

Научная статья / Original article
УДК 597.552.511(265.5)
doi:10.15853/2072-8212.2022.67.5-22



БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ

Шубкин Сергей Викторович, Бугаев Александр Викторович

Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, shubkin.s.v@kamniro.ru, bugaev.a.v@kamniro.ru

Аннотация. В настоящей работе рассмотрены вопросы организации биологической структуры популяций нерки Северо-Восточной Камчатки, воспроизводящейся в пределах Карагинской подзоны. Дана характеристика особенностей пространственной и эколого-темпоральной структуры вида. Обобщены данные биологической статистики по нерке за период с 1979 по 2021 гг.

Ключевые слова: нерка, биологическая структура, популяции, экологические формы, темпоральные расы

Для цитирования: Шубкин С.В., Бугаев А.В. Биологическая структура популяций нерки *Oncorhynchus nerka* Северо-Восточной Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2022. № 67. С. 5–22.

BIOLOGICAL STRUCTURE OF SOCKEYE SALMON *ONCORHYNCHUS NERKA* POPULATION OF NORTHEAST KAMCHATKA

Sergey V. Shubkin, Alexandr V. Bugaev

Kamchatka Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, shubkin.s.v@kamniro.ru, bugaev.a.v@kamniro.ru

Abstract. This paper considers organization of biological structure of the sockeye salmon population of Northeast Kamchatka, spawning within the Karaginskaya subzone. Characteristics of the spatial and ecological-temporal structure of the species are described. Biological statistics data on sockeye salmon for the period 1979–2021 are summarized.

Keywords: sockeye salmon, biological structure, populations, ecological morphs, temporal races

For citation: Shubkin S.V., Bugaev A.V. Biological structure of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* population of Northeast Kamchatka // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean. 2022. Vol. 67. P. 5–22. (In Russian)

Представленная работа является продолжением исследований, посвященных изучению биологии нерки Северо-Восточной Камчатки. Ранее по этой теме был опубликован обзор многолетней динамики региональных запасов вида (Шубкин, Бугаев, 2021). В настоящей работе рассмотрены вопросы организации биологической структуры популяций нерки, воспроизводящейся в реках, впадающих в заливы Карагинский, Корфа и Олюторский. Все перечисленные водные объекты входят в единый рыбопромысловый район — Карагинскую подзону.

На современном этапе популяционных исследований внутривидовая структура нерки, как и других видов тихоокеанских лососей, обозначена теорией локальных стад, воспроизводство которых сосредоточено в конкретном водном объекте (Коновалов, 1980; Бугаев, 1995; Алтухов и др., 1997; Макоедов, 1999; Варнав-

ская, 2006; Хрусталева, 2007). Согласно этой теории, локальное стадо может состоять из одной или нескольких популяций, которые, в свою очередь, формируют отдельные субпопуляции (изоляты). В основе этих структурных образований лежит механизм хоминга (инстинкт дома), который у нерки является одним из самых высоких среди видов рыб рода *Oncorhynchus* — приблизительно 98–99% (Коновалов, 1980; Салменкова, 2016).

Устойчивая избирательная способность нерки возвращаться к местам своего рождения определяет выбор жизненной стратегии в пресных водах и включает реофильную форму («речной» тип) и лимнофильную форму («озерный» тип), отличающиеся особенностями воспроизводства и пресноводного нагула. Так, «речная» нерка воспроизводится на русловых нерестилищах водотоков. Нерка,

относящаяся к «озерному» типу, нерестится в притоках и литоральной зоне озер. Экологические формы отличаются возрастной структурой. Нерка реофильной формы после выклева из нерестовых бугров в массе проводит в реке около одного года, скатываясь в море в возрасте годовиков (1.). Соответственно, лимнофильная форма нерки нагуливается в озерах более продолжительное время, смолтифицируясь в возрасте двух- и трехгодовиков (2. и 3.) (Коновалов, 1980; Бугаев, 1995; Foerster, 1968; Burgner, 1991).

Кроме того, нередко популяционная организация нерки имеет не только пространственную, но и темпоральную (временную) структуру. В этом случае отдельные популяции вида или их группировки образуют временные расы, отличающиеся генетическими и морфометрическими особенностями (Крогиус, 1983; Бугаев, 1995; Хрусталева, Кловач, 2015; Пильганчук и др., 2019).

Таким образом, наличие пространственно-закрепленных эколого-темпоральных форм сформировало у нерки множество адаптированных локальных группировок разных уровней, которые нередко являются репродуктивно изолированными (Коновалов, 1980; Алтухов и др., 1997; Ricker, 1972).

Исследованию внутривидовой и биологической структуры нерки Северо-Восточной Камчатки посвящено не так много работ. Большинство из них ориентированы на изучение генетики, биологии и динамики численности запасов конкретных локальных стад вида, воспроизводящихся в наиболее промыслово-значимых водных объектах региона (Пустовойт, 1994; Кловач, Рой, 2010; Ельников, Гриценко, 2014; Гриценко, Харенко, 2015; Хрусталева, Кловач, 2015, 2019). Наиболее известны исследования нерки Северо-Восточной Камчатки, выполненные специалистами КамчатНИРО. По биологии и динамике численности регионального запаса вида особый вклад принадлежит В.Ф. Бугаеву (1995, 2011). Фундаментальные работы по описанию и классификации нерестового фонда лососевых рек Северо-Восточной Камчатки выполнены А.Г. Остроумовым (1975, 1985, 1986, 1987, 1990).

Цель настоящей работы — определение внутривидовой структуры нерки, воспроизводящейся в водных объектах северо-восточного побережья Камчатки на основании анализа имеющихся биологических данных по нерке, собранных в данном регионе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы биологические материалы по нерке, собранные сотрудниками КамчатНИРО в 1979–2021 гг. Сбор данных осуществляли в водных объектах Северо-Восточной Камчатки в границах двух административных региональных единиц — Карагинский и Олюторский районы (рис. 1). Биологические данные нерки включали пробы из следующих речных/озерных систем: р. Хайлуя, р. Ука, р. Ивашка, р. Дранка, р. Карага, р. Тымлат, р. Кичига, р. Вывенка, р. Култушная (оз. Илир-Гытхын), р. Навыринваям (оз. Нгавыч-Гытхын), р. Пахача (оз. Потат-Гытхын), р. Апука (оз. Ватыт-Гытхын), р. Ананапыльген (лаг. Анана). Общий объем выборки составил 19 914 рыб.

Пространственное распределение различных эколого-темпоральных форм нерки оценивали согласно кадастровым данным нерестового фонда, разработанным А.Г. Остроумовым (1975, 1985, 1986, 1987, 1990) для Северо-Восточной Камчатки. Принадлежность нерки к ранней и поздней сезонным расам осуществляли с помощью анализа изменчивости показателей гонадо-соматического индекса (ГСИ) самок.

С учетом специфики пресноводного периода нерки, связанного с локализацией мест воспроизводства, при расчете потенциальной численности двух экологических форм (реофильная и лимнофильная) руководствовались площадью нерестовых участков, расположенных раздельно в руслах рек и озер, включая их приточные системы.

Сбор и первичную обработку проб проводили стандартными ихтиологическими методами (Правдин, 1966). Статистическая обработка данных выполнена в соответствии с рекомендациями Г.Ф. Лакина (1990) посредством программного пакета MS Excel, StatSoft Statistica. Формирование карт осуществлено в системе ГИС (географическая информационная система) с использованием программного продукта фирмы ESRI — ArcGIS Pro.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Формирование биологической структуры гидробионтов зависит от условий среды мест их обитания. Как правило, внутривидовая структура нерки тем сложнее, чем неоднороднее гидрологическая система ее нерестовых водоемов. Поэтому дадим краткое геоморфологическое описание района исследований.

Территория Северо-Восточной Камчатки расположена в границах административных районов: Олюторского, Карагинского и северной части Усть-Камчатского районов (рис. 1). В рыбохозяйственном плане регион делится на две рыбопромысловые зоны: Восточно-Камчатскую (в пределах Карагинской подзоны) и Западно-Берингоморскую (в пределах Камчатского края). В меридиональном направлении протяженность территории Северо-Восточной Камчатки достигает порядка 900 км, а в широтном — не менее 400 км. Площадь водосбора района исследований составляет почти 105 тыс. км².

Рассматриваемая территория отличается значительным климатическим, геоморфологическим и гидрологическим разнообразием (Ресурсы поверхностных вод, 1973). Северо-восточная часть Камчатки занята горными системами, где прослеживается вертикальная

зональность климата, почв и растительного покрова. Основные элементы орографии в пределах полуострова вытянуты в северо-северо-восточном направлении. На материковой части, где расположен Олюторский район, горная система имеет более сложное распределение хребтов и впадин. Значительную часть Карагинского района занимают горы Срединного хребта и прилегающие к ним равнины. Граница административных районов является местом сочленения полуострова с материковой частью.

Речная сеть характеризуется значительным разнообразием. В «южной» части Карагинской подзоны (залив Карагинский) преобладают относительно небольшие водотоки с быстрым течением, в системе которых отсутствуют крупные нагульно-нерестовые озера. В северной части подзоны (заливы Корфа и Олютор-

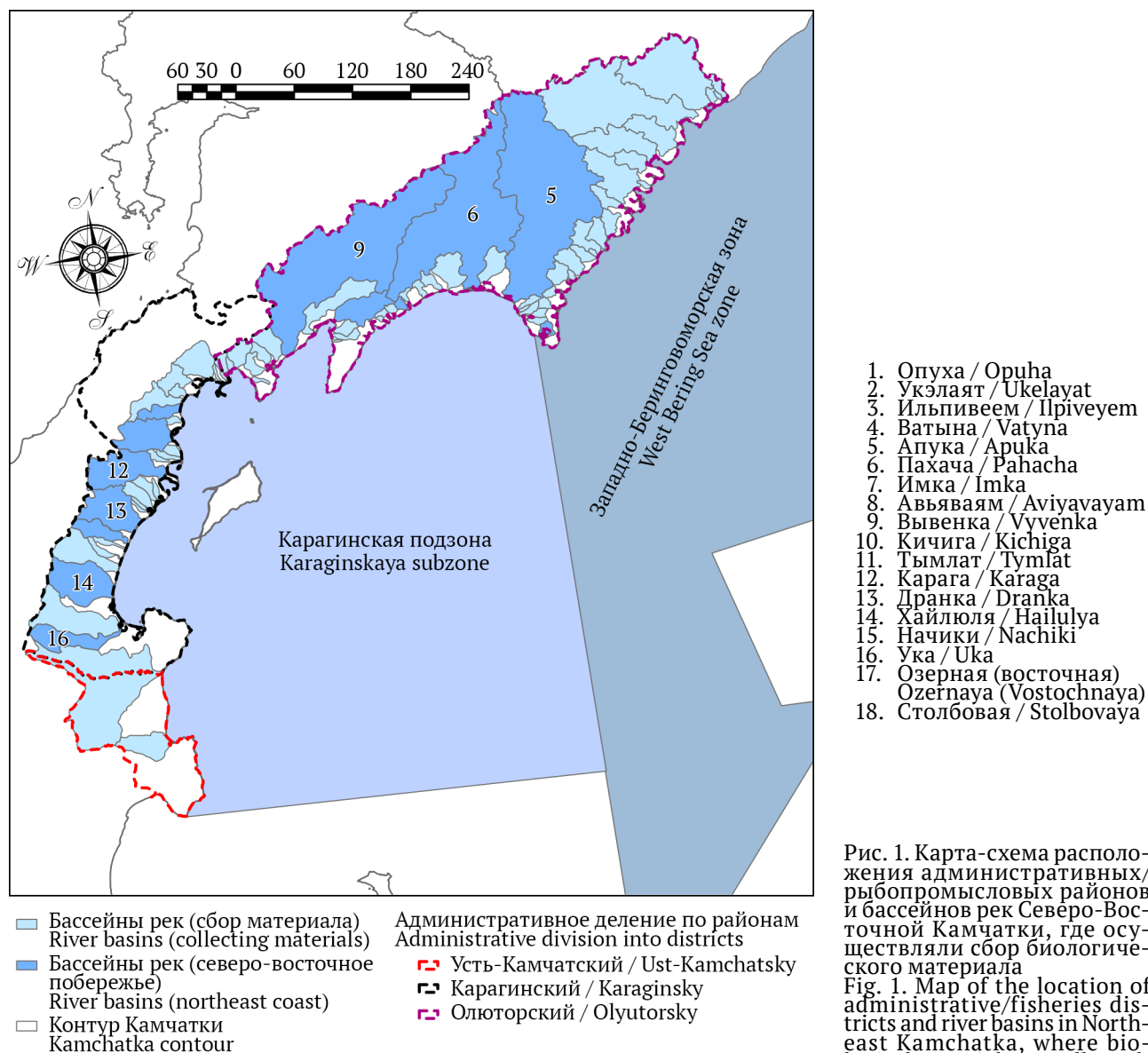


Рис. 1. Карта-схема расположения административных/рыбопромысловых районов и бассейнов рек Северо-Восточной Камчатки, где осуществлялся сбор биологического материала
Fig. 1. Map of the location of administrative/fisheries districts and river basins in North-east Kamchatka, where biological material was collected

ский), напротив, расположены крупные водотоки с большой площадью водосбора, которые включают озерно-речные комплексы (высокогорные и лагунные), являющиеся местами массового нереста и нагула нерки (Крохин, 1960, 1965; Бугаев, Кириченко, 2008; Ресурсы поверхностных вод, 1973). Неоднородность геоморфологии речных бассейнов наложила определенный отпечаток на формирование биологической структуры нерки, воспроизводящейся в реках обоих районов Северо-Восточной Камчатки.

Экологические формы вида и их пространственное распределение

Процесс образования экологических форм нерки связан с адаптивной нерестовой специализацией вида, проявляющейся в узко избирательном выборе нерестовых стадий (Крохин, 1960; Остроумов, 1972, 1982; Бугаев, 1995, 2011; Леман, 2003; Базаркин, 2008). В связи с этим данные о видовой принадлежности нерестилищ и занимаемой ими площади, дифференцированные по биотопам, дают представление о пространственном распределении и соотношении потенциальной численности экологических форм лососей.

К концу 20 столетия был полностью сформирован и составлен кадастр нерестового фонда тихоокеанских лососей Камчатского края (Остроумов, 1975, 1985, 1986, 1987, 1990). Данные нерестового фонда представляют синтетическую величину (скомпилированную за весь период исследований) и указывают на нерестовую емкость водного объекта, в значительной мере относятся к области вероятностных оценок, так как количество производителей лососей на нерестилищах в один нерестовый сезон зачастую не осваивает всю известную нерестовую площадь.

Принятая в кадастре генеральная типизация нерестилищ основана на геоморфологических признаках мест воспроизводства. Как правило, выделяют речные, ключевые и озерные нерестилища. Однако, принимая во внимание масштабы речной сети Камчатского края, полноценную бонитировку всех нерестилищ выполнить невозможно. Тем не менее составленный кадастр является важнейшим инструментом для определения экосистемного потенциала регионального воспроизводства тихоокеанских лососей.

В границах Камчатского края непосредственно на долю нерестилищ нерки северо-вос-

точного побережья приходится пятая часть от общего нерестового фонда вида. В относительном выражении это составляет 17%, из которых более 2/3 нерестилищ расположено в водных объектах Олюторского района (рис. 2). При этом соотношение площадей речных и озерных нерестилищ как в Карагинском, так и в Олюторском районах близко к равнозначным значениям (рис. 3). В северной части Усть-Камчатского района преобладают речные нерестилища.

Учитывая, что молодь нерки, скатываясь из придаточной системы озер, остается в водоемах для нагула (Foerster, 1968; Крогиус и др., 1987; Burgner, 1991; Бугаев, 1995, 2011), нерестилища, расположенные в акватории и придаточной системе озер, были объединены в одну группу, обозначенную как «озерные». Данный подход, на наш взгляд, позволяет с высокой долей объективности получить потенциальные оценки соотношения численности двух экологических форм вида — «озерной» и «речной». Ввиду отсутствия данных о возможной численности мигрирующей молоди нерки с нерестовых участков, расположенных по течению ниже озер, данной величиной мы пренебрегли.

В общей гидрологической сети Северо-Восточной Камчатки доля озерно-речных систем не превышает 40%. Соответственно, на долю типично речных систем приходится 60%. Распределение речных и озерных нерестилищ нерки в административных районах и водных объектах Северо-Восточной Камчатки показано на рисунках 4 и 5.

Из представленных данных видно, что большинство речных нерестилищ нерки расположено в реках Олюторского района — Вы-

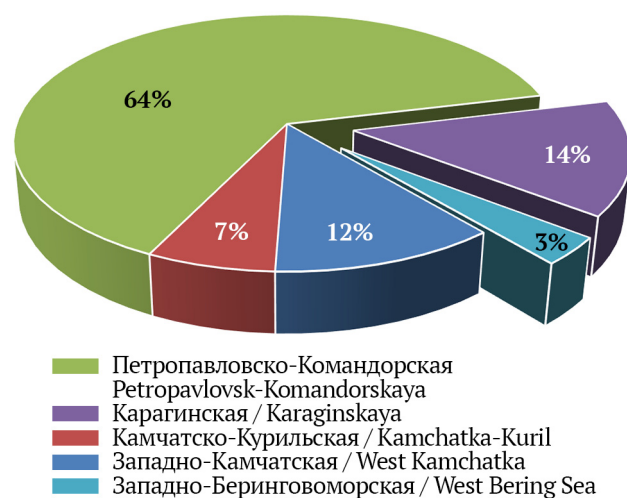


Рис. 2. Соотношение нерестовых площадей нерки по рыбопромысловым районам Камчатского края
Fig. 2. Ratio of spawning areas of sockeye salmon by fishing districts of Kamchatka Territory

венка, Пахача и Апука. В Карагинском районе речные нерестилища в основном сосредоточены в центральной и южной части региона — в р. Тымлат и реках Дранка, Ивашка, Русакова и Хайлюля соответственно.

При этом большинство озерных нерестилищ нерки также сосредоточено в водных объектах Олюторского района. В данную группу водоемов входят следующие озерно-речные системы: р. Пахача (оз. Потат-Гытхын), р. Ананапыльген (лаг. Анана), р. Апука (оз. Ватыт-Гытхын) и р. Култушная (оз. Илir-Гытхын). В Карагинском районе наиболее значимыми для воспроизводства лимнофильной формы нерки являются реки Карага, Дранка и Ивашка.

Таким образом, возможности для воспроизводства нерки Северо-Восточной Камчатки обеих экологических форм существенно шире в речной сети Олюторского района.

Темпоральные формы вида и их пространственное распределение

В популяции нерки Северо-Восточной Камчатки различают две сезонные формы: весеннюю (раннюю) и летнюю (позднюю) (Крогиус, 1983; Кловач, Рой, 2010; Бугаев, 2011; Хрусталева, Кловач, 2019). На основании данных нерестового фонда соотношение двух временных форм заметно варьирует по районам воспроизводства (рис. 6). Например, в водных объектах Олюторского района доминирует поздняя форма, а в северной части Усть-Камчатского района — ранняя. В Карагинском районе соотношение двух временных форм близко к равнозначным значениям.

По данным многолетних наблюдений анадромный ход ранней нерки **Олюторского района** начинается во второй половине мая. Рун-

ный ход растянут во времени и длится со второй декады июня по первую-вторую декаду июля. Заканчивается нерестовая миграция в конце июля — первой половине августа. Анадромный ход поздней формы нерки обычно начинается в первой половине июля и продолжается до конца сентября — начала октября. Рунный ход приходится на конец июля — первую половину августа. В отдельные годы нерестовая миграция длится и до начала сентября.

Сроки нерестовой миграции ранней нерки **Карагинского района** определены с начала июня до второй половины июля. Массовый ход отмечается во второй половине июня. В начале июля ранняя нерка здесь заканчивает анадромную миграцию. Поздняя форма вида начинает заходить в реки района в конце первой декады июля. Массовый нерестовый ход рыб наблюдается в период со второй декады июля по первую декаду августа. Окончание нерестового хода поздней формы нерки приходится на начало октября.

В качестве уточняющей информации, по данным изменения гонадо-соматического индекса (ГСИ) самок, проследили динамику нерестового хода двух темпоральных форм нерки Северо-Восточной Камчатки (рис. 7). Группировку стад Олюторского района представляли производители рек Апука, Пахача и Вывенка, а Карагинского района — рек Кичига, Карага и Хайлюля. В результате анализа временных рядов изменения ГСИ отмечена разница в подходах темпоральных форм. Так, в р. Апука ход ранней нерки заканчивается в V пятидневке июня, а в р. Пахача — в IV пятидневке июля. В р. Вывенка ход ранней формы нерки заканчивается примерно в те же сроки, что и в р. Пахача, однако период хода поздней формы более продолжительный.

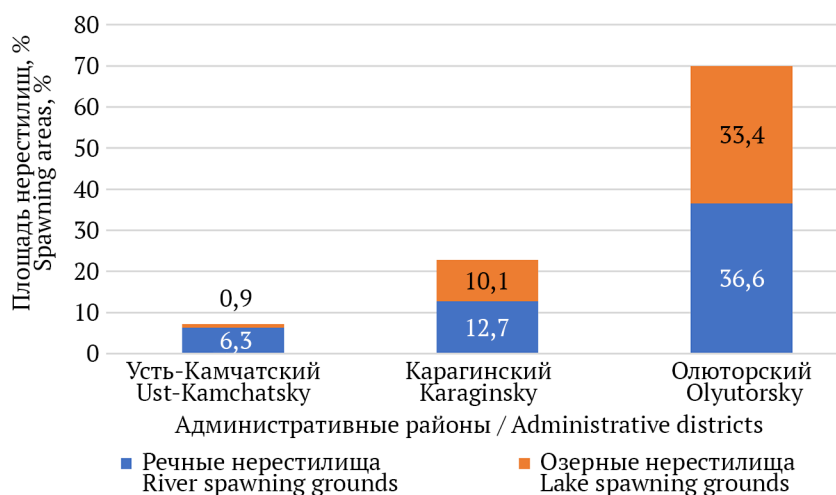


Рис. 3. Соотношение нерестовых площадей нерки в водных объектах административных районов Северо-Восточной Камчатки
Fig. 3. Ratio of spawning areas of sockeye salmon in the water bodies of administrative districts of Northeast Kamchatka

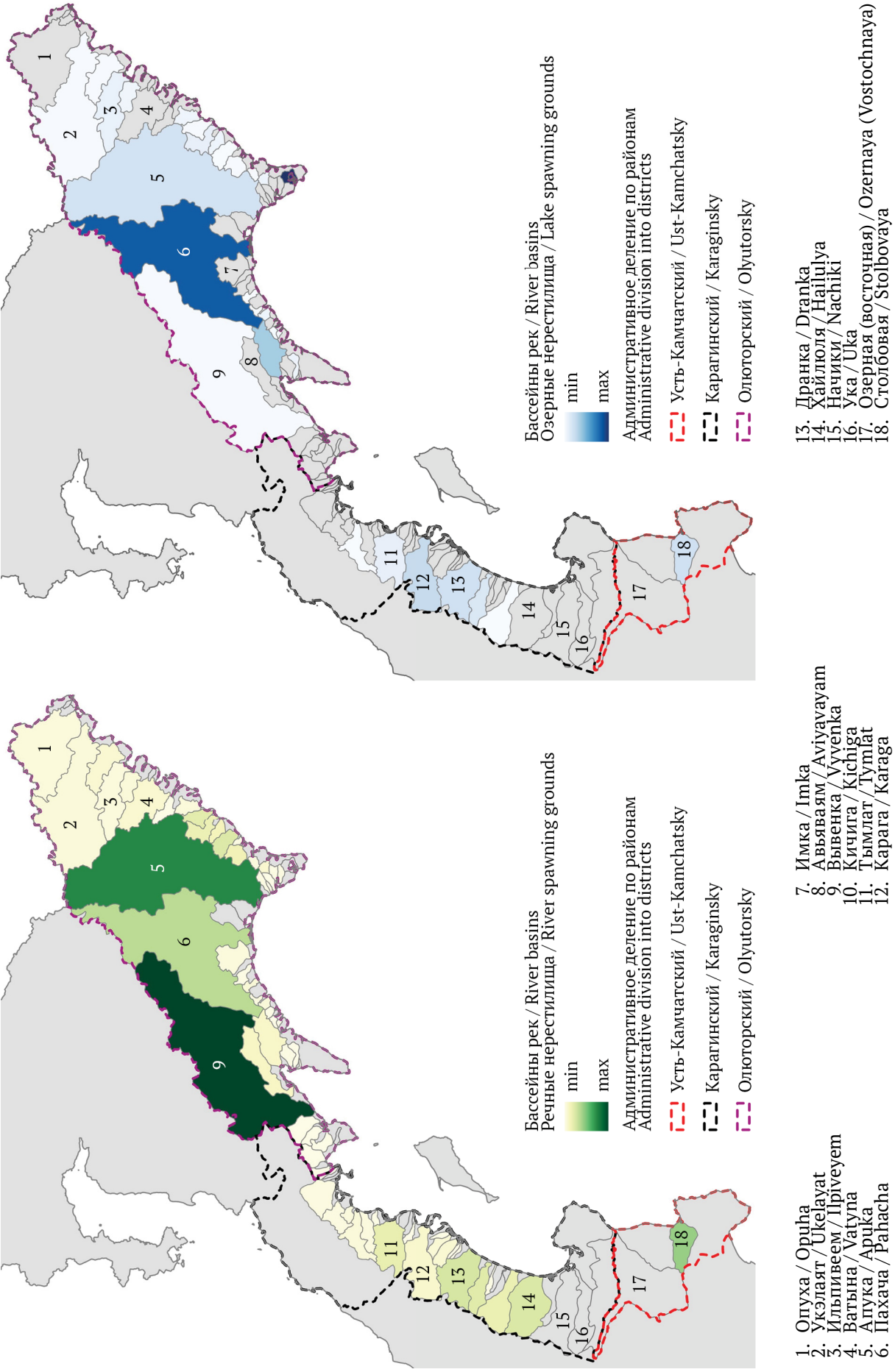


Рис. 4. Распределение речных и озерных нерестилищ нерки в водных объектах Северо-Восточной Камчатки
Fig. 4. Distribution of river and lake spawning ground of sockeye salmon in the water bodies of Northeast Kamchatka

В Карагинском районе сроки окончания миграции ранней формы нерки в реках Кичига и Карага соответствуют IV–V пятидневкам июля. В р. Хайлюля, возможно, воспроизводится только одна форма нерки — поздняя, нерестовый ход которой характеризуется продолжительным периодом.

Наличие временного сдвига в динамике изменчивости ГСИ самок указывает на направление миграционных потоков нерки при подходе к устьевым зонам рек. Сначала ранняя нерка заходит в реки Олюторского района, а затем — Карагинского района.

Сходные результаты показал и анализ современной промысловой статистики добычи (вылова) нерки Северо-Восточной Камчатки в 2015–2021 гг. (рис. 8). На представленном графике можно отметить временной лаг (в среднем 20 дней) в подходах нерки к рекам Олюторского и Карагинского районов. В первом случае уловы нерки регистрируют со II пятидневки июня. Во втором промысел вида начинается в конце июня. При этом в обоих районах прослеживается наличие двух пиков, соответствующих

периоду смены темпоральных форм. Это согласуется с приведенной выше динамикой изменчивости ГСИ самок.

Пространственная структура запасов вида

Ранее проведенный ряд генетических исследований показал, что у нерки Восточной Камчатки существует пространственная гетерогенность популяций, связанная с географическим положением районов воспроизводства (Варнавская, 2006; Хрусталева и др., 2010; Хрусталева, Кловач, 2019; Пустовойт, 2013; Beacham et al., 2006; Pilganchuk et al., 2013). В частности, были получены достоверные генетические различия между локальными стадами/популяциями нерки, воспроизводящимися в бассейне р. Камчатки и реках северо-восточного побережья Камчатки. При этом комплекс стад Северо-Восточной Камчатки дифференцировали по двум региональным группировкам рек воспроизводства — Олюторско-Наваринской (от р. Северной до р. Апука) и Корфо-Карагинской (от р. Навыринваям до р. Хайлюля) (Pilganchuk et al., 2013).

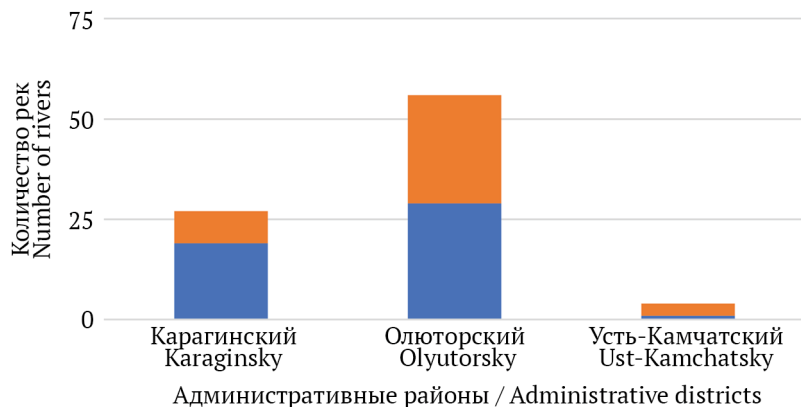


Рис. 5. Распределение речных и озерных нерестилищ нерки в водных объектах административных районов Северо-Восточной Камчатки
Fig. 5. Distribution of the river and lake spawning grounds in the water bodies of the administrative districts of Northeast Kamchatka

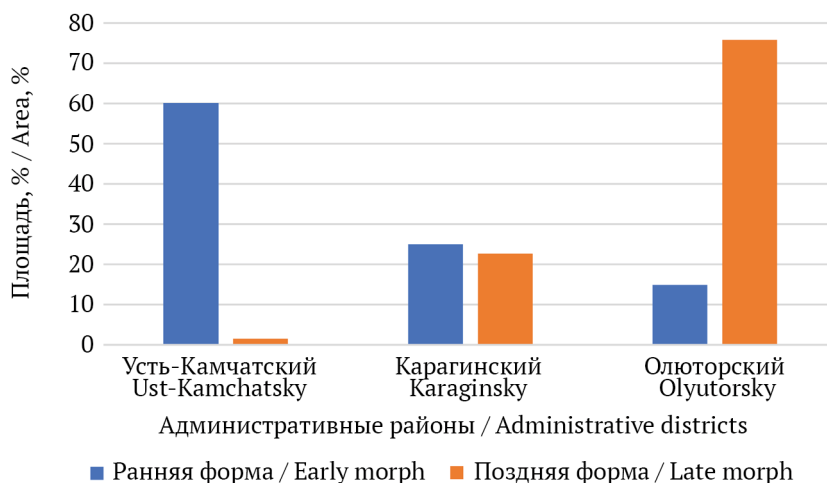
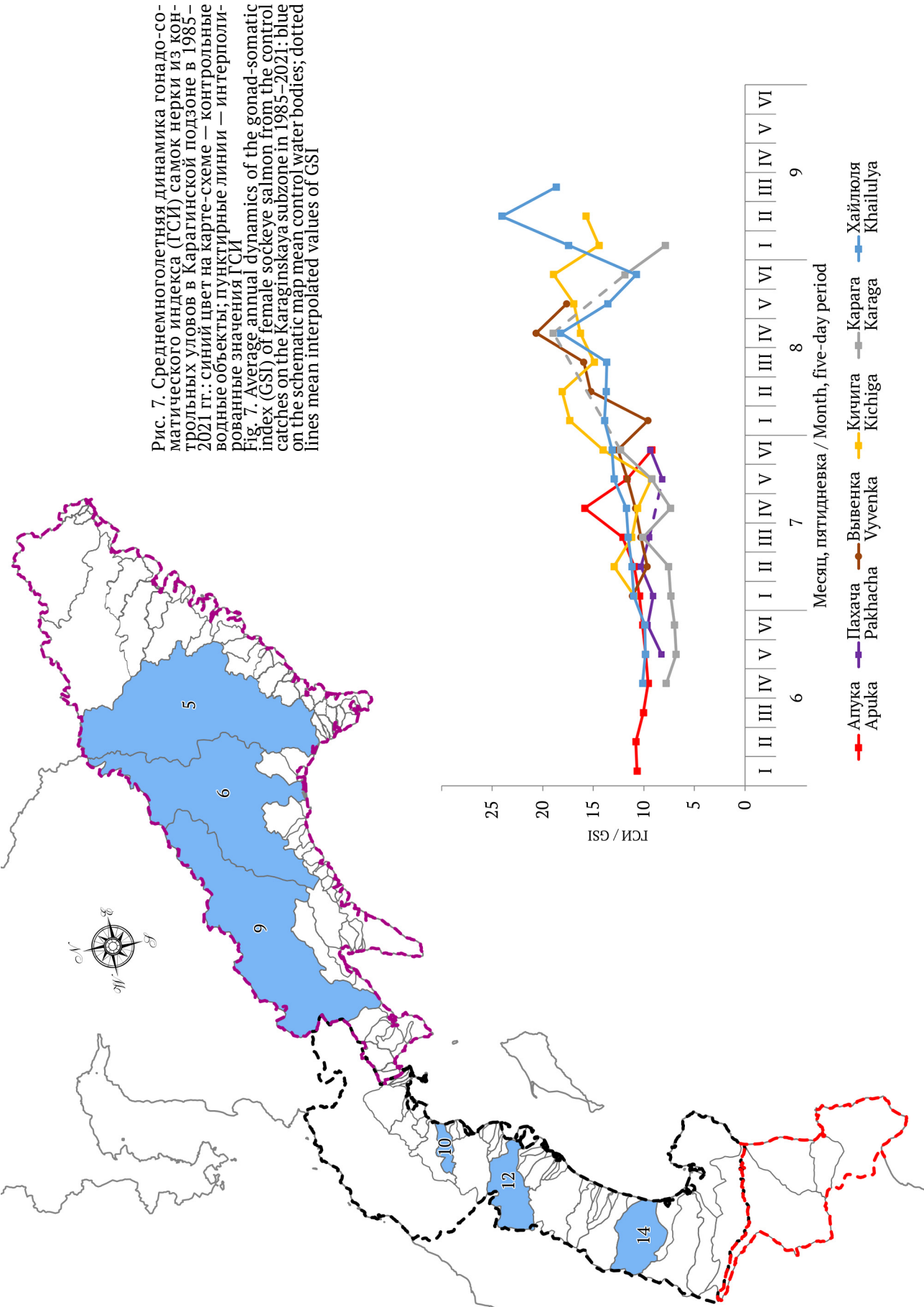


Рис. 6. Соотношение нерестовых площадей ранней и поздней форм нерки Северо-Восточной Камчатки
Fig. 6. Ratio between spawning areas of the early and late morphs of sockeye salmon of Northeast Kamchatka



По сути, пространственная структура вида на уровне генетических отличий соответствует административному районированию, используемому для описания биологической структуры запасов нерки Северо-Восточной Камчатки. Причем необходимо учитывать, что генетический анализ выполнен с достаточно ограниченным набором реперных выборок, с акцентом на получение различий между крупными единицами запасов вида. Тем не менее приведенные выше данные об эколого-темпоральных формах нерки Северо-Восточной Камчатки также подтверждают наличие достаточно обособленных запасов вида в регионе.

В дополнение отметим, что проведенные генетические исследования нерки рек Апука и Пахача (Олюторский район) подтвердили наличие экологических и темпоральных форм у производителей нерки этих стад (Пустовойт,

1994; Хрусталева, Кловач, 2015). В отношении остальных рек Северо-Восточной Камчатки подобных исследований не проводили.

Возрастная структура запасов вида

Возрастная структура нерки Северо-Восточной Камчатки насчитывает 20 возрастных групп, формирующих 7 возрастных классов (возраст поколений) (рис. 9). Основу возвратов производителей в реки региона формируют четырех- (3+), пяти- (4+) и шестилетние (5+) особи. При этом численность рыб возраста 4+ в рассматриваемых районах (Олюторский и Карагинский) остается стабильно высокой, а доля двух других классов заметно варьирует. Последнее обусловлено изменчивостью соотношения экологических форм, имеющих различный пресноводный возраст, что в наибольшей степени проявляется у нерки Олюторского рай-

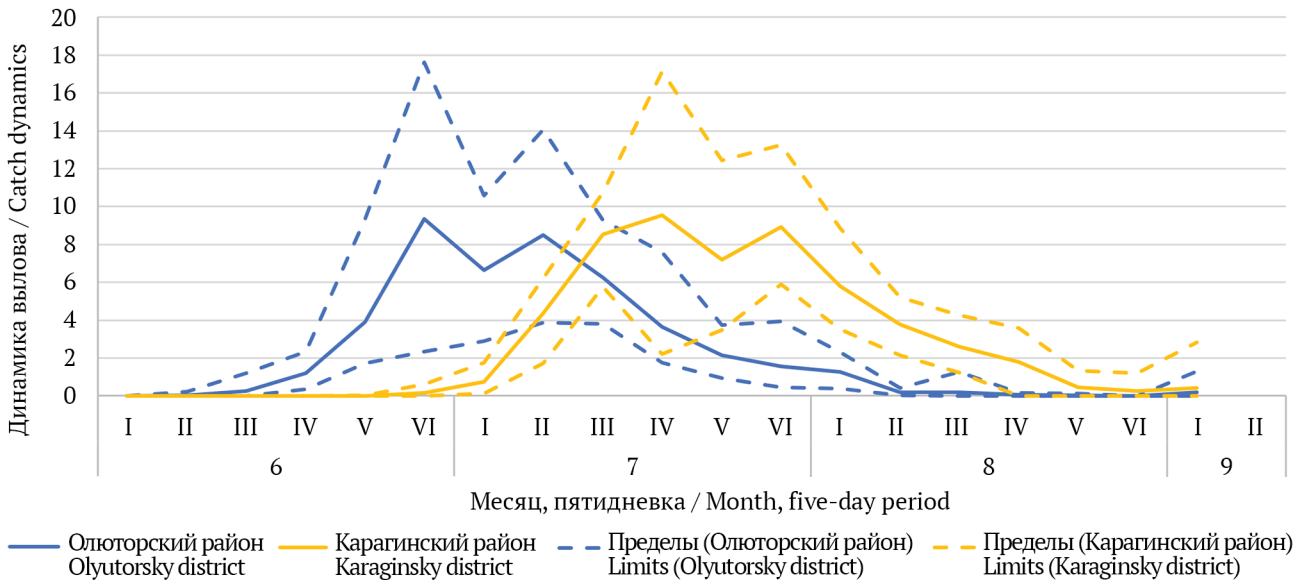


Рис. 8. Динамика уловов нерки Карагинской подзоны по среднегодовым данным 2015–2021 гг.
Fig. 8. Dynamics of sockeye salmon catches of in the Karaginskaya subzone based on average annual data for 2015–2021

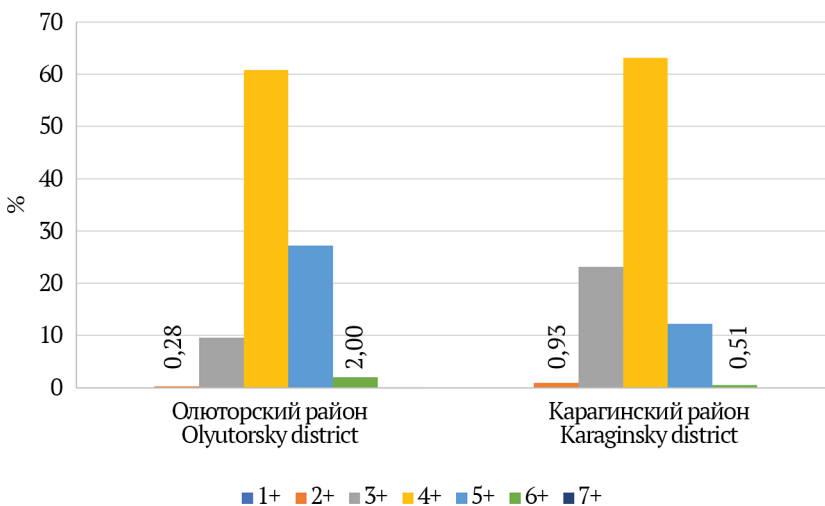


Рис. 9. Среднегодовое соотношение возрастных классов (возраст поколений) нерки Карагинского и Олюторского районов по данным 1979–2021 гг.
Fig. 9. Average annual ratio between sockeye salmon age classes (generations) in the Karaginsky and Olyutorsky districts based on the data for 1979–2021

она (рис. 10, 11). Тем не менее основными модальными возрастными группами нерки, формирующими три ключевых возрастных класса, являются рыбы в возрасте 1,3 (55,1%), 2,3 (13,2%) и 1,2 (11,6%).

В подавляющем большинстве пресноводный период жизни нерки Северо-Восточной Камчатки составляет 1 год (72,4%). Относительная численность рыб, которые проводят в реках 2 года, оценивается на уровне 20,6%. Доля сеголетков достигает 6,1%, а особи с пресноводным периодом 3 и 4 года составляют 0,9% и 0,04% соответственно. Отметим, что в зависимости от района воспроизводства, продолжительность жизни молоди нерки в пресноводный период заметно отличается, что связано с условиями нагула разных экологических форм. Например, в Олюторском районе, в речных системах которого расположено значительное количество озер, доля рыб, проводящих в пресной воде 2 года, оценивается в 34,6%, в то время как в Карагинском районе доля 2-годовиков

не превышает 10%. Соответственно, доля годовиков в Олюторском районе ниже (61,7%), чем в Карагинском (81,1%) (рис. 12). Также заметно различие по численности сеголетков, основная доля которых приходится на реки Карагинского района.

Возрастная структура нерки в морской период жизни в обоих районах схожа и не обнаруживает заметных различий (рис. 13). В море большая часть рыб проводит 3 года (73,6%). Доля рыб с одним морским годом — 0,9%, с двумя морскими годами составляет 18,5%, с четырьмя морскими годами — 6,9%, с пятью — 0,05% (относительные значения приведены в целом для Карагинской подзоны).

Основные биологические показатели запасов вида

Длина и масса тела нерки северо-восточного побережья Камчатки в среднем равна 59,8 см (23,7–80,0 см) и 2,8 кг (0,2–6,3 кг) соответственно. Размерно-массовые показатели вида по

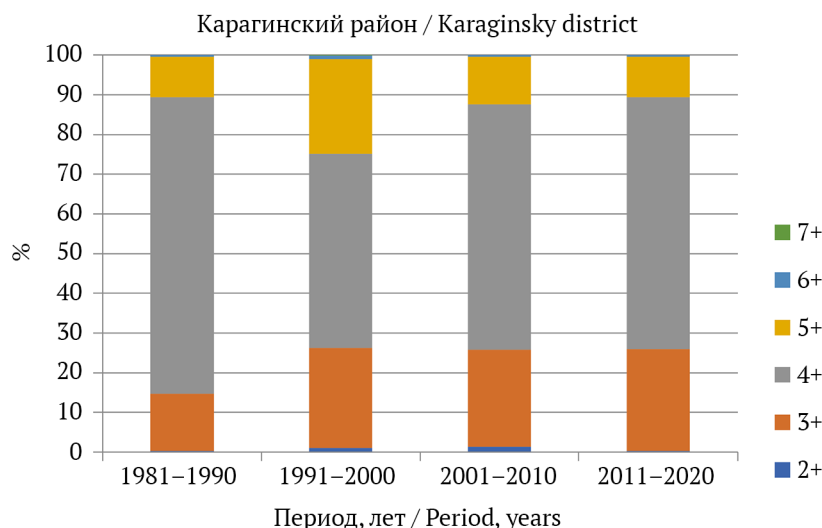


Рис. 10. Динамика соотношения основных возрастных классов (возраст поколений) нерки Карагинского района в подходах в 1981–2020 гг. по десятилетиям
Fig. 10. Dynamics of the ratio between the major age classes (generations) of sockeye salmon in the Karaginsky district in returns 1981–2020 by decades

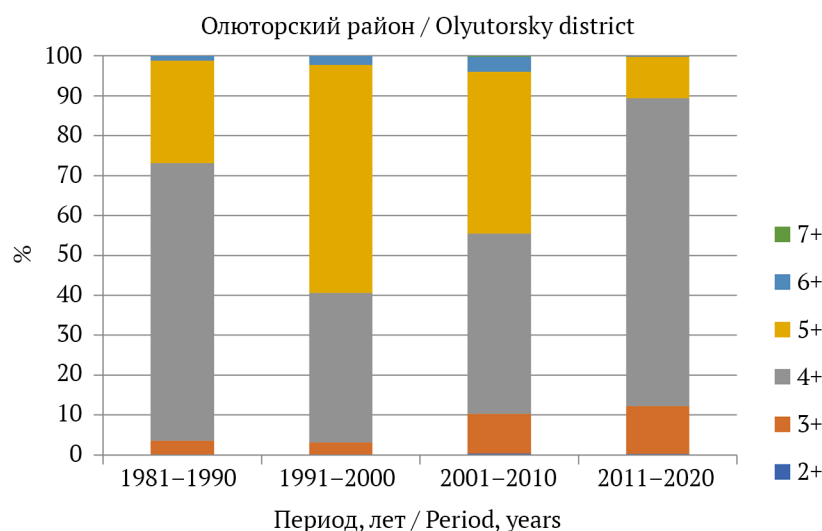


Рис. 11. Динамика соотношения основных возрастных классов (возраст поколений) нерки Олюторского района в подходах в 1981–2020 гг. по десятилетиям
Fig. 11. Dynamics of the ratio between the major age classes (generations) of sockeye salmon in the Olyutorsky district in returns 1981–2020 by decades

районам воспроизводства отличаются незначительно. Например, для нерки Олюторского и Карагинского районов размерные параметры тела составляют 60,3 см (34,0–78,0 см) и 59,15 см (32,0–80,0 см), а масса тела, при почти неизменном среднем, отличается только в предельных значениях — 2,86 кг (0,5–6,1 кг) и 2,82 кг (0,2–6,3 кг) соответственно. В целом самцы крупнее самок, составляя в среднем 61,2 см / 3,1 кг против 59,7 см / 2,7 кг в Олюторском районе и 59,5 см / 2,9 кг против 58,8 см / 2,7 кг в Карагинском (рис. 14).

Наиболее крупные особи отмечены в реках Дранка (Карагинский район), Вывенка, Навыринваям и Пахача (Олюторский район) (рис. 15, 16). Наибольшей вариабельности размерный состав нерки достигает в реках Карагинского района (р. Хайлюля, р. Кичига) и озерно-речных системах Олюторского района (оз. Илir-Гытхын (р. Култушная), оз. Потат-Гытхын (р. Пахача), оз. Ватыт-Гытхын (р. Апука) и лагуна Анана) (рис. 17).

При синхронности изменений размерно-массовых показателей нерки Олюторского и Карагинского районов, наблюдаемой в последний 30-летний период, в 80–90-е годы отмечено существенное снижение данных показателей у нерки Олюторского района (рис. 18). Предположение о том, что подобное снижение размерно-массовых показателей может являться статистическим артефактом, вряд ли состоятельно, т. к. среднее значение указанных показателей у основных возрастных групп 1,3 и 2,3 в период 1981–1990 гг. выше аналогичных данных, относящихся к более поздним периодам лет.

В рассматриваемом регионе абсолютная индивидуальная плодовитость нерки в среднем составляет 4068 икринок и варьирует в значительных пределах — от 432 до 12 695 икринок (рис. 19). Показатели абсолютной индивидуальной плодовитости в Карагинском районе немногим выше, чем в Олюторском, и составляют 4190 икринок (532–12 695) и 3924 икринок (432–9092) соответственно.

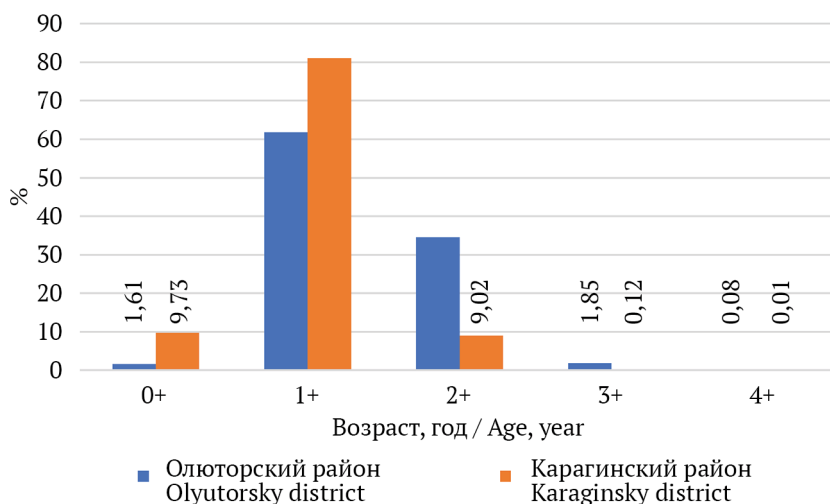


Рис. 12. Среднемноголетнее соотношение продолжительности пресноводного периода нерки Карагинского и Олюторского районов по данным 1979–2021 гг.
Fig. 12. Average long-term ratio of sockeye salmon freshwater ages in the Karaginsky and Olyutorsky districts according to data for 1979–2021

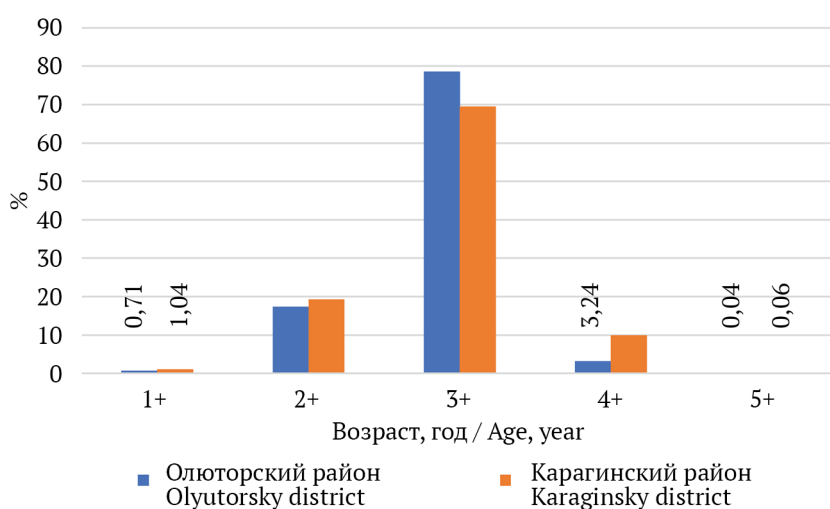


Рис. 13. Соотношение продолжительности морского периода нерки Карагинского и Олюторского районов по данным 1979–2021 гг.
Fig. 13. Ratio of sockeye salmon marine ages in the Karaginsky and Olyutorsky districts according to data for 1979–2021

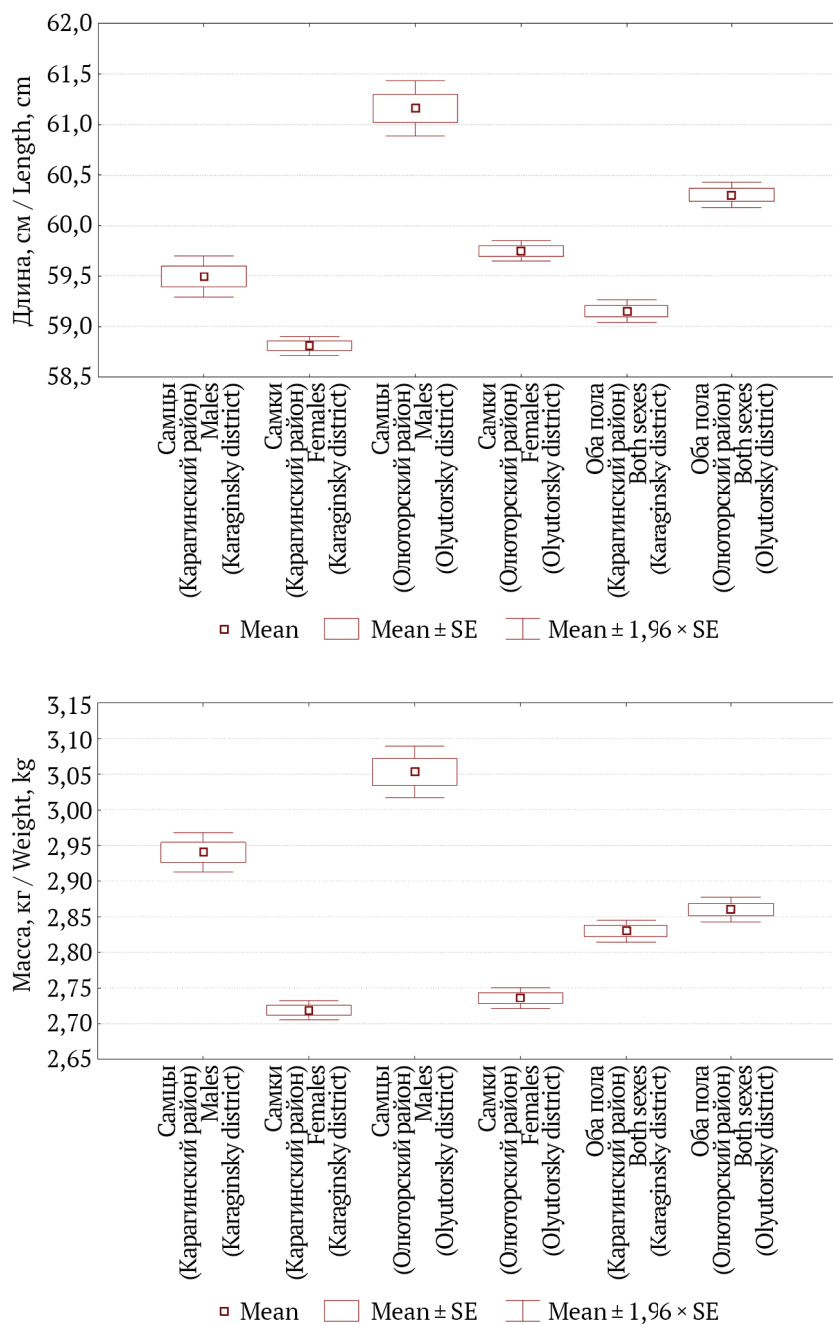


Рис. 14. Длина и масса нерки основных единиц запасов Северо-Восточной Камчатки по данным 1979–2021 гг.

Fig. 14. Body length and weight of sockeye salmon of major stock units of Northeast Kamchatka according to data for 1979–2021

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследований биологической структуры нерки Северо-Восточной Камчатки по данным 1979–2021 гг. свидетельствуют о том, что в указанном регионе популяционный комплекс вида формируют две региональные группировки стад/популяций (единицы запасов). Их основное воспроизводство сосредоточено в границах двух административных районов Камчатского края — Олюторского и Карагинского. В составе рассматриваемых группировок локальных стад вида различаются экологические и темпоральные формы, которые отличаются продолжительностью пресноводного периода жизни и сроками нереста.

Распространение экологических форм нерки зависит от геоморфологии речной сети. Поэтому обилие озерно-речных систем в Олюторском районе обуславливает воспроизводство лимнофильной формы нерки. В Карагинском районе преобладает реофильная форма вида. Соотношение нерестилищ реофильной и лимнофильной форм нерки в Карагинском/Олюторском районах в обоих случаях близко к 1:3.

Темпоральная структура нерки неоднородна и изменяется по районам воспроизводства. В Олюторском районе основу численности формирует поздняя форма. Южнее, в реках Карагинского района, встречаемость рыб двух темпоральных форм достаточно близка.

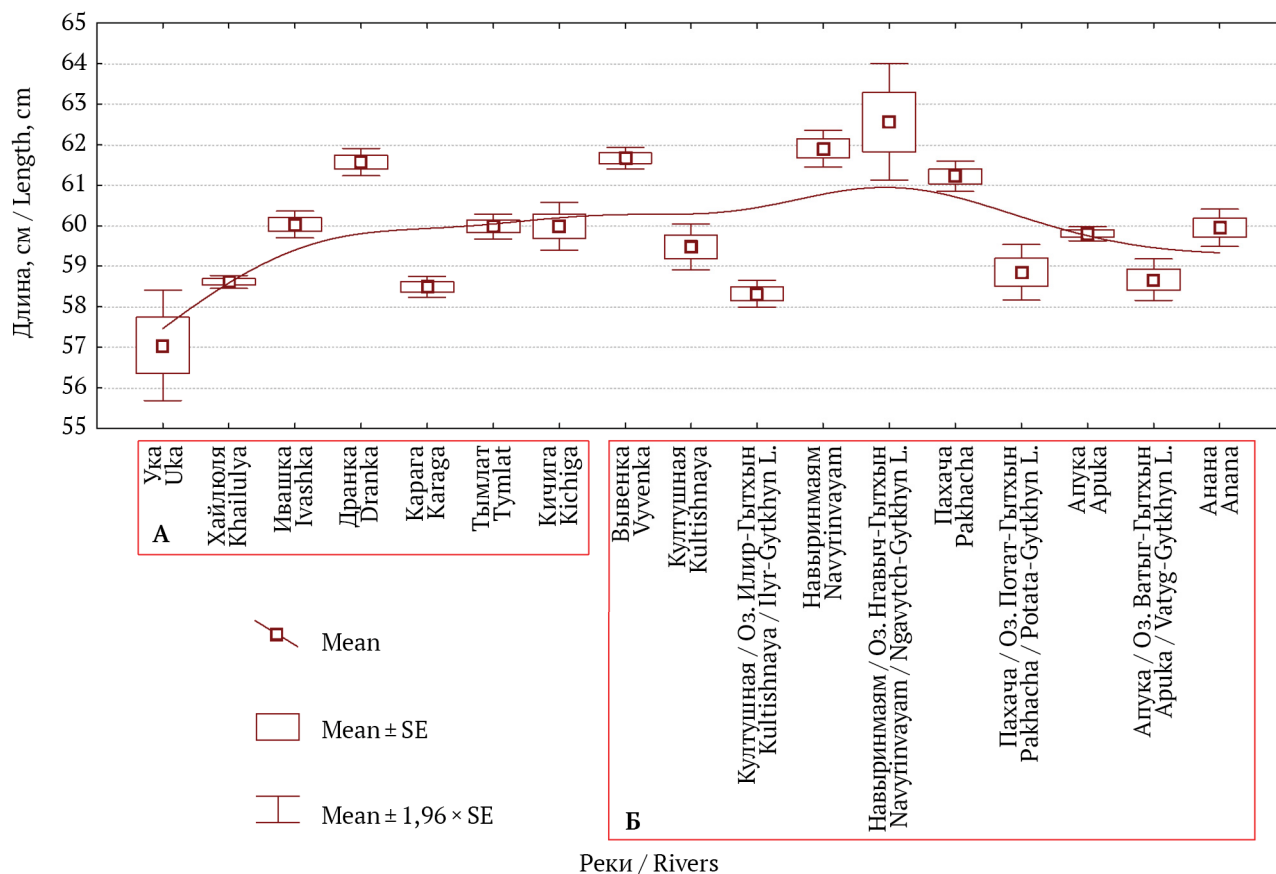


Рис. 15. Длина производителей нерки в реках северо-восточного побережья Камчатки по данным 1979–2021 гг. (А – Карагинский район, Б – Олюторский район)
Fig. 15. Body length of adult sockeye salmon in the rivers of the northeast coast of Kamchatka according to data for 1979–2021 (A – Karaginsky district, Б – Olyutorsky district)

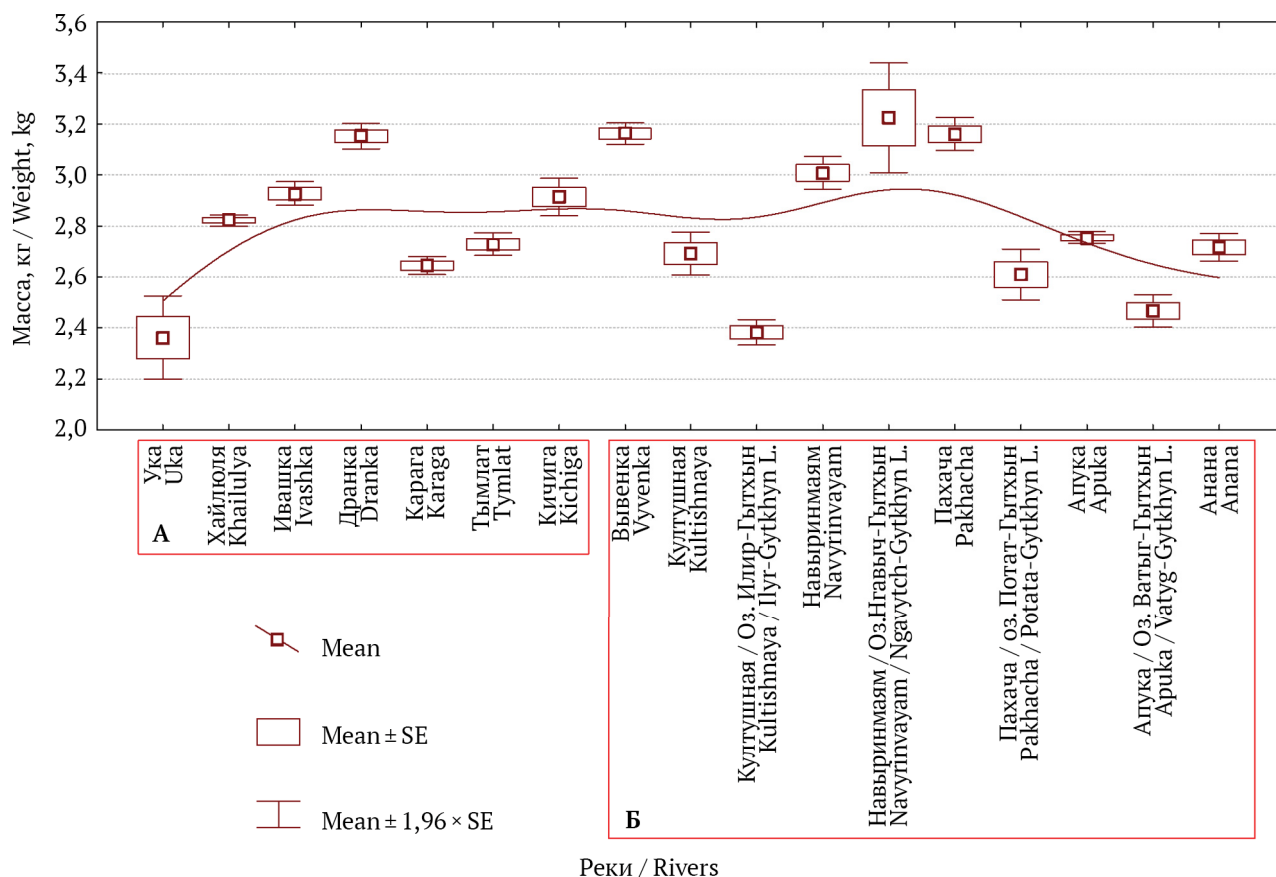


Рис. 16. Масса производителей нерки в реках северо-восточного побережья Камчатки по данным 1979–2021 гг. (А – Карагинский район, Б – Олюторский район)
Fig. 16. Body weight of adult sockeye salmon in the rivers of the northeast coast of Kamchatka according to data for 1979–2021 (A – Karaginsky district, Б – Olyutorsky district)

Степень соотношения двух экологических форм нерки в региональных запасах определяет численность поколений в возвратах производителей. Это объясняется особенностями возрастной структуры реофильной и лимнофильной нерки. Первая проводит в пресной воде преимущественно 1 год, а вторая — 2 года. При том, что в поколениях возвратов нерки Карагинской подзоны доминируют рыбы в воз-

расте 5 лет (4+), в Олюторском районе отмечается высокая доля 6-летних (5+) особей, относящихся к типично лимнофильному экотипу.

По размерно-массовым показателям нерка, воспроизводящаяся в реках Олюторского района, незначительно крупнее, чем производители Карагинского района. Но по показателям абсолютной индивидуальной плодовитости рыб отмечена обратная тенденция.

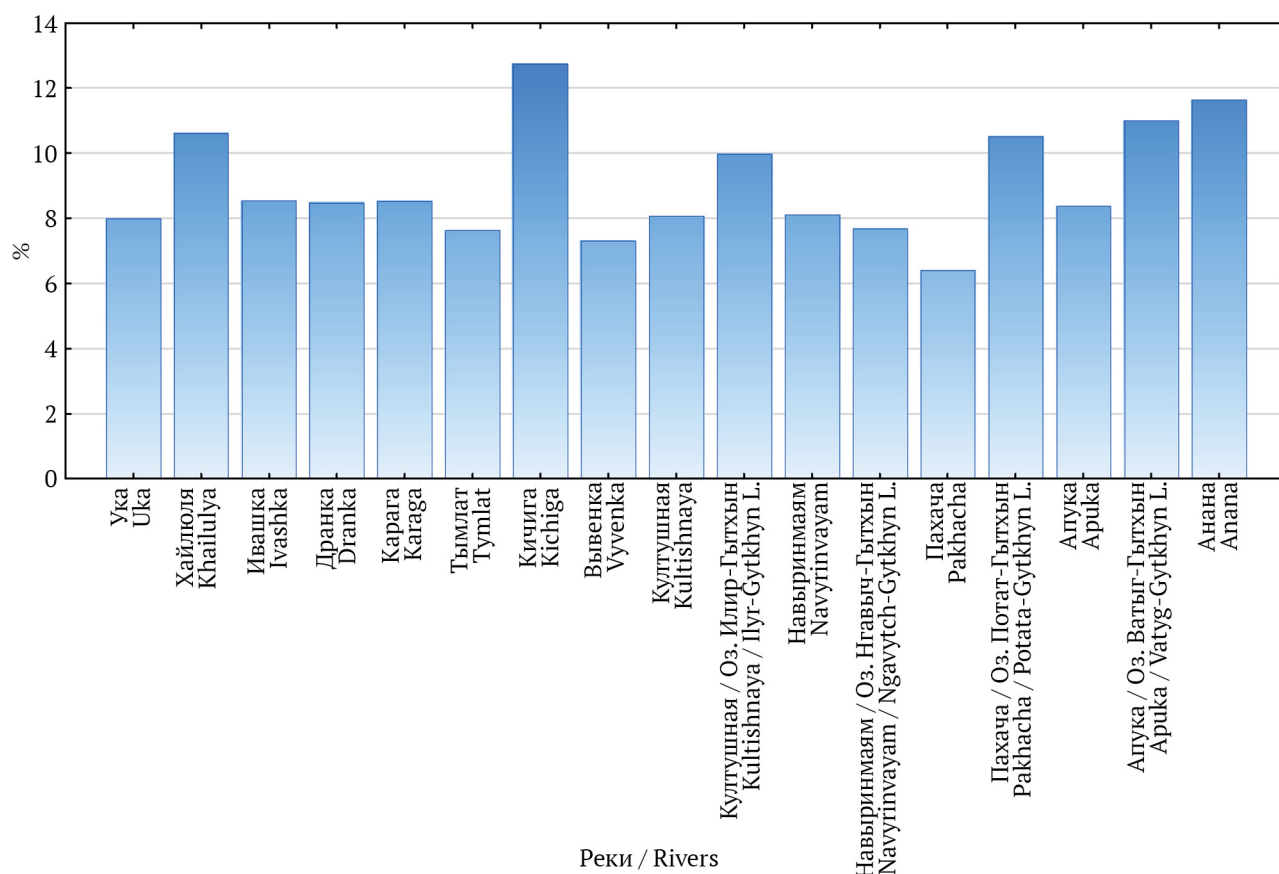


Рис. 17. Коэффициент вариации размерного состава производителей нерки северо-восточного побережья Камчатки
Fig. 17. Coefficient of variation in the size composition of adult sockeye salmon on the northeastern coast of Kamchatka

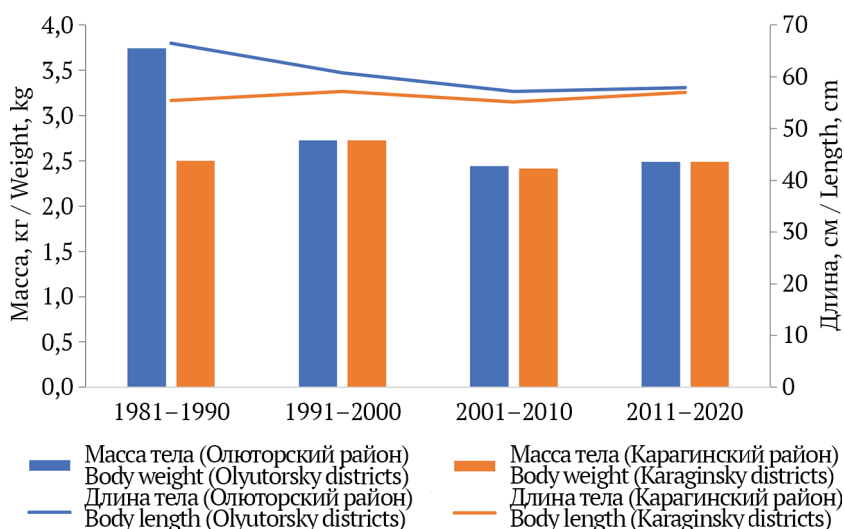


Рис. 18. Динамика средней длины и массы тела производителей нерки Карагинского и Олюторского районов в подходах 1979–2020 гг. по десятилетиям
Fig. 18. Dynamics of average body length and weight of adult sockeye salmon in the Karaginsky and Olyutorsky districts in returns 1979–2020 by decades

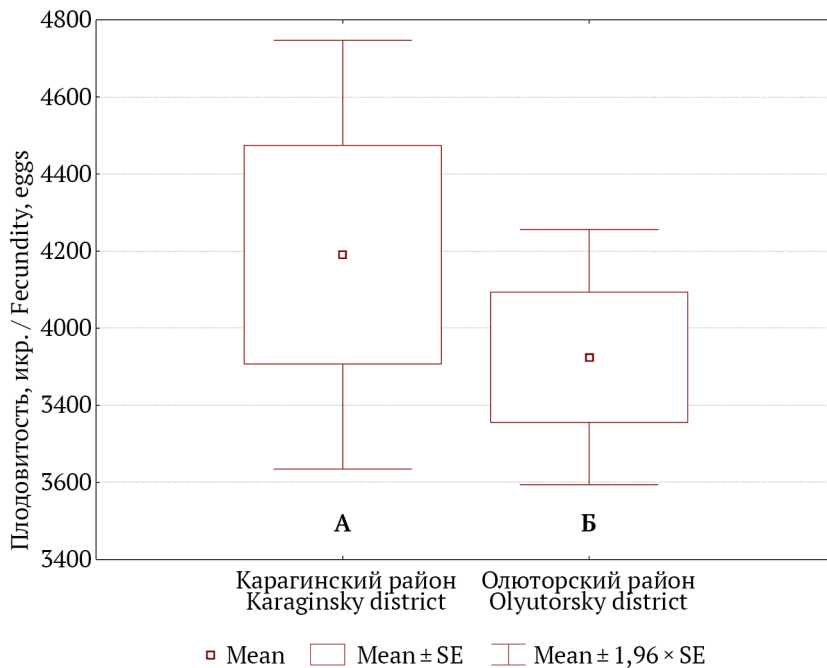


Рис. 19. Абсолютная индивидуальная плодовитость нерки основных единиц запасов Северо-Восточной Камчатки по данным 1979–2021 гг. (А — Карагинский район, Б — Олюторский район)
Fig. 19. Absolute individual fecundity of sockeye salmon of major stock units of Northwest Kamchatka according to data for 1979–2021 (A – Karaginsky district, B – Olyutorsky district)

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 1997. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука. 288 с.

Базаркин В.Н. 2008. Типология нерестилищ по элементам гидрологии, гидрохимии и геоморфологии у разных видов тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* // Изв. Иркутского гос. ун-та. Серия: Науки о Земле. Т. 1. № 1. С. 43–55.

Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка. М.: Колос. 464 с.

Бугаев В.Ф. 2011. Азиатская нерка – 2. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 380 с.

Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. 2008. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 280 с.

Варнавская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 488 с.

Гриценко А.В., Харенко Е.Н. 2015. Взаимосвязь биологических показателей тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* с динамикой их численности на северо-востоке Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 55, № 3. С. 356–367.

Ельников А.Н., Гриценко А.В. 2014. Динамика биологических характеристик производителей тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в р. Апука и Олюторском заливе Берингова моря в 2007–2012 годах // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 33. С. 5–14.

Кловач Н.В., Рой В.И. 2010. Структура стада нерки *Oncorhynchus nerka* реки Апука (Северо-Восточ-

ная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 50, № 4. С. 510–514.

Коновалов С.М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука. 238 с.

Крогиус Ф.В. 1983. Сезонные расы красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) и ее нерестилища в водоемах Камчатки // Биол. основы лососевого хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука. С. 18–31.

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

Крохин Е.М. 1960. Нерестилища красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Вопр. ихтиологии. Вып. 16. С. 89–110.

Крохин Е.М. 1965. Реки Камчатки и их значение в воспроизводстве лососей // Вопр. географии Камчатки. Вып. 3. С. 17–24.

Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 352 с.

Леман В.Н. 2003. Экологическая и видовая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* на Камчатке // Чтения памяти В.Я. Леванидова. № 2. С. 12–34.

Макоедов А.Н. 1999. Кариология, биохимическая генетика и популяционная фенетика лососевых рыб Сибири и Дальнего Востока. М.: УМК «Психология». 291 с.

Остроумов А.Г. 1972. Нерестовый фонд красной и динамика ее численности в бассейне озера Азабачьего по материалам авиаучета и аэросъемок // Изв. ТИНРО. Т. 82. С. 135–142.

- Остроумов А.Г. 1975. Нерестовый фонд и состояние запасов дальневосточных лососей в водоемах п-ова Камчатка и Корякского нагорья в 1957–1971 гг. (по материалам авиаучетов и аэрофотосъемки) // Тр. ВНИРО. Т. 106. С. 21–33.
- Остроумов А.Г. 1982. Нерестовые ключи Камчатки // Рыбное хозяйство. № 4. С. 38–41.
- Остроумов А.Г. 1985. Нерестовый фонд лососей рек Карагинского района (от р. Столбовой до р. Гыткаткиной): Отчет НИР. № 4909. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 54 с.
- Остроумов А.Г. 1986. Нерестовый фонд лососей рек Карагинского района (от р. Ивашки до р. Каюм и реки острова Карагинского): Отчет НИР. № 4993. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 74 с.
- Остроумов А.Г. 1987. Нерестовый фонд лососей рек Карагинского района (от р. Караги до р. Анапки): Отчет НИР. № 5091. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 59 с.
- Остроумов А.Г. 1990. Нерестовый фонд лососей рек Олюторского района Камчатской области (от р. Хай-Анапка до р. Анапавая): Отчет НИР. № 5325. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 81 с.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Денисенко А.Д., Савенков В.В. 2019. Генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) бассейна р. Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 53. С. 41–56.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 376 с.
- Пустовойт С.П. 1994. Генетический мониторинг популяций горбуши *Oncorhynchus gorbusha*, кеты *O. keta* и нерки *O. nerka* реки Пахача // Вопр. ихтиологии. Т. 34, № 3. С. 366–373.
- Пустовойт С.П. 2013. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*, *Salmoniformes*), выявленная по изменчивости микросателлитных локусов // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 30. С. 51–63.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Камчатка. Т. 20. 1973. Под ред. М.Г. Васильковского. Л.: Гидрометиздат. 367 с.
- Салменкова Е.А. 2016. Механизмы хоминга лососевых рыб // Успехи современной биологии. Т. 136, № 6. С. 593–607.
- Хрусталева А.М. 2007. Комплексный метод дифференциации нерки *Oncorhynchus nerka* азиатских стад. М.: ВНИРО. 165 с.
- Хрусталева А.М., Волков А.А., Стоклицкая Д.С., Мюге Н.С., Зеленина Д.А. 2010. Сравнительный анализ изменчивости STR- и SNP-локусов в популяциях нерки *Oncorhynchus nerka* Восточной и Западной Камчатки // Генетика. Т. 46, № 11. С. 1544–1555.
- Хрусталева А.М., Кловач Н.В. 2015. Популяционная структура нерки *Oncorhynchus nerka* северо-восточного побережья Камчатки, Чукотки и Командорских островов // Тр. ВНИРО. Т. 158. С. 23–34.
- Хрусталева А.М., Кловач Н.В. 2019. О морфологической и генетической гетерогенности нерки *Oncorhynchus nerka* (Salmonidae) крупных озерно-речных систем Восточной и Западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 59, № 6. С. 640–650.
- Шубкин С.В., Бугаев А.В. 2021. Динамика запасов нерки *Oncorhynchus nerka* Северо-Восточной Камчатки в XX и начале XXI века // Иссл. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 62. С. 5–25.
- Beacham T.D., McIntosh B., Macconnachie C., Varnavskaya N.V. 2006. Population structure of sockeye salmon from Russia determined with microsatellite DNA variation // Transactions of the American Fisheries Society. Vol. 135, № 1. P. 97–109.
- Burgner R.L. 1991. Life history of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* / Pacific Salmon Life Histories. Ed. C. Groot and L. Margolis. Vancouver, Canada: UBC Press. P. 3–117.
- Foerster R.E. 1968. The sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* // Bull Fish Res Board Canada. № 162. 422 p.
- Pilganchuk O.A., Shpigalskaya N.Y., Savenkov V.V., Saravansky O.N. 2013. Microsatellite DNA variation in sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) populations of Eastern Kamchatka // Russian Journal of Marine Biology. Vol. 39, № 4. P. 265–275.
- Ricker W.E. 1972. Hereditary and environmental factors affecting certain salmonid populations // The stock concept in Pacific salmon / Eds R.C. Simon, P.A. Larkin. Vancouver: Univ. Brit. Colum. Press. P. 27–160.

REFERENCES

- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A., Omelchenko V.T. *Populyatsionnaya genetika lososevykh ryb* [Population genetics of Salmonid fish]. Moscow: Nauka, 1997, 288 p.
- Bazarkin V.N. Typology of spawning grounds based on elements of hydrology, hydrochemistry and geomorphology in different species of Pacific salmon, *Oncorhynchus*. The bulletin of Irkutsk State University, Series: "Earth Sciences", 2008, vol. 1, no. 1, pp. 43–55. (In Russian)
- Bugaev V.F. *Aziatskaya nerka (presnovodnyi period zhizni, structura localnykh stad, dinamika chislen-*

- nosti) [Asian sockeye salmon (freshwater period of life, structure of local stocks, abundance dynamics)]. Moscow: Kolos, 1995, 464 p.
- Bugaev V.F. *Aziatskaya nerka-2 (biologicheskaya struktura i dinamika chislennosti lokal'nykh stad v kontse XX – nachale XXI vv.)* [Asian sockeye salmon-2 (biological structure and abundance dynamics of local stocks in the late XX – early XXI century)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011, 380 p.
- Bugaev V.F., Kirichenko V.E. *Nagulno-nerestovyye ozera aziatskoy nerki* [Feeding and spawning lakes of Asian sockeye salmon]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2008, 280 p.
- Varnavskaya N.V. *Geneticheskaya differentsiatsiya populatsiy tikhoookeanskikh lososey* [Genetic differentiation of Pacific salmon populations]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2006, 488 p.
- Gritsenko A.V., Kharenko E.N. Relationship between biological indices of Pacific salmon (*Oncorhynchus*) and their stock abundance dynamics in Northeast Kamchatka. *Journal of Ichthyology*, 2015, vol. 55, no. 3, pp. 356–367. (In Russian)
- Yelnikov A.N., Gritsenko A.V. Dynamics of biological indices of Pacific salmon spawners of the genus *Oncorhynchus* in Apuka River and Olyutor Gulf, the Bering Sea, in 2007–2012. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2014, vol. 33, pp. 5–14. (In Russian)
- Klovach N.V., Roi V.I. Structure of the School of Sockeye Salmon *Oncorhynchus nerka* from the Apuka River (the Northeastern Kamchatka). *Journal of Ichthyology*, 2010, vol. 50, no. 4, pp. 510–514.
- Kononov S.M. *Populyatsionnaya biologiya Tikhoookeanskikh lososei* [Population biology of Pacific salmon]. Leningad: Nauka, 1980, 238 p.
- Krogus F.V. Seasonal races and spawning grounds of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walb.) in Kamchatka waters. *Biol. osnovi lososev. khozyaistva v vodoemakh SSSR* [Biological groundbase of salmon fisheries in the water bodies of the USSR]. Moscow: Nauka, 1983, pp. 18–31. (In Russian)
- Krogus F.V., Krokhin E.M., Menshutkin V.V. *Tikhoookeanskii losos nerka v ekologicheskoi sisteme ozera Dalnee (Kamchatka)* [Pacific salmon sockeye salmon in the ecosystem of Dalneye Lake (Kamchatka)]. Leningrad: Nayka, 1987, 198 p.
- Krokhin E.M. Spawning grounds of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walb.). *Journal of Ichthyology*, 1960, vol. 16, pp. 89–110. (In Russian)
- Krokhin E.M. Rivers of Kamchatka and their importance in salmon reproduction. *Voprosy geografii Kamchatki*. 1965, vol. 3, pp. 17–24. (In Russian)
- Lakin G.F. *Biometriya* [Biometry]. High school, 1990, 352 p.
- Leman V.N. Ecological and species peculiarities of spawning grounds of Pacific salmon *Oncorhynchus* in Kamchatka. *Vladimir Ya. Levanidov's biennial memorial meetings*, 2003, no. 2, pp. 12–34. (In Russian)
- Makodov A.N. *Kariologiya, biohimicheskaya genetika i populyatsionnaya fenetika lososevykh Sibiri i Dalnego Vostoka* [Karyology, Biochemical Genetics, and Population Phenetics of Salmonids from Rivers of Siberia and the Far East: Comparative Aspect]. Moscow: UMK Psikhologiya, 1999, 291 p.
- Ostroumov A.G. The spawning stock and population dynamics of sockeye salmon in the Azabache Lake basin based on aerial survey data. *Izvestiya TINRO*, 1972, vol. 82, pp. 135–142. (In Russian)
- Ostroumov A.G. Spawning stock and stock abundance condition of Far Eastern salmon in the water bodies of Kamchatka Peninsula and Koryak Plateau in 1957–1971 (based on materials of aerial surveys and photographs). *Trudy VNIRO*, 1975, vol. 106, pp. 21–33. (In Russian)
- Ostroumov A.G. Spawning Springs of Kamchatka. *Rybnoye Khozyaistvo*, 1982, no. 4, pp. 38–41. (In Russian)
- Ostroumov A.G. *Nerestovyi fond lososei rek Karaginskogo raiona (ot r. Stolbovoi do r. Gytkatkinvayam)* [Salmon spawning stock in the rivers of Karaginsky district (from Stolbovaya River to Gytkatkinvayam River)]. *Research Report*, 1985, № 4909, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 54 p. (In Russian)
- Ostroumov A.G. *Nerestovyi fond lososei rek Karaginskogo raiona (ot r. Ivashka do r. Kaum i reki ostrova Karaginskogo)* [Salmon spawning stock of the rivers in Karaginsky District (from Ivashka to Kayum and the river of Karaginsky Island)]. *Research Report*, № 4993, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 1986, 74 p. (In Russian)
- Ostroumov A.G. *Nerestovyi fond lososei rek Karaginskogo raiona (ot Karaga do Anapki)* [Salmon spawning stock of the rivers in Karaginsky District (from Karaga to Anapka)]. *Research Report*, 1987, № 5091, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 59 p. (In Russian)
- Ostroumov A.G. *Nerestovyi fond lososei rek Olyutorskogo raiona Kamchatskoi oblasti (ot r. Khailuli do r. Ananavayam)* [Salmon spawning stock of the rivers in Olyutorsky District, Kamchatka Territory (from Khailulya to Ananavayam)]. *Research Report*, 1990, № 5325, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 81 p. (In Russian)
- Pilganchuk O.A., Shpigalskaya N.Yu., Denisenko A.D., Savenkov V.V. Genetic differentiation of *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) in the Ka-

mchatka River basin. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2019, № 53, pp. 41–56. (In Russian)

Pravdin I.F. *Rukovodstvo po izucheniju ryb* [Guide to study fish]. Moscow: Food Industry, 1966, 376 p. (In Russian)

Pustovoi S.P. Genetic monitoring of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, chum salmon *O. keta* and sockeye salmon *O. nerka* populations of Pakhacha River. *Journal of Ichthyology*, 1994, vol. 34, № 3, pp. 366–373.

Pustovoi S.P. Genetic differentiation of populations of the pacific salmon (*Oncorhynchus*, *Salmoniformes*) determined with variability of microsatellite loci. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2013, № 30, pp. 51–63. (In Russian)

Resursi poverhnostnykh vod SSSR. Kamchatka [Surface water resources of the USSR. Kamchatka]. Under the editorship of M.G. Vaskovsky, Leningrad: Gidrometizdat, 1973, vol. 20, 367 p. (In Russian)

Salmenkova E.A. Mechanisms of salmonid homing. *Advances in modern biology*, 2016, vol. 136, no. 6, pp. 593–607. (In Russian)

Khrustaleva A.M. *Kompleksnyy metod differentsiatsii nerki Oncorhynchus nerka aziatskikh stad* [A complex method for differentiation of Asian stocks of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*]. Moscow: VNIRO, 2007, 165 p.

Khrustaleva A.M., Volkov A.A., Stoklitskaya D.S., Muge N.S., Zelenina D.A. Comparative analysis of STR- and SNP-loci variability in the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* populations of East and West Kamchatka. *Genetics*, 2010, vol. 46, no. 11, pp. 1544–1555. (In Russian)

Khrustaleva A.M., Klovach N.V. Population structure of *Oncorhynchus nerka* from the northeast coast of Kamchatka, Chukotka, and the Commander Islands. *Trudy VNIRO*, 2015, vol. 158, pp. 23–34. (In Russian)

Khrustaleva A.M., Хрусталева А.М., Кловач Н.В. On the morphological and genetic heterogeneity of *Oncorhynchus nerka* (Salmonidae) from large lake and river systems of East and West Kamchatka. *Journal of Ichthyology*, 2019, vol. 59, no. 6, pp. 640–650. (In Russian)

Shubkin S.V., Bugaev A.V. Dynamics of *Oncorhynchus nerka* stocks in Northeastern Kamchatka in the 20th and early 21st centuries. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2021, vol. 62, pp. 5–25. (In Russian)

Beacham T.D., McIntosh B., Macconnachie C., Varnavskaya N.V. Population structure of sockeye

salmon from Russia determined with microsatellite DNA variation. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2006, vol. 135, no. 1, pp. 97–109.

Burgner R.L. Life history of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*. *Pacific Salmon Life Histories*. Ed. C. Groot and L. Margolis. Vancouver, Canada: UBC Press, 1991, pp. 3–117.

Foerster R.E. The sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*. *Bull Fish Res Board Canada*, 1968, no. 162, 422 p.

Pilganchuk O.A., Shpigalskaya N.Y., Savenkov V.V., Saravansky O.N. Microsatellite DNA variation in sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) populations of Eastern Kamchatka. *Russian Journal of Marine Biology*, 2013, vol. 39, no. 4, pp. 265–275.

Ricker W.E. Hereditary and environmental factors affecting certain salmonid populations. The stock concept in Pacific salmon. Eds R.C. Simon, P.A. Larkin. Vancouver: Univ. Brit. Colum. Press, 1972, pp. 27–160.

Информация об авторах

С.В. Шубкин — вед. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)

А.В. Бугаев — док. биол. наук, зам. руководителя Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)

Information about the authors

Sergey V. Shubkin – Leading specialist (KamchatNIRO)

Alexander V. Bugaev – D. Sc. (Biology), Deputy Director (KamchatNIRO)

Статья поступила в редакцию: 20.10.2022

Одобрена после рецензирования: 15.11.2022

Статья принята к публикации: 10.12.2022