4+ за 1997 г. имел длину 75 мм и массу тела 4,3 г (n = 1).

Таблица 10 (приложение). *Список рек-притоков бассейна р. Камчатка, где воспроизводятся локальные стада и группировки 2-го порядка нерки этой реки (места авиаучетов А. Г. Остроумова в бассейне р. Камчатка в 1960–1970-х гг., персональное сообщение)*

№ п/п	Длина реки, км	Водоем	Сезонная раса, стадо, группировка	
			ранняя	поздняя
1	54	р. Озерная Камчатка	С	В
2	30	р. Правая Камчатка	–	–
3	22	р. Яковская	С	В
4	23	р. Берш	С	В
5	20	р. Кашкан	С	В
6	18	р. Урилка	С	В
7	20	без названия	–	–
8	29	р. Кунч	С	В
9	42	р. Денохонок	–	–
10	25	р. Машихинская	С	В

№ п/п	Длина реки, км	Водоем	Сезонная раса, стадо, группировка	
			ранняя	поздняя
11	28	р. Санопадь	С	В
12	47	р. Эстребокос	–	–
13	н. д.	р. Грешна	С	В
14	48	р. Кенсол	С	В
15	н. д.	р. Кананец	С	В
16	49	р. Черебокош	С	В
17	28	р. Большая Клюквенная	–	–
18	27	р. Правый Вызит	С	В
19	30	р. Налычева	С	В
20	н. д.	р. Кувагдач	С	В
21	30	р. Халмин	С	В
22	28	р. Таенская	С	В
23	108	р. Кавыча	С	В
24	92	р. Андриановка	С	В
25	н. д.	р. Мильковушка	С	В
26	76	р. Жупанка (Мильковка)	С	В
27	участок реки	р. Камчатка от р. Озерная до пос. Мильково	С	В
28	14	р. Амшарик	–	–
29	94	р. Вахвина	С	В
30	121	р. Кирганик	С	В
31	105	р. Большая Кимитина	С	В
32	23	без названия	–	–
33	6	р. Долиновка	–	–
34	участок реки	р. Камчатка ниже пос. Мильково	С	В
35	140	р. Китильгина	С	В
36	70	р. Урц	С	В
37	172	р. Щапина	С	В
38	20	р. Николка	С	В
39	21	р. Черемошная	–	–
40	60	р. Максимовка	–	–
41	148	р. Толбачик	С	В
42	10	р. Боровая	–	–
43	222	р. Козыревка	Е	Е
44	н. д.	р. Быстрая (бас. р. Козыревка)	Е	Е
45	10	р. Анчекрак	–	–
46	68	р. Студеная	–	–
47	52	р. Крапивная (Шехман)	С	В
48	40	р. Шехлун	С	В
49	41	р. Сехлун	С	В
50	40	р. Кахтун	С	В
51	31	р. Фомкина	С	В
52	озеро	оз. Домашнее (Козыревское)	–	–
53	55	р. Крерук	Е	Е
54	озеро	оз. Ушковское	С	С
55	21	р. Иннокентишка	–	–
56	31	оз. Чаша (р. Каратканок)	–	–
57	участок реки	р. Камчатка выше пос. Майское	Е	Е
57	54	р. Крюки	Е	Е
59	18	р. Пиндра	Е	Е
60	61	р. Половинная	Е	Е
61	63	р. Белая	Е	Е
62	озеро	оз. Белое	Е	Е
63	озеро	оз. Бильченок	–	Е
64	43	р. Кельмрак	Е	–
65	озеро	оз. Эульченок	Е	Е
66	озеро	оз. Ключевое	–	Е
67	244	р. Еловка	Е	Е
–»–	112	р. Двухюрточная	Е	Е
–»–	98	р. Киревна	Е	Е
–»–	101	р. Левая	Е	Е
–»–	62	р. Старичок	Е	Е
68	озеро	оз. Двухюрточное	Д	Д
–»–	н. д.	р. Верхняя Двухюрточная (бас. оз. Двухюрточное)	Д	Д
69	31	пр. Кривая (Рощики)	–	–
70	19	оз. Каменское (р. Кич)	–	–
71	озеро	оз. Куражечное	–	–
72	111	р. Большая Хапица	Е	Е
73	38	р. Малая Хапица	Е	Е

Таблица 10 (приложение) (окончание)

№ п/п	Длина реки, км	Водоем	Сезонная раса, стадо, группировка	
			ранняя	поздняя
74	24	р. Арлыч	–	–
75	70	р. Ильчинец	–	–
76	19	р. Горбуша	–	–
77	озеро	бас. оз. Азабачье	А	А
78	84	р. Радуга	Е	Е
79	озеро	оз. Курсин	К	К
80	озеро	озеро у пр. Пекалка (Глубокое)	–	–
81	озеро	бас. оз. Нерпичье	Н	Н

Примечание. Прочерк «–» – авиаучеты не производятся вообще из-за мутной воды, отсутствия или ничтожной численности нерки; н. д. – нет данных.

Таблица 11 (приложение). *Возрастной состав нерки р. Камчатка из уловов морских ставных неводов в 1999–2010 гг., %*

Годы	Возрастные группы, %																	Число рыб
	0.2	0.3	0.4	0.5	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	3.2	3.3	3.4	
Ранний ход																		
1999	–	23,2	1,2	–	–	–	30,5	1,7	–	–	0,4	40,9	1,9	–	–	–	0,2	521
2000	–	4,0	20,2	0,2	–	1,3	34,5	3,2	–	–	3,6	24,8	7,0	–	0,2	0,8	0,2	475
2001	–	8,0	4,4	–	–	1,5	26,3	9,0	–	0,2	4,1	39,8	5,8	–	–	0,9	–	586
2002	–	5,3	4,3	–	0,3	7,3	13,2	20,8	0,3	–	10,9	21,3	14,2	–	0,3	1,3	0,5	394
2003	–	0,9	3,6	–	–	0,9	26,3	1,9	–	–	2,7	58,8	3,6	–	–	0,9	0,4	529
2004	- 1	4,9	–	–	–	3,2	29,1	6,7	–	–	9,2	25,2	20,9	–	0,4	0,4	–	282
2005	1,0	3,9	0,8	–	–	9,8	46,0	0,5	–	–	8,7	28,5	0,5	–	0,3	–	–	389
2006	–	9,9	–	–	0,2	1,9	64,9	1,0	–	–	3,7	15,7	1,0	–	–	1,7	–	516
2007	–	9,7	3,4	0,2	–	3,6	31,6	11,1	0,2	0,2	6,1	25,7	7,1	0,2	–	0,2	0,7	576
2008	0,3	3,6	2,3	–	–	1,4	57,8	3,6	–	–	5,7	20,6	4,3	0,2	–	0,2	–	645
2009	0,2	10,3	1,7	–	–	1,2	21,1	7,0	–	–	5,5	49,2	3,4	–	0,2	0,2	–	583
2010	–	5,0	2,5	–	–	1,5	42,4	1,3	–	–	5,6	39,2	2,1	–	–	0,4	–	521
Поздний ход																		
1999	–	24,9	–	–	–	1,5	37,1	0,6	–	–	1,7	33,0	0,9	–	–	0,3	–	345
2000	–	3,3	3,5	–	–	2,7	41,0	1,0	–	–	9,2	31,5	7,4	–	0,2	0,2	–	512
2001	–	5,4	1,6	–	–	2,3	32,8	7,7	–	–	2,6	39,1	4,5	–	0,2	3,6	0,2	427
2002	0,2	1,9	0,5	–	–	8,2	15,7	3,8	–	–	29,2	20,1	19,5	–	0,3	0,3	0,3	586
2003	–	2,6	1,6	–	–	3,6	24,0	3,6	–	–	1,6	51,0	9,4	–	–	1,6	1,0	192
2004	1,2	0,5	–	–	0,2	9,2	32,5	1,0	–	1,7	22,7	18,3	12,1	–	0,2	0,2	0,2	415
2005	0,7	1,4	–	–	–	19,6	25,9	1,4	–	–	30,1	19,6	0,7	–	0,3	–	0,3	286
2006	–	9,1	0,8	–	–	2,5	50,3	2,0	–	–	5,3	27,4	2,3	–	–	0,3	–	394
2007	0,3	4,2	1,6	–	–	2,8	16,6	1,4	–	–	17,6	44,0	11,2	–	–	–	–	427*
2008	0,3	4,9	1,9	–	–	6,2	35,9	1,6	–	–	20,4	25,9	2,9	–	–	–	–	309
2009	–	7,5	0,7	–	–	7,5	35,1	2,6	–	–	17,4	26,6	1,6	–	0,3	0,7	–	305
2010	1,3	5,8	0,3	–	0,3	8,9	20,7	–	–	0,5	15,5	44,2	1,0	–	0,5	1,0	–	382

Примечание. * В 2007 г. у нерки позднего хода в таблицу не вошла возрастная группа 4.2, которая составляет 0,3 % (по: 427 экз.)

Таблица 12 (приложение). *Средняя длина тела нерки р. Камчатка (наиболее многочисленных возрастных групп) из уловов морских ставных неводов в 1999–2010 гг., см*

Годы	0.3		0.4		1.2		1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		3.3		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Ранний ход																				
1999	60,29	55,76	64,50	57,00	–	–	60,14	55,73	59,50	58,25	52,00	46,00	59,36	55,29	61,21	55,17	–	–	59,98	55,57
2000	62,33	58,50	66,69	61,46	47,00	–	62,69	58,30	65,00	59,40	48,06	52,00	61,54	57,11	65,13	59,06	59,00	57,00	62,03	58,75
2001	60,08	56,03	64,45	58,78	42,37	55,50	61,06	56,42	63,55	58,47	45,69	–	60,19	56,20	62,92	58,34	60,33	56,25	59,28	56,76
2002	58,43	54,07	62,67	58,07	46,30	49,50	55,35	52,66	64,82	57,69	46,05	47,50	56,87	53,46	64,00	56,91	–	51,80	55,49	55,06
2003	60,75	55,67	64,10	59,00	44,13	53,00	58,77	54,65	62,83	57,86	47,13	52,50	58,37	53,93	62,92	57,12	58,00	53,50	58,15	54,58
2004	58,36	54,00	–	–	48,86	48,50	58,81	55,58	64,20	57,71	48,30	49,42	58,81	55,03	63,53	57,76	–	57,00	57,34	55,92
2005	59,44	54,93	–	58,33	49,52	51,19	60,61	56,11	67,00	60,00	50,34	51,50	60,26	55,44	-	55,50	–	–	57,13	55,42
2006	60,61	55,89	–	–	45,33	49,00	59,74	55,55	64,50	59,67	46,29	50,20	60,04	54,63	63,00	58,67	60,80	56,75	58,46	55,39
2007	60,45	56,26	64,05	58,96	46,94	49,80	60,01	56,22	64,34	58,53	47,30	50,25	59,21	55,82	62,73	58,40	–	54,00	58,33	56,45
2008	61,07	54,87	66,57	59,87	46,57	52,50	60,78	56,20	63,45	58,33	50,79	50,92	60,26	55,04	64,25	58,56	62,00	–	59,90	55,97
2009	59,42	54,97	61,17	58,63	49,0	–	58,95	54,95	64,32	59,16	47,38	49,08	58,47	55,02	60,81	58,08	–	56,00	57,97	55,32
2010	58,58	54,50	62,00	58,25	46,50	47,50	58,37	53,84	60,75	–	45,93	48,67	58,17	53,85	60,20	55,83	57,50	–	56,85	53,93
Поздний ход																				
1999	62,29	56,97	–	–	55,00	50,50	61,33	56,31	59,00	56,50	58,25	53,00	61,70	57,31	69,75	62,00	–	57,00	61,69	56,68
2000	62,14	58,70	67,33	62,25	51,23	50,00	62,57	58,66	73,00	65,75	52,95	54,18	62,45	58,62	67,57	63,03	–	62,00	60,33	59,13
2001	58,93	56,91	63,50	59,75	46,05	50,50	61,81	56,86	63,65	58,85	44,87	50,83	59,32	57,61	64,67	59,41	62,29	57,63	59,32	57,48
2002	56,50	55,86	65,00	60,00	48,21	49,84	58,76	55,76	66,67	56,94	47,60	49,52	58,21	55,90	63,26	59,65	55,00	57,00	52,77	56,11
2003	64,25	58,33	74,00	63,25	47,50	49,13	58,50	56,36	57,00	60,75	47,25	48,00	61,41	56,90	66,25	59,39	65,50	54,00	60,27	57,04
2004	62,00	55,00	–	–	51,10	50,46	58,66	56,94	59,00	62,17	54,23	52,79	62,34	57,68	65,00	60,70	–	62,00	56,32	56,62
2005	58,00	57,50	–	–	49,10	51,53	59,76	56,53	65,00	59,00	50,04	52,64	59,19	57,15	–	62,25	–	–	52,06	56,03
2006	60,93	56,29	63,00	58,00	48,60	49,8	59,95	55,83	62,00	58,67	49,07	48,83	60,81	56,37	64,83	57,00	–	56,00	58,92	55,85
2007	65,80	56,92	–	59,36	50,30	49,29	60,11	56,79	62,00	58,50	51,36	51,56	60,31	57,41	62,50	59,96	–	–	57,31	56,87
2008	61,17	56,78	69,00	61,60	49,00	51,67	61,60	57,20	–	59,80	53,89	52,84	61,19	58,15	64,00	60,00	–	–	58,38	56,78
2009	61,50	56,89	63,50	57,50	49,00	50,30	60,57	55,98	64,00	59,87	49,38	48,56	61,43	56,99	69,00	56,67	–	57,50	56,49	55,81
2010	58,63	57,18	–	60,00	46,96	50,31	58,21	55,72	–	–	49,86	51,00	58,80	56,99	–	60,25	60,75	58,75	53,40	56,25

Таблица 13 (приложение). *Средняя масса тела нерки р. Камчатка (наиболее многочисленных возрастных групп) из уловов морских ставных неводов в 1999–2010 гг., кг*

Годы	0.3		0.4		1.2		1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		3.3		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Ранний ход																				
1999	2,59	2,05	3,13	2,28	–	–	2,59	2,04	2,15	2,35	1,65	1,15	2,35	1,92	2,54	1,93	–	–	2,51	1,99
2000	2,76	2,23	3,33	2,62	1,13	–	2,76	2,21	2,88	2,35	1,15	1,50	2,60	2,04	2,96	2,25	2,23	2,10	2,71	2,26
2001	2,66	2,17	3,29	2,42	0,88	2,00	2,81	2,20	3,17	2,52	1,11	–	2,60	2,13	3,24	2,45	2,73	2,71	2,60	2,23
2002	2,69	2,07	3,87	2,54	1,27	1,50	2,30	1,89	3,68	2,50	1,21	1,31	2,41	1,93	3,46	2,35	–	1,73	2,39	2,16
2003	2,80	2,30	3,52	2,68	1,10	1,95	2,67	2,12	3,27	2,61	1,32	1,90	2,53	1,94	3,23	2,37	2,45	1,83	2,55	2,06
2004	2,81	2,23	–	–	1,59	1,45	2,80	2,25	3,94	2,72	1,53	1,48	2,74	2,19	3,65	2,58	–	2,60	2,67	2,33
2005	3,03	2,33	–	2,93	1,76	1,90	3,18	2,46	4,20	2,85	1,80	1,84	3,06	2,38	–	2,23	–	–	2,70	2,38
2006	2,86	2,22	–	–	1,24	1,51	2,76	2,20	3,51	2,79	1,23	1,53	2,75	2,09	3,07	2,70	3,00	2,02	2,62	2,17
2007	2,98	2,45	3,35	2,75	1,41	1,69	2,87	2,30	3,54	2,60	1,39	1,60	2,64	2,21	3,25	2,59	–	2,28	2,68	2,34
2008	3,09	2,12	3,85	2,84	1,25	1,82	3,05	2,33	3,52	2,64	1,67	1,68	2,86	2,11	3,41	2,59	3,21	–	2,91	2,28
2009	2,63	2,09	3,15	2,53	1,45	–	2,55	2,03	3,40	2,55	1,26	1,43	2,43	2,03	2,82	2,37	–	2,14	2,44	2,08
2010	2,77	2,12	2,99	2,59	1,25	1,34	2,61	2,00	2,76	2,40	1,25	1,47	2,48	1,97	2,97	2,13	2,25	–	2,41	2,00
Поздний ход																				
1999	2,98	2,26	–	–	2,25	1,56	2,82	2,18	2,60	2,20	2,32	1,80	2,93	2,31	4,38	3,05	–	2,10	2,90	2,23
2000	2,65	2,29	3,79	2,83	1,47	1,30	2,71	2,20	4,40	3,25	1,57	1,73	2,73	2,24	3,50	2,68	–	2,60	2,49	2,28
2001	2,42	2,24	3,15	2,53	1,05	1,35	2,92	2,24	3,29	2,47	1,04	1,55	2,60	2,32	3,39	2,60	2,99	2,23	2,63	2,31
2002	2,43	2,44	4,03	2,80	1,52	1,71	2,75	2,40	4,11	2,57	1,45	1,66	2,67	2,38	3,53	2,99	2,00	2,75	2,09	2,47
2003	3,83	2,77	5,20	3,43	1,37	1,53	2,76	2,43	2,60	3,03	1,35	1,40	3,18	2,49	3,97	2,86	4,00	2,00	3,05	2,52
2004	3,25	2,10	–	–	1,80	1,74	2,95	2,49	2,95	3,35	2,18	1,93	3,35	2,69	4,11	3,10	–	2,60	2,58	2,49
2005	2,75	2,57	–	–	1,63	1,88	3,06	2,44	3,53	2,95	1,72	2,13	2,89	2,53	–	3,17	–	–	2,00	2,40
2006	3,16	2,53	3,72	2,45	1,57	1,67	2,85	2,31	3,35	2,73	1,56	1,60	3,04	2,48	3,82	2,48	–	2,45	2,79	2,37
2007	3,72	2,46	–	2,83	1,68	1,56	2,90	2,44	3,23	2,63	1,75	1,73	2,87	2,47	3,14	2,79	–	–	2,51	2,42
2008	3,18	2,32	4,67	3,20	1,44	1,72	3,16	2,44	–	2,98	2,01	1,83	2,98	2,53	3,51	2,78	–	–	2,68	2,38
2009	2,99	2,34	3,16	2,41	1,58	1,56	2,82	2,25	3,32	2,83	1,55	1,44	2,94	2,35	3,95	2,19	–	2,37	2,38	2,23
2010	2,60	2,52	–	2,91	1,32	1,59	2,67	2,22	–	–	1,61	1,71	2,70	2,39	–	2,91	2,81	2,57	2,06	2,31

Таблица 14 (приложение). *Коэффициенты зрелости нерки р. Камчатка (наиболее многочисленных возрастных групп) из уловов морских ставных неводов в 1999–2010 гг., %*

Годы	0.3		0.4		1.2		1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		3.3		Все возраста	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Ранний ход																				
1999	2,94	7,64	3,20	9,15	–	–	2,94	7,77	2,65	8,77	3,03	5,22	3,04	7,96	2,87	9,20	–	–	2,94	7,89
2000	3,41	8,45	2,57	8,43	4,76	–	2,65	7,59	2,39	7,40	5,26	6,67	2,79	7,90	2,52	7,80	4,36	7,62	2,93	7,86
2001	2,61	8,59	2,45	8,38	4,77	6,00	2,96	7,95	2,73	7,95	4,51	–	2,76	7,80	2,60	7,91	2,57	9,95	2,98	7,95
2002	3,49	8,70	2,45	8,68	3,41	5,22	2,70	7,90	2,53	8,01	4,43	9,18	2,87	8,13	2,69	8,31	–	8,81	3,21	8,12
2003	2,67	7,39	2,59	9,60	4,75	9,74	2,98	8,86	3,22	9,32	4,11	7,05	3,05	9,28	2,73	9,31	3,56	9,37	3,09	9,16
2004	3,72	9,81	–	–	6,42	5,85	3,90	8,54	3,22	9,59	5,30	7,57	3,91	9,01	3,28	9,78	–	8,46	4,16	9,06
2005	3,65	8,36	–	8,25	4,46	6,51	2,77	8,32	1,90	8,77	4,02	6,86	2,96	8,08	–	8,97	–	–	3,32	8,08
2006	3,47	8,40	–	–	4,25	5,96	3,59	8,42	3,44	8,65	5,23	5,48	3,55	8,30	2,78	12,12	2,73	7,88	3,68	8,37
2007	3,27	8,15	3,08	9,04	2,62	4,66	2,96	8,29	2,88	8,85	3,39	7,27	2,87	7,82	2,99	8,50	–	6,14	2,98	8,15
2008	2,74	7,71	2,47	8,43	3,70	5,97	2,80	7,65	2,45	8,02	3,55	6,63	3,04	8,52	2,33	8,18	2,18	–	2,90	7,85
2009	2,76	8,05	3,74	9,28	4,03	–	2,91	7,64	2,73	8,37	4,84	7,77	3,18	8,51	2,66	9,22	–	7,94	3,21	8,29
2010	3,24	7,30	3,19	10,11	3,87	7,31	3,05	8,26	3,37	9,60	5,13	8,44	3,18	8,55	3,15	8,09	3,19	–	3,35	8,40
Поздний ход																				
1999	3,01	7.54	–	–	4,44	6,43	2,35	7,94	2,69	11,36	1,69	5,91	3,20	7,23	3,66	6,56	–	9,52	2,84	7,60
2000	2,92	7,14	3,51	8,91	3,96	7,69	2,14	7,10	1,36	8,53	4,65	6,02	2,71	7,49	3,81	7,62	–	7,69	2,98	7,36
2001	2,63	8,85	1,58	9,95	3,33	13,30	2,45	7,50	2,77	9,11	5,10	5,53	3,18	7,72	2,60	9,53	3,17	8,69	2,94	8,02
2002	4,76	7,07	3,81	7,14	3,94	6,97	2,83	6,82	2,71	8,19	4,95	6,55	3,24	7,05	3,15	7,34	3,75	8,27	4,11	7,11
2003	2,06	8,80	3,27	8,54	3,52	6,33	3,20	8,15	3,46	8,17	4,45	7,14	3,00	8.10	2,47	7,39	2,75	8,51	3,06	7,96
2004	4,31	9,52	–	–	3,81	7,47	2,98	7,59	3,05	7,24	3,13	5,69	2,89	7,38	2,70	8,25	–	8,08	3,40	7,30
2005	3,85	8,25	–	–	3,25	6,49	2,44	8,32	1,29	6,85	3,82	5,73	3,28	7,38	–	7,82	–	–	3,43	7,60
2006	3,10	9,61	3,76	10,24	3,93	7,72	3,42	9,52	2,95	8,01	5,34	8,37	3,37	8,26	3,28	7,15	–	6,12	3,59	8,98
2007	2,68	9,13	–	10,36	2,82	7,37	2,66	8,03	3,04	9,15	3,11	6,21	2,99	7,89	2,96	7,78	–	–	2,97	7,84
2008	2,08	8,41	2,68	9,52	3,21	6,60	2,36	7,86	–	7,81	2,77	5,91	2,25	7,20	2,50	7,23	–	–	2,51	7,37
2009	2,66	6,54	1,39	6,39	3,49	6,45	2,17	7,02	2,49	4,95	4,40	7,58	2,45	7,66	1,95	6,35	–	7,55	3,06	7,12
2010	2,87	7,60	–	6,67	4,46	6,46	3,08	7,81	–	–	4,59	6,20	2,86	7,67	–	8,82	2,08	8,38	3,80	7,46

Таблица 15 (приложение). *Абсолютная плодовитость самок нерки р. Камчатка (наиболее многочисленных возрастных групп) из уловов морских ставных неводов в 1999–2010 гг., шт. икринок*

Годы	0.3	0.4	1.3	1.4	2.2	2.3	2.4	Все возраста
Ранний ход								
1999	3319	4069	3487	4164	–	2929	2498	3210
2000	2911	3325	3044	2868	–	2975	3306	3109
2001	3652	3688	3574	3780	–	3384	3749	3532
2002	3399	4185	3290	4296	2540	3146	3878	3654
2003	3074	4451	3128	4020	3256	2679	3170	2932
2004	3341	–	3360	4182	2063	3174	3909	3547
2005	3210	4239	3949	4188	3398	3437	–	3720
2006	3551	–	3687	5198	3631	3276	–	3646
2007	3309	4297	3455	3802	2368	3166	3923	3434
2008	3451	4148	3492	4122	2551	3277	4225	3477
2009	3262	3664	3153	3982	2466	2855	3313	3074
2010	3081	4293	3442	3293	2712	2978	3201	3229
Поздний ход								
1999	3944	–	3909	–	3938	4062	3350	3949
2000	3318	4107	3204	4683	2963	3408	3657	3383
2001	3772	3949	4195	4277	4516	3947	4489	4083
2002	4716	3800	4349	3593	3347	3911	4061	4017
2003	5065	5590	4457	4667	3350	3794	3796	4016
2004	4990	–	3435	3875	3046	3747	3853	3436
2005	3598	–	4258	3205	3362	3704	4483	3864
2006	4347	–	4005	4493	3684	3543	3336	3836
2007	4199	4140	3297	3217	2048	3223	3645	3205
2008	3754	4805	3757	4351	2543	3695	3555	3507
2009	4041	–	4164	3843	3207	3701	2916	3807
2010	4052	3425	4059	–	3352	3887	3923	3898

Таблица 16 (приложение). *Возрастной состав* ***самцов ранней нерки*** *в бассейне оз. Азабачье в 1982–2010 гг. (у нерестовых притоков), %*

Годы	Возрастные группы, %											Число рыб
	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	3.2	3.3	3.4	
1982	–	–	–	–	47,3	52,7	–	–	–	–	–	55
1983	1,7	–	–	–	11,9	84,7	1,7	–	–	–	–	59
1984	–	3,8	–	–	22,6	66,0	–	–	–	7,6	–	53
1985	–	–	–	–	22,7	70,5	–	–	–	6,8	–	44
1886	–	2,1	–	–	24,4	71,4	–	–	2,1	–	–	49
1987	–	1,6	–	–	20,6	74,6	3,2	–	–	–	–	63
1988	–	–	–	1,1	25,0	68,5	4,3	–	1,1	–	–	92
1989	–	3,0	1,5	–	22,4	62,6	6,0	–	1,5	3,0	–	67
1990	1,5	0,7	–	–	59,7	29,9	5,3	–	0,7	1,5	0,7	134
1991	12,3	2,3	–	–	34,5	42,7	2,3	–	4,5	1,4	–	220
1992	6,5	6,5	–	–	22,1	61,0	2,6	–	–	1,3	–	77
1993	2,9	2,0	–	–	32,3	54,9	5,9	–	–	1,0	1,0	102
1994	3,1	14,2	–	–	12,6	65,4	0,8	–	0,8	3,1	–	127
1995	10,2	1,7	–	–	43,6	32,5	2,6	–	6,8	2,6	–	117
1996	10,5	9,0	–	0,8	23,3	45,9	2,2	0,8	4,5	3,0	–	133
1997	5,7	36,5	0,6	–	13,2	40,2	1,3	–	–	2,5	–	159
1998	3,4	13,6	4,0	–	21,6	56,8	0,6	–	–	–	–	176
1999	2,2	3,0	–	–	14,9	74,6	4,5	–	0,8	–	–	134
2000	1,1	4,9	–	–	14,1	65,2	13,6	–	–	1,1	–	183
2001	1,3	4,1	1,3	–	12,2	73,0	4,1	–	1,3	2,7	–	74
2002	0,9	10,2	1,8		13,9	49,1	24,6					108
2003	–	11,9	–	–	3,0	81,2	3,9	–	–	–	–	101
2004	0,9	6,4	0,9	–	6,4	65,2	17,5	–	–	3.3	0,9	109*
2005	19,5	6,9	–	–	25,0	47,2	–	–	1,4	–	–	72
2006	5,5	1,4	–	–	43,1	44,4	4,2	–	–	1,4	–	72
2007	0,5	0,5	1,1	–	40,3	52,9	2,3	–	–	2,3	–	87
2008	2,1	2,1	–	–	52,1	43,7	–	–	–	–	–	48
2009	8,6	0,4	–	–	50,9	39,3	0,4	–	–	0,4	–	232
2010	5,0	7,4	–	–	34,7	48,7	1,7	–	2,5	–	–	121

Примечание. * Не включены в табл. 16 (приложение) самцы за 2004 г. возраста 3.1 – 0,4 %.

Таблица 17 (приложение). *Возрастной состав* ***самок ранней нерки*** *в бассейне оз. Азабачье в 1982–2010 гг. (у нерестовых притоков), %*

Годы	Возрастные группы, %											Число рыб
	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	3.2	3.3	3.4	
1982	–	3,6	–	–	3,6	85,7	7,1	–	–	–	–	28
1983	–	2,4	–	–	–	92,8	2,4	–	–	2,4	–	41
1984	–	1,5	–	–	–	97,0	–	–	–	1,5	–	65
1985	–	9,1	–	–	–	81,8	3,7	1,8	–	1,8	1,8	55
1986	–	2,3	–	–	–	90,7	7,0	–	–	–	–	43
1987	–	–	–	–	–	95,4	4,6	–	–	–	–	87
1988	–	–	1,2	–	2,5	86,3	8,8	–	–	1,2	–	80
1989	–	2,3	–	–	–	86,4	9,8	–	–	1,5	–	132
1990	–	1,9	–	–	–	73,1	13,5	–	–	11,5	–	52
1991	–	4,2	–	–	1,4	87,4	4,2	–	–	2,8	–	71
1992	0,5	15,9	–	–	0,5	77,6	1,1	–	–	4,4	–	183
1993	–	1,8	0,9	–	0,9	89,1	7,3	–	–	–	–	110
1994	–	16,5	–	–	0,9	77,4	2,6	–	–	1,7	0,9	115
1995	–	1,9	–	–	1,9	77,6	7,4	–	–	11,1	–	54
1996	–	17,1	–	–	0,9	70,3	1,8	–	0,9	9,0	–	111
1997	–	44,8	2,4	–	–	47,9	1,8	–	–	3,1	–	163
1998	–	15,1	1,5	–	2,3	79,5	0,8	–	–	0,8	–	132
1999	–	5,3	0,7	–	–	86,1	7,2	–	–	0,7	–	151
2000	–	10,2	0,8	–	–	65,3	23,7	–	–	–	–	118
2001	–	3,9	–	–	–	80,4	13,7	–	–	2,0	–	51
2002	–	6,1	3,0	–	–	47,0	43,9	–	–	–	–	66
2003	–	4,4	–	–	–	80,9	14,7	–	–	–	–	68
2004	–	3,9	–	–	–	78,6	15,9	–	–	0,8	0,8	126
2005	–	22,9	–	–	1,2	66,3	3,6	–	1,2	3,6	1,2	83
2006	–	5,9	–	–	–	82,4	2,9	–	–	8,8	–	102
2007	–	0,9	–	–	–	91,1	6,2	–	–	1,8	–	113
2008	–	5,2	–	–	–	90,9	3,9	–	–	–	–	77
2009	–	–	–	–	2,8	93,7	3,5	–	–	–	–	144
2010	0,8	5,9	–	–	0,8	86,5	3,4	–	–	2,6	–	118

Таблица 18 (приложение). *Среднее количество склеритов* ***на чешуе смолтов нерки стада «А» возраста 2+ (самцы + самки)****, мигрировавших из оз. Азабачье в 1979–2009 гг.*

Годы ската	Количество склеритов					Радиус чешуи, ДОК*		
	Первый год	Второй год	1 + 2 год	Год ската	Общее число	Первый год	Второй год	Общий радиус
1979	6,46	8,61	15,07	0,87	15,94	8,73	16,63	18,23
1980	6,50	7,54	14,04	-0,11	13,93	9,27	17,27	17,96
1981	5,91	9,91	15,82	1,18	17,00	7,31	15,04	16,09
1982	6,15	9,74	15,89	1,08	16,97	8,50	16,45	17,51
1983	6,20	6,57	12,82	1,40	14,22	8,25	14,55	16,37
1984	4,82	7,39	12,21	-0,21	12,00	6,30	12,30	13,05
1985	5,04	5,60	10,64	0,75	11,39	6,64	11,37	12,69
1986	5,67	6,22	11,89	-0,33	11,56	7,36	12,78	13,22
1987	4,13	5,73	9,86	2,16	12,02	6,03	10,97	13,13
1988	4,88	7,12	12,00	3,60	15,60	5,80	11,83	15,45
1989	6,21	9,32	15,53	1,10	16,63	7,33	15,53	17,05
1990	7,33	7,95	15,28	1,45	16,73	9,43	16,95	17,97
1991	6,72	9,02	15,74	1,19	16,93	8,67	17,40	18,65
1992	8,00	8,71	16,71	1,49	18,20	9,93	18,22	19,76
1993	8,07	9,03	17,10	2,43	19,53	9,63	18,45	21,75
1994	8,80	11,10	19,90	0,43	20,33	11,2	22,37	22,85
1995	7,17	7,45	14,62	1,90	16,52	9,13	15,87	18,07
1996	6,15	6,37	12,52	0,35	12,87	7,55	13,23	13,60
1997	6,10	7,01	13,11	0,74	13,85	7,66	13,68	14,13
1998	6,13	6,73	12,86	3,16	16,02	7,91	13,71	17,40
1999	6,53	8,71	15,24	1,37	16,61	8,12	15,53	16,58
2000	6,43	7,63	14,06	1,95	16,01	7,95	14,73	17,03
2001	7,00	6,47	13,47	2,63	16,10	9,05	14,77	18,15
2002	6,03	8,30	14,33	3,35	17,68	7,27	14,57	18,67
2003	5,27	7,82	13,09	1,73	14,82	6,91	14,09	16,00
2004	6,20	6,66	12,86	-0,61	12,86	9,17	15,17	15,17
2005	5,73	6,10	11,83	2,35	14,18	7,77	13,55	16,65
2006	6,47	8,03	14,50	2,57	17,07	7,25	14,87	17,95

Таблица 18 (приложение) (окончание)

Годы ската	Количество склеритов					Радиус чешуи, ДОК*		
	Первый год	Второй год	1 + 2 год	Год ската	Общее число	Первый год	Второй год	Общий радиус
2007	7,80	8,47	16,27	2,60	18,87	9,63	17,93	21,57
2008	8,13	10,85	18,98	1,70	20,68	9,53	20,53	22,97
2009	8,00	10,05	18,05	1,75	19,80	9,97	20,30	22,87

Примечание. * – ДОК, как в табл. 20–21 (приложение).

Таблица 19 (приложение). *Среднее количество склеритов в пресноводной зоне* ***чешуи нерки стада «А» возраста 2.3 (самцы + самки)****, выловленной в бассейне оз. Азабачье в 1982–2010 гг.*

Годы нереста	Количество склеритов					Радиус, ДОК*	
	Первый год	Второй год	1 + 2 год	Год ската	Пресноводная зона	Первый год	Второй год
1978	5,78	8,29	14,07	1,39	15,46	6,82	14,78
1979	6,23	8,96	15,19	1,41	16,60	7,43	16,08
1980	6,2	9,81	16,01	2,28	18,29	7,39	17,03
1981	8,56	10,25	18,81	1,60	20,41	10,59	20,28
1982	7,49	8,88	16,37	2,70	19,07	8,43	15,51
1983	6,65	7,63	14,28	1,72	16,00	7,79	14,44
1984	6,67	9,59	16,26	1,54	17,80	8,30	17,14
1985	7,22	8,96	16,18	2,09	18,27	9,64	18,64
1986	6,85	6,51	13,36	2,49	15,85	7,85	14,74
1987	6,26	7,47	13,73	2,65	16,38	7,66	14,73
1988	5,63	6,42	12,05	1,84	13,89	6,32	12,16
1989	5,17	5,47	10,64	3,24	13,88	6,01	10,59
1990	5,25	6,09	11,34	3,46	14,8	5,81	10,67
1991	5,11	7,32	12,43	4,46	16,89	6,59	12,89
1992	6,89	10,00	16,89	1,38	18,27	7,45	16,81
1993	6,96	8,06	15,02	1,18	16,20	8,25	16,27
1994	7,31	7,98	15,29	1,22	16,51	8,78	15,69
1995	7,58	8,42	16,00	1,11	17,11	9,04	16,51
1996	8,68	8,36	17,04	0,76	17,80	10,36	18,14
1997	8,36	9,96	18,32	0,57	18,89	10,68	19,08
1998	7,71	8,41	16,12	0,77	16,89	10,64	18,16
1999	7,78	6,95	14,73	1,70	16,43	9,37	15,45
2000	6,98	7,69	14,67	1,15	15,82	8,08	15,12
2001	6,22	7,23	13,45	2,20	15,65	7,60	14,54
2002	6,93	8,82	15,75	2,64	18,39	7,61	15,86
2003	7,38	8,88	16,26	2,38	18,64	9,56	17,94
2004	8,00	7,64	15,64	3,43	19,07	9,77	16,86
2005	7,74	9,03	16,77	3,17	19,94	8,49	17,86
2006	7,52	8,82	16,34	2,28	18,62	10,06	19,22
2007	7,50	7,16	14,66	1,02	15,68	9,92	16,84
2008	5,65	6,55	12,20	3,55	15,75	6,67	13,27
2009	6,06	7,74	13,80	3,08	16,88	7,00	14,50
2010	7,36	8,88	16,24	3,16	19,40	8,88	17,58

Примечание. * – ДОК, как в табл. 20–21 (приложение).

Таблица 20 (приложение). *Средние значения* ***радиусов чешуи нерки стада «А» возраста 2.3*** *(раннего хода), идентифицированной в уловах ставных морских неводов в 1978–2010 гг. (МБС-1, объектив – 4, окуляр – 8), в делениях окуляр-микрометра – ДОК*

Годы нереста	Радиусы, ДОК								Длина тела, см
	Первого склерита	Первый год	Второй год	Пресновод. зона	Первый мор. год	Второй мор. год	Третий мор. год	Общий радиус	
Самцы									
1978	2,00	8,04	16,28	17,40	55,32	81,56	101,04	106,12	59,12
1979	2,00	8,65	16,57	18,26	51,91	76,17	100,39	103,65	59,96
1980	2,00	8,04	15,76	18,28	51,88	82,44	102,56	105,88	59,98
1981	2,00	8,44	16,84	18,60	53,76	77,56	98,16	102,28	60,66
1982	2,00	8,00	15,00	16,68	54,24	81,56	102,16	111,16	61,66
1983	2,00	7,95	14,23	16,05	51,95	77,71	99,33	104,71	60,02
1984	2,00	7,28	15,52	17,08	51,28	75,04	94,60	97,76	59,10
1985	2,00	8,84	16,76	19,76	54,32	78,56	104,20	109,60	64,88
1986	2,00	8,44	14,52	17,12	55,76	83,60	104,56	108,88	59,58

Годы нереста	Радиусы, ДОК								Длина тела, см
	Первого склерита	Первый год	Второй год	Пресновод. зона	Первый мор. год	Второй мор. год	Третий мор. год	Общий радиус	
1987	2,00	7,36	14,28	15,04	53,12	79,00	99,84	105,92	63,40
1988	2,00	5,84	10,68	12,92	44,28	67,60	87,48	93,44	62,08
1989	2,00	6,14	12,07	13,86	53,79	80,61	105,00	110,93	60,61
1990	2,00	6,58	12,17	13,83	52,13	81,37	100,75	106,58	60,31
1991	2,00	6,20	12,36	16,72	54,04	80,32	101,72	104,84	57,14
1992	2,00	7,64	15,12	18,64	55,44	82,56	102,44	109,12	63,68
1993	2,00	7,84	15,04	17,16	51,60	75,60	98,84	101,52	60,20
1994	2,00	7,27	14,88	16,77	50,85	78,08	99,50	105,62	61,75
1995	2,00	10,64	19,28	22,52	59,56	87,04	112,76	117,44	64,94
1996	2,00	11,36	19,28	21,80	60,20	94,28	118,04	123,92	67,52
1997	2,00	10,46	22,17	24,29	61,50	89,50	112,42	117,96	64,31
1998	2,00	9,16	16,12	19,20	54,76	82,96	102,68	109,04	62,76
1999	2,00	9,32	15,48	17,04	54,04	83,48	105,60	109,48	59,52
2000	2,00	7,36	12,88	15,44	52,76	80,08	102,08	106,68	61,56
2001	2,00	8,32	15,40	17,88	53,20	82,44	105,04	108,40	59,68
2002	2,00	8,20	15,72	17,64	50,02	79,96	102,28	107,64	57,44
2003	2,00	9,20	17,80	20,36	55,28	80,80	103,40	107,76	58,40
2004	2,00	9,16	16,16	20,36	54,00	80,88	104,16	108,60	59,52
2005	2,00	8,12	16,80	22,68	55,60	84,72	107,68	112,80	60,56
2006	2,00	7,73	16,00	20,59	60,50	90,95	113,36	116,55	59,91
2007	2,00	8,04	14,04	15,38	49,15	80,19	105,62	110,58	59,73
2008	2,00	6,88	11,96	15,44	53,36	87,00	110,20	115,84	59,96
2009	2,00	7,08	15,04	17,56	54,76	82,44	104,92	109,52	58,18
2010	2,00	8,44	16,12	16,36	59,88	90,48	112,68	117,24	59,06
Самки									
1978	2,00	8,05	16,81	18,05	56,10	81,10	96,90	100,90	55,38
1979	2,00	9,14	18,43	19,57	53,43	77,07	99,50	102,43	56,32
1980	2,00	8,14	16,64	18,27	53,36	82,09	99,91	101,68	56,57
1981	2,00	8,60	17,60	18,88	53,08	76,76	95,52	98,72	55,50
1982	2,00	8,39	15,78	17,74	56,17	83,13	100,87	106,70	55,63
1983	2,00	8,08	14,58	16,25	48,75	74,58	94,33	97,92	55,17
1984	2,00	7,12	15,04	16,76	50,44	74,80	92,04	95,44	55,46
1985	2,00	8,56	16,92	17,80	54,08	78,40	101,44	106,96	60,62
1986	2,00	8,32	14,96	17,44	54,08	82,12	101,04	105,80	57,66
1987	2,00	7,00	13,64	15,24	51,76	75,96	94,24	98,64	59,26
1988	2,00	6,00	10,88	12,96	45,00	68,48	88,64	93,60	58,32
1989	2,00	5,95	11,50	13,23	51,82	76,73	97,59	103,27	57,30
1990	2,00	6,50	11,75	14,00	49,25	74,75	95,00	99,25	56,37
1991	2,00	5,84	11,48	15,40	50,44	75,60	96,32	99,92	56,50
1992	2,00	8,12	15,84	18,12	54,28	79,24	97,24	101,72	57,66
1993	2,00	8,96	17,15	18,88	52,65	78,00	97,38	98,77	55,54
1994	2,00	7,50	15,33	17,46	49,96	76,79	96,21	101,87	55,42
1995	2,00	11,04	18,88	21,72	56,68	81,60	102,60	105,68	59,02
1996	2,00	10,96	19,62	22,19	57,46	86,58	106,38	111,54	60,06
1997	2,00	10,07	20,59	22,72	57,48	84,83	106,03	109,03	59,24
1998	2,00	8,80	15,84	18,24	53,20	79,04	96,84	101,08	58,60
1999	2,00	9,08	14,92	16,64	50,88	75,40	92,48	94,40	54,50
2000	2,00	6,60	11,88	13,24	49,40	73,84	92,40	96,08	56,60
2001	2,00	7,96	14,60	17,16	52,68	79,44	101,00	103,76	56,08
2002	2,00	8,00	15,80	17,48	49,60	75,24	93,68	98,00	53,36
2003	2,00	9,60	19,20	21,48	55,36	81,08	100,64	103,32	54,02
2004	2,00	9,32	15,80	20,12	52,72	80,24	100,04	104,20	55,32
2005	2,00	7,88	16,52	22,00	55,08	81,60	100,60	105,28	55,36
2006	2,00	7,86	16,29	20,36	60,39	89,46	110,54	113,04	54,93
2007	2,00	8,21	14,50	15,96	49,92	76,87	101,50	104,75	55,83
2008	2,00	6,68	12,36	15,32	51,52	79,56	97,92	101,96	54,44
2009	2,00	7,58	15,54	17,87	56,13	83,00	103,67	106,37	55,13
2010	2,00	8,28	16,00	18,28	57,12	83,68	102,68	105,28	53,42

Таблица 21 (приложение). *Средние значения* ***радиусов чешуи нерки группировки «Е» возраста 1.3*** *(раннего хода), идентифицированной в уловах ставных морских неводов (МБС-1, объектив – 4, окуляр – 8), в делениях окуляр-микрометра – ДОК*

Годы нереста	Радиусы, ДОК								Длина тела, см
	Первого склерита	Первый год	Второй год	Пресновод. зона	Первый мор. год	Второй мор. год	Третий мор. год	Общий радиус	
Самцы									
1978	2,00	6,84	13,64	16,28	51,88	79,84	99,28	105,76	59,26
1979	2,00	8,32	14,84	17,36	52,76	77,92	102,08	106,84	60,82
1980	2,00	7,36	15,04	17,48	50,84	80,40	103,28	106,40	59,44
1981	2,00	7,56	13,56	16,80	53,52	78,88	101,84	106,56	60,40
1982	2,00	7,84	14,64	16,96	57,04	84,00	105,24	111,28	59,56
1983	2,00	7,31	13,31	15,69	51,00	77,04	101,15	106,42	59,06
1984	2,00	6,92	13,16	15,96	50,88	77,88	99,44	103,52	59,78
1985	2,00	6,96	13,24	16,32	52,28	78,44	105,20	110,84	64,28
1986	2,00	6,40	11,48	15,00	53,80	84,00	109,80	115,96	62,10
1987	2,00	6,88	12,60	14,64	51,76	78,12	100,44	105,68	62,84
1988	2,00	5,00	9,48	11,76	41,76	65,92	87,76	93,84	63,22
1989	2,00	7,20	11,64	15,16	55,32	82,48	107,20	112,84	61,16
1990	2,00	7,44	11,80	15,28	55,20	85,44	110,16	115,80	61,84
1991	2,00	5,80	11,00	16,48	53,40	80,44	104,52	108,60	59,46
1992	2,00	6,96	11,96	15,96	50,48	77,24	98,68	104,12	63,02
1993	2,00	7,16	12,80	16,68	53,08	78,48	100,56	105,04	60,76
1994	2,00	6,84	11,24	15,64	49,92	76,72	97,44	102,24	61,00
1995	2,00	7,87	12,87	16,73	56,40	84,60	113,00	118,53	64,73
1996	2,00	7,60	13,20	18,08	60,08	92,08	114,40	121,12	64,84
1997	2,00	7,76	13,84	17,72	59,04	86,92	112,00	116,68	63,46
1998	2,00	7,84	14,44	18,08	57,88	86,36	108,88	115,44	65,76
1999	2,00	8,32	13,16	16,48	55,16	85,48	110,24	115,28	59,72
2000	2,00	7,08	11,60	13,88	53,92	82,76	109,08	114,00	61,92
2001	2,00	8,44	13,26	16,41	57,59	88,96	114,78	119,15	61,72
2002	2,00	7,00	12,13	16,35	49,70	79,65	103,04	108,17	56,13
2003	2,00	8,60	15,92	18,76	58,28	86,12	111,88	117,48	58,84
2004	2,00	6,72	11,92	15,96	52,40	81,08	103,08	108,84	59,94
2005	2,00	7,52	15,08	20,76	57,20	87,08	110,28	116,16	60,68
2006	2,00	8,11	14,68	20,00	58,58	86,74	109,47	113,68	60,16
2007	2,00	7,42	13,29	17,08	53,29	85,67	112,63	120,29	63,31
2008	2,00	6,76	10,60	14,72	51,52	83,48	106,04	110,92	60,28
2009	2,00	7,04	12,08	15,36	55,64	85,36	109,68	114,60	59,32
2010	2,00	7,88	13,52	18,96	56,40	85,88	109,32	113,84	58,10
Самки									
1978	2,00	7,28	14,52	17,24	52,84	79,56	97,84	102,12	54,94
1979	2,00	8,24	14,84	16,76	51,56	76,52	98,80	102,32	56,36
1980	2,00	7,32	14,84	17,44	52,12	82,36	101,88	104,32	56,00
1981	2,00	8,40	15,76	18,00	54,24	76,84	97,88	100,08	56,54
1982	2,00	7,04	13,52	16,44	51,84	79,04	96,60	100,84	55,44
1983	2,00	6,83	11,75	14,67	48,50	73,79	95,63	100,25	55,50
1984	2,00	7,28	13,32	16,20	51,96	79,28	98,24	102,52	56,60
1985	2,00	6,80	12,24	15,24	49,88	73,52	98,72	102,96	60,48
1986	2,00	7,24	12,44	16,40	57,40	86,00	106,84	111,20	57,10
1987	2,00	6,76	11,20	13,52	51,04	76,04	96,44	101,84	60,84
1988	2,00	5,72	9,64	12,48	44,40	66,96	88,32	93,40	60,80
1989	2,00	7,00	11,35	14,70	52,43	77,61	101,04	106,17	55,74
1990	2,00	6,75	11,65	15,00	53,75	82,50	105,70	111,50	58,00
1991	2,00	6,40	11,36	16,96	51,40	75,52	96,44	99,36	55,96
1992	2,00	7,00	11,84	16,32	51,16	75,52	94,28	98,12	58,20
1993	2,00	7,12	13,04	16,24	51,36	76,00	96,16	99,16	56,48
1994	2,00	6,64	10,64	14,96	47,88	72,04	90,96	95,24	55,70
1995	2,00	9,00	14,43	17,71	56,14	81,00	102,43	108,00	60,79
1996	2,00	7,20	14,20	19,20	58,04	89,12	110,80	116,88	60,74
1997	2,00	7,92	13,68	17,64	57,80	82,84	105,08	110,40	58,88
1998	2,00	8,65	15,19	18,15	54,46	82,12	101,54	106,23	59,63
1999	2,00	8,35	13,54	16,96	53,42	81,42	102,27	105,42	55,69
2000	2,00	7,20	11,80	15,12	54,00	80,40	102,56	106,64	58,16
2001	2,00	8,30	13,26	16,78	54,70	81,91	104,83	108,04	56,09
2002	2,00	7,56	12,37	16,07	49,07	77,78	99,30	104,15	53,41
2003	2,00	7,92	15,00	18,44	56,04	83,44	106,72	110,76	54,44
2004	2,00	6,48	11,80	15,44	51,80	81,00	101,80	105,76	55,68
2005	2,00	7,52	14,60	20,52	55,24	83,84	103,92	108,28	55,86

Годы нереста	Радиусы, ДОК								Длина тела, см
	Первого склерита	Первый год	Второй год	Пресновод. зона	Первый мор. год	Второй мор. год	Третий мор. год	Общий радиус	
2006	2,00	7,90	14,27	18,87	56,53	84,73	105,17	107,43	55,93
2007	2,00	6,76	12,12	16,00	49,64	78,16	105,52	106,68	56,26
2008	2,00	6,44	10,12	14,28	52,08	82,04	103,44	107,88	55,76
2009	2,00	6,96	12,20	16,00	52,68	80,96	101,76	104,84	55,32
2010	2,00	7,48	13,88	18,24	55,88	85,00	106,60	111,08	59,30

Таблица 22 (приложение). *Встречаемость в уловах морских ставных неводов особей локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 2003 г., %*

Дата, другие показатели	«Е»	«А»	«С»	«В»	«Д»	«Н»**	Число рыб; среднее, %
10.06.2003*	18,1	68,1	4,2	–	6,4	3,2	94
12.06.2003	31,6	57,1	3,1	–	3,1	5,1	98
15.06.2003	20,0	65,3	10,5	–	3,2	1,0	95
Среднее	23,3	63,5	5,9	–	4,2	3,1	100
18.06.2003	37,8	56,1	3,1	–	1,0	2,0	98
21.06.2003	21,8	65,2	2,2	–	4,3	6,5	46
23.06.2003	20,4	69,4	2,0	–	–	8,2	49
25,06.2003	28,6	59,2	4,1	2,0	2,0	4,1	49
Среднее	27,2	62,5	2,8	0,5	1,8	5,2	100
06.07.2003	31,9	53,2	2,1	6,4	–	6,4	47
09.07.2003	14,3	69,4	4,1	10,2	–	2,0	49
15.07.2003	12,8	72,3	4,3	6,3	–	4,3	47
Среднее	19,7	65,0	3,5	7,6	–	4,2	100
15.07.2003	12,8	72,3	4,3	6,3	–	4,3	47
19.07.2003	20,4	63,3	6,1	10,2	–	–	49
Среднее	16,6	67,8	5,2	8,3	–	2,1	100

Примечание. * – Промышленный вылов нерки в 2003 г. был начат 6 июня. ** – Не подразделенные рыбы стада «Н» и группировки «Н».

Таблица 23 (приложение). *Встречаемость в уловах морских ставных неводов особей локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 2004 г., %*

Дата, другие показатели	«Е»	«А»	«С»	«В»	«Д»	«Н»**	Число рыб; среднее, %
12.06.2004*	31,2	52,1	2,1	–	10,4	4,2	48
14.06.2004	10,0	70,0	10,0	–	10,0	–	50
16.06.2004	28,9	57,7	3,1	–	6,2	4,1	97
Среднее	23,3	59,9	5,1	–	8,9	2,8	100
16.06.2004	28,9	57,7	3,1	–	6,2	4,1	97
22.06.2004	35,3	38,8	3,5	4,7	8,2	9,4	85
28.06.2004	38,8	42,8	8,2	8,2	2,0	–	49
Среднее	34,3	46,5	4,9	4,3	5,5	4,5	100
13.07.2004	26,0	57,0	2,0	12,0	2,0	–	50
15.07.2004	57,4	27,7	–	6,4	2,1	6,4	47
Среднее	41,7	42,9	1,0	9,2	2,0	3,2	100
16.07.2004	46,9	34,7	–	8,2	10,2	–	98
17.07.2004	36,2	23,4	4,3	19,1	10,6	6,4	47
22.07.2004	16,0	34,0	4,0	10,0	26,0	10,0	50
26.07.2004	19,1	36,2	4,3	2,1	36,2	2,1	47
28.07.2004	8,5	31,9	–	6,4	51,1	2,1	47
30.07.2004	16,7	36,7	–	1,6	41,7	3,3	60
Среднее	23,9	32,8	2,1	7,9	29,3	4,0	100
07.08.2004	10,2	30,8	2,6	–	51,3	5,1	39

Примечание. * – Промышленный вылов нерки в 2004 г. был начат 7 июня. ** – Не подразделенные рыбы стада «Н» и группировки «Н».

Таблица 24 (приложение). *Встречаемость в уловах морских ставных неводов особей локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 2005 г., %*

Дата, другие показатели	«Е»	«А»	«С»	«В»	«Д»	«Н»**	Число рыб; среднее, %
16.06.2005*	49,0	36,0	3,0	–	11,0	1,0	100
18.06.2005	46,3	30,5	8,4	–	12,7	2,1	95
23.06.2005	50,0	29,6	5,1	–	12,2	3,1	98
28.06.2005	49,0	25,0	6,3	3,1	13,5	3,1	96
Среднее	48,6	30,3	5,7	0,8	12,3	2,3	100
03.07.2005	43,5	38,9	4,4	4,4	4,4	4,4	90

Таблица 24 (приложение) (окончание)

Дата, другие показатели	«Е»	«А»	«С»	«В»	«Д»	«Н»**	Число рыб; среднее, %
09.07.2005	26,0	58,0	4,0	6,0	3,0	–	50
13.07.2005	16,3	65,3	–	10,2	8,2	–	98
Среднее	28,6	54,0	2,8	6,9	6,2	1,5	100
18.07.2005	6,3	60,4	–	18,7	14,6	–	48
24.07.2005	17,8	51,1	6,7	17,8	4,4	2,2	45
Среднее	12,1	55,7	3,3	18,3	9,5	1,1	100

Примечание. * – Промышленный вылов нерки в 2006 г. был начат 10 июня. ** – Не подразделенные рыбы стада «Н» и группировки «Н».

Таблица 25 (приложение). *Встречаемость в уловах морских ставных неводов особей локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 2006 г., %*

Дата, другие показатели	«Е»	«А»	«С»	«В»	«Д»	«Н»**	Число рыб; среднее, %
12.06.2006*	57,2	26,5	6,1	–	10,2	–	49
15.06.2006	62,5	20,8	8,3	–	4,2	4,2	48
Среднее	59,9	23,6	7,2	–	7,2	2,1	100
16.06.2006	63,3	17,3	8,2	–	9,2	2,0	98
19.06.2006	75,3	8,2	13,4	–	2,1	1,0	97
22.06.2006	63,6	15,6	12,5	–	8,3	–	96
24.06.2006	69,5	15,8	8,4	–	4,2	2,1	95
28.06.2006	69,7	6,1	9,1	–	15,1	–	33
Среднее	68,3	12,6	10,3	–	7,8	1,0	100
3.07.2006	65,6	15,6	12,2	–	3,3	3,3	90
6.07.2006	57,7	30,8	7,7	3,8	–	–	26
10.07.2006	55,5	25,0	5,6	5,6	5,6	2,7	36
11.07.2006	60,4	14,6	8,3	12,5	4,2	–	48
Среднее	59,8	21,5	8,4	5,5	3,3	1,5	100
17.07.2006	38,2	33,0	10,3	6,2	11,3	1,0	97
24.07.2006	26,3	33,3	11,1	8,1	17,2	4,0	99
Среднее	32,3	33,1	10,7	7,1	14,3	2,5	100
8.08.2006	23,5	46,9	10,2	8,2	7,1	4,1	98

Примечание. * – Промышленный вылов нерки в 2006 г. был начат 8 июня. ** – Не подразделенные рыбы стада «Н» и группировки «Н».

Таблица 26 (приложение). *Встречаемость в уловах морских ставных неводов особей локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 2007 г., %*

Дата, другие показатели	«А»	«Е»	«С»	«Д»	«В»	«Н»**	Число рыб; среднее, %
10.06.2007*	19,8	52,1	9,4	16,6	–	2,1	96
12.06.2007	33,3	26,3	18,2	20,2	–	2,0	99
14.06.2007	24,0	53,1	9,4	13,5	–	–	96
Среднее	25,7	43,8	12,3	16,8	–	1,4	100
16.06.2007	26,4	37,3	14,3	16,5	1,1	4,4	91
22.06.2007	29,2	27,1	20,8	20,8	–	2,1	48
23.06.2007	21,3	42,5	12,8	21,3	2,1	–	47
24.06.2007	27,1	54,1	14,6	4,2	–	–	48
28.06.2007	37,4	34,3	15,2	8,1	4,0	1,0	99
Среднее	28,3	39,1	15,5	14,2	1,4	1,5	100
3.07.2007	57,6	22,8	7,6	7,6	2,2	2,2	92
10.07.2007	72,4	10,6	10,6	4,3	2,1	–	47
12.07.2007	70,8	12,5	8,3	4,2	–	4,2	48
Среднее	66,9	15,3	8,8	5,4	1,5	2,1	100
16.07.2007	70,5	9,5	6,3	8,4	3,2	2,1	95
22.07.2007	61,7	12,8	2,1	8,5	6,4	8,5	47
27.07.2007	36,7	8,2	3,1	42,9	7,1	2,0	98
Среднее	56,3	10,2	3,8	19,9	5,6	4,2	100
9.08.2007	27,6	2,1	4,3	59,6	4,3	2,1	47

Примечание. * – Промышленный вылов нерки в 2007 г. был начат 8 июня, первая сдача нерки со ставных неводов произошла в ночь с 9 на 10 июня. ** – Не подразделенные рыбы стада «Н» и группировки «Н».

Таблица 27 (приложение). *Встречаемость в уловах морских ставных неводов особей локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 2008 г., %*

Дата, другие показатели	«А»	«Е»	«С»	«Д»	«В»	«Н»**	Число рыб; среднее, %
6.06.2008*	36,2	44,7	4,2	10,7	–	4,2	47
8.06.2008	24,0	60,0	2,0	12,0	–	2,0	50
12.06.2008	25,5	58,2	7,1	8,2	–	1,0	98
14.06.2008	19,8	66,7	5,2	8,3	–	–	96
Среднее	26,4	57,4	4,6	9,8	–	1,8	100
16.06.2008	21,4	57,2	6,1	14,3	–	1,0	98
18.06.2008	21,9	58,9	9,6	8,2	–	1,4	73
20.06.2008	23,6	67,4	9,0	–	–	–	89
25.06.2008	17,5	66,0	4,1	5,2	5,2	2,0	97
Среднее	21,1	62,4	7,2	6,9	1,3	1,1	100
3.07.2008	24,3	54,3	11,4	5,7	4,3	–	70
8.07.2008	32,6	41,3	10,9	4,3	8,7	2,2	46
14.07.2008	43,5	32,6	8,7	10,8	2,2	2,2	46
Среднее	33,5	42,7	10,3	6,9	5,1	1,5	100
19.07.2008	20,8	43,7	8,3	18,8	6,3	2,1	48
24.07.2008	39,6	18,7	–	35,4	4,2	2,1	48
30.07.2008	20,4	8,2	2,0	67,4	2,0	–	49
Среднее	26,9	23,6	3,4	40,5	4,2	1,4	100
4.08.2008	6,2	2,1	2,1	87,5	2,1	–	48
9.08.2008	2,1	4,2	–	93,7	–	–	48
14.08.2008	8,5	6,4	–	83,0	2,1	–	47
Среднее	5,6	4,2	0,7	88,1	1,4	–	100
25.08.2008	8,3	–	–	75,1	8,3	8,3	12

Примечание. * – Промышленный вылов нерки в 2008 г. был начат 5 июня, первая сдача нерки со ставных неводов произошла в ночь с 5 на 6 июня. ** – Не подразделенные рыбы стада «Н» и группировки «Н».

Таблица 28 (приложение)*. Встречаемость в уловах морских ставных неводов особей локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 2009 г., %*

Дата, другие показатели	«А»	«Е»	«С»	«Д»	«В»	«Н»**	Число рыб; среднее, %
7.06.2009*	62,5	16,7	14,6	6,2	–	–	48
10.06.2009	55,7	23,7	5,1	15,5	–	–	97
12.06.2009	60,0	21,0	11,6	7,4	–	–	95
14.06.2009	52,6	23,7	14,4	8,3	–	1,0	97
Среднее	57,7	21,3	11,4	9,3	–	0,3	100
16.06.2009	49,0	30,6	9,2	9,2	–	2,0	98
21.06.2009	29,2	33,3	14,6	14,6	6,2	2,1	48
22.06.2009	42,0	26,0	22,0	6,0	4,0	–	50
26.06.2009	36,0	38,0	14,0	2,0	8,0	2,0	50
Среднее	39,1	32,0	15,0	7,9	4,5	1,5	100
1.07.2009	42,0	30,0	8,0	4,0	16,0	–	50
6.07.2009	21,3	46,8	17,0	–	14,9	–	47
11.07.2009	36,7	30,6	10,2	8,2	14,3	–	49
13.07.2009	59,6	29,8	-	4,2	4,2	2,2	47
Среднее	39,9	34,3	8,8	4,1	12,3	0,6	100
16.07.2009	49,0	25,5	12,8	4,2	8,5	–	47
21.07.2009	41,3	28,3	4,3	10,9	10,9	4,3	46
29.07.2009	35,0	5,0	2,5	45,0	5,0	7,5	40
Среднее	41,8	19,6	6,5	20,0	8,2	3,9	100
14.08.2009	40,0	12,0	8,0	28,0	4,0	8,0	25
19.08.2009	4,0	–	4,0	88,0	4,0	–	25

Примечание. * – Первая сдача нерки со ставных неводов в 2009 г. произошла 6 июня. ** – Не подразделенные рыбы стада «Н» и группировки «Н».

Таблица 29 (приложение). *Встречаемость в уловах морских ставных неводов особей локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 2010 г., %*

Дата, другие показатели	«А»	«Е»	«С»	«Д»	«В»	«Н»**	Число рыб; среднее, %
4.06.2010*	44,0	52,0	–	4,0	–	–	25
6.06.2010	54,2	33,3	4,2	8,3	–	–	24
13.06.2010	38,3	38,8	12,2	8,2	–	2,0	98
15.06.2010	43,9	43,9	5,1	7,1	–	–	98
Среднее	45,2	42,0	5,4	6,9	0,0	0,5	100
17.06.2010	44,8	42,7	7,3	3,1	–	2,1	96
21.06.2010	42,7	39,6	11,4	2,1	–	4,2	96

Таблица 29 (приложение) (окончание)

Дата, другие показатели	«А»	«Е»	«С»	«Д»	«В»	«Н»**	Число рыб; среднее, %
28.06.2010	39,3	46,3	3,6	4,8	4,8	1,2	84
Среднее	42,3	42,9	7,4	3,3	1,6	2,5	100
4.07.2010	57,4	25,5	2,2	3,2	10,6	1,1	94
10.07.2010	58,5	17,0	7,5	5,3	9,6	2,1	94
Среднее	57,9	21,3	4,9	4,2	10,1	1,6	100
17.07.2010	62,9	12,4	15,4	3,1	4,1	2,1	97
21.07.2010	62,5	6,2	4,2	12,5	12,5	2,1	48
30.07.2010	38,3	4,3	4,3	40,4	10,6	2,1	47
Среднее	54,5	7,6	8,0	18,7	9,1	2,1	100

Примечание. * – Первая сдача нерки со ставных неводов в 2010 г. произошла 2 июня. ** – Не подразделенные рыбы стада «Н» и группировки «Н».

Таблица 30 (приложение). *Вылов (интенсивность вылова) локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 2003 г. береговым и речным промыслом*

Дата, другие показатели	«Е»	«А»	«С»	«В»	«Д»	«Н»	Всего
Численность рыб в уловах морских ставных неводов и плавных сетей в р. Камчатка, тыс. шт.							
01–15.06*	100	271	25	–	18	13	427
16–30.07	155	356	16	3	10	29	569
01–15.07	15	48	2	6	–	3	74
16–31.07	60	246	19	30	–	8	363
Всего вылов, тыс. шт.	330	921	62	39	28	53**	1433
Численность производителей, тыс. шт.	283	136	17	6	10	+***	452
Всего подход, тыс. шт.	613	1057	79	45	38	53**	1885
Интенсивность вылова, %	53,8	87,1	78,5	86,7	73,7	–	76,0

Примечание. * – Промышленный вылов нерки в 2003 г. был начат 6 июня. ** – Не подразделенные рыбы стада «Н» и группировки «Н», поэтому интенсивность вылова в данном случае не рассчитывали. *** – Стадо «Н». «+» – менее 1 тыс. шт.

Таблица 31 (приложение). *Вылов (интенсивность вылова) локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 2004 г. береговым и речным промыслом*

Дата, другие показатели	«Е»	«А»	«С»	«В»	«Д»	«Н»	Всего
Численность рыб в уловах морских ставных неводов и плавных сетей в р. Камчатка, тыс. шт.							
01–15.06*	73	188	16	–	28	9	314
16–30.07	71	95	10	9	11	9	205
01–15.07	144	148	3	32	7	11	345
16–31.07	3	4	+	1	4	+	12
Всего вылов, тыс. шт.	291	435	29	42	50	29**	876
Численность производителей, тыс. шт.	47	43	6	5	37	+***	138
Всего подход, тыс. шт.	338	478	35	47	87	29**	1014
Интенсивность вылова, %	86,1	91,0	82,8	89,4	57,5	–	86,4

Примечание. * – Промышленный вылов нерки в 2004 г. был начат 7 июня. ** – Не подразделенные рыбы стада «Н» и группировки «Н», поэтому интенсивность вылова в данном случае не рассчитывали. *** – Стадо «Н». «+» – менее 1 тыс. шт.

Таблица 32 (приложение). *Вылов (интенсивность вылова) локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 2005 г. береговым и речным промыслом*

Дата, другие показатели	«Е»	«А»	«С»	«В»	«Д»	«Н»	Всего
Численность рыб в уловах морских ставных неводов и плавных сетей в р. Камчатка, тыс. шт.							
01–15.06*	99	73	6	–	22	2	202
16–30.07	153	95	20	2	38	7	315
01–15.07	58	110	6	14	12	3	203
16–31.07	10	46	3	15	6	1	83
Всего вылов, тыс. шт.	320	324	35	31	80	13**	803
Численность производителей, тыс. шт.	115	43	6	4	64	1***	233
Всего подход, тыс. шт.	435	367	41	35	144	14**	1036
Интенсивность вылова, %	73,6	88,3	85,4	88,6	55,6	–	77,5

Примечание. * – Промышленный вылов нерки в 2005 г. был начат 10 июня. ** – Не подразделенные рыбы стада «Н» и группировки «Н», поэтому интенсивность вылова в данном случае не рассчитывали. *** – Стадо «Н».

Таблица 33 (приложение). *Вылов (интенсивность вылова) локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 2006 г. береговым и речным промыслом*

Дата, другие показатели	«Е»	«А»	«С»	«В»	«Д»	«Н»	Всего
Встречаемость рыб в уловах морских ставных неводов, %							
01–15.06*	59,9	23,6	7,2	–	7,2	2,1	100
16–30.07	68,3	12,6	10,3	–	7,8	1,0	100
01–15.07	59,8	21,5	8,4	5,5	3,3	1,5	100
16–31.07	32,3	33,1	10,7	7,1	14,3	2,5	100
01–15.08	23,5	46,9	10,2	8,2	7,1	4,1	100
Численность рыб в уловах морских ставных неводов и плавных сетей в р. Камчатка, тыс. шт.							
01–15.06*	244	96	29	–	29	9	407
16–30.07	472	87	71	–	54	7	691
01–15.07	104	37	15	10	6	3	175
16–31.07	46	47	15	10	21	4	143
01–15.08	10	20	4	3	3	2	42
Всего вылов, тыс. шт.	876	287	134	23	113	25**	1458
Численность производителей, тыс. шт.	454	120	56	27	76	+***	733
Всего подход, тыс. шт.	1330	407	190	50	189	25**	2191
Интенсивность вылова, %	65,9	70,5	70,5	46,0	59,8	–**	66,5

Примечание. * – Промышленный вылов нерки в 2006 г. был начат 8 июня. ** – Не подразделенные рыбы стада «Н» и группировки «Н», поэтому интенсивность вылова в данном случае не рассчитывали. *** – Стадо «Н». «+» – менее 1 тыс. шт.

Таблица 34 (приложение). *Вылов (интенсивность вылова) локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 2007 г. береговым и речным промыслом*

Дата, другие показатели	«А»	«Е»	«С»	«Д»	«В»	«Н»**	Всего
Встречаемость рыб в уловах морских ставных неводов, %							
01–15.06*	25,7	43,8	12,3	16,8	–	1,4	100
16–30.07	28,3	39,1	15,5	14,2	1,4	1,5	100
01–15.07	66,9	15,3	8,8	5,4	1,5	2,1	100
16–31.07	56,3	10,2	3,8	19,9	5,6	4,2	100
01–15.08	27,6	2,1	4,3	59,6	4,3	2,1	100
Численность рыб в уловах морских ставных неводов и плавных сетей в р. Камчатка, тыс. шт.							
01–15.06*	118	200	56	77	–	6	457
16–30.07	200	277	110	100	10	11	708
01–15.07	345	79	45	28	8	11	516
16–31.07	173	32	12	61	17	13	308
01–15.08	33	2	5	71	5	2	118
Всего вылов, тыс. шт.	869	590	228	337	40	43**	2107
Численность производителей, тыс. шт.	52	467	155	99	1	3***	777
Всего подход, тыс. шт.	921	1057	383	436	41	46**	2884
Интенсивность вылова, %	94,4	55,8	59,5	77,3	97,6	–**	73,1

Примечание. * – Промышленный вылов нерки в 2007 г. был начат 8 июня, первая сдача нерки со ставных неводов произошла в ночь с 9 на 10 июня. ** – Не подразделенные рыбы стада «Н» и группировки «Н», поэтому интенсивность вылова в данном случае не рассчитывали. *** – Стадо «Н».

Таблица 35 (приложение). *Вылов (интенсивность вылова) локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 2008 г. береговым и речным промыслом*

Дата, другие показатели	«А»	«Е»	«С»	«Д»	«В»	«Н»**	Всего
Встречаемость рыб в уловах морских ставных неводов, %							
01–15.06*	26,4	57,4	4,6	9,8	–	1,8	100
16–30.07	21,1	62,4	7,2	6,9	1,3	1,1	100
01–15.07	33,5	42,7	10,3	6,9	5,1	1,5	100
16–31.07	26,9	23,6	3,4	40,5	4,2	1,4	100
01–15.08	5,6	4,2	0,7	88,1	1,4	–	100
Численность рыб в уловах морских ставных неводов и плавных сетей в р. Камчатка, тыс. шт.							
01–15.06*	141	306	25	52	–	10	534
16–30.07	171	505	58	56	11	9	810
01–15.07	161	205	49	33	24	7	479
16–31.07	59	52	7	88	9	3	218
01–15.08	1	1	+	17	+	–	19
Всего вылов, тыс. шт.	533	1069	139	246	44	29	2060

Таблица 35 (приложение) (окончание)

Дата, другие показатели	«А»	«Е»	«С»	«Д»	«В»	«Н»**	Всего
Числ. производителей, тыс. шт.	32	725	91	136	18	+***	1002
Всего подход, тыс. шт.	565	1794	230	382	62	29	3062
Интенсивность вылова, %	94,3	59,6	60,4	64,4	71,0	–**	67,3

Примечание. * – Промышленный вылов нерки в 2008 г. был начат 5 июня, первая сдача нерки со ставных неводов произошла в ночь с 5 на 6 июня. ** – Не подразделенные рыбы стада «Н» и группировки «Н», поэтому интенсивность вылова в данном случае не рассчитывали. *** Стадо «Н». «+» – менее 1 тыс. шт.

Таблица 36 (приложение). *Вылов (интенсивность вылова) локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка в 2009 г. береговым и речным промыслом*

Дата, другие показатели	«А»	«Е»	«С»	«Д»	«В»	«Н»**	Всего
Встречаемость рыб в уловах морских ставных неводов, %							
01–15.06*	57,7	21,3	11,4	9,3	–	0,3	100
16–30.07	39,1	32,0	15,0	7,9	4,5	1,5	100
01–15.07	39,9	34,3	8,8	4,1	12,3	0,6	100
16–31.07	41,8	19,6	6,5	20,0	8,2	3,9	100
01–15.08	40,0	12,0	8,0	28,0	4,0	8,0	100
16–31.08	4,0	–	4,0	88,0	4,0	–	100
Численность рыб в уловах морских ставных неводов и плавных сетей в р. Камчатка, тыс. шт.							
01–15.06*	618	228	122	100	–	3	1071
16–30.07	399	327	153	81	46	15	1021
01–15.07	284	244	63	29	87	4	711
16–31.07	157	73	24	75	31	15	375
01–15.08	45	14	9	32	4	9	113
16–31.08	2	–	2	33	2	–	39
Всего вылов, тыс. шт.	1505	886	373	350	170	46	3330
Числ. производителей, тыс. шт.	114	203	80	116	42	Н. д.***	555
Всего подход, тыс. шт.	1619	1089	453	466	212	46	3885
Интенсивность вылова, %	93,0	81,4	82,3	75,1	80,2	–**	85,7

Примечание. * – Первая сдача нерки со ставных неводов в 2009 г. произошла 6 июня. ** – Не подразделенные рыбы стада «Н» и группировки «Н», поэтому интенсивность вылова в данном случае не рассчитывали. *** – Стадо «Н». Н. д. – нет данных.

Таблица 37 (приложение). *Вылов (интенсивность вылова) локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка нерки р. Камчатка береговым, речным и дрифтерным промыслом в 2010 г.*

Дата, другие показатели	«А»	«Е»	«С»	«Д»	«В»	«Н»**	Всего
Встречаемость нерки в уловах морских ставных неводов, %							
01–15.06*	45,2	42,0	5,4	6,9	0,0	0,5	100
16–30.06	42,3	42,9	7,4	3,3	1,6	2,5	100
01–15.07	57,9	21,3	4,9	4,2	10,1	1,6	100
16–31.07	54,5	7,6	8,0	18,7	9,1	2,1	100
01–15.08	38,3	4,3	4,3	40,4	10,6	2,1	100
Численность нерки в уловах морских ставных неводов и плавных сетей в р. Камчатка, тыс. шт.							
01–15.06*	600	558	72	92	–	6	1328
16–30.06	408	414	71	32	15	24	964
01–15.07	513	189	43	37	90	14	886
16–31.07	184	25	27	63	31	7	337
01–15.08	10	1	1	11	3	1	27
Всего вылов, тыс. шт.	1715	1187	214	235	139	52	3542
Числ. производителей, тыс. шт.	197	384	66	127	13	+***	787
Всего подход, тыс. шт.	1912	1571	280	362	152	52**	4329
Интенсивность вылова, %	89,7	75,6	76,4	64,9	91,4	–**	81,8
Пример расчета численности зрелой части стада нерки р. Камчатка в море, тыс. шт.							
Структура подхода к устью р. Камчатка, %	44,1	36,3	6,5	8,4	3,5	1,2**	100
Вылов дрифтерами в море, тыс. шт.	469	386	69	89	37	13**	1063
Численность зрелой части стада нерки р. Камчатка в море, тыс. шт.	2381	1957	349	451	189	65**	5392

Примечание. * – Первая сдача нерки со ставных неводов в 2010 г. произошла 2 июня. ** – Не подразделенные рыбы стада «Н» и группировки «Н», поэтому интенсивность вылова в данном случае не рассчитывали. *** – Стадо «Н». «+» – менее 1 тыс. шт.

ЛИТЕРАТУРА

Агапов И. Д. 1941. Рыбы и рыбный промысел Анадырского лимана // Тр. научн.-исслед. ин-та поляр. земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. – Вып. 16. – С. 73–113.

Аксютина З. М. 1968. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях . – М. : Пищевая пром-сть. – 288 с.

Алтухов Ю. П. 1974. Популяционная генетика рыб. – М. : Пищевая пром-сть. – 248 с.

Андриевская Л. Д. 1975. Питание тихоокеанских лососей в морской период жизни : автореф. дис. … канд. биол. наук. – Владивосток : ТИНРО. – 28 с.

Антонов Н. П. 2011. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. – М. : ВНИРО. – 244 с.

Антонов Н. П., Бугаев В. Ф., Дубынин В. А. 2007a. Биологическая характеристика и динамика численности основных стад азиатской нерки – рек Озерной и Камчатки // Вопр. рыболовства. – Т. 8. – № 3 (31). – С. 418–458.

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

Антонов Н. П., Дьяков Ю. П., Коростелев С. Г. 2006. Современное состояние водных биологических ресурсов в водах полуострова Камчатка и некоторые проблемы их освоения // Роль систематизирующего фактора в процессе формирования и развития объединяющихся территорий : сб. мат. межрегиональной научно-практ. конф., 11–13 октября 2006 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ. – С. 135–144.

Артюхин Ю. Б., Бурканов В. Н., Никулин В. С. 2010. Прилов морских птиц и млекопитающих на дрифтерном промысле лососей в северо-западной части Тихого океана. – М. : Скорость света. – 264 с.

Атлас количественного распространения нектона в Охотском море. 2003 / под ред. В. П. Шунтова и Л. Н. Бочарова // М. : Нац. рыб. Ресурсы. – 1040 с.

Атлас распространения в море различных стад тихоокеанских лососей в период весенне-летнего нагула и преднерестовых миграций. 2000 / под ред. О. Ф. Гриценко. – М. : ВНИРО. – 190 с.

Багинский Д. В. 2002. О зимнем нагуле симы в районе южных Курильских островов // Изв. ТИНРО. Т. 130. – С. 792–799.

Бабаян В. К. 2000. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ). – М. : ВНИРО. – 192 с.

Базаркина Л. А. 1983. Влияние фитопланктона на развитие зоопланктона в оз. Азабачье // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана : тез. докл. Второй регионал. конф. молодых ученых и специалистов Дальнего Востока. – Владивосток. – С. 5–6.

Базаркина Л. А. 1986. Состояние популяции *Cyclops scutifer* (Sars) в оз. Азабачьем (Камчатка) // Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология (4) : тез. докл. XI Всесоюзного симпозиума «Биологические проблемы Севера». – Якутск. – С. 76–77.

Базаркина Л. А. 1989. Сезонная динамика и пространственное распределение пелагических ракообразных в оз. Азабачьем (Камчатка) // Гидробиол. журнал. – Киев : АН УССР. – Деп. в ВИНИТИ. № 89–В89. – 21 с.

Базаркина Л. А. 1991. Некоторые закономерности многолетних изменений численности популяции *Cyclops scutifer* в оз. Азабачье // VI съезд гидробиологического общества АН СССР : тез. докл. – Мурманск. – С. 10–11.

Базаркина Л. А. 1993. Диапауза циклопов (*Cyclops scutifer*) озера Азабачье // Зоол. журнал. Т. 72. – Вып. 11. – С. 22–28.

Базаркина Л. А. 2001a. О значении биогенов для развития циклопов в лососевом озере // VIII съезд гидробиологического общества РАН : тез. докл. – Т. 1. – Калининград. – С. 80–81.

Базаркина Л. А. 2001b. Изменения в зоопланктоноценозе озера Толмачева в связи со строительством ГЭС // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. II научн. конф. 9–10 апреля 2001 г. Петропавловск-Камчатский : Камшат. – С. 149–151.

Базаркина Л. А. 2002. К проблеме повышения кормовых ресурсов молоди нерки в озере Азабачье. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2002. Вып. VI. С. 251–259.

Базаркина Л. А. 2004a. Механизмы регуляции численности в популяциях планктонных ракообразных мезотрофного лососевого озера Азабачье (Камчатка) : автореф. дис. … канд. биол. наук. : МГУ. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – 21 с.

Базаркина Л. А. 2004b. Сезонные и суточные вертикальные миграции планктонных ракообразных в пелагиали озера Азабачье // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – Вып. 7. – С. 103–110.

Базаркина Л. А. 2007. Динамика гидробиологических процессов, определяющих кормовые условия молоди нерки в пе-

лагиали озера Азабачьего в 2001–2005 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – Вып. 9. – С. 21–39.

Базаркина Л. А. 2008. Современное состояние планктонного сообщества в Толмачевском водохранилище (Южная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. IX международ. научн. конф. 25–26 ноября 2008 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 24–27.

Базаркина Л. А., Бугаев В. Ф., Николаев А. С. 2006. Сезонные изменения пространственной структуры планктонных ракообразных пелагиали озера Азабачье // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский. – КамчатНИРО. – Вып. 8. – С. 150–157.

Базаркина Л. А., Травина Т. Н. 1994. Воздействие рыб-планктофагов на популяции пелагических ракообразных в озере Азабачьем // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб : мат. V Всероссийского совещания. – СПб. – С. 16–17.

Беликович А. В. 2001. Растительный покров северной части Корякского нагорья. – Владивосток : Дальнаука. – 420 с. + 1 п. л. вкладка.

Белоусова С. П. 1972. Зоопланктон пелагиали оз. Азабачьего (Камчатка) и его значение в питании молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) : автореф. … дис. канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский : ДВГУ. – 19 с.

Белоусова С. П. 1974. Питание молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в оз. Азабачье // Изв. ТИНРО. Т. 90. С. 81–91.

Белоусова С. П. 1975. Питание и пищевые взаимоотношения малоротой корюшки (*Hypomesus olidus* Pallas) в оз. Азабачье // Изв. ТИНРО. – Т. 98. – С. 148–155.

Берг Л. С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. I. – М. ; Л. : АН СССР. – С. 3–466.

Бирман И. Б. 1967. О межвидовых отношениях тихоокеанских лососей в море // Изв. ТИНРО. Т. 57. – С. 3–24.

Бирман И. Б. 1968. Некоторые особенности линейного роста и структуры чешуи тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. Т. 64. – С. 15–34.

Бирман И. Б. 1972. Некоторые вопросы биологии симы *Oncorhynchus masu* Brevoort // Изв. ТИНРО. Т. 82. – С. 235–247.

Бирман И. Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики численности стада тихоокеанских лососей. – М. : Агропромиздат. – 208 с.

Бирман И. Б. 2004. Морской период жизни и вопросы динамики численности стада тихоокеанских лососей. – М. : ФГУП «Нац. рыбные ресурсы». – Изд. 2-е, доп. – 172 с.

Бонк Т. В. 2001. Сравнительная характеристика видового состава зоопланктона озер юга Камчатки и Корякского нагорья // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. II научн. конф. 9–10 апреля 2001 г. – Петропавловск-Камчатский : Камшат. – С. 31–32.

Бонк Т. В. 2003. Видовой состав Rotatoria некоторых озер Камчатского полуострова и Корякского нагорья // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – Владивосток : Дальнаука. – Вып. 2. – С. 235–241.

Бонк Т. В., Базаркин Г. В. 2008. Видовой состав зоопланктона малоизученных озер Низовцево и Курсин (нижнее течение р. Камчатки) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. IX международ. научн. конф. 25–26 ноября 2008 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 31–32.

Бонк Т. В., Голубь Е. В. 2006. Зоопланктонное сообщество оз. Пекульнейское (Чукотка) // IX съезд гидробиологического общества РАН : тез. докл. Т. I. Тольятти, 18–22 сентября 2006 г. – Тольятти : ИЭВБ РАН. – С. 52.

Боровиков В. П. 2003. STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере: для профессионалов. – СПб. : Питер. – 688 с.

Боровиков В. П., Боровиков И. П. 1998. STATISTICA. Статистический анализ и обработка данных в среде Windows. – М. : Информационно-издательский дом «Филин». – 608 с.

Брыков В. А., Полякова Н. Е., Подлесных А. В. 2003. Дивергенция митохондриальной ДНК в популяциях нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) озера Азабачьего (Камчатка) // Генетика. Т. 39. – № 12. – С. 1687–1692.

Брыков В. А., Полякова Н. Е., Подлесных А. В., Голубь Е. В., Жданова О. Л. 2005. Влияние биотопов размножения на генетическую дифференциацию популяций нерки *Oncorhynchus nerka* // Генетика. Т. 41. – № 5. – С. 1–10.

Бугаев А. В. 2002a. К вопросу о возможном перехвате части стад нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum (Salmonidae) р. Озерной и р. Камчатки ставными неводами в некоторых районах прибрежной зоны Восточной и Западной Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – Вып. 6. – С. 192–202.

Бугаев А. В. 2002b. Прогнозирование сроков и мощности подходов крупнейших Азиатских стад нерки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. III научн. конф. 27–28 ноября 2002 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 167–170.

Бугаев А. В. 2003a. Идентификация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* по чешуйным критериям в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана в период преднерестовых миграций. Сообщение 1 (формирование реперных баз данных) // Изв. ТИНРО. Т. 132. – С. 154–177.

Бугаев А. В. 2003b. Идентификация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* по чешуйным критериям в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана в период преднерестовых миграций. Сообщение 2 (пространственное и темпоральное распределение) // Изв. ТИНРО. Т. 132. – С. 178–203.

Бугаев А. В. 2003c. Идентификация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* по чешуйным критериям в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана в период преднерестовых миграций. Сообщение 3 (оценка промыслового изъятия) // Изв. ТИНРО. Т. 132. – С. 204–229.

Бугаев А. В. 2003d. Биология нерки *Oncorhynchus nerka* в период преднерестовых миграций в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана : автореф. дис. … канд. биол. наук. – Владивосток : ТИНРО. – 24 с.

Бугаев А. В. 2003e. Об использовании чешуи при идентификации некоторых локальных стад нерки Азии и Северной Америки // Вопр. рыболовства. Т. 4. – № 4 (16). – С. 608–627.

Бугаев А. В. 2005. Идентификация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* в дрифтерных уловах в 2001–2002 гг. // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 1. – С. 41–54.

Бугаев А. В. 2007. Влияние дрифтерного промысла на численность зрелой части стад нерки (*Oncorhynchus nerka*) рек Озерная и Камчатка // Бюллетень № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток : ТИНРО-центра. – С. 187–195.

Бугаев А. В. 2011. Идентификация и промысловое изъятие азиатских стад нерки *Oncorhynchus nerka* в экономической зоне России // Изв. ТИНРО. Т. 167. – С. 3–31.

Бугаев А. В., Бугаев В. Ф. 2003. Многолетние тенденции промысла и динамики численности азиатских стад нерки *Oncorhynchus nerka* // Изв. ТИНРО. Т. 134. – С. 101–119.

Бугаев В. Ф. 1976. К вопросу о дифференциации субизолятов красной в бассейне озера Курильского // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. – Владивосток. Вып. 7. – С. 88–101.

Бугаев В. Ф. 1978. К экологии пресноводного периода жизни и дифференциации популяций нерки бассейна р. Камчатка // Биология лососевых. – Владивосток : ТИНРО. – С. 35–36.

Бугаев В. Ф. 1981a. О времени образования первого годового кольца на чешуе молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне реки Камчатка // Вопр. ихтиол. Т. 21. – Вып. 2. – С. 284–292.

Бугаев В. Ф. 1981b. О молоди генеративно-реофильной формы нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), мигрирующей в озеро Азабачье из притоков реки Камчатка // Вопр. ихтиол. Т. 21. – Вып. 5. – С. 800–808.

Бугаев В. Ф. 1982a. Зараженность плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) бассейна р. Камчатка // Вопр. ихтиол. Т. 22. – Вып. 3. – С. 489–497.

Бугаев В. Ф. 1982b. Способ расчета возрастного состава репродуктивной части стада нерки р. Камчатка // Всесоюзная конференция по теории формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. – М. : ВНИРО. – С. 92–94.

Бугаев В. Ф. 1983. Пространственная структура популяций нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка : автореф. дис. … канд. биол. наук. – М. : МГУ. – 22 с.

Бугаев В. Ф. 1984a. Методика идентификации производителей нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae), вернувшихся от покатников-сеголеток в бассейн реки Камчатка // Вопр. ихтиол. Т. 24. – Вып. 2. – С. 225–231.

Бугаев В. Ф. 1984b. Роль солоноватоводного озера Нерпичье в нагуле молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) реки Камчатки // Вопр. ихтиол. Т. 24. – Вып. 5. – С. 753–758.

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

Бугаев В. Ф. 1986b. Динамика численности нерки в оз. Азабачье // Рыбное хозяйство. – № 12. – С. 30–31.

Бугаев В. Ф. 1987. Возрастная структура нерки *Oncorhynchus nerka* реки Камчатка // Вопр. ихтиол. Т. 27. – Вып. 4. – С. 627–636.

Бугаев В. Ф. 1988. Состав ихтиофауны по данным траловых уловов в оз. Азабачье // III Всесоюзное совещание по лососевидным рыбам. – Тольятти : Современник. – С. 37–39.

Бугаев В. Ф. 1990. Изменчивость характеристик чешуи локальных стад и группировок нерки р. Камчатка в 1978–1987 гг., идентифицированных в уловах СССР // Международ. симпозиум по тихоокеанским лососям, 9–17 сентября 1989 г. – Владивосток : ТИНРО. – С. 8–10.

Бугаев В. Ф. 1991a. К вопросу о факторах, влияющих на возобновление сезонного роста у молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в озерах // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – Вып. 1. Ч. 1. – С. 38–45.

Бугаев В. Ф. 1991b. Возрастная структура промысловых стад азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – Вып. 1. Ч. 1. – С. 46–54.

Бугаев В. Ф. 1992a. Возрастная структура азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* и методические аспекты ее оценки // Вопр. ихтиол. Т. 32. – Вып. 3. – С. 36–51.

Бугаев В. Ф. 1992b. Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* р. Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 32. – Вып. 4. – С. 71–82.

Бугаев В. Ф. 1994. Азиатская нерка *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности) : автореф. дис. … доктора биол. наук. – М. : ВНИРО. – 39 с.

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

Бугаев В. Ф. 1995b. Возрастная структура производителей и смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Азабачье (Камчатка) // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 3. – С. 89–95.

Бугаев В. Ф. 1997. Об определении возраста нерки *Oncorhynchus nerka* озера Азабачьего (бассейн реки Камчатка). Дискуссия // Изв. ТИНРО. Т. 122. – С. 200–212.

Бугаев В. Ф. 2000. Мир реки. Библиотека «Северной Пацифики». – Петропавловск-Камчатский. – Вып. 1. – 32 с.

Бугаев В. Ф. 2001a. Вилы как атрибут отечественной ихтиологии, или Печальные откровения о поиске истины // Северная Пацифика. – Петропавловск-Камчатский. Вып. 1 (11). – С. 83–91.

Бугаев В. Ф. 2001b. Кроноцкий тупик // Северная Пацифика. – Петропавловск-Камчатский. Вып. 2 (12). – С. 105–110.

Бугаев В. Ф. 2002a. Уровни воспроизводства нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Азабачье (р. Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. III научн. конф. 27–28 ноября 2002 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 26–29.

Бугаев В. Ф. 2002b. Современная стратегия рационального промысла нерки *Oncorhynchus nerka* р. Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. III научн. конф. 27–28 ноября 2002 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 171–174.

Бугаев В. Ф. 2003a. Особенности динамики численности нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Азабачье и современная стратегия рационального использования нерки р. Камчатка. Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. III научн. конф. 26–27 ноября 2002 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 11–23.

Бугаев В. Ф. 2003b. Особенности динамики численности нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Двухюрточное (поколения 1957–1996 гг.) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. III научн. конф. 26–27 ноября 2002 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 24–28.

Бугаев В. Ф. 2003c. Влияние температурных условий года на воспроизводство нерки *Oncorhynchus nerka* р. Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. IV научн. конф. 18–19 ноября 2003 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 18–22.

Бугаев В. Ф. 2003d. Уровни воспроизводства нерки *Oncorhynchus nerka* группировки «Е» (бассейн р. Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. IV научн. конф. 18–19 ноября 2003 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 23–27.

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

Бугаев В. Ф. 2004b. Уровни воспроизводства нерки *Oncorhynchus nerka* группировки «Е» и составляющих ее элементов (бассейн р. Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. IV научн. конф. 17–18 ноября 2003 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 6–15.

Бугаев В. Ф. 2004c. Многовидовой промысел лососей бассейна р. Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. V научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 168–172.

Бугаев В. Ф. 2005a. Многовидовой промысел лососей на примере р. Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. V научн. конф. 22–24 ноября 2004 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 6–14.

Бугаев В. Ф. 2005b. К вопросу о методике идентификации в промысловых уловах рыб локальных стад и группировок нерки *Oncorhynchus nerka* 2-го порядка бассейна р. Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. VI научн. конф. 29–30 ноября 2005 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 99–105.

Бугаев В. Ф. 2006. Применение результатов идентификации в промысловых уловах особей локальных стад и группировок 2-го порядка нерки *Oncorhynchus nerka* р. Камчатка: анализ темпа роста рыб стада «А» и группировки «Е» на материалах 1989–2004 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. VI научн. конф. 29–30 ноября 2005 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 6–21.

Бугаев В. Ф. 2007a. Рыбы бассейна реки Камчатки (численность, промысел, проблемы) – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – 192 с.

Бугаев В. Ф. 2007b. Возобновление сезонного роста у смолтов нерки *Oncorhynchus nerka*, мигрирующих из оз. Азабачье (бассейн р. Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. VIII международ. научн. конф. 27–28 ноября 2007 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 290–295.

Бугаев В. Ф. 2008a. Связь между численностью и пресноводным и морским темпом роста нерки *Oncorhynchus nerka* р. Камчатки в разные периоды динамики численности камчатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. VIII международ. научн. конф. 27–28 ноября 2007 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 57–90.

Бугаев В. Ф. 2008b. Зараженность плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* стада оз. Азабачьего (р. Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. IX международ. научн. конф. 25–26 ноября 2008 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 33–36.

Бугаев В. Ф. 2009a. К вопросу о связи зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов и половозрелой нерки *Oncorhynchus nerka* стада «А» и группировки «Е» с их численностью в море в год массового полового созревания (бассейн р. Камчатки) Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. IX международ. научн. конф. 25–26 ноября 2008 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 6–21.

Бугаев В. Ф. 2009b. Лучшие годы нашей жизни. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – 188 с.

Бугаев В. Ф. 2009c. Структура пресноводной зоны чешуи ранней и поздней нерки *Oncorhynchus nerka* р. Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. X научн. конф. 17–18 ноября 2009 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 34–38.

Бугаев В. Ф. 2009d. К вопросу о длине реки Озерной (Юго-Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. X научн. конф. 17–18 ноября 2009 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 163–165.

Бугаев В. Ф. 2010a. Нерка реки Камчатки (биология, численность, промысел). – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – 232 с.

Бугаев В. Ф. 2010b. Межгодовая изменчивость структуры пресноводной (центральной) зоны чешуи ранней и поздней нерки *Oncorhynchus nerka* р. Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. X международ. научн. конф. 17–18 ноября 2009 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 12–21.

Бугаев В. Ф., Базаркин Г. В. 2006a. Мониторинг межгодовых размеров трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* в оз. Азабачье // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. VII международ. научн. конф. 17–18 ноября 2006 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 312–316.

Бугаев В. Ф., Базаркин Г. В. 2006b. Состав ихтиофауны оз. Азабачье в 2002–2006 гг. по данным траловых уловов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. VII международ. научн. конф. 28–29 ноября 2006 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 317–320.

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

Бугаев В. Ф., Базаркина Л. А. 2007. Индексы численности молоди нерки, нагуливающейся в оз. Азабачье (бассейн р. Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. VIII международ. научн. конф. 27–28 ноября 2007 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 296–302.

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

Бугаев В. Ф., Базаркина Л. А., Дубынин В. А. 1993. Межгодовая изменчивость роста чешуи транзитной и аборигенной молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в зависимости от кормовых и температурных условий в оз. Азабачье (Камчатка) // Вопр. ихтиол. Т. 33. – Вып. 5. – С. 651–658.

Бугаев В. Ф., Бонк Т. В., Введенская Т. Л., Лепская Е. В., Травина Т. Н. 2004b. Исследования нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Лагуна Анана (р. Ананаваям, северо-восток Камчатки) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. IV науч. конф. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 16–24.

Бугаев В. Ф., Бугаев А. В. 2000. Восстановление длины и массы тела смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) стада оз. Азабачье по структуре чешуи половозрелых рыб // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 5. – С. 68–73.

Бугаев В. Ф., Бугаев А. В., Дубынин В. А. 2006. Возрастной состав промысловых стад нерки *Oncorhynchus nerka* в водоемах Восточного побережья Камчатки и смежных территорий // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. VII международ. научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 28–29 ноября 2006 г. – Петропавловск-Камчатский. – С. 25–31.

Бугаев В. Ф., Бугаев А. В., Дубынин В. А. 2007b. Биологические показатели стад нерки *Oncorhynchus nerka* Восточной Камчатки, Корякского нагорья и некоторых других территорий // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. VII науч. конф. 28–29 ноября 2006 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 15–40.

Бугаев В. Ф., Бугаев А. В., Маслов А. В. 2003a. Нерка *Oncorhynchus nerka* р. Ананаваям (Северо-Восток Камчатки) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. IV научн. конф., Петропавловск-Камчатский 18–19 ноября 2003 г. – Петропавловск-Камчатский. – С. 28–30.

Бугаев В. Ф., Введенская Т. Л., Базаркина Л. А. 1991. Изменения в составе ихтиофауны пелагиали оз. Азабачье (Камчатка) // Проблемы и пути сохранения экосистем Севера Тихоокеанского региона: тез. докл. международ. симпозиума. – Петропавловск-Камчатский. – С. 93–94.

Бугаев В. Ф., Вронский Б. Б., Заварина Л. О., Зорбиди Ж. Х., Остроумов А. Г., Тиллер И. В. 2007a. Рыбы реки Камчатка (численность, промысел, проблемы) / под ред. В. Ф. Бугаева. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – 494 с. + ил.

Бугаев В. Ф., Варнавская Н. В., Вронский Б. Б., Запорожец О. М., Маркевич Н. Б., Остроумов А. Г., Сазонов А. А., Упрямов В. Е. 1998. Биологическое обоснование строительства лососевого рыбоводного завода «Нижне-Камчатский». – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО (по заказу ООО «Ройал Стэйт Компани»). Архив КамчатНИРО. – 112 с.

Бугаев В. Ф., Дубынин В. А. 1991. О сезонных ритмах роста и скорости формирования склеритов на чешуе молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в пресноводный период жизни в озерах Азабачье и Курильское (Камчатка) // Вопр. ихтиол. Т. 31. – Вып. 3. – С. 423–432.

Бугаев В. Ф., Дубынин В. А. 1999. Факторы, определяющие длину и массу тела смолтов нерки *Oncorhynchus nerka*, мигрирующих из оз. Курильского (р. Озерная) и оз. Азабачьего (р. Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 126. Ч. 2. – С. 383–400.

Бугаев В. Ф., Дубынин В. А. 2000. Факторы, определяющие длину и массу тела смолтов нерки (*Oncorhynchus nerka*), мигрирующих из оз. Курильское (р. Озерная) и оз. Азабачье (р. Камчатка). Анализ методом пошаговой регрессии // Сборник научных докладов российско-американской конференции по сохранению лососевых, 4–8 октября 1999. Вопросы взаимодействия естественных и искусственных популяций лососей. – Хабаровск : Хабаровское отделение ТИНРО-центра. – С. 35–49.

Бугаев В. Ф. Дубынин В. А. 2002. Факторы, влияющие на биологические показатели и динамику численности нерки *Oncorhynchus nerka* рек Озерной и Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 130. Ч. II. – С. 679–757.

Бугаев В. Ф., Дубынин В. А., Бугаев А. В., Остроумов А. Г., Маслов А. В. 2002a. К вопросу о биологии некоторых стад нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum (Salmonidae) рек Западной Камчатки. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 6. – С. 182–191.

Бугаев В. Ф., Дубынин В. А., Миловская Л. В. 1995. К вопросу о влиянии численности циклопов *Cyclops scutifer* Sars (Ciclopoida, Calanoida) и дафний *Daphnia longiremis* Sars (Cladocera) на рост молоди нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum (Salmonidae) в оз. Курильское // Вопр. ихтиологии. Т. 35. – Вып. 3. – С. 343–348.

Бугаев В. Ф., Дубынин В. А., Носова И. А. 1989. Межгодовая изменчивость центральной части чешуи производителей нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Курильское // Вопр. ихтиологии. Т. 29. – Вып. 3. – С. 387–398.

Бугаев В. Ф., Карпенко В. И. 1983. Некоторые данные о скате и питании сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) в устье реки Камчатки // Вопр. ихтиол. Т. 23. – Вып. 6. – С. 1031–1034.

Бугаев В. Ф., Кириченко В. Е. 2008. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала). – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – 280 с.

Бугаев В.Ф., Куренков С. И. 1985. Некоторые особенности структуры чешуи оз. Кроноцкого // Вопр. геогр. Камчатки. Т. 9. – С. 116–119.

Бугаев В. Ф., Маслов А. В., Дубынин В. А. 2009. Озерновская нерка (биология, численность, промысел). – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – 156 с.

Бугаев В. Ф., Миловская Л. В., Лепская Е. В., Бонк Т. В., Сиротенко И. Н., Остроумов А. Г. 2002b. Исследования нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Паланского в 1990–2001 гг. (Северо-Западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 130. Ч. 2. – С. 777–791.

Бугаев В. Ф., Николаева Е. Т. 1989. Некоторые данные о питании сеголетков нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) в бассейне р. Камчатка // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. Вып. 4. – С. 53–59.

Бугаев В. Ф., Остроумов А. Г. 1986. Сравнительная численность производителей локальных стад и группировок нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) в бассейне р. Камчатки // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. – Владивосток : Изд. ТИНРО. – С. 47–52.

Бугаев В. Ф., Остроумов А. Г. 1990. О типах нерестилищ и размерах тела производителей нерки в бассейне р. Камчатка // Вопр. геогр. Камчатки. Вып. 10. – С. 56–66.

Бугаев В. Ф., Остроумов А. Г. 1993. Нерка *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Двухюрточного (бассейн р. Камчатки) // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 62–66.

Бугаев В. Ф., Остроумов А. Г. 2004. Влияние численности производителей нерки *Oncorhynchus nerka* на численность бурого медведя *Ursus ursus arctos* и некоторых видов птиц в бассейне оз. Азабачьего (бассейн р. Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. V научн. конф. 22–24 ноября 2004 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 264–267.

Бугаев В. Ф., Остроумов А. Г., Непомнящий К. Ю., Маслов А. В. 2000. К вопросу о выборочном методе авиаучетов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. V. – С. 74–79.

Бугаев В. Ф., Остроумов А. Г., Миловская Л. В., Сиротенко И. Н. 2001a. Нерка *Oncorhynchus nerka* р. Палана (Северо-Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. II научн. конф. 9–10 апреля 2001 г. – Петропавловск-Камчатский : Камшат. – С. 33–35.

Бугаев В. Ф., Остроумов А. Г., Непомнящий К. Ю., Маслов А. В. 2001b. Нерка *Oncorhynchus nerka* р. Большая (Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. II науч. конф. 9–10 апреля 2001 г. – Петропавловск-Камчатский : Камшат. – С. 36–38.

Бугаев В. Ф., Остроумов А. Г., Непомнящий К. Ю., Маслов А. В. 2002c. Некоторые особенности биологии нерки *Oncorhynchus nerka* р. Большой (Западная Камчатка) и факторы, влияющие на ее биологические показатели // Изв. ТИНРО. Т. 130. Ч. 2. – С. 758–776.

Бугаев В. Ф., Тиллер И. В., Маслов А. В., Ходько А. Н. 2003b. Факторы, влияющие на биологические показатели нерки *Oncorhynchus nerka* р. Хайлюля (Восточная Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 133. – С. 35–44.

Бугаев В. Ф., Токранов А. М. 2006. Некоторые вопросы биологии проходной формы трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* из нижнего течения р. Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. VII международ. научн. конф. 28–29 ноября 2006 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 32–36.

Бугаев В. Ф., Токранов А. М., Базаркин Г. В. 2007c. Некоторые вопросы биологии проходной трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* из бассейна р. Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. VII науч. конф. 28–29 ноября 2006 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 41–50.

Бугаев В. Ф., Толстяк Т. И. 1995. Структура чешуи нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) и кокани *Oncorhynchus nerka kennerlyi* (Suckley), выращенных в условиях эксперимента // Исследования биологии и динамики числен. промысл. рыб камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО. Вып. 3. – С. 89–95.

Варкентин А. И., Сергеева Н. 2002. Промысел и размерно-возрастной состав минтая в промысловых уловах в восточной части Охотского моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. Вып. 6. – С. 75–87.

Варнавская Н. В. 1988. Пространственная и темпоральная генетическая структура в популяционной системе нерки оз. Курильского (Камчатка) // III Всесоюзное совещание по лососевидным рыбам. – Тольятти : Современник. – С. 49–51.

Варнавская Н. В. 2002. Генетическое разнообразие популяций в связи с задачами рациональной промысловой эксплуатации лососевых рыб // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 6. – С. 158–181.

Варнавская Н. В. 2005a. Геногеография по аллозимным локусам у тихоокеанских лососей // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Т. 1. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 28–62.

Варнавская Н. В. 2005b. Численность как параметр микроэволюционного процесса в популяциях лососевых рыб // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Т. 1. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 215–241.

Варнавская Н. В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – 488 с.

Варнавская Н. В., Бичем Т. Д. 2005. Региональная изменчивость генов, кодирующих число последовательностей микросателлитной ядерной ДНК в популяциях нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) Тихоокеанского бассейна // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Т. 1. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 139–159.

Варнавская Н. В., Варнавский В. С. 1988. О биологии карликовой формы нерки озера Дальнего (Камчатка) // Биология моря. № 2. – С. 16–23.

Варнавская Н. В., Варнавский В. С., Вецлер И. И., Непомнящий К. Ю. 1988a. Особенности пространственной генетической дифференциации популяций нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) Начикинского, Двухюрточного, Дальнего и Ближнего озер (Камчатка) // Генетика. Т. 24. № 4. – С. 723–731.

Варнавская Н. В., Варнавский В. С., Мидяная В. В., Ростомова С. А., Збоева Е. Н. 1996. Анализ генетической изменчивости в популяциях нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) Азии и Северной Америки методами многомерной статистики // Генетика. Т. 32. № 7. – С. 962–977.

Варнавская Н. В., Варнавский В. С., Сараванский О. Н. 1988. Полиморфизм пероксидазы в некоторых популяциях нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) Камчатки // Генетика. Т. 24. № 10. – С. 1866–1972.

Варнавская Н. В., Куренков С. И., Варнавский В. С. 2005a. Роль жилых форм лососевых рыб в сохранении резервного генетического фонда популяций на примере стада нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Дальнее (Камчатка) // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Т. 1. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 242–256.

Варнавская Н. В., Маслов А. В., Савин В. А. 2005b. Региональные комплексы популяций дальневосточных лососей // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Т. 1. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 8–27.

Варнавский В. С. 1990. Смолтификация лососевых. – Владивосток : ДВО АН СССР. – 180 с.

Варнавский В. С. 2005. Смолтификация тихоокеанских лососей // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Т. 1. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 315–333.

Василец П. М. 2000. Корюшки прибрежных вод Камчатки : автореф. дис. … канд. биол. наук. – Владивосток. – 24 с.

Введенская Т. Л. 1991. Пищевой спектр и интенсивность питания сеголетков нерки в литорали озера Дальнего (Камчатка) // Исследования биологии и динамики числен. промысл. рыб камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО. Вып. 1. Ч. 1. – С. 55–64.

Введенская Т. Л. 1993a. Пищевые рационы рыб в литорали оз. Дальнего // Исследования биологии и динамики числен. промысл. рыб камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО. Вып. 2. – С. 130–139.

Введенская Т. Л. 1993b. Рост сеголетков нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в литорали оз. Дальнего и факторы, его определяющие // Исследования биологии и динамики числен. промысл. рыб камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО. Вып. 2. – С. 140–149.

Введенская Т. Л. 1995. Питание сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) на мелководьях некоторых озер Камчатки // Исследования биологии и динамики числен. промысл. рыб камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО. Вып. 3. – С. 145–147.

Введенская Т. Л. 1997. Значение отдельных групп кормовых организмов в питании молоди нерки, кижуча, гольцов и разновозрастных трех- и девятииглой колюшек // Первый конгресс ихтиологов России : тез. докл. – М. : ВНИРО. – С. 142.

Введенская Т. Л. 2009. Кормовая база молоди нерки на нерестилищах оз. Курильского // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 15. – С. 71–87.

Введенская Т. Л., Базаркина Л. А., Уколова Т. К., Травина Т. Н., Хивренко Д. Ю., Свириденко В. Д. 2004. Результаты рекогносцировочных работ на озерах Лебедином, Столбовом и Оленьем (Восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. V научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 21–25.

Введенская Т. Л., Боднева А. А. 2009. Некоторые биологические показатели молоди лососей в реке Кихчик (Западная Камчатка) в 2007 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. X международ. научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 17–18 ноября 2009 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 42–46.

Введенская Т. Л., Бугаев В. Ф. 2010. К вопросу о питании годовиков трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* в литорали оз. Азабачье (бассейн р. Камчатки) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. XI международ. научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 24–25 ноября 2010 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 244–253.

Введенская Т. Л., Заварина Л. О. 2009. Биологическая характеристика молоди лососей в реке Хайлюле (Северо-Восточная Камчатка) в 2008 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. X международ. научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 17–18 ноября 2009 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 47–50.

Введенская Т. Л., Куренков И. И. 1978. Особенности биологического цикла *Neutrodiaptomus angustiolobus* Sars в оз. Кроноцкое // Гидробиологический журнал. Т. 14. – Вып. 5. – С. 25–29.

Введенская Т. Л., Куренков С. И. 2006. Особенности питания жилой формы нерки (кокани), вселенной в безрыбное озеро Карымское (Восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. VII международ. научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 28–29 ноября 2006 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 43–45.

Введенская Т. Л., Лепская Е. В. 2001. «Цветение» пурпурных бактерий в оз. Большой Вилюй // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. II научн. конф. 9–10 апреля 2001 г. – Петропавловск-Камчатский : Камшат. – С. 43.

Введенская Т. Л., Попова Т. А., Травина Т. Н., Чистякова А. И., Мешкова М. Г., Хивренко Д. Ю., Зикунова О. В. 2004. Особенности пищевой адаптации заводской молоди лососей в базовых водоемах Камчатки лососевых рыбоводных заводов // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 7. – С. 261–269.

Введенская Т. Л., Травина Т. Н. 2000. Роль донных беспозвоночных в питании молоди нерки (*Oncorhynchus nerka*, Walbaum) оз. Курильского // Пробл. охраны и рац. использ. биоресурсов Камчатки : докл. Второй обл. Камчат. научно-практич. конф. – Петропавловск-Камчатский : Камчат. печатный двор. – С. 73–80.

Введенская Т. Л., Травина Т. Н., Христова Д. Ю., Куренков И. С., Базаркин Г. В. 2001. Бентофауна озер Камчатки : тез. докл. VIII съезда гидробиологического общества РАН. Т. 1. Калининград, 16–23 сентября 2001 г. – Калининград. – С. 273–275.

Вецлер Н. М. 2006a. Влияние рыб как фактор изменения видового состава зоопланктонного сообщества озера Дальнее (Камчатка) // IX съезд Гидробиол. общества РАН : тез. докл. (Тольятти, Россия, 18–22 сентября 2006 г.). Т. 1. – Тольятти : ИЭВБ РАН. – С. 79.

Вецлер Н. М. 2006b. Многолетняя динамика сообщества коловраток в озере Дальнее и факторы, ее определяющие // IX съезд Гидробиол. общества РАН : тез. докл. (Тольятти, Россия, 18–22 сентября 2006 г.). Т. 1. – Тольятти : ИЭВБ РАН. – С. 80.

Вецлер Н. М. 2006c. Многолетние колебания температуры воздуха в бассейне оз. Дальнее (п-ов Камчатка) и их влияние на термический режим водоема // Геология, география и биологическое разнообразие северо-востока России: мат. Дальневост. регион. научн. конф., посвященной памяти А. П. Васьковского и в честь его 95-летия (Магадан, 28–30 ноября 2006 г.). – Магадан : СВНС ДВО РАН. – С. 206–209.

Вецлер Н. М. 2007. Условия нагула молоди нерки в пелагиали озера Дальнее в 1999–2005 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. VIII международ. научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 27–28 ноября 2007 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 25–28.

Вецлер Н. М., Погодаев Е. Г. 2004. Состояние экосистемы озера Дальнего (прошлое, настоящее, будущее). Многолетняя динамика пелагических ракообразных // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 7. – С. 44–50.

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

Вецлер Н. М., Уколова Т. К., Свириденко В. Д. 2006. Гидрохимический режим озера Дальнее в 1999–2004 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 8. – С. 142–149.

Вецлер Н. М., Уколова Т. К., Свириденко В. Д. 2008. Сравнительная характеристика гидрохимического режима Паратунских озер // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 10. – С. 5–12.

Влодавец В. И. 1949. Вулканы Советского Союза // М. : Гос. геогр. лит-ра. – 162 с.

Волков А. Ф. 1996. Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании нектона : дис. … докт. биол. наук. – Владивосток : ТИНРО. – 70 с.

Волков А. Ф., Кузнецова Н. А., Слабинский А. М. 2005. Структура планктонного сообщества Берингова моря в летне-осенний период (итоги 3-летней работы российско-японско-американской экспедиции по программе «BASIS» // Изв. ТИНРО. Т. 143. – С. 219–239.

Волобуев В. В., Волобуев М. В. 2000. Экология и структура популяций как основные элементы формирования жизненной стратегии кеты континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 4. – С. 516–529.

Волобуев В. В., Голованов И. С. 2001. Запасы тихоокеанских лососей Магаданской области // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. – Магадан : МагаданНИРО. Вып. 1. – С. 123–133.

Волобуев В. В., Марченко С. Л. 2004. Нерка *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. – Магадан : МагаданНИРО. Вып. 2. – С. 259–273.

Волобуев В. В., Путивкин С. В. 1998. Экологическая структура популяций нерки Северо-Востока Азии // Биол. разнообразие животных Сибири. – Томск. – С. 126–127.

Волобуев В. В., Рогатных А. Ю. 1998. Экология и видовой состав рыб озерно-речной системы Хэл-Дэги (континентальное побережье Охотского моря) // Биологическое разнообразие животных Сибири. – Томск. – С. 42–43.

Вронский Б. Б. 1977. Эффективность работы Ушковского рыбоводного завода и пути ее повышения // Петропавловск-Камчатский : Архив КамчатНИРО. – 55 с.

Вронский Б. Б., Казарновский М. Я. 1979. Регулирование морского промысла тихоокеанских лососей в новых условиях введения 200-мильных рыболовных зон в северной части Тихого океана // Обзорная информация ЦНИИТЭИРХ. Сер.: Мировое рыболовство. Вып. 2. – С. 15–31.

Гаврюсева Т. В. 2009. Влияние абиотических и биотических факторов на состояние здоровья молоди тихоокеанских лососей в ранний пресноводный период // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 14. – С. 84–99.

Геология СССР. 1964. Т. 31. Камчатка. Курильские и Командорские острова. Ч. 1. – М. : Недра. – 733 с.

Гладышев М. И., Лепская Е. В., Сущик Н. Н., Махутова О. Н., Калачева Г. С. 2010. Различия жирнокислотного состава покатной молоди и вернувшихся из моря взрослых особей нерки / Докл. Академии наук. Т. 430. № 4. – С. 548–551.

Голубь Е. В. 2001a. Особенности нерестовой миграции Мейныпильгынской нерки как следствие различий гидрологических характеристик озер Ваамочка и Пекульнейское // Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век : тез. докладов конф. молодых ученых. – Владивосток : ТИНРО-центр. – С. 13–14.

Голубь Е. В. 2001b. Травмированность нерки Мейныпильгынской озерно-речной системы в 2000 г. // Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век : тез. докладов конф. молодых ученых. – Владивосток : ТИНРО-центр. – С. 14–15.

Голубь Е. В. 2002. Возрастной состав и распределение на нерестилищах производителей нерки в Мейныпильгынской озерно-речной системе : тез. докл. Всероссийской конф. молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рождения Н. М. Книповича. – Мурманск : ПИНРО. – С. 50–51.

Голубь Е. В. 2003a. Некоторые данные по биологии и динамике численности нерки Мейныпильгынской озерно-речной системы (Чукотка) // Вопр. рыболовства. Т. 4. № 4 (16). – С. 638–660.

Голубь Е. В. 2003b. Первые данные по биологии нерки оз. Кайпыльген (Чукотка) : тез. докл. молодых ученых. – Владивосток : ТИНРО-центр. – С. 30–32.

Голубь Е. В. 2003c. Характеристика нерестовых водоемов (*Oncorhynchus nerka*) на нерестилищах Мейныпильгынской озерно-речной системы (Чукотка) // Изв. ТИНРО. Т. 135. – С. 59–71.

Голубь Е. В. 2003d. Динамика уровня флуктуирующей ассиметрии производителей нерки бассейнов Мейныпильгынской озерно-речной системы и р. Туманской : тез. докл. Всероссийской конф. молодых ученых. – Владивосток : ТИНРО-центр. – С. 30–32.

Голубь Е. В. 2003e. Материалы по биологии нерки Мейныпильгынской озерно-речной системы – тез. докл. Всероссийской конф. молодых ученых. – Владивосток : ТИНРО-центр. – С. 32–34.

Голубь Е. В. 2003f. Мейныпильгынская озерно-речная система – потенциальная ООПТ для сохранения лосося и среды его обитания на Чукотке : тез. докл. межд. конф. по созданию лососевых ООПТ. – Хабаровск. – С. 54–56.

Голубь Е. В. 2003g. Результаты и перспективы исследований Мейныпильгынской озерно-речной системы и бассейна оз. Кайпыльген // докл. межрегиональной конф. «Наследие Чукотки». – Анадырь. – С. 37–42.

Голубь Е. В. 2007a. Нерка *Oncorhynchus nerka* Чукотки: биология, распространение, численность : дис. … канд. биол. наук. – Анадырь : Чукотский филиал ТИНРО. – 205 с.

Голубь Е. В. 2007b. Нерка *Oncorhynchus nerka* Чукотки: биология, распространение, численность : автореф. дис. … канд. биол. наук. – Владивосток : ТИНРО. – 24 с.

Голубь Е. В. 2007c. Травмированность нерки Мейныпильгынской озерно-речной системы (Чукотка) // Изв. ТИНРО. Т. 149. – С. 99–121.

Голубь Е. В. 2007d. Нерка (*Oncorhynchus nerka*) Чукотки: биология, распространение, численность // Бюлл. реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы по изучению тихоокеанских лососей». № 2. – Владивосток : ТИНРО. – С. 139–146.

Голубь Е. В. 2008. Пространственное распределение и численность нерки в водоемах Чукотки // Чтения памяти С. М. Коновалова. – Владивосток. – С. 344–348.

Голубь Е. В., Голубь А. П. 2001. Характеристика нерестилищ нерки на реках Мейныпильгынской озерно-речной системы // Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век : тез. докл. конф. молодых ученых. – Владивосток : ТИНРО-центр. – С. 16–17.

Голубь Е. В., Голубь А. П. 2002. Нерестовые водоемы нерки в Мейныпильгынской озерно-речной системе на Чукотке : тез. докл. Всероссийской конф. молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рождения Н. М. Книповича. – Мурманск : ПИНРО. – С. 52–53.

Голубь Е. В., Голубь А. П. 2005. Некоторые данные о малочисленных популяциях нерки *Oncorhynchus nerka* Корякского побережья Чукотки // Наука Северо-Востока России – начало века : мат. Всероссийской научной конф., посвящ. памяти акад. К. В. Симакова и в честь его 70-летия (Магадан, 26–28 апреля 2005 г.). – Магадан : Северо-Восточный центр ДВО РАН. – С. 367–372.

Голубь Е. В., Голубь А. П. 2008. Краткие результаты НИР по биологии и оценке состояния запасов нерки в водоемах Чукотки в 2008 г. // Бюлл. реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы по изучению тихоокеанских лососей». № 3. – Владивосток : ТИНРО. – С. 35–43.

Голубь Е. В., Голубь А. П. 2009a. Флуктуирующая асимметрия как косвенный показатель численности : мат. конф. «Чтения памяти академика К. В. Симакова». – Магадан : Северо-Восточный центр ДВО РАН. – С. 161–162.

Голубь Е. В., Голубь А. П. 2009b. Исследования и промысел нерки и горбуши на Чукотке в 2009 г. // Бюлл. реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы по изучению тихоокеанских лососей». № 4. – Владивосток : ТИНРО. – С. 109–116.

Голубь Е. В., Голубь А. П. 2010a. Исследования и промысел нерки на Чукотке в 2010 г. // Бюлл. реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы по изучению тихоокеанских лососей». № 5. – Владивосток : ТИНРО. – С. 36–40.

Голубь Е. В. Голубь А. П. 2010b. Результаты отбора водоемов Чукотки, наиболее важных для сохранения тихоокеанских лососей // Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России. – М. : ВНИРО. – С. 28–41.

Гордиенко Т. А., Гордиенко В. Н., Кириченко В. Е. 2006. Оценка численности, половозрастная структура и вопросы охраны бурого медведя Южно-Камчатского заказника // Бурый медведь Камчатки: экология, охрана и рациональное использование. – Владивосток : Дальнаука. – С. 70–78.

Горин С. Л. 2009. Гидролого-морфологические процессы в эстуарии реки Камчатки на разных этапах его развития // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. X международ. научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 17–18 ноября 2009 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 62–67.

Городовская С. Б. 2000. Состояние яичников покатной молоди нерки оз. Курильского и его роль в формировании возрастной структуры стада // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки : тез. второй науч. конф. – Петропавловск-Камчатский. – С. 58–61.

Городовская С. Б. 2002. Сравнительный анализ состояния яичников покатной молоди нерки *Oncorhynchus nerka* из реки Озерной в разные годы // Экологическая физиология и биохимия рыб в аспекте продуктивности водоемов. Тр. ВНИРО. Т. 141. – С. 146–151.

Городовская С. Б. 2008. Влияние факторов среды на гаметогенез нерки р. Озерная (Западная Камчатка) : автореф. дис. … канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ. – 24 с.

Городовская С. Б., Шершнева В. И. 2004. Гистологическая и биохимическая характеристика гонад неполовозрелых особей кеты и нерки в период анадромных миграций // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов : мат. межд. науч. конф. – Петрозаводск : Институт биологии КарНЦ РАН. – С. 37–38.

Городовская С. Б., Шершнева В. И. 2007. Уточнение критериев неполовозрелости кеты и нерки // Исследования водных биоресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 9. – С. 35–67.

Городовская С. Б., Декштейн А. Б., Шершнева В. И. 2007. Физиологические и гистологические критерии оценки качества молоди нерки в первое лето и осень ее жизни в море // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: мат. международ. научн. конф. – Петрозаводск : Институт биологии КарНЦ РАН. – С. 44–45.

Горшкова Г. В., Горшков С. А. 1977. Карликовая нерка *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в оз. Азабачье на Камчатке // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 2. – С. 220–225.

Грицевич И. Г., Кокорин А. О., Подгорный И. И. 2007. Изменение климата. – М. : WWF России. – 56 с.

Гриценко О. Ф. 2009. Лосось в море и на бумаге // Российская газета – Федеральный выпуск № 4844 от 6 февраля 2009 г. (версия для печати).

Гриценко О. Ф., Чупахин В. М., Шершнев А. П. и др. 2000. Озеро Токотан (о-в Уруп) // Водные биологические ресурсы о. Уруп (Курильские острова). – М. : ВНИРО. – С. 12.

Державин А. Н. 1916a. Зимняя поездка на Курильское озеро // Камчатская экспедиция Федора Павловича Рябушинского. Отд. зоологический. Работы зоологического отдела на Камчатке в 1908–1909 гг. – М. Вып. 1. – С. 246–278.

Державин А. Н. 1916b. Осенняя поездка на Курильское озеро // Камчатская экспедиция Федора Павловича Рябушинского. Отд. зоологический. Работы зоологического отдела на Камчатке в 1908–1909 гг. – М. Вып. 1. – С. 309–343.

Дитмар К. 1901. – цит. по: Дитмар К. 2009. Поездки и пребывание на Камчатке в 1851–1855 гг. Часть первая. – Петропавловск-Камчатский : Холдинговая компания «Новая книга». – 566 с. + карта.

Догель В. А. 1947. Курс общей паразитологии. – Л. : Учпедгиз. – 371 с.

Дубынин В. А. 1986. Связь размерно-весовых показателей покатной молоди с численностью поколений и производителей нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Курильское (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 6. – С. 1023–1026.

Дубынин В. А. 2003. Качественные покозатели смолтов нерки стада р. Озерная в 1965–1973 и 1992–2002 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. IV научн. конф. 18–19 ноября 2003 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 43–46.

Дубынин В. А. 2010. Мониторинг стада нерки р. Озерная (по материалам 2009–2010 гг.) // Петропавловск-Камчатский : Архив КамчатНИРО. – 34 с.

Дубынин В. А., Бугаев В. Ф. 2002. Изменчивость длины и массы тела смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* стад рек Озерная и Камчатка в зависимости от некоторых факторов среды // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. III научн. конф. 27–28 ноября 2002 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 40–43.

Дубынин В. А., Бугаев В. Ф. 2004. Качественные показатели смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* стада р. Озерная в 1965–1973 и 1991–2002 годы и особенности структуры пресноводной части чешуи рыб поколения 1994 года : докл. IV научн. конф. 17–18 ноября 2003 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 33–46.

Дубынин В. А., Бугаев В. Ф. 2005. О самых мелких смолтах нерки *Oncorhynchus nerka* р. Озерная за период исследований с 1941 по 2001 г. // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Т. 1. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 207–213.

Дубынин В. А., Бугаев В. Ф., Шевляков Е. А. 2007a. О возможном прилове морскими ставными неводами в районе второстепенных рек Западной Камчатки нерки, не принадлежащей стадам этих рек // Изв. ТИНРО. Т. 149. – С. 226–241.

Дубынин В. А., Шевляков Е. А., Ильин О. И. 2007b. К методике прогнозирования численности поколений нерки *Oncorhynchus nerka* стада р. Озерной // Изв. ТИНРО. Т. 149. – С. 219–225.

Дулепова Е. П. 1998a. Трофические связи массовых видов лососей в Беринговом море в летний период // Изв. ТИНРО. Т. 124. – С. 614–623.

Дулепова Е. П. 1998b. Сеголетки горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* в трофической структуре эпипелагиали южной части Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 38. Вып. 5. – С. 633–640.

Егорова Т. В. 1964. Динамика численности красной р. Озерной // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. – М. : Наука. – С. 43–48.

Егорова Т. В. 1966. Опыт прогнозирования величины нерестовых подходов красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в бассейне р. Озерная (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 3. – С. 432–445.

Егорова Т. В. 1968. Основные закономерности, определяющие динамику численности красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Озерной : автореф. дис. … канд. биол. наук. – Владивосток : ТИНРО. – 22 с.

Егорова Т. В. 1970a. Размножение и развитие красной в бассейне реки Озерной // Изв. ТИНРО. Т. 73. – С. 39–53.

Егорова Т. В. 1970b. Об отсутствии сезонных группировок у красной бассейна реки Озерной // Изв. ТИНРО. Т. 78. – С. 43–47.

Егорова Т. В. 1977. Нерестовый ход и сроки нереста *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Озерной // Вопр. ихтиол. Т. 17. Вып. 4. – С. 634–641.

Егорова Т. В., Крогиус Ф. В., Куренков И. И., Семко Р. С. 1961. Причины колебаний численности красной р. Озерной // Вопр. ихтиол. Т. 1. Вып. 3. – С. 439–447.

Еленкин А. А. 1914. Пресноводные водоросли Камчатки // Камчатская экспедиция Ф. П. Рябушинского. Отд. Ботанический. Вып. 2. – С. 3–402 (цит. по: Куренков, 2005).

Ермаков Н. П. 1974. География Камчатской области. – Петропавловск-Камчатский : Дальиздат, Камчат. отд. – 96 с.

Ерохин В. Г. 1998. Распределение и биологические показатели молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) в восточной части Охотского моря // Исследования биологии и динамики числен. промысл. рыб камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО. Вып. 4. – С. 124–130.

Ерохин В. Г. 2002a. Биология молоди тихоокеанских лососей в прикамчатских водах Охотского моря : дис. … канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ. – 145 с.

Ерохин В. Г. 2002b. Роль прибрежных вод Западной Камчатки в нагуле молоди лососей (к вопросу о рыбохозяйственной значимости прикамчатских вод в аспекте нефтегазодобывающей деятельности на шельфе дальневосточных морей) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 6. – С. 149–157.

Ерохин В. Г. 2007. Дрифтерные исследования морского периода жизни тихоокеанских лососей в прикамчатских водах ИЭЗ России в 1993–2006 гг. // Вопр. рыболовства. Т. 8. № 3(31). – С. 484–524.

Ерохин В. Г., Декштейн А. Б., Карпенко В. И. 2004. Результаты оценки численности молоди лососей в Охотском море осенью 2003 г. // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. – Магадан : МагаданНИРО. Вып. 2. – С. 214–226.

Ерохин В. Г., Смородин В. П. 2005. Биология молоди тихоокеанских лососей в юго-западной части Берингова моря: отчет о НИР КамчатНИРО (цит. по: Шунтов, Темных, 2008). – 71 с.

Ефимкин А. Я. 2003. Питание лососей западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002 г. // Изв. ТИНРО. Т. 134. – С. 120–134.

Ефимкин А. Я., Волков А. Ф., Кузнецова Н. А. 2004. Питание тихоокеанских лососей в Беринговом море в осенний период 2003 и летом 2004 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 139. – С. 370–387.

Запорожец Г. В., Запорожец О. М. 2006a. Оценка влияния искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей на биологические характеристики возвращающихся производителей // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. VI научн. конф. 29–30 ноября 2005 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 65–73.

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

Запорожец Г. В., Запорожец О. М. 2010. Рыбоводные заводы Камчатки: некоторые последствия воспроизводства тихоокеанских лососей // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. XI международ. научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 24–25 ноября 2010 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 186–189.

Запорожец Г. В., Запорожец О. М. 2011. Лососевые рыбоводные заводы Дальнего Востока в экосистемах Северной Пацифики. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – 268 с.

Запорожец О. М., Запорожец Г. В. 1998. Развитие нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) из разных популяций (речных и озерных) при одинаковых условиях выращивания // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО. Вып. 4. – С. 153–159.

Запорожец О. М., Запорожец Г. В. 2002. Лососи р. Паратунки в условиях антропогенного воздействия // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. III научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 26–27 ноября 2002 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 179–182.

Запорожец О. М., Запорожец Г. В. 2003. Состояние популяций тихоокеанских лососей р. Паратунки (Восточная Камчатка) к началу XXI века // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. III научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 26–27 ноября 2002 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 55–67.

Запорожец О. М., Запорожец Г. В. 2004. Анализ эффективности работы камчатских лососевых рыбоводных заводов // Вопр. рыболовства. Т. 5. № 2 (18). – С. 328–361.

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

Запорожец О. М., Запорожец Г. В. 2008. Лососи реки Паратунки (Восточная Камчатка): история изучения и современное состояние. – Петропавловск-Камчатский : СЭТО-СТ Плюс. – 132 с.

Запорожец О. Г., Шевляков Е. А., Запорожец Г. В., Антонов Н. П. 2007a. Возможности использования данных о нелегальном вылове тихоокеанских лососей для реальной оценки их запасов // Вопр. рыболовства. Т. 8. – № 3 (31). – С. 471–483.

Запорожец О. Г., Шевляков Е. А., Запорожец Г. В. 2007b. Анализ динамики численности камчатских лососей в XX–XXI вв. с учетом их легального и нелегального изъятия и оценка экономических потерь // Бюлл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток : ТИНРО-центр. – С. 169–177.

Зорбиди Ж. Х. 2010. Кижуч азиатских стад. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – 306 с.

Иванков В. Н. 1968. Тихоокеанские лососи острова Итуруп (Курильские острова) // Изв. ТИНРО. Т. 65. – С. 49–74

Иванков В. Н. 1984. Проходная и жилая формы нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) о. Итуруп (Курильские острова) // Биология проходных рыб Дальнего Востока. – Владивосток. – С. 65–73.

Ильин В. Е., Коновалов С. М., Шевляков А. Г. 1983. Коэффициент миграции и пространственная структура тихоокеанских лососей // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. – М. : Наука. – С. 9–18.

Карманова И. В., Пугаева В. П., Рудакова С. Л., Линева Г. П., Сергеенко Н. В., Гаврюсева Т. В., Устименко Е. А. 2002. Пути проникновения патогенов молоди тихоокеанских лососей на рыбоводные заводы Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 6. – С. 303–307.

Карпенко В. И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. – М. : ВНИРО. – 165 с.

Карпенко В. И. 2000. Роль раннего морского периода жизни в формировании урожайности поколений дальневосточных лососей // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 5. – С. 35–41.

Карпенко В. И., Волков А. Ф., Коваль М. В. 2006. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 8. – С. 113–125.

Карпенко В. И., Максименков В. В., Пискунова Л. В., Шершнева В. И. 2002. Роль молоди лососей в прибрежных экосистемах северо-востока Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 6. – С. 135–148.

Карпенко В. И., Рассадников О. А. 2004. Состояние запасов дальневосточных лососей в современный период (1971–2002 гг.) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 7. – С. 14–26.

Кеннеди Л. Р. 1978. Экологическая паразитология // пер. с англ.; под ред. К. М. Рыжикова и О. Н. Бауэра. – М. : Мир. – 232 с.

Ким Иль. 1988. Краткая история советско-японских рыболовных отношений // Рациональное использование биоресурсов Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : Дальневост. книжн. . Камчат. отд. – С. 120–126.

Кловач Н. В. 2003. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты. – М. : ВНИРО. – 164 с.

Кляшторин Л. Б. 2000. Тихоокеанские лососи: климат и динамика запасов // Рыбное хоз-во. № 4. – С. 32–34.

Кляшторин Л. Б., Смирнов Б. П. 1990. Оценка готовности к морской миграции у искусственно выращиваемой молоди нерки // Рыбное хоз-во. № 2. – С. 42–45.

Кляшторин Л. Б., Смирнов Б. П., Толстяк Т. И. 1990. Получение полноценного смолта-сеголетка при ускоренном подращивании // Рыбное хоз-во. № 11. – С. 30–32.

Кляшторин Л. Б. Любушин А. А. 2005. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. – М. : ВНИРО. – 235 с.

Ковалев М. Ю. 1990. Особенности роста аборигенной молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в оз. Азабачье (Камчатка) // Вопр. ихтиол. Т. 30. Вып. 3. – С. 432–438.

Ковалев М. Ю. 1995a. Дифференциация двух группировок молоди нерки в озере Азабачьем (Камчатка) // Биология моря. Т. 21. № 3. – С. 195–200.

Ковалев М. Ю. 1995b. Рост и формирование чешуи молоди нерки озера Азабачьего (Камчатка) // Биология моря. Т. 21. № 5. – С. 321–328.

Ковалев М. Ю. 1995c. Биология и дифференциация молоди нерки реки Камчатки : автореф. дис. … канд. биол. наук. – Владивосток : ИБМ ДВО РАН. – 20 с.

Ковалев М. Ю., Карпенко А. И. 1997. Особенности экологии пресноводного нагула у двух аборигенных популяций нерки озера Азабачьего // Биология моря. Т. 23. № 5. – С. 298–303.

Ковалев М. Ю., Карпенко А. И. 1998. Подтверждение метода дифференциации нерки озера Азабачьего // Биол. моря. Т. 24. № 5. – С. 334–337.

Ковалев М. Ю., Карпенко А. И., Ржаникова Л. А. 1999. Ревизия методов определения пресноводного возраста смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* озера Азабачьего (Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 126. Ч. 2. – С. 372–382.

Ковалев М. Ю., Максимов И. И. 1994. Трофическая дифференциация молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в оз. Азабачье Камчатка // Вопр. ихтиол. Т. 34. Вып. 1. – С. 41–47.

Ковалев М. Ю., Ржаникова Л. А., Карпенко А. И. 2000. Динамика возраста смолтификации нерки озера Азабачьего и факторы, ее определяющие // Биол. моря. Т. 26. № 3. – С. 188–192.

Коваль М. В., Морозова А. В. 2008. Питание тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в период преданадромных миграций и летнего нагула в водах, прилегающих к Камчатке // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 10. – С. 72–89.

Кокорин А. О., Грицевич И. Г., Сафонов Г. В. 2004. Изменения климата и Киотский протокол – реалии и практические возможности. – М. – 64 с.

Кокорин А. О. 2010. Изменения климата: 100 вопросов и ответов. – М. : WWF России. – 120 с.

Колмакова А. А. 2010. Аминокислоты сестона малых эвтрофных водоемов бассейна Енисея : автореф. дис. … канд. биол. наук. – Красноярск : ИФ СО РАН. – 24 с.

Коммерческий дрифтерный промысел тихоокеанских лососей и его влияние на экосистему моря. 2004. – М. : WWF России. – 64 с.

Комплексные исследования Курильского озера (Южная Камчатка). 1986. – Владивосток : ДВГУ. – 207 с.

Коновалов С. М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки. – Л. : Наука. – 232 с.

Коновалов С. М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. – Л. : Наука. – 237 с.

Коновалов С. М., Шевляков А. Г. 1980. Наследование размеров, формы и массы тела у тихоокеанских лососей // Популяционная биология и систематика лососевых. – Владивосток : ИБМ ДВНЦ АН СССР. – С. 3050.

Коротаев Ю. А., Коротаева О. Б., Чикилев В. Г. 1999. Биологические особенности нерки рек бассейна Анадырского лимана // Изв. ТИНРО. Т. 126. – С. 358–362.

Котенев Б. Н., Гриценко О. Ф., Кловач Н. В. 2006. Об организации промысла тихоокеанских лососей. – М. : ВНИРО. – 32 с.

Кохменко Л. В., Тугарина П. Я. 1972. Материалы к биологии камчатского хариуса *Thymallis arcticus grubei natio mertensi* Valenciennes // Известия ТИНРО. Т. 82. – С. 199–218.

Красная Книга Камчатки. 2006. Т. 1. Животные. – Петропавловск-Камчатский : Камчатский печатный двор. – 272 с.

Крашенинников С. П. 1755. – цит. по: Крашенинников С. П. 1994. Описание земли Камчатки. Т. 1. – СПб. : Наука. – 438 с.

Крогиус Ф. В. 1957. Замечания по расчислению темпа роста лососей // Изв. ТИНРО. Т. 45. – С. 198–200.

Крогиус Ф. В. 1958. О строении чешуи камчатской красной разных локальных стад // Биология морского периода жизни дальневосточных лососей. – М. – С. 52–63.

Крогиус Ф. В. 1960. Темп роста и возрастные группировки красной (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) в море // Вопр. ихтиол. 1960. Т. 16. – С. 67–88.

Крогиус Ф. В. 1961. О связях темпа роста и численности красной : тр. совещания по динамике численности рыб. – М. : Изд. АН СССР. – С. 132–146.

Крогиус Ф. В. 1965. О причинах изменения темпа роста красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) р. Озерной // Вопр. ихтиол. Т. 5. Вып. 3. – С. 504–517.

Крогиус Ф. В. 1970. О различных типах чешуи красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатки и времени образования годового кольца // Изв. ТИНРО. Т. 74. – С. 67–81.

Крогиус Ф. В. 1983. Сезонные расы красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) и ее нерестилища в водоемах Камчатки // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. – М. : Наука. – С. 18–31.

Крогиус Ф. В., Крохин Е. М. 1948. Об урожайности молоди красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) // Изв. ТИНРО. Т. 68. – С. 3–27.

Крогиус Ф. В., Крохин Е. М. 1956. Результаты исследования нерки-красной, состояние ее запасов и колебания численности в водах Камчатки // Вопр. ихтиол. Т. 7. Вып. 5. – С. 3–20.

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

Крогиус Ф. В., Крохин Е. М., Меншуткин В. В. 1987. Тихоокеанский лосось (нерка) в экосистеме оз. Дальнего (Камчатка). – Л. : Наука. – 200 с.

Крохин Е. М. 1960. Нерестилища красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) (очерк геоморфологии, температурного режима и гидрохимии) // Вопр. ихтиологии. Т. 16. – С. 89–110.

Крохин Е. М. 1967. Материалы к познанию карликовой красной в оз. Дальнее (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 3. – С. 433–445.

Крохин Е. М. 1972. Озеро Азабачье (физико-географический очерк) // Изв. ТИНРО. Т. 82. – С. 3–31.

Крохин Е. М., Крогиус Ф. В. 1937a. Очерк Курильского озера и биологии красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в его бассейне // Тр. Тихоокеанского комитета. Т. IV. – М. ; Л. : АН СССР. – С. 3–165.

Крохин Е. М., Крогиус Ф. В. 1937b. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем // Изв. ТИНРО. Т. 9. – 80 с.

Крохин Е. М., Куренков И. И. 1964. Рыбохозяйственное освоение Кроноцкого озера // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. – М. : Наука. – С. 100–106.

Кудзина М. А., Остроумов А. Г., Погодин В. Г. 1998. Оценка статистических связей в динамике численности популяций тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* (Suckley) (Salmonidae), воспроизводящихся в реках Камчатки // Исследования биологии и динамики числен. промысл. рыб камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО. Вып. 4. – С. 70–76.

Кузищин К. В., Груздева М. А., Павлов Д. С. 2009. Биология «речной» нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) бассейна реки Коль (Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. X международ. научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 17–18 ноября 2009 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 276–280.

Кузнецов И. И. 1928. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей. Т. 2. – Владивосток : Изв. ТОНС. Вып. 3. – 196 с.

Кузнецова Н. А. 2005. Питание и пищевые отношения нектона в эпипелагиали северной части Охотского моря. – Владивосток : ТИНРО-центр. – 236 с.

Кузнецов В. В., Мина М. В. 1982. Исследования популяционной структуры в связи с проблемами динамики численности рыб // Всесоюзная конференция по теории формирования численности и рациональному использованию стад промысловых рыб. – М. : ВНИРО. – С. 21–26.

Куренков И. И. 1954. Результаты акклиматизации карася в водоемах Камчатки // Тр. совещ. по проблеме акклиматизации рыб и водных беспозвоночных. – Л. : АН СССР. – С. 130–134.

Куренков И. И. 1964. Кормовая база молоди лососей во внутренних водоемах Камчатки // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. – М. : Наука. – С. 106–112.

Куренков И. И. 1967a. Планктон озер Камаковской низменности (бассейн р. Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 57. – С. 154–169.

Куренков И. И. 1967b. Гидробиологический очерк оз. Нерпичьего (Восточная Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 57. – С. 170–186.

Куренков И. И. 1967c. Список водных беспозвоночных внутренних водоемов Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 57. – С. 202–224.

Куренков И. И. 1970. Пресное или соленое оз. Нерпичье? // Вопр. геогр. Камчатки. Вып. 6. – С. 95–97.

Куренков И. И. 1972. Гидробиологическая характеристика оз. Азабачье по материалам 1949–1963 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 82. – С. 33–49.

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

Куренков И. И. 1978a. Структура популяций и продукция планктонных ракообразных в двух мезотрофных озерах Камчатки // Элементы водных экосистем. – Новосибирск : Наука. – С. 208–215.

Куренков И. И. 1978b. Планктон оз. Кроноцкое (Камчатка) // Систематика и биология пресноводных организмов северовостока Азии. Изд. БПИ ДВНЦ АН СССР. – Владивосток. – С. 46–55.

Куренков И. И. 2005. Зоопланктон озер Камчатки. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – 178 с.

Куренков И. И., Куренков С. И. 1988. Экспериментальная фертилизация оз. Лиственничное // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. – Владивосток : ТИНРО. – С. 8–20.

Куренков И. И., Тарасов В. И. 1986. Лимнологические исследования оз. Курильского в связи с разработкой мер по увеличению его биологической продуктивности // Комплексные исследования озера Курильского (Южная Камчатка). – Владивосток : Дальневост. гос. ун-т. – С. 5–9.

Куренков С. И. 1970. Красная оз. Саранное (Командорские острова) // Изв. ТИНРО. Т. 78. – С. 49–60.

Куренков С. И. 1977. Две репродуктивно изолированные группы жилой нерки *Oncorhynchus nerka Kenerleyi* (Suckley) оз. Кроноцкого // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 4. – С. 597–606.

Куренков С. И. 1979. Популяционная структура кокани Кроноцкого озера : автореф. дис. … канд. биол. наук. – М. : Изд. МГУ. – 22 с.

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

Куренков С. И. 1998. Недолгая история популяции кокани оз. Карымское // Первая международ. науч. конф. «Вулканизм и биосфера» : тез. докл. – Туапсе : Черноморск. регион. научно-практич. центр школьн. краеведения. – С. 65–66.

Куренков С. И. 1999. Интродукция кокани в озера Камчатки. Проблемы охраны и рац. использ. биоресурсов Камчатки : тез. докл. обл. науч.-практич. конф. – Петропавловск-Камчатский : Госкомкамчатэкология. – С. 68.

Куренков С. И. 2000. Результаты интродукции кокани в озера Камчатки // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки : докл. науч.-практ. конф. – Петропавловск-Камчатский. – С. 30–38.

Курмазов А. А. 2001. Международно-правовые условия освоения морских биологических ресурсов в Тихом и Индийском океанах // Мировой океан: использование биологических ресурсов. Информ.-аналит. сб. Вып. 2. – М. : ВИНИТИ-ВНИРО. – С. 24–41.

Курмазов А. А. 2006. Освоение прибрежий и развитие рыболовства в Беринговом море. – Владивосток : ТИНРО-Центр. – 259 с.

Лагунов И. И. 1940. Красная *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) реки Камчатки : дис. … канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский : ВНИРО. – 167 с.

Лагунов И. И. 1968. Обзор научных рыбохозяйственных исследований, проведенных на Камчатке за годы Советской власти // Изв. ТИНРО. Т. 64. – С. 3–13.

Лагунов И. И. 1985. Вспышка численности колюшки // Вопр. географии Камчатки. Т. 9. – Петропавловск-Камчатский. – С. 17–20.

Лакин Г. Ф. 1990. Биометрия. Изд. 4-е. – М. : Высшая школа. – 352 с.

Лебедев В. Н. 1914. Воды юго-восточной Камчатки. Ч. 1. Озера. II том // Тр. Зоолог. Отд. Камчатской экспедиции Федора Павловича Рябушинского (цит. по: Крохин, 1972).

Леванидов В. Я., Леванидова И. М. 1962. Нерестово-выростные водоемы Тепловского рыбоводного завода и их биологическая продуктивность // Изв. ТИНРО. Т. 48. – С. 3–66.

Леванидова И. М., Леванидов В. Я. 1972. Бентос озера Азабачьего // Изв. ТИНРО. Т. 82. – С. 51–92.

Лепская Е. В. 1986. Фитопланктон оз. Курильское в связи с проблемой фертилизации // Комплексные исследования оз. Курильского. – Владивосток : ДВГУ. – С. 67–71.

Лепская Е. В. 1988. Фитопланктон оз. Курильское в эксперименте по фертилизации водоема // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. – Владивосток : ТИНРО. – С. 34–38.

Лепская Е. В. 1995. Физиологические группы бактериопланктона оз. Курильского // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 3. – С. 175–177.

Лепская Е. В. 1998. Попытка частичной реконструкции диатомовой составляющей фитопланктона оз. Курильское (Южная Камчатка) по результатам изучения питания *Cyclops scutifer* // Северо-Восток России: прошлое, настоящее, будущее : тез. докл. регион. научн. конф. – Магадан. – С. 12.

Лепская Е. В. 2000. Фитопланктон оз. Азабачье и его роль в питании массовых видов зоопланктона // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. V. – С. 152–160.

Лепская Е. В. 2001. Разнообразие факультативных планктонных диатомовых семейства *Flagilariophyceae Greville* в озерах Камчатки и острова Беринга // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. II научн. конф. 9–10 апреля 2001 г. – Петропавловск-Камчатский : Камшат. – С. 56–57.

Лепская Е. В. 2002. Особенности фито- и микропланктонного сообщества озера Курильское во второй половине 90-х годов XX века // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. VI. – С. 55–66.

Лепская Е. В. 2003a. Фитопланктон Толмачевского водохранилища в начальной стадии его существования // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. III науч. конф. 26–27 ноября 2002 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 80–86.

Лепская Е. В. 2003b. *Alulacoseira subarctica* (O. Muller) Haworth (Bacillariophyta) в озерах Камчатки // Материалы XI съезда РБО. – Барнаул : Азбука. – С. 121–122.

Лепская Е. В. 2004. Многолетняя динамика численности и биомассы фитопланктона озера Курильское и определяющие ее факторы // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 7. – С. 79–87.

Лепская Е. В. 2005. *Synedra Cyclopum* Brutschy в некоторых озерах Камчатки // Морфология, систематика, онтогенез, экология и биогеография диатомовых водорослей : сб. тез. IX школы диатомологов России и стран СНГ. – Борок : Ин-т биологии внутр. вод. – С. 16–17.

Лепская Е. В. 2006. Фитопланктонное сообщество оз. Лиственничное в связи с проблемой фертилизации последнего // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. VII международ. научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 28–29 ноября 2006 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 94–98.

Лепская Е. В. 2007. Фитопланктон озера Паланского. Таксономия, экология, динамика количественных характеристик // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 9. – С. 10–20.

Лепская Е. В., Базаркина Л. А., Куренков И. И., Погодаев Е. Г., Бонк Т. В., Шубкин С. В., Охлопков О. К. 2007. Современное состояние планктонного сообщества оз. Лиственничное (Юго-Восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. VII науч. конф. 28–29 ноября 2006 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 77–86.

Лепская Е. В., Базаркина Л. А., Уколова Т. К., Шагинян А. Э. 2009. Развитие гидробиологических процессов в Толмачевском водохранилище в период становления его экосистемы // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. IX науч. конф. 25–26 ноября 2008 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 22–29.

Лепская Е. В., Литовченко Е. В. 2006. Предварительная реконструкция палеоэкологии оз. Курильское (Южная Камчатка) по результатам диатомового анализа керна донного грунта // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. VI научн. конф. 29–30 ноября 2005 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 85–91.

Лепская Е. В., Лупикина Е. Г., Маслов А. В., Уколова Т. К., Свириденко В. Д. 2003. К характеристике альгофлоры пелагиали некоторых озер Камчатки // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – Владивосток : Дальнаука. Вып. 2. – С. 272–286.

Лепская Е. В., Лупикина Е. Г., Миловская Л. В., Сиротенко И. Н., Свириденко В. Д. 1998. Фитопланктон оз. Паланское (Камчатка) как показатель состояния его экосистемы // Исследования биологии и динамики числен. промысл. рыб камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО. Вып. 4. – С. 175–181.

Лепская Е. В., Погодаев Е. Г., Шубкин С. В., Маркевич Г. Н., Петров М. Ю. 2008. Фитопланктонное сообщество Толмачевского водохранилища (Южная Камчатка) в 1999–2007 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. IX международ. научн. конф. 25–26 ноября 2008 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 81–84.

Лепская Е. В., Рассел Ч. 1999. Доминантная флора лососевых озер юга Камчатки (Россия) : тез. докл. II международ. конф. «Актуальные проблемы современной альгологии» (Киев, май 1999 г.) // Альгология. Т. 9. № 2. – С. 73.

Лепская Е. В., Маслов А. В. 1998. Многолетняя динамика фитопланктонного сообщества оз. Курильское (южная Камчатка) // Исследования биологии и динамики числен. промысл. рыб камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО. Вып. 4. – С. 182–188.

Лепская Е. В., Маслов А. В. 2009. Долгосрочные изменения гидрометеорологической обстановки в бассейне озера Ку-

рильского (Камчатка) и особенности трансформации «рыбного» фосфора в озерной экосистеме // Изв. ТИНРО. Т. 159. – С. 293–302.

Лепская Е. В., Уколова Т. К., Свириденко В. Д. 2000. Фитопигменты в планктоне озера Курильское (предварительные результаты) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 5. – С. 161–169.

Лобков Е. Г. 1999. Камчатка. Объекты всемирного природного наследия. – М. : ЛОГАТА. – 152 с.

Лобков Е. Г. 2002. Трофические связи птиц с лососевыми рыбами на Камчатке // Биология и охрана птиц Камчатки. – М. : Центра охраны дикой природы. – С. 3–30.

Лобков Е. Г. 2008. Птицы в экосистемах лососевых водоемов Камчатки. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – 96 с.

Лососи–2010 (путинный прогноз). 2010. – Владивосток : ТИНРО. – 126 с.

Лососи–2011 (путинный прогноз). 2011. – Владивосток : ТИНРО. – 125 с.

Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России. 2010. – М. : ВНИРО. – 141 с.

Лупикина Е. Г., Жаковщикова Т. К. 2003. Диатомовые водоросли – растения-первопоселенцы оз. Карымское постката-строфического периода // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. IV научн. конф. Петропавловск-Камчатский, 18–19 ноября 2003 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 65–67.

Макоедов А. Н., Куманцов М. И., Коротаев Ю. А., Коротаева О. Б. 2000. Промысловые рыбы внутренних водоемов Чукотки. – М. : УМК «Психология». – 208 с.

Максименков В. В. 2007. Питание и пищевые отношения молоди рыб, обитающих в эстуариях рек и прибрежье Камчатки. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – 278 с.

Максимов С. В. 1997. Кокани *Oncorhynchus nerka kennerly* (Suckley) острова Беринга // Первый конгресс ихтиологов России : тез. докл. – М. : ВНИРО. – С. 47.

Маркевич Г. Н. 2007. Изменение длины тела жилой нерки-кокани в условиях интродукции в Толмачевское озеро (Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. VIII международ. научн. конф. 27–28 ноября 2007 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 227–228.

Маркевич Г. Н. 2008a. Формирование структуры чешуи у озерной нерки *Oncorhynchus nerka* из водоемов Камчатки и определение ее возраста // Вопр. ихтиологии. Т. 48. Вып. 2. – С. 173–178.

Маркевич Г. Н. 2008b. Возрастная структура и рост жилой нерки-кокани (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в естественной и интродуцированных популяциях водоемов Камчатского полуострова // Вопр. ихтиологии. Т. 48. Вып. 4. – С. 494–500.

Маркевич Г. Н. 2008c. Интродукция жилой формы нерки в безрыбные водоемы Камчатки : дис. … канд. биол. наук. – М. : МГУ. – 154 с.

Маркевич Г. Н. 2008d. Интродукция жилой формы нерки в безрыбные водоемы Камчатки: автореф. дис. … канд. биол. наук. – М. : МГУ. – 25 с.

Маслов А. В., Бугаев В .Ф. 2010. Полет над гнездом нерки. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – 72 с.

Меншуткин В. В., Кисляков Ю. А. 1968. Модельное исследование промысла красной р. Озерной // Рыбное хоз-во. № 4. – С. 86–90.

Мейснер В. И. 1932. Основы рыбного хозяйства. – М. ; Л. : Снабтехиздат. – 191 с.

Миловская Л. В. 1983a. Размерно-весовая характеристика *Neutrodiaptomus angustiolobis* и *Cyclops scutofer* из оз. Кроноцкое // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана. – Владивосток. – С. 50–51.

Миловская Л. В. 1983b. Продукция пелагических ракообразных в оз. Кроноцкое // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана. – Владивосток. – С. 51–58.

Миловская Л. В. 1986. Общая характеристика летнего распределения кормового копеподного планктона в оз. Курильское // Комплексные исследования оз. Курильского. – Владивосток : ДВГУ. – С. 72–82.

Миловская Л. В. 1988. Влияние фертилизации на популяционные показатели и продукцию в оз. Курильское // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. – Владивосток : ТИНРО. – С. 50–57.

Миловская Л. В. 1991. К вопросу о выборе стратегии фертилизации Курильского озера // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский. – Вып. 1. Ч. 1. – С. 18–31.

Миловская Л. В. 2000. Роль фосфора в формировании рыбопродуктивности Курильского озера (Южная Камчатка) // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки : докл. Второй камчатской областной научно-практической конференции. – Петропавловск-Камчатский. – С. 92–98.

Миловская Л. В. 2002. Характеристика гидрометеорологических условий и поступления фосфора в Курильское озеро в 1980–2000 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. Вып. VI. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 19–26.

Миловская Л. В. 2004. Общая гидрохимическая характеристика и трофический статус озера Курильское // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 7. – С. 59–69.

Миловская Л. В. 2006. Влияние условий нагула молоди нерки в озере Курильское на структуру чешуи, размеры покатников и выживаемость поколений // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 8. – С. 166–187.

Миловская Л. В. 2007. Влияние абиотических и биотических условий на формирование кормовой базы молоди нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) в пелагиали оз. Курильское (Камчатка) : автореф. … дис. канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ. – 24 с.

Миловская Л. В., Бонк Т. В. 2004. Состояние пелагического зоопланктонного сообщества озера Курильское в фертилизационный и постфертилизационный периоды (1980–2000 гг.) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 7. – С. 94–102.

Миловская Л. В., Городовская С. Б., Толстяк Т. И. 2004. Влияние численности отнерестившихся рыб и условий пресноводного нагула на соотношение и размер половых клеток самок покатников нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в оз. Курильском (Западная Камчатка) // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов : мат. международ. научн. конф. – Петрозаводск : Ин-т биологии КарНЦ РАН. – С. 92–93.

Миловская Л. В., Городовская С. Б., Толстяк Т. И. 2007. К методике определения оптимального количества производителей с учетом влияния условий пресноводного нагула на воспроизводительную способность покатников нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.) р. Озерная (Западная Камчатка) // Методические основы исследований рыб дальневосточных морей : тр. ВНИРО. Т. 146. – С. 97–116.

Миловская Л. В., Дубынин В. А. 1999. Тенденции в изменении рыбопродуктивности Курильского озера // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки : тез. докл. областн. научно-практич. конф., Петропавловск-Камчатский, 10–12 июня 1999 г. – Петропавловск-Камчатский. – С. 73–74.

Миловская Л. В., Лепская Е. В., Уколова Т. К., Бонк Т. В., Свириденко В. Д., Шубкин С. В. 2006. Влияние абиотических и биотических факторов на формирование кормовой базы молоди нерки в озере Паланском (Камчатка) // IX съезд гидробиологического общества РАН : тез. докл. Т. II. – Тольятти : Самарский научн. центр РАН. – С. 30.

Миловская Л. В., Селифонов М. М. 1993. К вопросу о влиянии фосфора на трофику Курильского озера // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 2. – С. 25–36.

Миловская Л. В., Уколова Т. К. 1993. Влияние фертилизации на фосфорный режим Курильского озера // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 2. – С. 37–49.

Мина М. В. 1976. О методике определения возраста рыб при проведении популяционных исследований // Типовые методики исследований продуктивности рыб в пределах их ареалов. Ч. 2. – Вильнюс : Мокслас. – С. 31–37.

Мина М. В. 1986. Микроэволюция рыб. – М. : Наука. – 208 с.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. 1976. Рост животных. – М. : Наука. – 292 с.

Моисеев Р. С., Михайлова Т. Р. 2007. О стратегиях управления природопользованием в бассейнах лососевых рек Камчатской области. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – 88 с.

Море надежды. 2004. // Состояние биологических ресурсов российской части Берингова моря: проблемы сохранения и роль общественности. – Владивосток : МОБО ДВОРЦ И.С.А.Р. ; «Русский Остров». – 110 с.

Муравьев Я. Д. 1985. Снежный покров горных районов Камчатки // Вопр. геогр. Камчатки. Вып. 9. – С. 30–40.

Найденко С. В. 2002. Трофическая структура нектона эпипелагиали южнокурильского района в летний период в первой половине 1990-х годов // Изв. ТИНРО. Т. 130. – С. 618–652.

Найденко С. В. 2003. Трофическая структура пелагических сообществ южнокурильского района : дис. … канд. биол. наук. – Владивосток : ТИНРО-центр. – 182 с.

Найденко С. В., Кузнецова Н. А. 2002. Трофические связи тихоокеанских лососей в эпипелагиали южных Курильских островов // Изв. ТИНРО. Т. 130. – С. 570–594.

Науменко А. Т., Лобков Е. А., Никаноров А. П. 1986. Кроноцкий заповедник. – М. : Агропромиздат. – 92 с.

Науменко Н. И. 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. – Петропавловск-Камчатский : Камчатский печатный двор. – 330 с.

Невзоров Б. А. 2003. От этого зависит жизнь наших детей (беседовала О. Рогова) // Рыбак Камчатки. – № 48 (4996). – 3 дек. 2003 г. Приложение: Усть-Камчатские вести. – № 49 (89). – 3 дек. 2003. – С. 1.

Нечаев А. 2008. Камчатка – царство вулканов. – М. : Логата ; Петропавловск-Камчатский : Новая Книга. – 200 с.

Николаев А. С. 1988a. Особенности вертикального распределения звукорассеивающих слоев в оз. Курильском как способ биоиндикации неркового водоема // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. – Владивосток : ТИНРО. – С. 58–65.

Николаев А. С. 1988b. Некоторые результаты исследований экологии вертикального распределения пелагической молоди нерки до и после фертилизации оз. Курильского // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. – Владивосток : ТИНРО. – С. 65–82.

Николаев А. С. 1995. Прогностические аспекты соотношения «скат-возврат» у стада нерки бассейна реки Озерная на Камчатке // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 3. – С. 12–22.

Николаев А. С. 1998. Реестр эхолотных записей биофизических неоднородностей вод в озерах Камчатки // Исследования биологии и динамики численоти промысловых рыб камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО. Вып. 4. – С. 171–175.

Николаев А. С., Бугаев В. Ф. 1985. Эхо-съемки вод озера Азабачьего // Вопр. географии Камчатки. – Петропавловск-Камчатский. Вып. 9. – С. 125–130.

Николаев А. С., Николаева Е. Т. 1991. Некоторые аспекты лимнологической классификации нерковых озер Камчатки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский. Вып. 1. Ч. 1. – С. 3–17.

Николаев А. С., Николаева А. А. 1995. К бонитету Двухюрточного озера в бассейне р. Камчатка // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский. Вып. III. – С. 57–60.

Николаев А. С., Николаева А. А. 1998. Лимнологические основы продуцирования нерестового запаса нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) в бассейнах нерковых озер Камчатки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский. Вып. 4. – С. 115–123.

Николаева Е. Т., Заварина Л. О. 1991. К вопросу о рациональном использовании запасов кеты бассейна р. Камчатки отечественным промыслом // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский. Вып. 1. Ч. 1. – С. 105–113.

Никольский Г. В. 1974a. Экология рыб. – М. : Высшая школа. – 367 с.

Никольский Г. В. 1974b. Теория стад рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. – М. : Пищевая пром-ть. – 448 с.

Никулин О. А. 1970. О связи между снижением абсолютной численности красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) и увеличением относительной численности карликов среди нагуливающей молоди в оз. Уегинское (Охотский район) // Изв. ТИНРО. Т. 71. – С. 205–217.

Никулин О. А. 1975. Воспроизводство красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Охота // Лососевые Дальнего Востока : тр. ВНИРО. Т. 106. – С. 97–105.

Новикова О. В. 2007. Дальневосточная навага прикамчатских вод : автореф. дис. … канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский : Камчатский гос. техн. университет. – 24 с.

Носова И. А. 1968. Вертикальное распределение зоопланктона Курильского озера // Изв. ТИНРО. Т. 64. – С. 151–167.

Носова И. А. 1970. Данные по биологии размножения и развитию *Cyclops scutifer* Sars оз. Курильское // Изв. ТИНРО. Т. 78. – С. 171–185.

Носова И. А. 1972a. Биология, динамика численности и продукция *Cyclops scutifer* Sars в Курильском озере : автореф. дис. … канд. биол. наук. – М. : ВНИРО. – 25 с.

Носова И. А. 1972b. Суточные миграции *Cyclops scutifer* (Copepoda, Cyclopoida) в оз. Курильское // Зоол. ж. – Т. 51. Вып. 10. – С. 1457–1467.

Носова И. А. 1988. Биология и динамика численности *Daphnia longiremis* Sars. в оз. Курильском // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. – Владивосток : ТИНРО. – С. 38–50.

Носова И. А., Миловская Л. В. 1988. Влияние фертилизации на популяции пелагических ракообразных оз. Курильского (Камчатка) // Биология внутренних вод : инф. бюлл. № 77. – Л. : Наука. – С. 17–20.

Островский В. И. 1980. Роль естественного отбора в формировании возрастной структуры субизолятов нерки озера Азабачьего // Популяционная биология и систематика лососевых. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР. – С. 24–29.

Островский В. И. 1985. Динамика захода нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) оз. Азабачье на нерестилища и биологическая структура субизолятов в репродуктивный период // Биологические исследования лососевых. – Владивосток. – С. 26–35.

Островский В. И. 1987a. Влияние половозрастной структуры субизолятов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в репродуктивный период на размерно-возрастной состав потомков // Вопр. ихтиол. – Т. 27. Вып. 1. – С. 40–48.

Островский В. И. 1987b. Динамика возраста смолтификации нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum оз. Азабачье // Вопр. ихтиол. Т. 27. Вып. 4. – С. 618–626.

Островский В. И. 1988. Возрастной состав родителей и потомков нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum оз. Азабачье : автореф. дис. … канд. биол. наук. – Владивосток : ИБМ ДВО АН СССР. – 23 с.

Островский В. И. 1994a. Спорные вопросы определения продолжительности жизни нерки *Oncorhynchus nerka* озера Азабачье в пресной воде // Вопр. ихтиол. Т. 34. Вып. 1. – С. 13–17.

Островский В. И. 1994b. Дополнительные зоны сближенных склеритов в пресноводной зоне чешуи нерки озера Азабачьего (Камчатка) // Систематика, биология и биотехника развед. лососев. рыб : мат. V Всероссийск. совещ. – СПб. : ГосНИОРХ. – С. 146–148.

Островский В. И. 1995a. Возраст смолтификации и пространственная структура изолята нерки *Oncorhynchus nerka* озера Азабачье // Вопр. ихтиол. Т. 35. Вып. 4. – С. 464–468.

Островский В. И. 1995b. Запас, пополнение и динамика численности нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Азабачье // Вопр. ихтиол. Т. 35. Вып. 5. – С. 613–620.

Островский В. И. 1997a. Численность и возраст смолтификации потомков нерки *Oncorhynchus nerka* озера Азабачье (Камчатка) в связи с численностью родителей // Биол. моря. Т. 23. № 2. – С. 101–106.

Островский В. И. 1997b. Роль компенсаторной и депенсаторной смертности в формировании поколения у нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Первый конгресс ихтиологов России : тез. докл. – М. : ВНИРО. – С. 85–86.

Островский В. И. 1997c. Плотностная регуляция рождаемости нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Первый конгресс ихтиологов Росиии : тез. докл. – М. : ВНИРО. – С. 86.

Островский В. И. 1998. Зависимость размерного состава годовиков и пополнения нерки *Oncorhynchus nerka* озера Дальнего от численности родителей // Биол. моря. Т. 24. № 4. – С. 228–235.

Островский В. И. 1999. Зависимость численности потомков нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Курильское (Камчатка) от численности родителей // Биол. моря. Т. 25. № 3. – С. 229–233.

Островский В. И. 2007. Некоторые проблемы разработки биологического обоснования ОДУ тихоокеанских лососей // Бюллетень № 2 реализации «Концепции Дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток : ФГУП «ТИНРО-Центр». – С. 100–104.

Остроумов А. Г. 1964. Динамика численности лососей реки Камчатки // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. – М. : Наука. – С. 69–72.

Остроумов А. Г. 1966. Летне-осенний период в жизни бурого медведя на Камчатке // Вопр. геогрфии Камчатки. Вып. 4. – С. 35–42.

Остроумов А. Г. 1970a. Своеобразный ключевой водоем (р. Николка) // Вопр. геогр. Камчатки. – Петропавловск-Камчатский. Вып. 6. – С. 137–142.

Остроумов А. Г. 1970b. Нерестилища арабача в бассейне верхнего течения р. Камчатка // Вопр. геогр. Камчатки. – Петропавловск-Камчатский. Вып. 6. – С. 142–144.

Остроумов А. Г. 1970c. Результаты аэровизуального учета и аэрофотосъемки красной и ее нерестилищ в бассейне оз. Курильское // Изв. ТИНРО. Т. 78. – С. 17–32.

Остроумов А. Г. 1972. Нерестовый фонд красной и динамика ее численности в бассейне оз. Азабачье по материалам авиаучета и аэросъемок // Изв. ТИНРО. Т. 82. – С. 135–142.

Остроумов А. Г. 1975a. Аэрометоды учета тихоокеанских лососей, классификация и нерестовое значение водоемов Камчатского полуострова и Корякского нагорья. – Петропавловск-Камчатский : Архив КамчатНИРО. – 350 с.

Остроумов А. Г. 1975b. Нерестовый фонд и состояние запасов дальневосточных лососей в водоемах п-ва Камчатка и Корякского нагорья в 1957–1971 гг. (по материалам авиаучетов и аэрофотосъемок // Тр. ВНИРО. Т. 106. – С. 21–33.

Остроумов А. Г. 1975c. Озеро Ушковское в бассейне р. Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 97. – С. 129–139.

Остроумов А. Г. 1977. Озеро Долгое в бассейне р. Сторож // Вопр. геогр. Камчатки. Т. 7. – С. 9–18.

Остроумов А. Г. 1982. Нерестовые ключи Камчатки // Рыбн. хоз-во. № 4. – С. 38–41.

Остроумов А. Г. 1984. О степени изоляции некоторых локальных стад 2-го порядка у лососей *Oncorhynchus* р. Камчатка // Вид и его продуктивность в ареале (3). – Свердловск : УНЦ АН СССР. – С. 42–42.

Остроумов А. Г. 1982. Нерестовое озеро Сторож // Вопр. географии Камчатки. – С. 69–71.

Остроумов А. Г. 1985a. Нерестовые озера Камчатки // Вопр. геогр. Камчатки. – Петропавловск-Камчатский. Вып. 9. – С. 47–56.

Остроумов А. Г. 1985b. Эссенка – жилая форма красной (нерки) // Вопр. географии Камчатки. – Петропавловск-Камчатский. Вып. 9. – С. 147–148.

Остроумов А. Г. 2007. Озера Камчатки и Корякского нагорья – места нереста тихоокеанских лососей // Вопр. рыболовства. Т. 8. № 3 (31). – С. 387–393.

Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. 2008. Т. 1. С. 34. Росгидромет: http://climate2008.igce.ru

Павельева Е. Б., Ларионов Ю. В. 1979. Продуцирование органического вещества в оз. Курильском // Ж-л общ. биол. Т. XL, № 5. – С. 689–697.

Павлов Д. С., Кириллов П. И., Кузищин К. В., Груздева М. А., Ельников А. Н., Кириллова Е. А. 2008. Покатная миграция сеголетков лососевых рыб в реке Коль (Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. IX научн. конф. 25–26 ноября 2008 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 95–98.

Павлов Д. С., Кириллова Е. А., Шевляков Е. А., Маслов А. В. 2010. Миграции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в реке Озерной (юго-западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. XI научн. конф. 24–25 ноября 2010 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 290–293.

Павлов Д. С., Савваитова К. А., Кузищин К. В., Груздева М. А., Стэнфорд Д. А. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника «Река Коль»). – М. : Товарищество научных знаний КМК. – 156 с.

Пажетнов В. С. 1990. Бурый медведь. – М. : Агропромиздат. – 215 с.

Паренский В. А. 1988a. Тактики нерестового поведения и репродуктивный успех производителей нерки // III Всесоюзное совещание по лососевидным рыбам. – Тольятти : Современник. – С. 240–241.

Паренский В. А. 1988b. Особенности поведения производителей нерки // III Всесоюзное совещание по лососевидным рыбам. – Тольятти : Современник. – С. 241–243.

Паренский В. А. 1991. Описание и классификация элементов репродуктивного поведения нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 5. – С. 807–815.

Паренский В. А. 1992. Этология нереста нерки. – Владивосток : Дальнаука. – 113 с.

Паренский В. А. 2005a. Группы экологических и рыбохозяйственных рисков для существования и сохранения популяций и стад лососей, подверженных промыслу // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. VI научн. конф. 29–30 ноября 2005 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 125–131.

Паренский В. А. 2005b. Роль медведей в динамике численности лососей Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. VI научн. конф. 29–30 ноября 2005 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 132–136.

Паренский В. А., Подлесных А. В. 1994. Качество спермы самцов нерки в связи с их морфологическими характеристиками // Биол. моря. Т. 20. № 2. – С. 148–153.

Паренский В. А, Шевляков Е. А. 1997. Переполнение нерестилищ производителями нерки – причина дискретности молоди по срокам выклева и размерно-массовым характеристикам // Тез. докл. Первого конгр. ихтиологов России. – Астрахань. – С. 49

Паренский В. А., Шевляков Е. А. 2001. Закономерности формирования численности и возрастного состава в генерациях ранней и поздней нерки озера Азабачьего // Вопр. рыболовства. Т. 2. № 4 (8). – С. 619–637.

Пильганчук О. А., Бугаев В. Ф., Дубынин В. А., Мидяная В. В., Николаева А. А., Варнавская Н. В. 2005. Внутрипопуляционная пространственная и темпоральная дифференциация по длительности пресноводного периода в стаде нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbauim) оз. Курильское // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Т. 1. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 180–189.

Пильганчук О. А., Варнавская Н. В. 2010. Изменчивость микросателлитных локусов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbauim) оз. Курильское // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 17. – С. 92–96.

Пийп Б. И. 2006. Дневники вулканолога Бориса Пийпа. – Петропавловск-Камчатский ; М. : ЛОГАТА. – 160 с.

Пичугин М. Ю. 2011. Морфологические и биологические особенности колюшек (Gasterosteiformes) из верховьев р. Озерной (юго-западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. XII научн. конф. 15–16 декабря 2011 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 254–257.

Погодаев Е. Г. 1991. Межгодовая и сезонная изменчивость роста сеголетков нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) оз. Дальнего и факторы, ее определяющие // Исследования биологии и динамики числен. промысл. рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО. Вып. 1. Ч. 1. – С. 114–126.

Погодаев Е. Г. 1993. Значение пресноводного периода в формировании цикличности поколений нерки (*Oncorhynchus*

nerka) оз. Дальнего // Исследования биологии и динамики числен. промысл. рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО. Вып. 2. – С. 107–116.

Погодаев Е. Г. 1994. Формирование возрастной структуры популяции нерки в пресноводный период жизни // Систематика, биология и биотехника развед. лососев. рыб : мат. V Всероссийск. совещ. – СПб. : ГосНИОРХ. – С. 152–154.

Погодаев Е. Г. 1995a. Сравнительная характеристика ихтиофауны Паратунских озер // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 3. – С. 60–66.

Погодаев Е. Г. 1995b. Плотностная регуляция роста молоди красной озера Дальнего // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 3. – С. 67–72.

Погодаев Е. Г. 1999. Влияние неконтролируемого браконьерского промысла на воспроизводство нерки в бассейне р. Паратунка (Восточная Камчатка) // Пробл. охраны и рац. использов. биоресурсов Камчатки : тез. докл. обл. научно-практич. конф. – Петропавловск-Камчатский : Госкомкамчатэкология. – С. 123.

Погодаев Е. Г. 2001. Перспективы популяции нерки озера Ближнего (бассейн р. Паратунка) – расцвет или угасание // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. II научн. конф. 9–10 апреля 2001 г. – Петропавловск-Камчатский : Камшат. – С. 161–163.

Погодаев Е. Г. 2002. Состояние экосистемы озера Дальнего (прошлое, настоящее, будущее). Фосфатный режим // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. VI. – С. 291–295.

Погодаев Е. Г. 2005a. Особенности структуры чешуи и определения возраста у молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbauim) Паратунских озер // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Т. 1. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 190–195.

Погодаев Е. Г. 2005b. Экологические закономерности роста молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbauim) в двух озерах бассейна р. Паратунка // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Т. 1. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 190–195.

Погодаев Е. Г. 2010. Оценка состояния запасов малых популяций нерки внутренних водоемов Камчатки // Годовой отчет. № госрегистрации 01.20.03 08035. – Петропавловск-Камчатский : Архив КамчатНИРО. – 54 с.

Погодаев Е. Г., Куренков С. И. 2007. Интродукция кокани *Oncorhynchus nerka kennerlyi* (Suckley) в озера Камчатки // Вопр. рыболовства. Т. 8. № 3 (31). – С. 394–406.

Погодаев Е. Г., Куренков С. И., Базаркина Л. А., Шубкин С. В., Воронин Н. Ю. 2010. Популяция интродуцированной кокани в условиях преобразования озера Толмачева в водохранилище // Вопр. рыболовства. Т. 11. № 1(41). – С. 65–78.

Погодаев Е. Г., Миловская Л. В., Шубкин С. В., Воронин Н. Ю., Сиротенко И. Н. 2009. Физико-географическая характеристика бассейна, морфология котловины и термический режим поверхностных вод оз. Паланского (Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 158. – С. 261–274.

Погодаев Е. Г., Шубкин С. В. 2005. К вопросу о биологии нерки некоторых озер Корякского нагорья // Экологическое состояние континентальных водоемов арктической зоны в связи с промышленным освоением северных территорий : тез. докл. на Международ. конф. (г. Архангельск, 21–25 июня 2005 г.). – СПб. : РАН. – С. 88.

Подлесных А. В. 1995. Гормональные механизмы регуляции нереста в субизолятах нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) : автореф. дис. … канд. биол наук. – Владивосток : Институт биологии моря ДВО РАН. – 21 с.

Подлесных А. В. 1997. Воспроизводство нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbauim) в зависимости от плотности нерестовых скоплений // Первый конгресс ихтиологов России : тез. докл. – М. : ВНИРО. – С. 87.

Подлесных А. В. 2000a. Эндокринные аспекты плотностной регуляции численности нерки в период нереста // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 1. – С. 50–55.

Подлесных А. В. 2000b. Некоторые аспекты энергетического обмена у производителей нерки *Oncorhynchus nerka* // Биол. моря. Т. 26. № 2. – С. 127–129.

Подлесных А. В., Пащенко С. В. 1997. Эффективность воспроизводства эпигенетических групп нерки *Oncorhynchus nerka* в зависимости от плотности нерестовых скоплений // Биол. моря. Т. 23. № 6. – С. 370–375.

Пономарев В. П., Тарасов В. И., Минятов В. К. 1986a. Водный баланс озера Курильского // Комплексные исследования озера Курильского (Южная Камчатка). – Владивосток : Дальневосточный гос. ун-т. – С. 51–67.

Пономарев В. П., Кононенко Л. А., Седин В. Н., Маслов А. В. 1986b. Внутригодовой сток реки Озерной и колебания уровня озера Курильского // Комплексные исследования озера Курильского (Южная Камчатка). – Владивосток : Дальневост. гос. ун-т. – С. 184–198.

Попова Л. В. 1998. О биологии нерки оз. Майниц (бассейн р. Туманской) // Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения. – Магадан. – С. 97.

Попова Т. А., Толстяк Т. И. 1986. Некоторые морфофизиологические показатели молоди красной, выращиваемой с использованием тепла геотермальных источников // Марикультура на Дальнем Востоке. – Владивосток : ТИНРО. – С. 13–17.

Правдин И. Ф. 1940. Обзор исследований дальневосточных лососей // Изв. ТИНРО. Т. 18. – 107 с.

Правдин И. Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. – М. : Пищевая пром-ть. – 373 с.

Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. – Владивосток : ТИНРО. – 142 с.

Пузиков П. И. 1998. Нерка североохотоморского побережья и методы формирования ее заводских популяций // Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения. Т. 1. – С. 104–105.

Пустовойт С. П. 1991. Генетическая дифференциация азиатской нерки // Рац. использ. биоресурсов Тихого океана : тез. докл. Всесоюзной конференции. – Владивосток : ТИНРО. – С. 168.

Пустовойт С. П. 1992. Морфологическая дифференциация популяций нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbauim) р. Камчатка // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. – Владивосток : ДВО АН РАН. – С. 127–136.

Пустовойт С. П. 1993. Генетическая гетерогенность нерестового стада нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbauim) р. Камчатка // Генетика. Т. 29. № 5. – С. 807–818.

Пустовойт С. П. 1994. Внутрипопуляционная генетическая изменчивость и межпопуляционная дифференциация азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbauim) // Генетика. Т. 30. № 1. – С. 101–106.

Пустовойт С. П. 1995. Геногеографическое исследование нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbauim) // Генетика. Т. 31. № 2. – С. 239–244.

Пустовойт С. П. 2003. Морфологическое исследование пространственной структуры нерки (*Oncorhynchus nerka* (Walbauim)) р. Камчатка // Изв. ТИНРО. Т. 135. – С. 46–58.

Пустовойт С. П., Макоедов А. Н. 1992. Генетическая и фенетическая изменчивость популяций нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbauim) р. Камчатка // Генетика. Т. 28. № 6. – С. 141–149.

Путивкин С. В. 1994. Современное состояние, распределение и пути повышения численности популяций нерки на Чукотке // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб : мат. Пятого Всероссийского совещания. – СПб. : ГосНИОРХ. – С. 156–159.

Рассохина Г. Н. 1988. К вопросу об истории лососеводства на Камчатке / Рациональное использование биоресурсов Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : Дальневост. книжн. изд-во, Камчат. отд. – С. 51–63.

Ресурсы поверхностных вод. Т. 20. Камчатка. 1973 / под ред. М. Г. Васьковского. – Л. : Гидрометеоиздат. – 368 с.

Рикер У. Е. 1979. Методы оценки и интерпретации биологических популяций рыб. – М. : Пищевая пром-ть. – 408 с.

Рикер В. Е., Погодаев Е. Г., Бимиш Р. Д., Карпенко В. И. 2005. Причины быстрых изменений темпа пресноводного роста, возраста смолтификации и созревания нерки оз. Дальнее (Восточная Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 140. – С. 3–17.

Риклефс Р. 1979. Основы общей экологии // пер. с англ. – М. : Мир. – 424 с.

Ройс В. Ф. 1975. Введение в рыбохозяйственную науку. – М. : Пищевая пром-ть. – 272 с.

Романов Н. С. 1995. Флуктуирующая ассиметрия заглазничных костей у тихоокеанских лососей // Биол. моря. Т. 21. № 3. – С. 211–215.

Романов Н. С. 2000. Морфологическая изменчивость некоторых лососевых рыб Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. регион. науч. конф. – Петропавловск-Камчатский : Камчат. печат. двор. – С. 38–40.

Романов Н. С., Паренский В. А. 1997. Связь внутрипопуляционного уровня флуктуирующей ассиметрии с гетерогенностью по некоторым биохимическим маркерам у красной *Oncorhynchus nerka* (Walbauim) // Генетика. Т. 33. № 5. – С. 687–692.

Рудакова С. Л. 2003. Некроз гемопоэтической ткани у производителей нерки и предполагаемые источники инфекции // Вопр. рыболовства. Т. 4. № 1(13). – С. 93–102.

Рудакова С. Л. 2004. Анализ развития эпизоотии, вызванной вирусом инфекционного некроза гемопоэтической ткани (IHNV) у мальков нерки *Oncorhynchus nerka* при искусственном выращивании (Камчатка) // Вопр. рыболовства. Т. 5. № 2 (18). – С. 362–374.

Савваитова К. А. 1989. Арктические гольцы. – М. : Агропромиздат. – 224 с.

Селифонов М. М. 1970a. О структуре чешуи молоди красной оз. Курильского // Изв. ТИНРО. Т. 74. – С. 94–100.

Селифонов М. М. 1970b. Вопросы роста молоди красной оз. Курильского // Изв. ТИНРО. – С. 33–41.

Селифонов М. М. 1974. Изменчивость роста молоди красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) оз. Курильского // Изв. ТИНРО. Т. 90. – С. 49–69.

Селифонов М. М. 1975a. Промысел и воспроизводство красной бассейна р. Озерной : автореф. дис. … канд. биол. наук. – Владивосток : ТИНРО. – 23 с.

Селифонов М. М. 1975b. О вылове озерновской красной в море // Тр. ВНИРО. Т. 106. – С. 43–48.

Селифонов М. М. 1986. Характеристика современного состояния озерновской красной // Комплексные исследования оз. Курильского. – Владивосток : ДВГУ. – С. 10–20.

Селифонов М. М. 1988a. Некоторые черты биологии и колебания численности нерки бассейна р. Озерная (Камчатка) // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. – Владивосток : ТИНРО. – С. 114–129.

Селифонов М. М. 1988b. Об оптимуме производителей нерки бассейна реки Озерной // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. – Владивосток : ТИНРО. – С. 129–136.

Селифонова М. Ф. 1978a. Структура центральной части чешуи озерновской красной в период нерестового хода // Биология моря. №. 5. – С. 47–55.

Селифонова М. Ф. 1978b. Распределение красной по нерестилищам бассейна р. Озерной // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. – Владивосток : ТИНРО. – С. 129–133.

Семенченко Н. Н. 1993. Продолжительность жизни производителей нерки *Oncorhynchus nerka* на нерестилищах и факторы, ее определяющие // Вопр. ихтиол. Т. 33. Вып. 4. – С. 550–555.

Семенченко Н. Н. 1994. Энергозатраты и эффективность нереста нерки на нерестилищах разного типа // Систематика, биол. и биотехника разведения лососев. рыб : мат. V Всероссийского совещ. – СПб. : ГосНИОРХ. – С. 168–170.

Семенченко Н. Н. 1997. Влияние внутрипопуляционных отношений производителей нерки (*Oncorhynchus nerka*) на эффективность нереста самок // Первый конгресс ихтиологов России : тез. докл. – М. : ВНИРО. – С. 204.

Семенченко Н. Н., Островский В. И. 1998. Методика определения скорости потребления кислорода у нерки *Oncorhynchus nerka* в период нереста // Вопр. ихтиол. Т. 38. Вып. 3. – С. 388–392.

Семенченко Н. Н., Островский В. И. 2000. Энергетические траты производителей нерки *Oncorhynchus nerka* в период нереста // Вопр. ихтиол. Т. 40. Вып. 1. – С. 43–49.

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

Семко Р. С. 1961. Современные изменения численности тихоокеанских лососей и их основные причины // Тр. совещания по динамике численности рыб. – М. : АН СССР. Вып. 13. – С. 117–129.

Симонова Н. А. 1972a. Об эффективности нереста красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) на ключевых нерестилищах оз. Азабачьего // Изв. ТИНРО. Т. 82. – С. 143–151.

Симонова Н. А. 1972b. Питание мальков красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) на нерестилищах и их кормовая база // Изв. ТИНРО. Т. 82. – С. 179–190.

Симонова Н. А. 1974. К биологии размножения красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) на нерестилищах горного типа // Изв. ТИНРО. Т. 90. – С. 71–80.

Симонова Н. А. 1975. Наблюдения над нерестом красной // Изв. ТИНРО. Т. 97. – С. 145–146.

Симонова Н. А. 1978. О динамике стада нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. Т. 18. Вып. 5. – С. 814–825.

Синяков С. А. 2005. Значение, проблемы и перспективы сохранения величины и биоразнообразия естественного воспроизводства лососей на Камчатке и Дальнем Востоке // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. V научн. конф. 22–24 ноября 2004 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 112–122.

Синяков С. А. 2006. Рыбная промышленность и промысел лососей в сравнении с другими отраслями экономики в регионах Дальнего Востока. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – 64 с.

Синяков С. А. 2008. Дрифтерный лов тихоокеанских лососей в Исключительной экономической зоне Российской Федерации: биологические, экономические и нормативно-правовые аспекты // Рыбное хозяйство. № 1. – С. 19–24.

Смирнов А. И. 1959. Отличия в биологии размножения и развития остаточной или карликовой и проходной нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Науч. докл. высшей школы. Биология и почвоведение. Т. 3. 1959. – С. 59–65.

Смирнов А. И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. – М. : МГУ. – 336 с.

Старовойтов А. Н. 2003. Кета (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) в дальневосточных морях – биологическая характеристика вида. 1. Сезонное распределение и миграции кеты в дальневосточных морях и открытых водах северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. Т. 132. – С. 43–81.

Стеллер Г. В. 1774. – цит. по: Стеллер Г. В. 1999. Описание земли Камчатки // Петропавловск-Камчатский : Камчатский печатный двор. – 288 с.

Стыгар В. М., Ковнат Л. С., Ведищева В. Н., Грузевич А. К. 2000. Ихтиофауна водоемов северных Курильских островов. 3.1. Тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* // Водные биологические ресурсы северных Курильских островов / под ред. О. Ф. Гриценко. – М. : ВНИРО. – С. 24–52.

Суворов Е. К. 1911. Из поездки на Командорские острова // Изв. Русского геогр. общ-ва. Т. 47. Вып. 6. – СПб. – С. 28–36.

Темных О. С. 2004. Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах : автореф. дис. … докт. биол. наук. – Владивосток : ТИНРО. – 47 с.

Темных О. С., Глебов И. И., Найденко С. В. и др. 2004. Современный статус тихоокеанских лососей в пелагических сообществах дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 137. – С. 28–44.

Токранов А. М. 2001. Нахождение сибирского усатого гольца *Barbatula toni* (Balitoridae) на Камчатке // Вопр. ихтиол. Т. 41. Вып. 2. – С. 268–269.

Токранов А. М. 2002. Публикации Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии 1932–2001 гг. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – 460 с.

Токранов А. М. 2004a. Становление популяции сибирского усатого гольца *Barbatula toni* (Balitoridae) в бассейне р. Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. V научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 88–91.

Токранов А. М. 2004b. Ихтиологические и рыбохозяйственные исследования в прибрежных водах и внутренних водоемах Камчатки в XVIII–XX веках. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – 740 с.

Токранов А. М. 2005. Становление популяции сибирского усатого гольца *Barbatula toni* (Balitoridae) в бассейне р. Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. V науч. конф., Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 123–127.

Токранов А. М. 2006. Распространение и некоторые черты биологии сибирского усатого гольца *Barbatula toni* (Balitoridae) в бассейне р. Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 6. – С. 760–765.

Токранов А. М. 2007. Публикации Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии 2002–2006 гг. // Аннотированный библиографический указатель. Ч. 2. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – 256 с.

Токранов А. М., Бугаев В. Ф., Павлов Н. Н. 2011. Три морфы жилой трехиглой колюшки в некоторых озерах о-ва Беринга (Командорские острова) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. XII научн. конф. 15–16 декабря 2011 г. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 264–267.

Травина Т. Н. 2004. О разнообразии хирономид в водоемах Камчатского полуострова и сопредельных территорий // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. V научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 96–101.

Травина Т. Н., Травин С. А. 1995. Питание и пищевые взаимоотношения молоди нерки и трехиглой колюшки в пелагиали озера Азабачьего // Биоресурсы морск. и пресноводных экосистем : тез. докл. конф. молодых ученых. – Владивосток : ТИНРО-центр. – С. 80–82.

Трофимов И. К. 2004. Озерные сельди Камчатки: автореф. дис. … канд. биол. наук. – Владивосток : ТИНРО. – 23 с.

Уколова Т. К. 1986. Влияние добавок минеральных веществ на интенсивность биологических процессов в воде оз. Курильского // Комплексные исследования оз. Курильского. – Владивосток : ДВГУ. – С. 148–153.

Уколова Т. К. 1988. Гидрохимический режим озера Курильского в связи с его фертилизацией // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. – Владивосток : ТИНРО. – С. 25–33.

Уколова Т. К. 2001. Особенности химического состава воды нерковых нерестово-выростных озер Камчатки и о. Беринга // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. II научн. конф. 9–10 апреля 2001 г. – Петропавловск-Камчатский : Камшат. – С. 164–165.

Уколова Т. К., Свириденко В. Д. 2002. Межгодовая динамика кислорода и биогенов в оз. Курильское в 1980–2000 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 6. – С. 7–18.

Уколова Т. К., Свириденко В. Д. 2004. Гидрохимический режим озера Курильское в 2002 г. // Исследования водных био-

логических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 7. – С. 70–78.

Уколова Т. К., Свириденко В. Д. 2008. Биогенный режим Толмачевского водохранилища (Южная Камчатка) в 1998–2006 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. IX международ. научн. конф. 25–26 ноября 2008 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 114–117.

Уколова Т. К., Свириденко В. Д. 2009a. Сезонная динамика биологических элементов в оз. Курильском в 2005 г. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 15. – С. 5–20.

Уколова Т. К., Свириденко В. Д. 2009b. Содержание форм фосфора и азота в озерах Дальнем и Ближнем (Восточная Камчатка) в 2005–2008 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. X международ. научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 17–18 ноября 2009 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 129–132.

Улатов А. В., Леман В. Н., Чалов С. Р., Есин Е. В. 2009. Влияние эксплуатации Быстринской мГЭС-4 на воспроизводство лососей р. Быстрая // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 14. – С. 58–72.

Хилборн Р., Уолтерс К. 2001. Количественные методы оценки рыбных запасов (выбор, динамика и неопределенность) / пер. с англ. В. П. Максименко; под ред В. С. Левина. – СПб. : Политехника. – 228 с.

Хрусталева А. М. 2007. Комплексный метод дифференциации нерки (*Oncorhynchus nerka*) азиатских стад. – М. : ВНИРО. – 165 с.

Хрусталева А. М., Стоклицкая Д. С., Зеленина Д. А. 2006. Изменчивость аллельных частот микросателлитных локусов ДНК в смежных поколениях и подходах нерки *Oncorhynchus nerka* р. Большая (Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. VII международ. научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 28–29 ноября 2006 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 165–168.

Хрусталева А. М., Волков А. А., Стоклицкая Д. С., Зеленина Д. А. 2009. Сравнение методов анализа полиморфизма микросателлитных локусов ДНК и анализа геномного полиморфизма по однонуклеотидным заменам (SNP) для дифференциации локальных популяций нерки *Oncorhynchus nerka* Западного побережья Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. X международ. научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 17–18 ноября 2009 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 142–145.

Чебанов Н. А. 1984. О влиянии длины тела и возраста производителей на жизнеспособность потомства в период раннего онтогенеза у некоторых видов рода *Oncorhynchus nerka* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 4. – С. 609–619.

Чебанов Н. А. 1991. О влиянии плотности нерестовых скоплений на эффективность нереста, выживаемость икры в буграх и размерную структуру потомства у нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 1. – С. 101–106.

Чебанов Н. А. 1998. Влияние плотности нереста и соотношения полов у производителей нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) на нерестилище на уровне эмбриональной смертности их потомств // Исследования биологии и динамики числен. промысл. рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО. Вып. 4. – С. 107–114.

Чебанов Н. А., Попова Т. А. 1998. Оценка влияния времени отсутствия в гнездовых группах доминирующих самцов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) на последующий иерархический ранг и успех их к нересту // Исследования биологии и динамики числен. промысл. рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО. Вып. 4. – С. 98–106.

Черешнев И. А. 1981. Материалы по биологии проходных лососевых Восточной Чукотки // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР. – С. 116–146.

Черешнев И. А. 1982. Морфологическая характеристика нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) Чукотского полуострова // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР. – С. 74–83.

Черешнев И. А. 1990. Состав ихтиофауны и особенности распространения пресноводных рыб в водоемах Северо-Востока СССР // Вопр. ихтиол. Т. 30. Вып. 5. – С. 836–844.

Черешнев И. А. 1996. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. – Владивосток : Дальнаука. – 197 с.

Черешнев И. А. 1998a. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. – Владивосток : Дальнаука. – 130 с.

Черешнев И. А. 1998b. Раздел I. Пресноводные рыбы // Красная Книга Севера Дальнего Востока России. – М. : Пента. – С. 19–71.

Черешнев И. А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. – Магадан : СВНЦ ДВО РАН. – 324 с.

Черешнев И. А., Агапов А. С. 1992a. Новые данные по биологии малоизученных популяций и видов тихоокеанских лососей Северо-Востока Азии // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. – Владивосток : ДВО АН СССР. – С. 5–41.

Черешнев И. А., Агапов А. С. 1992b. Материалы по биологии нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) бассейна р. Туманская (Восточная Чукотка) // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. – Владивосток : ДВО АН СССР. – С. 137–146.

Черешнев И. А., Шестаков А. В., Скопец М. Б., Коротаев Ю. А., Макоедов А. Н. 2001. Пресноводные рыбы Анадырского лимана. – Владивосток : Дальнаука. – 336 с.

Черешнев И. А., Волобуев В. В., Шестаков А. В., Фролов С. В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. – Владивосток : Дальнаука. – 496 с.

Черкасов Ю. С. 1974. Технический отчет об инженерно-строительных изысканиях на оз. Халактырском в 1973 г. // Архив Камчатского отделения «Дальтисиз». – 123 с.

Чернягина О. А. (отв. исполнитель), Моисеев Р. С., Бугаев В. Ф., Валенцев А. С., Демидов Н. Т., Дмитриев В. Д., Лобков Е. Г., Кириченко В. Е., Кириченко О. В., Коршунов Н. В., Маслов А. В., Михайлова Т. Р., Филь В. И. 2004. Подготовка обоснований создания пяти особо охраняемых территорий в бассейне реки Камчатка : отчет о НИР. – Петропавловск-Камчатский : Архив КФ ТИГ ДВО РАН. – 195 с.

Чучукало В. И. 2006. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях. – Владивосток : ТИНРО-центр. – 484 с.

Шевляков Е. А. 2001. Динамика численности, возрастного и полового состава нерки *Oncorhynchus nerka* озера Азабачьего : автореф. дис. … канд. биол. наук. – Владивосток : ИБМ. – 25 с.

Шевляков Е. А. 2006. Управление ресурсами тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* в Камчатском регионе с учетом специфики многовидового промысла // Вопросы рыболовства. Т. 7. № 1 (25). – С. 22–41.

Шевляков Е. А., Антонов Н. П., Паренский В. А., Бугаев В. Ф. 2006a. О брошюре Б. Н. Котенева, О. Ф. Гриценко, Н. В. Кловач «Об организации промысла тихоокеанских лососей» // Бюллетень № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток : ТИНРО. – С. 287–294.

Шевляков Е. А., Давыдов В. Г., Травин С. А. 2006b. Нормативно-правовая база управления лососевым промыслом и пути его развития // Вопр. рыболовства. Т. 7. № 1 (25). – С. 73–91.

Шевляков Е. А., Дубынин В. А. 2004. Влияние численности охотоморского минтая на состояние запасов западнокамчатских лососей // Тез. докл. IX Всероссийской конференции по проблемам рыбопромыслового прогнозирования, 19–21 октября 2004 г. – Мурманск : ПИНРО. – С. 140–141.

Шевляков Е. А., Золотухин С. Ф., Бугаев А. В., Винников А. В., Шевляков В. А., Травин С. А. 2006c. Определитель основных источников травмирования тихоокеанских лососей. – М. : ВНИРО. – 79 с.

Шевляков Е. А., Коваль О. О. 2010. Перспективы создания лососевых рыбохозяйственных зон на Камчатке // Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны Дальнего Востока России. – М. : ВНИРО. – С. 69–77.

Шевляков Е. А., Дубынин В. А., Ерохин В. Г., Погодаев Е. Г. 2010. Характеристика прибрежного промысла тихоокеанских лососей в Камчатском крае в 2010 г. // Бюлл. № 5 реализации «Концепции Дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток : ФГУП «ТИНРО-центр». – С. 12–29.

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

Шевляков Е. А., Паренский В. А. 1999. Структурированность популяционных систем нерки *Oncorhynchus nerka* озера Азабачьего // Биология моря. Т. 25. № 2. – С. 175–177.

Шершнева В. И., Городовская С. Б. 2010. Распределение энергетических веществ в теле лососей в период анадромных миграций // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 17. – С. 66–72.

Шитова М. Г., Бугаев В. Ф., Токранов А. М. 2008. Жилая трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (leiurus) из оз. Саранного (о. Беринга) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат. IX международ. научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 25–26 ноября 2008 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 290–292.

Шкурина Н. А., Лепская Е. В., Белякова Г. А. 2004. Диатомовые водоросли озера Дальнее (Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. Вып. 7. – С. 88–93.

Шпигальская Н. Ю., Шапорев Р. А., Збоева Е. Н., Варнавская Н. В. 2005. Генетическая дифференциация по аллозимным локусам локальных популяций нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка (п-ов Камчатка) // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Т. 1. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 104–119.

Шмидт П. Ю., Державин А. Н., Лебедев В. Н. 1916. Камчатская экспедиция Федора Павловича Рябушинского // Отд. зоологический. Работы зоологического отдела на Камчатке в 1908–1909 гг. – М. : Вып. 1. – 432 с.

Шубкин С. В. 2006. Характеристика абиотических и биотических условий нерковых нерестово-выростных водоемов Корякского нагорья // IX съезд гидробиологического общества РАН. Том. II : тез. докл. – Тольятти : Самарский научный центр РАН. – С. 245.

Шунтов В. П. 1986. Состояние изученности многолетних циклических изменений численности рыб дальневосточных морей // Биол. моря. № 3. – С. 3–14.

Шунтов В. П. 2001. Биология Дальневосточных морей. Т. 1. – Владивосток : ТИНРО-центр. – 580 с.

Шунтов В. П. 2005. Концепция дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей на период 2006–2010 гг. – Владивосток : ТИНРО-центр. – 62 с.

Шунтов В. П., Волвенко И. В., Темных О. С. 2006. Некоторые общие закономерности расселения и распределения постнатадромной молоди азиатских тихоокеанских лососей в открытые воды в первый летне-осенний морской сезон // Бюллетень № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток : ТИНРО-центр. – С. 42–55.

Шунтов В. П., Радченко В. И., Лапко В. В., Полтев Ю. Н. 1993. Распределение лососей в водах Сахалино-Курильского региона в период анадромных миграций // Вопр. ихтиологии. Т. 33. Вып. 3. – С. 348–358.

Шунтов В. П., Свиридов В. В. 2005. Экосистемы Берингова моря на рубеже 20 и 21-го веков: современный статус и многолетняя динамика российских исследований биологических ресурсов // Изв. ТИНРО. Т. 142. – С. 3–39.

Шунтов В. П., Темных О. С. 2004a. Взгляд на лососевую путину–2004 через призму итогов изучения и промысла лососей в 2003 г. // Рыбное хоз-во. № 2. – С. 26–27.

Шунтов В. П., Темных О. С. 2004b. Превышена ли экологическая емкость Северной Пацифики в связи с высокой численностью лососей: мифы и реальность // Изв. ТИНРО. Т. 138. – С. 19–36.

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

Яржомбек А. А., Кляшторин Л. Б. 1980. Гидрология нерестилищ и внутривидовая дифференцировка лососей // Лососевидные рыбы. – Л. : Наука. – С. 121–125.

Andrew L. E., Geen G. H. 1960. Sockeye and pink salmon production in relation to proposed dams in the the Fraser River system // Bull. Int. Pacif. Salmon Fish. Comm. 11. – 259 pp.

Atlas of Pacific Salmon. 2005. // X. Augerot, D. N. Foley, C. Steinback, A. Fuller, N. Fobes, K. Spencer. University of California Press. Berkley and Los Angeles, California – 151 pp.

Azumaya T., Ishida Y. 2000. Density interactions between pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*) and their possible effects on distribution and growth in the North Pacific Ocean and Bering Sea // NPAFC Bulletin Number 2. Vancouver, Canada. P. 162–174.

Ban M., Suzuki T. 2003. Artificial propagation of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in Lake Kussharo // Tec. Rep. of National Salmon Resources Center. 169. P. 12–23.

Barraclough W. E. 1972. The fertilization of Great-Central Lake. Effect on juvenile sockeye salmon // Fish. Bull. 70 (1). P. 34–48.

Bazarkina L. A. 1997.The diapause of *Cyclops scutifer* Sars in the Lake Azabachie // Abstracts of the II international symposium «Diapause in the Crustasean». August 24–29, 1997. Ghent, Belgium. P. 127.

Bazarkina L. A., Travina T. N. 1994. Population dynamics of *Cyclops scutifer* G. O. Sars (Crustacean: Copepoda) in salmon Lake Azabachyi (Kamchatka) // Russian Jornal of Aquatic Ecology. 3 (1). P. 129–140.

Beacham T. D., Withler R. E., Wood C. C. 1995. Stock identification of sockeye salmon by means of minisatellite DNA variation // North American J. of Fish. Management. V. 15. P. 249–265.

Beacham T. D., Wood C. C., Withler R. E., Le K. D., Miller K. M. 2000. Application of microsatellite DNA variation to estimation of stock composition and escapement of Skeena River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // NPAFC Bull. No. 2. P. 263–276.

Beamish R. J., Bouillion D. R. 1993. Pacific salmon production trends in relation to climate // Can. J. Fish. Aquatic Sci, 50. P. 1002–1016.

Beamish R. J., Mahnken C. 2001. A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and linkage to climate and climate change // Progress in Oceanography. 49. P. 423–437.

Bertness M. D., Gaines S. D., Hay M. E. 2001. Marine Community Ecology // Sinauer Assosiates, Sunderland, Massachusetts (цит. по: Ruggerone, Nielsen, 2009).

Bigler B. S., Welch D. W., Helle J. H. 1996. A review of size trends among North Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53. P. 455–465.

Bilton H. T. 1970. Maternal influences on the age at maturity of Skina River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Fish. Res. Board of Canada. Tec. Report No. 167. – 20 p.

Bilton H. T. 1971. A hypothesis of alternation of age of return in successive generation of Skeena River sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* // J. Fish. Res. Board Can. 28. P. 513–516.

Bickham J. W., Wood C. C., Patton J. C. 1995. Biogeographic implications of cytochrome b sequences and allozymes in sockeye (*Oncorhynchus nerka*) // J. of Heredity. V. 86. P. 140–144.

Birtwell I. K., Nassichuk M. D., Beune H. 1987. Underyearling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the estuary of the Fraser River // Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management / H. D. Smith, L. Margolis and C. C. Wood (ed.). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 96. P. 25–35.

Brannon E. L. 1972. Mechanisms controlling migration of sockeye salmon fry // Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Bull. Vol. 21. – 86 p.

Brouder R. D., Myers K. W., Helle J. H. 2003. Research conducted by the United States on the early ocean life history of Pacific Salmon // A rewiew of the research on the early marine period of Pacific Salmon by Canada, Japan, Russia and the United States / Philip Symons (ed.). NPAFC Bull. No. 3. P. 89–131.

Bugaev A. V., Shevlyakov E. A. 2007. Wounding of Pacific salmon by predators in gilnet catches in the Russian Economic Zone in 2004 // Status of Pasific salmon and their role in North Pacific marine ecosystems / R. Beamish and V. Radchenko (ed.). NPAFC Bull. 4. Vancouver, Canada. P. 145–154.

Bugaev V. F. 1987a. Scale patterns and biology of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Kamchatka River // Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management / H. D. Smith, L. Margolis and C. C. Wood (ed.). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 96. P. 36–43.

Bugaev V. F. 1987b. Recommendation for rational explotation of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from the Kamchatka River // Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management / H. D. Smith, L. Margolis and C. C. Wood (ed.). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 96. P. 396–405.

Bugaev V. F. 1989. Scale patterns of commercial stocks of Asian sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* // Effects of ocean variability on recruitmemt and an evaluation of parameters used in stock assesment models / R. J. Beamish and G. A. McFarlane (ed.). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 108. P. 137–150.

Bugaev V. F. 2006. Correlation between Kamchatka River sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* freshwater and ocean growth rates and stock abundance (on the data 1989–2004) // Climate variability and ecosystem impacts on the North Pacific: a basin-scale synthesis. PICES/GLOBEC Symposium. April 19–21, 2006. Honolulu. USA. P. 11.

Bugaev V. F., Vronsky B. B., Zavarina L. O., Zorbidi Zh. Kh., Tiller I. V. 2006. Analysia of coastal catches of Kamchatka River salmons for 1936–2004 // Climate variability and ecosystem impacts on the North Pacific: a basin-scale synthesis. PICES/GLOBEC Symposium. April 19–21, 2006. Honolulu, USA. P. 10.

Bugaev V. F., Vronsky B. B., Zavarina L. O., Zorbidi Zh. Kh. 2007. The analysis of the interactions between generations of the Kamchatka River salmons including sockeye, chinook, chum and coho // North Pacific Marine Science Organization. Sixteenth Annual Meeting. Program abstracts. Oct. 26 – Nov. 5, 2007. Victoria, Canada. P. 73.

Bugaev V. F., Welch D. W., Selifonov M. M., Grachev L. E., Sweet M. J. 1996. Influence of the marine abundance of pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and sockeye salmon (*O. nerka*) on growth of Ozernaya River sockeye, 1970–1994 // NPAFC Doc. 2003. 20 p. + 2 figs. Dept. of Fisheries and Oceans, Biological Sciences Branch, Pacofic Biological Station, Nanaimo, B. C.

Bugaev V. F., Welch D. W., Selifonov M. M., Grachev L. E., Eveson J. P. 2001. Influence of the marine abundance of pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) on growth of Ozernaya River sockeye // Fish. Oceanogr. 10 (1). P. 26–32.

Bugayev V. F. 2000. Size of sockeye salmon smolts and freshwater age of adults in Azabachye Lake (Kamchatka River Basin) // Recent changes in ocean production of Pacific salmons / Helle J. H., Ishida Y., Noakes D. and Karpenko V. (ed.). NPAFC Bull. 2. Vancouver, Canada. P. 131–136.

Bugayev V. F. 2001. On pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) number influence on Asian sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // North Pacific Marine Science Organization (PICES) Tenth Annual Meeting October 5-13, 2001. Victoria. B. C., Canada. P. 139.

Bugayev V. F. 2002a. On pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) abundance influence on Asian sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) abundance // NPAFC Doc. 628. – 11 pp.

Bugayev V. F. 2002b. On peculiarities of the Palana River sockeye (*Oncorhynchus nerka*) abundance (North-West Kamchatka) // Joint meeting on causes of marine mortality of salmon in the North Pacific and North Atlantic Oceans and in the Baltic Sea: Vancouver, B. C., Canada, March 14–15, 2002. NPAFC Tec. Rep. 4. P. 70–72.

Bugayev V. F. 2003a. Stock abundance dynamics of Azabachye Lake and Dvukhyurtochnoye Lake sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from the results of sockeye salmon origin identification in the coastal and river catches of Kamchatka River basin // Workshop on application of stock identification in defining marine distribution and migration of salmon: Honolulu, Hawaii, USA, November 1–2, 2003. NPAFC Tec. Rep. 5. P. 111–113.

Bugayev V. F. 2003b. Results of identification of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) secondary local stocks and secondary groups of local stocks in the coastal and river catches of Kasmchatka River for 1978–2001 // Workshop on application of stock identification in defining marine distribution and migration of salmon: Honolulu, Hawaii, USA, November 1–2, 2003. NPAFC Tec. Rep. 5. P. 114–116.

Bugayev V. F., Dubynin V. A. 2000. Factors influencing abundance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) From the Ozernaya River, Southwest Kamchatka // Recent Changes in Ocean Production of Pacific Salmon / J. H. Helle, Y. Ishida, D. Noakes and V. Radchenko (ed.). NPAFC Bull. 2. Vancouver, Canada. P. 181–189.

Burgner R. L. 1964. Factors influencing production of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in lakes of Southwestern Alaska // Verh. Internat. Verein. Limnol. 15. P. 504–513.

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

Burgner R. L., DiCostanzo C. I., Ellis R. I., Harry C. J., Hartman W. L., Kerns O. E., Mathisen O. A., Royce W. F. 1969. Biological studies and estimates of optimum escapements of sockeye salmon in the major river systems in SouthWestern Alaska // U. S. Fish. Wildl. Serv. Fish. Bull. 67 (2). P. 405–459.

Climate variability and ecosystem impacts on the North Pacific: a basin-scale synthesis. 2006 // PICES / GLOBEC Symposium April 19–21, 2006. Honolulu. U.S.A. – 105 pp.

Clutter R.I., Whitesel L. E. 1956. Collection and interpretation of sockeye salmon scales. Int. Pacif. Salmon Fish. Comm. 9. – 159 pp.

Coney R. T., Brodeur R. D. 1998. Carryng capacity and North Pacific salmon production; stock-enhancement implications // Bull. of Marine Science. 62. P. 443–464.

Guithrie C. M., Farley E. V., Weemes N. M. L., Martinson E. S. 2000. Genetic stock identification of sockeye salmon captured in the coastal waters of Unalaska Islands during April/May and August 1998 // Recent Changes in Ocean Production of Pacific Salmon / J. H. Helle, Y. Ishida, D. Noakes and V. Radchenko (ed.). North Pac. Anadromous Fish Com. Bull. № 2. Vancouver. Canada. P. 309–315.

Cushing D. H. 1975. Marine ecology and fisheries // Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Davis N. D., Aydin K. Y., Ishida Y. 2000. Diel catches and food habits of sockeye, pink, and chum salmon in the central Bering Sea in summer // NPAFC Bull. 2. P. 99–109.

Davis N. D., Armstrong J. L., Myers K. W. 2004. Bering Sea salmon diet ovelap in fall 2002 and potential for interactions among salmon // NPAFC Doc. 779. School of Aquatic and Fishery Sciencis, University of Washington, Seattle.

Davis N. D., Fukuwaka M., Armstrong J. L., Myers K. W. 2005. Salmon food habits studies in the Bering Sea, 1960 to present // NPAFC Tec. Rep., 6. P. 24–28.

Davis N. D, Myers K. W, Walker R. V, Harris C. K. 1990. The Fisheries Research Institute's high-seas salmonid taggin program and metodology for scale pattern analysis // American Fisheries Society Symposium. 7. P. 863–879.

Davydov I. V. 1989. Characteristics of development of atmospheric circulation in the Northen Pacific Ocean and their role in determining long-term changes in the abundance of certain fishes // Effects of ocean variability on recruitmemt and an evaluation of parameters used in stock assesment models / R. J. Beamish and G. A. McFarlane (ed.). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 108. P. 181–194.

Gilbert C. H. 1916, 1918, 1920, 1922, 1923. Contributions to the life history of sockeye salmon, nos. 3, 4, 6–8. Rep. Br. Col. Comm. Fish. 1915: S27–S64; 1917: Q33–Q80; 1919: U35–U68; 1921: W15–W64; 1922: T16–T49.

Goollad J. C., Giernes T. W., Brannon E. L. 1974. Factors affecting sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) growth in four lakes of the Eraser River system // J. Fish. Res. Board of Canada. 31(5). P. 871–892.

Farley E. V., Murphy J., Eisner L. et al. 2005. Eastern Bering Sea (BASIS) coastal research (August–October 2004) on juvenile salmon: NPAFC. Doc. 914. – 27 pp.

Farley E. V., Murphy Jr. J., Middelton A. et al. 2004. Trade Eastern Bering Sea (BASIS) Coastal Research (August–October 2003) on Juvenile Salmon: NPAFC. Doc. 816. – 26 pp.

Farley E. V., Murphy J. M., Eisner L., Helle J. H., Moss J. H., Adkinson M. D., Nielsen J. L. 2007. Critical-size distribution and size selective mortaity of juvenile Bristol Bay sockeye salmon // Fishery Bulletin. 105. P. 121–130.

Favorite F. 1970. Fishery oceanography. 6. Ocean food of sockeye salmon // Commerc Fish. Rev. 32 (1). P. 45–50.

Foerster R. E. 1954. On the relation of adult salmon (*Oncorhynchus nerka*) returns to known smolt seaward migration // J. Fish. Res. Bd. of Canada. 11. P. 339–350.

Foerster R. E. 1968. The Sockeye Salmon, *Oncorhynchus nerka* // Fish. Res. Bd. of Canada. 1968. Bull. 162. 442 pp.

Forrester C. R. 1987. Distribution and abundance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Population Biology and Future Management. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 96. P. 36–43. P. 2–10.

Foot C. J., Wood C. C., Withler R. E. 1989. Biochimical genetic comparison of sockeye salmon and kokanee, the anadromous and nonanadromous forms of *Oncorhynchus nerka* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 46. P. 149–158.

French R., Bilton H., Osako M., Hartt A. 1976. Distribution and origin of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Bull. INPFC. 34. – 113 pp.

Fry F. S. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish // W. S. Hoar, D. J. Randall (ed.). Fish Physiology. Vol. 6. Academic Press, New York. P. 1–98.

Habicht C., Varnavskaya N. V., Azumaya T., Urawa S., Wilmot W. L., Guthrie C. H. – III, Seeb J. E. 2005. Migration patterns of sockeye salmon in the Bering Sea discerned from stock composition estimates of fishcaptured during BASIS studies // NPAFC, Tec. Rep. 6. P. 41–43.

Hallerman E. M., Beckman J. S. 1988. DNA-level polymorphism as a tool in fisheries science // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 45. P. 1075–1087.

Hare S. R., Francis R. C. 1995. Climate change and salmon production in the northeast Pacific Ocean // Ca. Sp. Pub. Fish. Aquat. Sci. 121. P. 357–372

Hartman W. L., Raleigh R. F. 1964. Tributary homing of sockeye salmon at Brooks and Karluk Lakes // J. Fish. Res. Board Canada. Vol. 21. N 3. P. 485–504.

Hartt A. C. 1962. Movement of salmon in the North Pacific Ocean and Bering Sea as determined by tagging 1956–1958 // INPFC. Bull. N 6. – 157 pp.

Hart A. C. 1966. Migration of salmon in the North Pacific Ocean and Bering Sea as determined by seining and tagging. 1959–1960 // Int. North. Pacif. Fish. Comm. Bull. 19. – 141 pp.

Harris C. K. 1987. Catches of North American sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) by the Japanise high seas salmon ficheries, 1972-84 // H. D. Smith, L. Margolis and C. C. Wood (ed.). Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 96. P. 458–479.

Hatchery Scientific Rewiew Group. 2004. Hatchery reform: principals and recommendations. Long Live the Kings, Seattle, Washington. Available: www. Lltk.org/pages/hatchery_reform_project/HRV_Pablications_HSRG_Recs.html (April 2009).

Healey M. C. 1991. Life history of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Pacific salmon life histories. Ed. C. Groot, L. Margolis. Vancouver. Canada. UBC Press. P. 311–393.

Heard W. R. 1991. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Pacific salmon life histories. Ed. C. Groot, L. Margolis. Vancouver. Canada. UBC Press. P. 119–230.

Heard W. R. 1998. Do hatchery salmon affect the North Pacific Ocean ecosystem? // NPAFC Bull. 1. P. 405–411.

Helle J. H. 1979. Influence of the marine environment on age and size at maturity, growth, and abundance of chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum), from Olsen Creek, Prince Willam Sound, Alaska. Ph. D thesis. Oregon State University, Corvalic. – 118 pp.

Helle J. H., Hoffman M. S. 1995. Size decline and older age at maturity of two chum salmon (*Oncorhynchus keta*) stocks in western North America, 1972–1992 // Climate change and northern fish populations. R. J. Beamish (ed.).Can. Sp. Pub. Fish. Aquat. Sci. 121. P. 245–260.

Helle J. H., Hoffman M. S. 1998. Changes in size and age at maturity of two North American stocks of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) before and after a major regime shift in the North Pacific Ocean // NPAFC Bull. 1. P. 81–89.

Helle J. H., Martinson E. C., Eggers D. M., Gritsenko O. 2007. Influence of salmon abundance and ocean conditions opn body size of Pacific salmon // R. Beamish and V. Karpenko (ed.). Status of Pacific salmon and their role in North Pacific marine ecosystems. NPAFC Bull. 4. P. 289–298.

Henry K. A. 1961. Racial identification of Fraser River sockeye by means of scales and its applications to salmon management // Int. Pacif. Salmon Fish. Comm. Bull. 12. – 97 p.

Hosoya K. 2011. The rediscovery of *Oncorhynchus kawamurae*, kunimasu: problems and perspectives for its conservation // Ichthyol Res, DOI 10.1007/s10228-011-0212-8.

Ishida Y., Azumaya T., Fukuwaka M., Davis N. 2002. Interannual variability in stock abundance and body size of Pacific salmon in the central Bering Sea // Progress in Oceanography. 55. P. 223–234.

Ishida Y., Ito S., Kaeriama M., McKinnell S., Nagasawa K. 1993. Resent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50. P. 290–295.

Ito J. 1964. Food and feeding habits of Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) in their oceanic life // Bull. Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory, 29. Fisheries Research Board of Canada Translation Series. 1309. P. 85–97.

Irvine J. R., Fukuwaka M. 2011. Pacific salmon abundance trends and climate change // ICES Journal of Marine Science (in print).

Iwata M., Muto K., Akutsu U., Klyashtorin L. B., Smirnov B. P., Varnavsky V. S., Kurenkov S. I., Maruyama T. 1991. Growth, maturation and seawater adaptability of Kamchatka kokanee, *Oncorhynchus nerka*, implanted in Nikko // Bull. Natl. Res. Inst. Aquaculture. 20. P. 41–51.

Kaeriama M. 1989. Aspects of salmon ranching in Japan // Physiology Ecology Japan, Special Volume. 1. P. 625–638.

Kaeriama M. 1991. Dynamics of the lacustrine sockeye salmon in Lake Shikotsu, Hokkaido // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. 45. P. 1–24.

Kaeriama M. 2003. Evaluation of carring capacity of Pacific Salmon in the North Pacific Ocean for Ecosystem – based sustainable conservation management // NPAFC Tec. Rep. № 5. P. 1–4.

Kaeriyama M. 2005. Evaluation of Carryng Capacity of Pacific Salmon in the North Pacific Ocean for ecosystem-based sustainable conservation management // NPAFC Tec. Pep. 5. P. 1–4.

Kaeriama M., Nakamura M., Yamaguchi M., Ueda H., Anma G., Takagi S., Aydin K. Y., Walker R. V., Myers K. W. 2000. Feeding ecology of sockeye and pink salmon in the Gulf of Alaska // NPAFC Bull. 2. P. 55–63.

Kaeriama M., Nakamura M., Edpalina R., Bower J. R., Yamaguchi M., Walker R. V., Myers K. W. 2004. Change in the feeding ecology and trophic dynamics of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the central Gulf of Alaska in relation to climateevents // Fisheries Oceanography. 13. P. 197–207.

Kaeriyama M., Seo H., Kudo H. 2009. Trends in the run size and carring capacity of Pacific salmon in the North Pacific Ocean // NPAFC Bull. 5. P. 293–302.

Kaeriama M., Urawa S., Fukuwaka M. 1995. Variation in body size, fecundity, and egg size of sockeye and kokanee salmon, *Oncorhynchus nerka*, released from hatchery // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. 49. P. 1–9.

Kaeriama M., Urawa S., Suzuki T. 1992. Anadromous sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) derived from nonanadromus kokanees: life history in Lake Toro // Sci. Rep. of the Hokkaido Salmon Hatshery. No. 46. P. 157–174.

Koo T. S. Y., Smith H. D. 1960. Main-steam and tributary sampling of red salmon scales for populations studies // U.S. Wiedlife Serv. 362. – 10 pp.

Karpenko V. I. 2003. Review of Russian marine investigations of juvenile Pacific salmon // A review of the research on the early marine period of Pacific salmon by Canada, Russia, and the United States / P. Symons (ed.). NPAFC Bull. 3. Vancouver, Canada. P. 69–88.

Karpenko V. I., Erokhin V. G., Smorodin V. P. 1998. Abundance and biology of Kamchatkan salmon during the initial year of ocean residence // Status of Pasific salmon and their role in North Pacific marine ecosystems / D. W. Welch, D. M. Eggers, K. Wakabayashi, V. I. Karpenko (ed.). NPAFC Bull. 1. Vancouver, Canada. P. 352–366.

Karpenko V. I., Volkov A. F., Koval M. V. 2004. Diets of Pacific salmon in the Sea of Okhotsk, Bering Sea, and northwest Pacific Ocean // Status of Pasific salmon and their role in North Pacific marine ecosystems / R. Beamish and V. Radchenko (ed.). NPAFC Bulletin Number 4. Vancouver, Canada. P. 105–116.

Klyashtorin L. B. 2001. Climate change and long-term fluctiations of commercial catches. The possibility of forecasting: FAO Fish. Tec. Paper. № 410. – 86 pp.

Koenings J. P., Burkett R. D. 1987. Population characteristics of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) smolts relative to temperature regimes, euphotic volume, fry density, and forage base within Alaskan lakes // Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management / H. D. Smith, L. Margolis and C. C. Wood (ed.). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 96. P. 216–234.

Koenings J. P., Geiger H. J., Hasbrouck J. J. 1993. Smolt-to-adult survival patterns of sockeye salmon: effects of smolt lenght and geographic latitude when entering the sea // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50. P. 600–611.

Kogura Y., Seeb J. E., Azuma N., Kudo H., Abe S., Kaerima M. 2011. The genetic population structure of lacustrine sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka,* in Japan as the endangered species // Environ Biol Fish, DOI 10.1007/s10641-011-9876-1. Published online: 07 July 2011. – 12 p.

Kondo H., Hirano Y., Nakayama N. et al. 1965. Offshore distribution and migrations of Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) based on tagging studies 1958–1961 // Int/ North. Pacific. Fish. Comm. Bull. 17. – 213 pp.

Kudzina M. A. 2003. The use of the method of mass marking of salmon for the studies of age structure of Wild and Hatchery adult sockeye salmon // Workshop on application of stock identification in defining marine distribution and migration of salmon. NPAFC Tec. Rep. No. 5. P. 120–122.

Kurenkov I. I. 1966. The influence of volcanic ashfall on biological processes in a lake // Limnol. And Oceanogr. 11 (3). P. 426–429.

Johnson W. E. 1965. On mechanisms of self-regulation of population abundance in *Oncorhynchus nerka* // Sympozium: Factors that regulate the size of natural populations in fresh water. Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. 13. P. 66–87.

Larkin P. A. 1972. The stock concept and management of Pacific salmon // R. Simon, P. Larkin (ed.). The stock concept in Pacific salmon. Vancouver. P. 11–15.

Lepskaya E. V., Bazarkina L. A., Lupikina E. G. 1994. The impact of pyroclastics upon flora and fauna of some lakes (Kamchatka peninsula and Kunashir island, Kuriles) // Int. volcanological congress, Ankara.

Lepskaya E. V., Bonk T. V. 2007. Feeding Spectrum of *Cyclops scutifer* Sars (Copepoda) in salmon spawning and foraging lakes Kurilskoye and Palanskoye (Kamchatka) // Biology of inland waters. 1. P. 13–21.

Lepskaya E. V., Jewson D. H., Usoltseva M. V. 2010. *Aulacoseira subarctica* in Kurilskoye Lake, Kamchatka: a deep, oligotrophic lake and important pacific salmon nursery // Diatom Research. 25 (2). P. 323–225.

Limeres R., Pedersen G. 2007. Alaska Fishing // The Ultimate Angler's Guide, 3rd Edition. Roseville, CA: Publishers design group. – 450 pp.

Lorenzen K., Enberg. 2002. Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons // Proceedings of the Royal Society London, Series B 269. P. 49–54.

MacLeod J. 1977. Enhancement technology: a positive statement // D. V. Ellis (ed.). Pacific salmon-management for people. University of Victoria, B. C., Canada. P. 137–147.

Mahnken C., Ruggerone G., Waknitz W., Flagg T. 1998. A historical perspective on salmonid prodaction from Pacific Rim hatcheries // NPAFC Bull. 1. P. 38–53.

Mantua N. J., Hare S. R., Zhang Y., Wallace J, M., Francis R. C. 1997. A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon prodaction // Bull. of American Meteorological Society. 78. P. 1069–1079.

Manzer J. I. 1976. Preliminary results of studies on the affects of fertilization of an oligotrophic lake on adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) production // Fish. and Mar. Serv. Tec. Rep. Canada., 678. – 25 pp.

Mathisen O. A., Fair L., Beamish R. J., Bugaev V. F. 2007. Density-dependent growth of sockeye salmon in the North Pacific Ocean // Status of Pasific salmon and their role in North Pacific marine ecosystems / R. Beamish and V. Radchenko (ed.). NPAFC Bull. 4. Vancouver, Canada. P. 299–310.

Margolis L. 1963. Parasites as indicators of the geographical origin of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), accuring in the North Pacific Ocean and adjacent seas // INPFC. Bull. № 11. P. 101–156.

Margolis L. 1965. Parasites as auxiliary of information about the biology of Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) // J. Fish. Res. Bd. of Canada. 22 (6). P. 1387–1395.

Martinson E. C., Helly J. H., Scarnecchia D. L., Stokes H. H. 2008. Density-dependent growth of Alaska sockeye salmon in relation to climate-oceanic regimes, population abundance, and body size, 1925 to 1998 // Marine Ecology Progress Series. 370. P. 1–18.

McCart P. 1967. Behavior and ecology of sockeye salmon fry in Babine River // J. Fish. Res. Bd. of Canada. Vol. 24. № 2. P. 375–428.

McKinnell S. 1995. Age-specific effects of sockeye abundance on adult body size of selected British Columbia sockeye stocks // Canadian J. Fish. Aquatic Sciences. 52. P. 1050–1063.

McLain D. R. 1984. Coastal ocean warming in the northeast Pacific, 1976–83 // The influence of ocean conditions on the prodaction of salmonids in the North Pacific // Pearcy W. G. (ed.). ORESU-W-83-001. Oregon State University Sea Program, Corvalis. P. 61–86.

McPhail J. D., Lindsey C. C. 1970. Freshwater fishes of Northwestern Canada and Alaska // Bull. Fish. Res. Bd. of Canada. – 373 pp.

Miller A. J., Cayan D. R., Burnett T. P., Graham N. E., Oberhuber J. M. 1994. The 1976–77 climate shift of the Pasific Ocean // Oceanography. 7. P. 21–26.

Milovskaya L. V., Selifonov M. M., Sinyakov S. A. 1998. Ecological functioning of Lake Kuril relative to sockeye salmon production // Assessment and status of Pacific Rim Salmonid stocks / D. W. Welch, D. M. Eggers, K. Wakabayashi, V. I. Karpenko (ed.). NPAFC Bulletin Number 1. Vancouver, Canada. P. 434–442.

Milovskaya L. V., Gorodovskaya S. B., Tolstiak T. I. 2002. The influence of escapement and feeding conditions of female maturation rate of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) smolts // North Pacific Marine Science Organization. XI Annual Meeting. October 18–26. Qingdao, People's Republic of China. P. 202.

Morita K., Morita S. H., Fukuwaka Y., Nagasawa M. 2006. Cyclic population dynamics of pink salmon in the Bering Sea // 7th International Congress on the Biology of Fish. St. Johns, Newfoundlend, Canada.

Myers K. W. 1991. Scale pattern estimates of origin of sockeye salmon in 1990 port samples of the Japanise traditional landbased driftnet salmon fishery (INPFC Doc. No. 3695) FRI-UW-9112 // Fisheries Research Institute. Univ. Washington. Seattle. – 15 p.

Myers K. W. 1997. Offshore distribution and migration patterns and ocean survival of salmon // R. L. Emmett, M. H. Schiewe (ed.). Estuarine and Ocean Survival of Northeastern Pacific Salmon. NOAA Tec. Memorandum NMFS-NWFSC-29.

Myers K. W. 1998. NPAFC sockeye scale aging test // NPAFC Doc. 361. Seattle: Fish. Res. Inst. Univ of Washington. – 7 pp.

Myers K. W., Aydin K. Y., Walker R. V., Fowler S., Dahlberg M. L. 1996. Known oceanranges of stocks of Pacific salmon steelhead as shown by tagging experiments, 1956–1995 // NPAFC Doc. 192. – 228 pp.

Myers K. W., Klovach N. V., Gritsenko O. F., Urawa S., Royer T. C. 2007. Stock-specific distributions of Asian and North American salmons in the open ocean, interannual changes, and oceanographic conditions // Status of Pasific salmon and their role in North Pacific marine ecosystems / R. Beamish and V. Radchenko (ed.). NPAFC Bull. 4. Vancouver, Canada. P. 159–177.

Myers K. W., Walker R. V., Davis N. D., Armstrong J. L. 2004. Diet ovelap and competition between Yukon River chum salmon and hatchery salmon in the Gulf of Alaska in summer // Final Report to the Yukon River Drainage Fisheries Association. SAFS-UW-0407. School of Aquatic and Fisheries Sciences, University of Washington, Seattle.

Myers K. W., Walker R. V., Davis N. D., Armstrong J. L., Kaeriyama M. 2009. High seas distribution, biology/ and ecology of Arktic-Yukon-Kuskokwim salmon: direct information from high seas tagging experiments, 1954–2006 // Krueger C. C., Zimmerman C. E. (ed.). Pacific salmon: ecology and management of western Alaska's populations. American Fisheries Society, Symposium, 70, Bethesda, Maryland. P. 201–239.

Nagasawa K. 1998. Fish and seabird predation on juvenile chum salmon (Oncorhynchus keta) in Japanese coastal waters, and an evaluation of impact // NPAFC Bull. 1. P. 480–495.

Nagasawa K. 2000. Winter zooplankton biomass in the Subarctic North Pacific, with a discussion on owerwintering survival strategy of Pacofic salmon (*Oncorhynchus* spp.) // NPAFC Bull. 2. P. 21–32.

Nakabo T., Nakayama K., Muto N., Miyazawa M. 2011. *Oncorhynchus kawamurae* «Kunimasu», a deepwater trout, discovered in Lake Saiko, 70 years after extinction in the original habitat, Lake Tazawa, Japan // Ichthiol Res, DOI 10.1007/s10228-011-0204-8. Published online: 22 February 2011. – 10 p.

Narver D. W. 1968. Identification of adult sockeye salmon groups in the Chignic River system by lakustrine scale mesurement, time of entry and time of location spawning // Further studies of Alaska sockeye salmon. Seattle. № 3. P. 113–148.

National Research Council. 1999. Sustaining marine fisheries // National Academy Press. Washington, D. C.

Nelson R. J., Beacham T. D., Small M. P. 1998. Microsatellitae analysis of the population structure of Vancouver Island sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) stock complex using non denaturing gel electrophoresis // Mol. Mar. Biol. Biotechnol. V. 7. No. 4. P. 312–319.

NPAFC Bull. No. 1. 1998. Assessment and status of Pacific Rim Salmonid stocks / D. W. Welch, D. M. Eggers, K. Wakabayashi, V. I. Karpenko (ed.). Vancouver, Canada. – 514 pp.

NPAFC Bull. No. 2. 2000. Recent Changes in Ocean Production of Pacific Salmon / J. H. Helle, Y. Ishida, D. Noakes and V. Radchenko (ed.). Vancouver, Canada. – 360 pp.

NPAFC Bull. No. 3. 2003. A rewiew of the research on the early marine period of Pacific Salmon by Canada, Japan, Russia, and the United States / P. Symons (ed.). Vancouver, Canada. – 152 pp.

NPAFC Bull. No. 4. 2007. Status of Pasific salmon and their role in North Pacific marine ecosystems / R. Beamish and V. Radchenko (ed.). Vancouver, Canada. – 338 pp.

NPAFC Bull. No. 5. 2009. Climate change, production trends, and carryng capacity of Pacific Salmon in the Bering Sea and adjacent waters / E. Farley, Jr., T. Azumaya, R. Beamish, M. Koval, K. Myers, K. B. Seong and S. Urawa (ed.). Vancouver, Canada. – 360 pp.

O'Neil S. M., Hyatt K. D. 1987. An Experiment study of competition for food between sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) in British Columbia Costal Lake // Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management / H. D. Smith, L. Margolis and C. C. Wood (ed.). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. Vol. 96. P. 143–160.

Quinn T. P. 1985. Homing and evolution of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Contrib. Mar. Soc. 27 (Suppl.). P. 353–366.

Quinn T. P. 2005. The behavior and ecology of Pacific Salmon and Trout // American Fisheries Sosiety: Bethesda, Maryland in assotiation with University of Washington Press: Seattle and London. – 378 pp.

Quinn T. P., Graynoth E., Wood C. C., Foote C. J. 1998. Genotipic and phenotypic divergence of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in New Zealand from their ancestral British Columbia populations // Transactions of the American Fisheries Society. 127. P. 517–534.

Orsy J. A.,Wertheimer A. C., Sturdevant M. V., Fergusson E. A., Mortensen D. G., Wing B. L. 2004. Juvenile chum salmon consumption of zooplancton in marine waters of southeastern Alaska: a bioenergetics approach to implications of hetchery stock interactions // Review in Fish Biology and Fisheries. 14. P. 335–359.

Pacific salmon life histories. 1991 // Edited by C. Groot end L. Margolis. Vancouver: USC Press. – 564 pp.

Pearcy W. G. 1992. Ocean ecology of North Pacific salmonids // University of Washington Press. Seattle. – 179 pp.

Pearcy W. G., Aydin K. Y., Brodeur R. D. 1999. What is the carryng capacity of the North Pacific Ocean for salmonids. PICES Press. 7. P. 17–23.

Peterman R. M. 1978. Testing for density-dependent marine survival in Pacific salmonids // J. Fish. Res. Board of Canada. 35. P. 1434–1450.

Peterman R. M. 1982. Nonlinear relation between smolts and adults in Babine Lake sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and implications for other salmon populations // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 39. P. 904–913.

Peterman P. M. 1984. Density-dependent growth in early ocean life of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Canadian J. Fish. Aquat. Sci. 41. P. 1825–1829.

Peterman P. M. 1991. Density-dependent marine processes in North Pacific salmonids: lessons for experimental design of large-scale manipulations of fish stocks // ICES Marine Science Symposium. 192. P. 69–77.

PICES Program abstracts. 2007. The changing North Pacific: Previos patterns, future projections, and ecosystem impacts // Pices Sixteenth Annual Meeting Oct. 26–Nov. 05, 2007. Victoria, Canada. – 312 pp.

PICES Program abstracts. 2008. Beyond observations to achiving understanding and forecasting in a changing North Pacific: Forward to the FUTURE // Pices Seventeenth Annual Meeting Oct. 24–Nov. 02, 2008. Dalian, People's Republic of China. – 314 pp.

PICES Program abstracts. 2009. Understanding ecosystem dynamics and pursuing ecosystem approaches to management. Pices Eighteenth Annual Meeting Oct. 23–Nov. 01, 2009. Jeju, Republic of Korea. – 342 pp.

Pyper B. J., Peterman R. M. 1999. Relationship among adult body length, abundance, and ocean temperature for British Columbia and Alaska sockeye salmon, 1967–1997 // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 56. P. 1716–1720.

Pyper B. J., Mueter F. J., Peterman R. M. 2005. Across-species comparisons of spatial scales of environmental effects on survival rates of north-east Pacific salmon // Transactions of the American Fisheries Society. 134. P. 86–104.

Rogers D. E. 1968. A comparison of the food sockeye salmon fry and threespined sticklebacks in the Wood River Lakes // Further Stud. Alaska Sockeye Salmon. Univ. Wash. Publ. in Fish. 3. P. 1–44.

Rogers D. E. 1980. Density-dependent growth of Bristol Bay sockeye salmon // W. McNeil and D. Himsworth (ed.). Salmonid ecosystems of the North Pacific. Oregon State Univ. Press. USA. P. 267–283.

Rogers D. 1984. Trends in abundance of North-Eastern Pacific stocks of salmon // W. G. Pearcy (ed.). The influence of ocean conditions on the prodaction of salmonids in the North Pacific. Oregon State University, Corvalis, Oregon. P. 100–127.

Rogers D. 1987. Pacific salmon // D. W. Hood, S. T. Zimmerman (ed). The Gulf of Alaska. NOAA Department Commerce, Washington, D. C. P. 461–475.

Rogers D., Quinn T., Rogers B., Ruggerone G., Berejikian B., Patterson L., Work K. 1991. Alaska salmon research // Annual report – 1991. Fisheries Res. Inst. Univ. Washington. – 30 pp.

Rogers D., Rogers B. J., Hardy F. J. 1982. Effects of fertilizion of Little Togiak Lake on the food supply and growth of the sockeye salmon // Proc. North. Aquaculture Symp., Aug. 1980. Anchorage. Alaska. P. 125–142.

Roggers D., Ruggerone G. T. 1993. Factors affecting the marine growth of Bristol Bay sockeye salmon // Fisheries Research. 18. P. 89–103.

Rogers D., Quinn T., Rogers B., Ruggerone G., Berejikian B., Patterson L., Work K. 1991. Alaska salmon research // Annual report – 1991. Fisheries Res. Inst. Univ. Washington. – 30 pp.

Ruggerone G. T., Agler B. A. 2008. Retrospective analysis of AYK chum and coho salmon // Prepared for the Arctic Yukom Kuskokwim Sustanable Salmon Initiative, Anchorage< Alaska. Available: http://www.aykssi.org/Research/project_profile.cfm?project_id=124 (April 2009).

Ruggerone G. T., Farley E., Nielsen J., Hagen P. 2005. Seasonal marine growth of Bristol Bay sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to competition with Asian pink salmon (*O. gorbuscha*) and the 1977 ocean regime shift // Fishery Bulletin. 103. P. 355–370.

Ruggerone G.T., Hanson R., D. E. Rogers. 2000. Selective predation by brown bears (*Ursus arctos*) foraging on spawning sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. J. Zoology. 78 (6). P. 974–981.

Ruggerone G. T., Goetz F. A. 2004. Survival of Puget Sound chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in response to climate-induced competition witn pink salmon (*O. gorbuscha*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 61. P. 1756–1770.

Ruggerone G. T., Link M. L. 2006. Collapse of Kvichak sockeye salmon production during brood years 1991–1999: population characteristics, possible factors, and management implications. Prepared for North Pacific Research Board and the Bristol Bay Sciency and Research Institute. Available: http://doc.nprb.org/web/03_prjs/r0321_finall.pdf (April 2009).

Ruggerone G. T., Peterman R. M., Dorner B., Myers K. W. 2010. Magnitude and trends in abundance of hatchery and wild pink salmon, cham salmon, and sockeye salmon in the North Pacific Ocean // Marine and coastal fisheries: dynamics, management, and ecosystem science. 2. P. 306–328.

Ruggerone G. T., Nielsen J. L. 2004. Evidence for competitive dominance of pink salmon (*Oncorhynchus nerka*) over other Salmonids in the North Pacific Ocean. Reviews in Fish Biology and Fisheries. 14. P. 371–390.

Ruggerone G. T., Nielsen J. L. 2009. A rewiew of growth and survival of salmon at sea in presponse to competition and climate change // American Fisheries Society Symposium. 70. P. 241–265.

Ruggerone G. T., Nielsen J. L., Bumgarner J. 2007. Linkages between Alaskan soskeye salmon abundance, growth at sea, and climate, 1955–2002. Deep Sea Research II, 54. P. 2776–2793.

Ruggerone G. T., Rogers D. E. 2003. Multi-year effects of hihh densities of sockeye salmon spawners on juvenile salmon growth and survival: a case study from the Exxon Valdez oil spill // Fisheries Research. 63. P. 379–392.

Ruggerone G. T., Zimmermann M., Myers K. W., Nielsen J. L., Roggers D. E. 2003. Competition beetween Asian pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and Alaskan sockeye salmon (*O. nerka*) in the North Pacific Ocean. Fish. oceanogr. 12 (3). P. 209–219.

Ricker W. E. 1954. Stock and recruitment // J. Fish. Res. Board of Canada. 11. P. 559–623.

Ricker W. E. 1962. Comparison of ocean growth and mortality of sockeye salmon during their last two years // J. Fish. Res. Board Canada. 19. P. 531–560.

Ricker W. E. 1966. Sockeye salmon of British Columbia // Bull. Internat. North Pacif. Fish. Comm. 18. P. 59–70.

Ricker W. E. 1969. Effects of size-selective mortality and sampling bias on estimates of growth mortality, production and yeld // J. Fish. Res. Bd. of Canada. 26 (3). P. 479–541.

Ricker W. E. 1972. Heredity and environmental factors affecting certain salmonid populations // The stock concepr in Pacific salmon. Univ. British Columbia. Vancouver. P. 19–160.

Ricker W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations // Bull. Fish. Res. Board Canada. 191. Ottawa. – 382 pp.

Ricker W. E. 1984. Computation and uses of central trend lines // Can. J. Zool. 62. P. 1897–1905.

Ricker W. E. 1995. Trends in the average size of Pacific salmon in Canadian catches // Climate change and nothern fish populations / R. J. Beamish (ed.). Can. Spec. Fish. Aquat. Sci. 121. P. 593–602.

Sakano H., Kaeriama M., Ueda H. 1998. Age determination and growth of lacustrine sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in Lake Toya // Bull. NPAFC. No. 1. P. 172–189.

Sanderkok F. K. 1991. Life history of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Pacific salmon life histories. Ed. C. Groot, L. Margolis. Vancouver. Canada. UBC Press. P. 395–445.

Sano O. 1963. Notes on environmental factors affecting the salmon populations in oceanic life // Bull. of the Japanese Society of Scietific Fisheries. 29. P. 749–753.

Salo E. O. 1991. Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Pacific salmon life histories / C. Groot, L. Margolis (ed.). UBC Press, Vancouver, B. C. P. 233–309.

Shuntov V. P., Temnykh O. S. 2005. North Pacific Ocean carring capacity – is it really too low for highly abundant salmon stocks? Myths and reality // NPAFC, Tec. Rep. 6. P. 3–7.

Shuntov V. P., Temnykh O. S. 2009. Current status and tendencies in the dynamics of biota of the Bering Sea macroecosystem // NPAFC Bull. 5. P. 321–331.

Seliphonov M. M. 1982. Fluctuations in abundance of sockeye salmon of Ozernaya River Stock Intern. Proc. North Aquaculture Symp. Aug. 1980. Anchorage. Alaska. P. 93–96.

Selifonov M. M. 1987a. Influence of environment on the abundance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from the Ozernaya River // H. D. Smith, L. Margolis and C. C. Wood (ed.). Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 96. P. 125–128

Selifonov M. M. 1987b. Rational fishing of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from the Ozernaya River // H. D. Smith, L. Margolis and C. C. Wood (ed.). Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 96. P. 403–407

Selifonov M. M. 1989. Contributions of Ozernaya River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) to ocean catches with special reference to their distribution in space and time // R. J. Beamish. G. A. McFarlane (ed.). Effects of ocean variability on recruitment and evaluation of parameters used in stock assessment models. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 108. P. 341–352

Schoener T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition // The American Naturalist, 122. P. 240–285.

Scott W. B., Crossman E. J. 1973. Freshwater fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Board Canada. No. 184. – 966 p.

Sinklair M. 1988. Marine Populations // University of Washington Press, Seattle.

Shiomoto A., Tadokoro K., Nagasawa K., Ishida Y. 1997. Trophic relations in the subarctic North Pacific ecosystem: possible feeding effect from pink salmon // Marine Ecology Progress Series. 150. P. 75–85.

Stockner J. G. 1987. Lake fertilization: the enrichment cycle and lake sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) production // H. D. Smith, L. Margolis and C. C. Wood (ed.). Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 96. P. 198–215.

Stockner J. G., Shortred K. S. 1985. Whole-lake fertilization experiment in coastal British Colunbia Lakes // Can. J. of Fish. And Aquat. Sci., 42 (4). P. 649–658.

Sugimoto T., Tadokoro K. 1997. Interannual-interdecadal variations in zooplankton biomass, chlorophyll concentration and physical environment in the subarctic Pacific and Bering Sea // Fisheries Oceanography. 6. P. 74–93.

Suplee C. 1998. Untangling the science of climate // National Geographic. 193 (5). P. 44–71.

Tanaka A. 1911. Kosho no kenkyu // Shincho-sha, Tokyo.

Taylor E. B., Foote C. J., Wood C. C. 1996. Molecular genetic evidence for parallel life-history evolution within a Pacific salmon (sockeye salmon and kokanee, *Oncorhynchus nerka*) // Evolution. V. 50. No. 1. P. 401–416.

Urawa S. 2007. Marine distributionand survival of Japanese chum salmon: current insight obtained by the High-Seas Research Program // Sustainability of the Arctic-Yukon-Kuskokwim salmon fisheries. Abstracts of the Arctic-Yukon-Kuskokwim Sustainable Salmon Initiative. Anchorage, Alaska. P. 20.

Urawa S., Ishida Y., Fukuwaka M. 2000. Japanese salmon recearch in the ocean: a review and future issues // Bulletin of the National Salmon Recources Center. 3. P. 29–38.

Urawa S., Azumaya T., Grane P. A., Seeb L. W. 2005. Origins and distribution of chum salmon in the central Bering Sea // NPAFC, Tec. Rep. 6. P. 67–70.

Urawa S., Nagasawa K., Margolis L., Moles A. 1998. Stock identification of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytsha*) in the north Pacific Rim Salmonid stocks / D. W. Welch, D. M. Eggers, K. Wakabayashi, V. I. Karpenko (ed.). NPAFC Bulletin Number 1. Vancouver, Canada. P. 199–204.

Varnavskaya N. V., Wood C. C., Evewrett R. et al. 1994. Genetic differentiation of subpopulations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) within lakes of Alaska, British Columbia, and Kamchatka, Russia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51. (Suppl. 1). P. 147–157.

Welch D. W., Parsons T. R. 1993. 13C–15N values as indicators of trophic position and competitive ovelap for Pacific salmon (Oncorhynchus spp.) // Fisheries Oceanography. 2. P. 11–23.

Wertheimer A. C., Heard W. R., Maselko J. M., Smoker W. W. 2004. Relationship of size at return with environmental variation, hatchery production, and productivity of wild pink salmon in Prince William Sound, Alaska: does size matter? // Rewiew in Fish Biology and Fisheries 14. P. 321–334.

Wood C. C. 1995. Life history variation and population structure in Sockeye Salmon // American Fisheries Sockeye Symposium, 17. Bethesda, MD. P. 195–216.

Wood C. C., Riddell B. E., Rutherford D. T. 1987. Alternative juvenile life histories of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and their contribution to production in the Stikine River, Nothern British Colunbia // Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management / H. D. Smith, L. Margolis and C. C. Wood (ed.). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 96. P. 12–24.

Научное издание

Бугаев Виктор Федорович

АЗИАТСКАЯ НЕРКА–2
(биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX – начале XXI вв.)

Корректор Е. Рыбаченко
Оригинал-макет Д. Злотникова

Подписано в печать 23.01.2012. Формат 60 х 84/8 .
Бумага офсетная. Гарнитура «Times New Roman». Усл. печ. л. 33,95.
Тираж 400 экз. Заказ № 2631.

Издательство «Камчатпресс».
683017, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Кроноцкая, 12а.

Отпечатано в ООО «Камчатпресс».
683017, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Кроноцкая, 12а.
www. kamchatpress.ru

Scientific publication

Victor Fedorovich Bugaev

ASIAN SOCKEYE SALMON–2

(biological structure and abundance dynamics of local stocks in the late XX – early XXI century)

Proof reading by E. Rybachenko
Design by D. Zlotnikova

Publishing House “Kamchatpress”.
683017, Petropavlovsk-Kamchatsky, Kronotskaya str., 12a.

Have been printed in “Kamchatpress” LTD.
683017, Petropavlovsk-Kamchatsky, Kronotskaya str., 12a,
www.kamchatpress.ru