

Научная статья / Original article

УДК 597.552.511(282.257.166)

doi:10.15853/2072-8212.2023.71.60-79



ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* (WALBAUM) СТАДА Р. ОЗЕРНОЙ В СОВРЕМЕННЫЙ ПЕРИОД (1971–2020 ГГ.)

Дубынин Владимир Александрович

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

Аннотация. Представлены результаты исследований возрастной структуры, размерно-массового состава производителей и абсолютной плодовитости самок нерки стада р. Озерной. Вся нерка р. Озерной по мере созревания возвращается на нерест в возрасте 3+, 4+, 5+, 6+ и 7+ лет. Для относительной численности нерки возраста 5+, 6+ и численности поколений прослежен положительный, а для нерки возраста 4+ — отрицательный тренд. Для средних размерно-массовых показателей и средней абсолютной плодовитости нерки р. Озерной в исследованные годы отмечали отрицательную динамику. Выявлены закономерности изменения биологических показателей рыб в зависимости от плотностных факторов в 1971–2020 гг.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, горбуша, нерка, возраст, самцы, самки, длина тела, масса тела, плодовитость, численность поколений

Благодарности: автор благодарен всем нынешним и бывшим сотрудникам КамчатНИРО, участвовавшим в сборе биостатистических материалов по нерке стада р. Озерной на Озерновском н/п и на рыбопромышленных предприятиях в п. Озерновском; сотрудникам, проводившим авиачеты тихоокеанских лососей на Камчатском полуострове — А.Г. Остроумову, К.Ю. Непомнящему, А.В. Маслову, С.В. Шубкину, А.М. Бирюкову, И.Н. Кирееву; а также М.Г. Фельдману, любезно предоставившему для настоящей работы данные по численности подходов горбуши к берегам Камчатки.

Для цитирования: Дубынин В.А. Изменчивость биологических показателей и динамика численности нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) стада р. Озерной в современный период (1971–2020 гг.) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2023. № 71. С. 60–79.

VARIABILITY OF BIOLOGICAL INDICES AND ABUNDANCE DYNAMICS OF THE OZERNAYA RIVER SOCKEYE SALMON *ONCORHYNCHUS NERKA* (WALBAUM) STOCK IN THE MODERN PERIOD (1971–2020)

Vladimir A. Dubynin

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

Abstract. Results of analyzing the spawning sockeye salmon age structure, length-weight composition and absolute fecundity are demonstrated for the Ozernaya River stock. In the course of maturation the sockeye salmon individuals can return into the Ozernaya River for spawning in the ages 3+, 4+, 5+, 6+ or 7+. A positive trend has been figured out for relative abundance of the 5+ and 6+ sockeye salmon individuals and generation abundances, a negative trend – for the 4+ individuals. Negative dynamics has described for the averaged length-weight indices and the mean absolute fecundity of sockeye salmon of the Ozernaya in the researched period. Patterns of changes in biological indicators of the fish depending on density factors in the period 1971–2020 have been identified.

Keywords: Pacific salmon, pink salmon, sockeye salmon, age, males, females, body length, body weight, fecundity, generation abundances

Acknowledgments: Author is grateful to all current working, retired and gone colleagues from KamchatNIRO, who participated in collecting the Ozernaya River sockeye salmon stock biostatistical materials at the Ozerovsky Biological Station or fishing enterprises in the Ozerovsky settlement, who carried out surveys of Pacific salmon throughout Kamchatka Peninsula from the air: Anatoly G. Ostroumov, Konstantin Yu. Nepomnyaschiy, Alexey V. Maslov, Sergey V. Shubkin, Anton M. Biryukov, Igor N. Kireev and Mark G. Feldman, who kindly shared data for this research about the returns of pink salmon to Kamchatka.

For citation: Dubynin V.A. Variability of biological indices and abundance dynamics of the Ozernaya River sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) stock in the modern period (1971–2020) // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2023. Vol. 71. P. 60–79. (In Russian)

Нерка — один из ценнейших видов тихоокеанских лососей. В бассейнах рек Озерная и Камчатка в настоящее время воспроизводится порядка 80–85% этого вида в Азии (Уловы тихоокеанских лососей..., 1989; Бугаев, 1995, 2007; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2007). В целом запасы азиатской нерки составляют 10–15% от резервов вида в Северной Пацифике (Forrester, 1987; Burgner, 1991). Стадо р. Озерной — самая высокочисленная анадромная популяция нерки в Азии в настоящее время. Однако численность популяции не всегда находилась на высоком уровне. В современный период она изменялась от исторического минимума в 1977 г., когда величина подхода не достигала даже 1,5 млн, до исторического максимума в 2013 г., с подходом к берегу более 15,4 млн экз. лососей. Минимальный возврат (немногим более 1,2 млн лососей) пришелся на поколение 1969 г. Причиной значительного снижения численности стада нерки р. Озерной в конце 1960-х — начале 1970-х годов стал японский нерегулируемый дрифтерный промысел лососей в море (Егорова и др., 1961; Крогиус, 1961б; Селифонов, 1975а, 1975б, 1978; Вронский, 1978). В дальнейшем при сокращении доли промыслового изъятия в море (начиная с 1978 г.) увеличилось количество производителей и, как следствие этого, выросла общая численность стада (Селифонов, 1988).

С 2000 г. отмечалось увеличение запасов нерки азиатских стад, в основном за счет нерки р. Озерной (Дубынин, 2012). В 2001–2020 гг. (период современной высокой численности) береговые уловы нерки этого стада равнялись в среднем за год 19,6 тыс. т (от 11,2 до 29,7). Это обеспечивало в среднем 89,9% (от 80,9 до 96,9%) всего вылова нерки по западному побережью Камчатки ежегодно. Средняя доля нерки р. Озерной в уловах вида по Камчатке в целом в эти годы равнялась 70,6% (от 57,5 до 86,7%).

Последние опубликованные данные по некоторым биологическим характеристикам нерки р. Озерной из нерестовой части популяции охватывают период 2000–2010 гг. (Бугаев, 2011), после чего публикаций по данному направлению исследований не было.

В настоящее время назрела необходимость проведения анализа имеющихся материалов по нерке р. Озерной для выявления возможных закономерностей изменения биологических показателей рыб и связи этих изменений с численностью популяции в современный период. Результаты исследования несомненно будут

полезны при прогнозировании численности подходов нерки р. Озерной в будущем.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили данные биологических анализов половозрелой нерки стада р. Озерной, проведенных автором и другими сотрудниками Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» (КамчатНИРО, ранее КотинРО), промысловая статистика и данные о численности производителей, зашедших на нерест в оз. Курильское (р. Озерная) за период 1971–2020 гг.

Половозрелую нерку для биологических анализов в указанные выше годы отлавливали закидным неводом возле рыбоучетного заграждения (далее — РУЗ) в истоке р. Озерной.

Возраст лососей определяли по чешуе по известным методикам (Правдин, 1966; Мина, 1976; Бугаев, 1995). Чешую у рыб брали выше боковой линии между спинным и жировым плавниками (Clutter, Whitesel, 1956).

Ранее возрастной состав нерки р. Озерной, заходящей на нерест, устанавливали по материалам, собранным в истоке реки на РУЗ (Егорова, 1967; Селифонов, 1975б). Позднее по материалам, собранным в 1987–1989 гг., провели сравнительный анализ возрастного состава нерки из промышленных уловов в реке в период массового хода лососей и материалов, собранных на РУЗ, который не показал значимых расхождений в возрастной структуре (Бугаев, Дубынин, 2002).

Однако ретроспективный анализ материалов из промышленных уловов и на РУЗ на более продолжительных рядах (2004–2017 гг.) не подтвердил результаты ранее проведенных исследований и показал существенные различия как в возрастном, так и в размерно-массовом составе нерки из уловов закидными неводами в нижнем течении р. Озерной и на РУЗ. Чему будет посвящено отдельное исследование. Тем не менее это послужило основанием для расчетов с 2013 г. возрастного состава подходов нерки стада р. Озерной с учетом данных, полученных и на РУЗ, и по лососям из промышленных уловов.

Для оценки влияния плотностных факторов внутривидовой и межвидовой конкуренции на качественный состав поколений, формируемых в условиях различной степени пищевой обеспеченности на этапах совместного нагула в море, был проведен корреляционный анализ для нерки поколений 1965–2014 гг.

При двухфакторном корреляционном анализе использован коэффициент корреляции рангов Спирмена r_s (Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2002), который, в отличие от коэффициента корреляции r , можно применять независимо от закона распределения признаков (Лакин, 1990). При трехфакторном анализе рассмотрено влияние на качественные характеристики взрослых рыб (длина, масса тела, плодовитость) как численности самой популяции нерки р. Озерной, так и численности горбуши в годы нагула лососей в море, охватывающих период проведенных исследований. В морской период жизни нерка, горбуша и другие лососи нагуливаются совместно, причем между горбушей и неркой отмечено наибольшее сходство в питании (Карпенко и др., 2013). В данном исследовании было рассмотрено влияние на качественные характеристики нерки р. Озерной только камчатской горбуши. При этом численность горбуши оценивали по подходам ее зрелой части к берегам Камчатки.

Чтобы устранить путаницу в толковании и сократить длинное название в изложении для характеристики численности зрелой части стада в данной статье использовали слово «подход», для характеристики численности поколения — слово «возврат».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Возрастная структура

По данным исследователей (Егорова, 1967; Селифонов, 1975б, 1988; Бугаев, 1995, 2011; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2009), у нерки стада р. Озерной возрастной спектр включает 14 возрастных групп. Из них основными ежегодно отмечаемыми возрастными группами являются четыре: 2.2, 2.3, 3.2 и 3.3 (первая цифра обозначает продолжительность пресноводного, вторая — морского периодов жизни рыб). На их долю в 1940–1975 гг. приходилось в среднем до 98,4% всей численности нерки этого стада, причем на две первые — в среднем до 84,6% (2.2 — 31,0%, 2.3 — 53,6%) (Seliphonov, 1982).

В периоды 1970–1984 и 1985–1999 гг. суммарная доля рыб возрастных групп 2.2 и 2.3 у нерки р. Озерной в среднем была примерно одинакова — 79,2 и 79,9% соответственно. Однако во второй период отмечали снижение доли рыб возрастной группы 2.2 и, соответственно, увеличение доли рыб возрастной группы 2.3 (Бугаев, Дубынин, 2002).

В 2000–2014 гг. снижение доли рыб возрастной группы 2.2 и увеличение доли рыб возрастной группы 2.3 продолжилось. В целом несколько уменьшилась (в среднем до 76,7%) суммарная численность рыб возрастных групп 2.2 и 2.3, по сравнению с предшествующими 1970–1999 гг. В то же время отмечено увеличение численности рыб возрастной группы 3.3. В 2015–2020 гг. снижение суммарной численности рыб возрастных групп 2.2 и 2.3 (в среднем до 71,7%) и для этих возрастных групп в отдельности продолжилось дальше, как и увеличение численности рыб возрастной группы 3.3. В 2013 и 2017 гг. в подходе к устью реки, а в 2020 г. и в нерестовой части отмечена нерка пятнадцатой возрастной группы — 4.2, которую до этого года у нерки р. Озерной не встречали (табл. 1).

Вся нерка р. Озерной по мере созревания возвращается на нерест в возрасте 3+, 4+, 5+, 6+ и 7+ лет. Основной возрастной класс 5+ включает в себя три возрастные группы (1.4, 2.3 и 3.2) и в среднем в 1971–2020 гг. составлял 58,91%. Подавляющее большинство в этом возрастном классе занимают лососи 2.3. Возрастные классы 4+ и 6+ включают также по три возрастных группы — соответственно 1.3, 2.2, 3.1 и 2.4, 3.3 и 4.2, в среднем охватывавшие 26,03% и 12,15% нерки в пробах на РУЗ в означенные годы, а основными в них соответственно были возрастные группы 2.2 и 3.3 (табл. 1).

Средний взвешенный возраст нерки, рассчитанный по данным в строке «Среднее 1971–2020» (табл. 1), равен 4,8 ($\approx 5,0$) лет. Следовательно, у нерки р. Озерной в означенный период прослеживалась шестилетняя цикличность возвратов, и можно считать, что нерка подходов 1971–2020 гг. относилась к поколениям 1965–2014 гг.

Три основные возрастные группировки (4+, 5+ и 6+) в сумме охватывали от 94,36 до 99,93% рыб в означенных поколениях и в среднем составили 97,85% численности возвратов. При этом для нерки основной возрастной группировки 5+, нерки возраста 6+ и численности поколений прослежен положительный, а для нерки возраста 4+ — отрицательный тренд. Более отчетливо изменения заметны на данных, осредненных по пятилетиям, причем хорошо видно, что изменения доли лососей возраста 4+ и 6+ относительно друг друга происходили зеркально (рис. 1).

В проведенных ранее исследованиях установить какие-либо закономерности формирования возрастного состава нерки р. Озер-

ной по имевшимся тогда данным не удалось. В частности, между встречаемостью нерки возрастных групп 2.2 и 2.3 и численностью зрелой части стада в море не удалось обнаружить достоверной корреляции, так же как и с численностью горбуши на Камчатке. Был сделан вывод, что на этот процесс, вероятнее

всего, оказывает влияние комплекс факторов, а выделить из них основной не представилось возможным (Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2011).

Были рассчитаны коэффициенты корреляции рангов Спирмена между встречаемостью нерки трех основных возрастных группировок

Таблица 1. Возрастной состав нерки р. Озерной в подходах 2000–2020 гг. (по: Бугаев, 2011; Дубынин, 2015; Дубынин, Айтукаев, 2022), %
Table 1. Age composition of sockeye salmon of the Ozerneya River in the returns 2000–2020 (according to: Бугаев, 2011; Дубынин, 2015; Дубынин, Айтукаев, 2022), %

Годы Years	Возрастные группы / Age groups, %															Число рыб Fish number
	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	4.2	4.3	
2000	–	0,73	7,15	0,73	0,44	17,66	58,53	1,90	–	–	11,39	0,88	0,59	–	–	685
2001	–	0,29	2,01	0,43	0,14	13,53	63,60	1,87	–	–	1,01	17,12	–	–	–	695
2002	–	1,29	0,14	–	0,14	16,17	64,38	4,58	–	–	2,72	7,58	3,00	–	–	699
2003	–	–	6,32	0,14	0,72	13,94	59,05	7,90	–	1,15	6,90	3,16	0,58	–	0,14	696
2004	–	–	1,01	0,29	1,44	21,29	47,48	2,73	–	–	11,94	13,10	0,72	–	–	695
2005	–	–	0,34	–	1,35	28,71	43,92	2,20	–	–	4,22	18,58	0,68	–	–	592
2006	–	0,50	0,67	–	0,50	32,11	54,00	0,50	–	0,17	3,85	7,53	0,17	–	–	598
2007	–	–	1,83	–	1,00	13,17	72,66	1,67	–	0,17	2,17	6,67	0,66	–	–	600
2008	–	–	–	0,20	+	9,60	63,40	4,40	0,20	–	5,40	16,80	–	–	–	500
2009	–	0,50	0,17	0,17	+	35,83	42,49	1,17	–	–	4,33	14,00	1,17	–	0,17	600
2010	–	0,35	0,70	0,17	1,05	21,33	64,69	0,70	–	–	3,32	7,52	–	–	0,17	572
2011	–	0,91	0,55	–	1,27	19,64	54,18	1,82	–	–	8,36	12,18	0,91	–	0,18	550
2012	–	0,50	10,67	–	0,17	18,50	54,17	1,33	–	–	0,83	13,66	0,17	–	–	600
2013	–	0,17	3,17	0,33	1,50	14,17	63,50	1,50	–	0,50	3,50	9,66	2,00	–	–	600
2014	–	0,50	–	–	0,91	32,21	36,92	2,22	–	0,11	10,04	16,59	0,50	–	–	500
2015	–	4,55	4,31	–	1,07	37,02	37,83	1,36	–	0,46	3,53	9,87	–	–	–	300
2016	–	0,01	4,05	–	–	25,55	57,33	0,17	–	0,54	7,59	4,75	0,01	–	–	500
2017	–	0,98	0,90	–	0,81	16,74	55,79	4,90	–	–	5,13	14,00	0,75	–	–	400
2018	–	–	0,27	–	0,49	9,69	60,48	1,04	–	–	4,12	21,78	2,03	–	0,10	400
2019	–	1,90	0,05	0,07	0,10	11,83	58,45	5,85	–	0,10	1,63	19,34	0,68	–	–	499
2020	–	0,03	0,56	–	0,41	10,34	49,17	2,02	0,01	–	12,49	21,18	3,45	0,34	–	596

Годы Years	Среднее / Mean Возрастные группы / Age groups, %														
	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	4.2	4.3
1971–1984	0,02	0,15	0,67	0,00	4,80	29,98	49,18	0,77	0,00	0,92	5,31	8,13	0,07	0,00	0,00
1985–1999	0,07	0,53	1,79	0,03	1,01	24,29	55,60	1,57	0,06	0,11	4,54	10,10	0,25	0,00	0,05
2000–2014	0,00	0,38	2,32	0,16	0,71	20,52	56,22	2,43	0,01	0,14	5,33	11,00	0,74	0,00	0,04
2015–2020	0,00	1,25	1,69	0,01	0,48	18,53	53,17	2,56	0,00	0,18	5,75	15,15	1,15	0,06	0,02
1971–2020	0,03	0,46	1,62	0,06	1,92	24,06	53,71	1,72	0,02	0,35	5,14	10,42	0,45	0,01	0,03

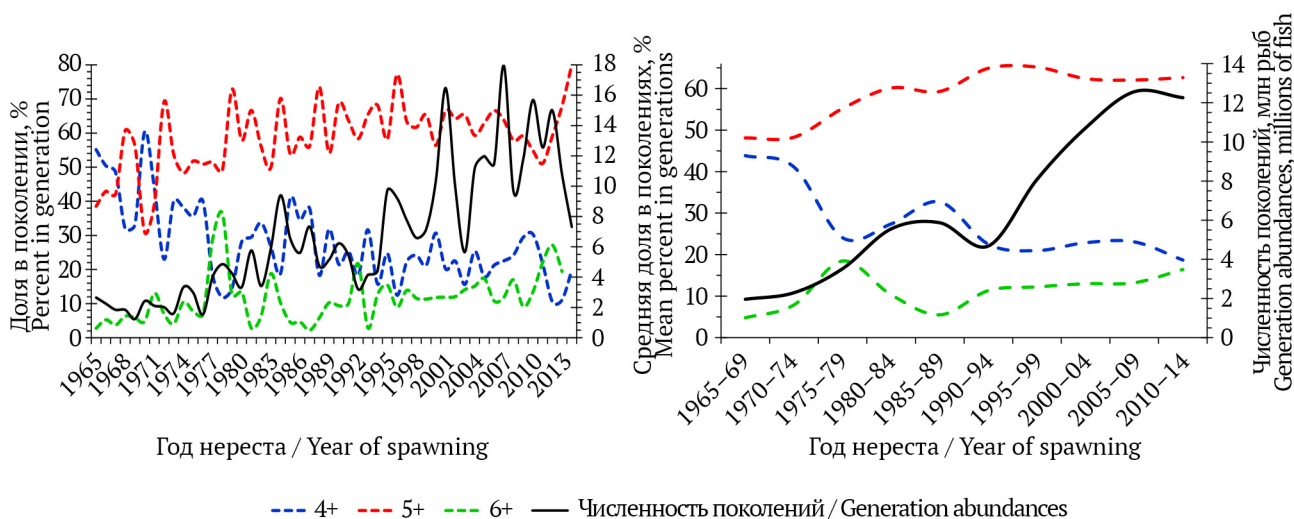


Рис. 1. Динамика численности поколений нерки стада р. Озерной и доли лососей основных возрастных группировок в поколениях 1965–2014 гг.
Fig. 1. Dynamics of generation abundances of the Ozerneya River sockeye salmon stock and percentage of major age groups in generations of 1965–2014

(4+, 5+ и 6+) и численностью самих поколений (табл. 2) и проведен их анализ.

Корреляционный анализ показал, что связь относительной численности нерки возраста 5+ и 6+ с численностью поколений была положительной, а рыб возраста 4+ — отрицательной. Связь была умеренной и достоверной на втором и третьем уровне значимости. Анализ на данных, осредненных по пятилетиям, усилил эту связь. Как может показаться, снижение значения класса 4+ и рост доли 5+ происходили за счет дополнительного года нагула в море, а рост доли 6+ — за счет дополнительного пресноводного года. Связь относительной численности лососей возраста 5+ и 6+ с численностью поколений стала значительной, а рыб возраста 4+ — сильной. Однако поскольку число сравниваемых пар заметно уменьшилось, уровень достоверности связи для нерки возраста 4+ и 5+ понизился до первого уровня значимости, а связь для рыб возраста 6+ стала не достоверной (табл. 2).

Тем не менее можно отметить, что при осреднении данных по периодам, например по 5-летним, как в настоящем исследовании, общее влияние плотностных факторов на возрастной состав рыб проявилось более отчетливо.

Длина и масса тела

В более ранних исследованиях по нерке р. Озерной анализировали данные до 2000 г. (Бугаев, Дубынин, 2002). Позднее ряд данных был продлен по 2010 г. (Бугаев, 2011). Настоящие исследования охватывали расширенный ряд данных по характеристикам нерки стада р. Озерной до 2020 г. включительно.

В 1970–2020 гг. наблюдали значительные колебания в межгодовом аспекте для средних длины и массы тела самцов и самок половозрелой нерки — от 54,6 до 63,3 см и от 2,07 до 3,18 кг. Прослежен тренд к их снижению (табл. 3–4; рис. 2).

Для размерно-массовых показателей нерки р. Озерной поколений 1965–2014 гг., осредненных

по 5-летиям, отмечали отрицательную динамику. Дельта между средней длиной и массой тела самцов и самок половозрелой нерки р. Озерной в целом от 5-летнего периода 1965–1969 гг. к 5-летию 2010–2014 гг. сокращалась, и в 2010–2014 гг. средние размеры самцов (55,3 см, 2,23 кг) и самок (55,1 см, 2,17 кг) были очень близки. Дельта между средней длиной и массой тела самцов и самок нерки возрастных классов 2.3 и 3.3 была заметно выше, чем у нерки возрастного класса 2.2 (рис. 3).

Средние длина и масса тела половозрелой нерки, как и других тихоокеанских лососей, связаны с количеством лет, прожитых рыбами в море. Факторы, оказывающие влияние на размерно-массовые показатели, влияют также и на возрастную структуру тихоокеанских лососей, в том числе и нерки р. Озерной (Крогиус, 1960, 1961a; Егорова, 1967; Бугаев, 1995, 2011; Бугаев, Дубынин, 2002; Bugaev, Dubynin, 2000).

Для нерки характерен выраженный половой диморфизм. Обычно самцы в среднем крупнее самок. Половой диморфизм у нерки р. Озерной возрастных групп 2.3 и 3.3, с более длительным морским периодом жизни, в поколениях 1965–2014 гг. проявился сильнее, чем у рыб возрастной группы 2.2: самцы в этих возрастных классах были заметно крупнее по длине и массе тела, чем самки. Различие в средних размерах и массе тела у лососей возрастной группы 2.2 было значительно меньше, более того, в отдельные годы средние размерно-массовые показатели самцов и самок были практически равными или даже самцы были мельче (рис. 3). Отметим, что в возрастной группе 2.2 самки оказывались крупнее самцов в основном в поколениях, численность которых превышала 10 млн рыб.

Провели корреляционный анализ между средними размерно-массовыми показателями всей нерки в поколениях, а также для лососей трех основных возрастных групп (2.2, 2.3 и 3.3), и численностью самих поколений и с учетом смежных с ними (табл. 5).

Таблица 2. Зависимость относительной численности основных возрастных группировок в поколениях от численности этих поколений у нерки стада р. Озерной
Table 2. Dependence of relative abundance of major age groups in generations on generation abundances of sockeye salmon of the Ozernaya River population

Возраст / Age	r_s	p	N, пар / pairs
Поколения 1965–2014 гг. (по годам) / Generations 1965–2014 (by years)			
4+	–0,497	< 0,001	50
5+	0,386	< 0,006	50
6+	0,458	< 0,001	50
Поколения 1965–2014 гг. (по 5-летиям) / Generations 1965–2014 (by 5-year periods)			
4+	–0,733	< 0,016	10
5+	0,685	< 0,029	10
6+	0,564	> 0,05	10

Условные обозначения. r_s — коэффициент корреляции рангов Спирмена; p — уровень значимости.
Note. r_s — Spearman rank correlation coefficient; p — significance level.

Таблица 3. Средняя длина тела самцов и самок половозрелой нерки стада р. Озерной по возрастным группам в 2000–2020 гг., см
 Table 3. Mean body length of mature males and females of sockeye salmon of the Ozerneya River in 2000–2020 by age groups, cm

Год / Year	1.1		1.2		1.3		2.1		2.2		2.3		2.4		3.1		3.2		3.3		3.4		4.2		4.3		Среднее Mean	
	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females
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	–	65,0	–	–	–	–	–	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
2011	–	52,4	54,0	57,3	55,0	37,9	51,3	51,1	59,2	56,4	59,4	60,0	–	52,6	50,9	58,7	56,1	62,0	59,6	–	–	–	–	–	–	–	55,8	55,5
2012	–	50,0	–	58,2	54,4	40,0	51,9	51,3	59,5	56,6	62,3	59,1	–	52,5	53,0	59,3	56,5	64,5	–	–	–	–	–	–	–	–	57,3	55,6
2013	–	50,0	–	57,2	56,8	38,6	51,5	51,3	60,0	56,7	60,3	58,9	39,2	51,9	52,8	60,4	57,5	61,3	59,7	–	–	–	–	–	–	–	57,0	56,2
2014	–	49,5	49,0	–	–	40,7	53,3	52,0	60,7	57,8	61,6	60,0	40,5	52,5	51,6	60,3	57,6	–	56,8	–	–	–	–	–	–	–	56,6	55,6
2015	–	50,8	50,0	60,4	58,1	37,8	53,3	52,0	60,3	57,9	65,0	60,0	41,3	52,9	53,2	60,1	58,2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	56,2	55,5
2016	–	53,0	–	57,1	55,1	–	51,4	51,8	59,2	56,8	64,3	–	36,0	51,0	50,9	57,2	56,2	–	59,0	–	–	–	–	–	–	–	56,0	55,8
2017	–	52,1	–	59,0	54,0	35,8	50,6	49,9	59,8	56,1	60,5	59,8	–	49,7	50,8	58,7	56,2	–	61,0	–	–	–	–	–	–	–	55,9	55,6
2018	–	–	–	57,5	54,0	35,5	49,4	48,9	56,8	54,9	59,0	55,5	–	50,4	48,0	57,3	54,8	61,3	54,7	–	54,8	–	–	–	–	–	55,0	54,6
2019	–	48,2	50,4	49,0	–	37,8	48,7	50,7	57,5	55,0	59,6	55,0	38,3	49,5	53,8	57,8	54,6	56,5	56,3	–	–	–	–	–	–	–	54,6	54,5
2020	–	46,0	–	58,2	56,0	37,8	50,8	50,5	57,7	55,6	59,4	58,1	–	50,7	50,6	57,0	55,2	55,9	57,4	–	53,5	–	–	–	–	–	55,1	54,8
Среднее / Mean																												
1970–1984	38,3	55,9	55,8	64,8	58,4	40,0	56,4	54,8	63,5	60,5	64,2	62,2	41,2	57,8	55,2	63,5	61,1	61,5	63,5	–	–	–	–	–	–	–	60,1	58,6
1985–1999	36,1	50,7	50,7	59,0	59,6	39,1	53,9	53,3	61,9	59,1	63,6	61,0	42,1	55,2	54,1	62,3	59,2	62,5	60,2	–	–	–	–	–	–	–	58,7	57,6
2000–2009	–	51,5	51,0	60,7	57,3	38,0	52,5	52,1	60,4	57,9	61,8	59,9	37,8	53,3	52,3	60,5	57,8	60,7	60,1	–	–	–	–	–	–	–	57,7	56,8
2010–2020	–	49,8	51,6	57,4	55,4	38,0	51,3	51,0	59,1	56,5	61,1	58,5	39,1	51,4	51,6	58,7	56,5	60,3	58,1	–	53,5	54,8	57,8	56,0	55,5	–	56,0	55,5

Таблица 4. Средняя масса тела самцов и самок половозрелой нерки стада р. Озерной по возрастным группам в 2000–2020 гг., кг
 Table 4. Mean body weight of mature males and females of sockeye salmon of the Ozerneya River in 2000–2020 by age groups, kg

Год / Year	1.1	1.2		1.3		2.1	2.2		2.3		2.4		3.1	3.2		3.3		3.4		4.2		4.3		Среднее Mean	
	Самцы Males	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males	Самцы Males
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	–	–	3,82	–	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	–	–	2,02	–	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	–	–	–	–	2,45	–	2,37	2,37
2011	–	1,92	2,06	2,61	2,46	0,70	1,83	1,78	2,80	2,39	2,58	2,92	–	1,96	1,69	2,75	2,32	3,25	2,76	–	–	2,82	–	2,38	2,28
2012	–	1,60	–	2,58	2,10	0,84	1,81	1,69	2,77	2,37	2,94	2,64	–	1,84	1,88	2,68	2,30	3,61	–	–	–	–	–	2,49	2,23
2013	–	1,52	–	2,48	2,44	0,81	1,76	1,74	2,86	2,38	2,91	2,75	0,83	1,81	1,96	2,93	2,48	2,98	2,72	–	–	–	–	2,50	2,33
2014	–	1,79	1,54	–	–	0,90	1,97	1,85	2,92	2,57	3,06	2,93	0,89	1,90	1,83	2,85	2,52	–	2,33	–	–	–	–	2,42	2,30
2015	–	1,77	1,67	2,97	2,66	0,70	2,02	1,90	2,88	2,62	3,77	3,09	0,93	2,14	2,01	2,99	2,59	–	–	–	–	–	–	2,43	2,32
2016	–	1,95	–	2,57	2,22	–	1,80	1,79	2,73	2,43	3,53	–	0,65	1,79	1,78	2,53	2,42	–	2,97	–	–	–	–	2,36	2,31
2017	–	1,90	–	2,85	1,96	0,63	1,71	1,66	2,83	2,36	3,00	2,76	–	1,59	1,71	2,65	2,36	–	3,09	–	–	–	–	2,35	2,29
2018	–	–	–	2,36	2,10	0,54	1,52	1,48	2,34	2,11	2,54	2,15	–	1,68	1,41	2,34	2,09	2,91	2,03	–	–	2,15	2,14	2,14	2,07
2019	–	1,43	1,61	1,34	–	0,73	1,45	1,65	2,45	2,13	2,70	2,15	0,73	1,56	1,80	2,47	2,09	2,24	2,18	–	–	–	–	2,12	2,08
2020	–	1,42	–	2,71	2,25	0,71	1,69	1,63	2,49	2,22	2,57	2,55	–	1,67	1,68	2,46	2,19	2,08	2,29	–	1,82	–	–	2,19	2,12
Среднее / Mean																									
1970–1984	0,65	2,36	2,27	3,47	2,53	0,84	2,34	2,10	3,32	2,84	3,29	3,15	0,92	2,46	2,14	3,34	2,95	2,95	3,47	–	–	–	–	2,86	2,59
1985–1999	0,63	1,64	1,73	2,76	2,90	0,81	2,14	2,00	3,22	2,76	3,49	3,03	0,99	2,25	2,07	3,27	2,75	3,37	2,94	–	–	1,83	2,19	2,76	2,58
2000–2009	–	1,85	1,75	2,96	2,53	0,74	1,93	1,87	2,98	2,60	3,24	2,85	0,73	2,03	1,86	3,00	2,58	2,92	2,92	–	–	3,82	2,02	2,64	2,46
2010–2020	–	1,67	1,82	2,55	2,25	0,73	1,76	1,72	2,71	2,37	2,97	2,66	0,81	1,79	1,78	2,67	2,36	2,85	2,55	–	1,82	2,15	2,47	2,34	2,25

Всего было рассчитано 72 парных корреляции рангов Спирмена. Связь во всех случаях была отрицательной. Из них только одна, для средней массы тела всех самок, оказалась умеренной. Значительная связь отмечена в пяти случаях по длине и 14 случаях по массе тела, сильная связь зафиксирована в 20 случаях по длине и 18 случаях по массе тела, и очень сильная связь наблюдалась в девяти случаях по длине и трех случаях по массе тела рыб. Связи по отдельным возрастным группам были плотней, чем без разделения на возрастные группы. Связи по длине нерки с численностью поколений были выше таковых по массе тела, что можно, видимо, объяснить различной упитанностью, в большей степени связанной с массой тела, чем с длиной. При осреднении рассмотренных показателей по 5-летиям связи усилились. Включение в расчеты корреляций поколений с учетом численности смежных, т. е. использование общей численности нагуливавшегося стада, способствовало усилению связей при рассмотрении по отдельным годам. При осреднении же данных по 5-летиям включение в расчеты численности смежных поколений приводило к ослаблению связей как по длине, так и по массе тела рыб. В целом можно заключить, что в 72,2% случаев связь проявлялась как сильная и очень сильная, близкая к функциональной, и в 26,4% — как значительная. Все связи характеризовались как достоверные на втором (16 корреляций) и третьем (56 корреляций) уровне значимости (табл. 5).

Для нерки р. Озерной в разные годы рассматривали влияние численности горбуши, а также численности нерки популяций рек Камчатка и Озерная на длину и массу тела взрослой нерки р. Озерной (Крогиус, 1960, 1965; Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2002; Bugaev, Dubynin, 2000).

Данные исследования были основаны на том, что в морской период жизни нерка, горбуша и другие лососи нагуливаются совместно, причем между горбушей и неркой отмечено наибольшее сходство в питании. По данным отечественных исследователей, пищевое сходство между горбушей и неркой в Охотском море у молоди варьировало от 30,0 до 88,9 (в среднем 58,6%), у взрослых рыб — от 14,6 до 80,4 (в среднем 51,3%). У взрослых рыб в Беринговом море пищевое сходство между горбушей и неркой изменялось от 40,4 до 77,6 и в среднем составило 56,9% (Карпенко и др., 2013).

Проведенный на материалах 1985–2010 гг. анализ влияния численности камчатской горбуши на длину и массу тела нерки р. Озерной не выявил достоверных взаимосвязей между названными выше показателями, что было продемонстрировано ранее на материалах 1970–1984 и 1985–1999 гг. (Бугаев, 2011).

На расширенном ряде данных (поколения нерки 1965–2014 гг.) провели трехфакторный корреляционный анализ между длиной и массой тела нерки р. Озерной, численностью терминальных и смежных с ними поколений, а также численностью горбуши западного и восточного побережья Камчатки в отдельные годы совместного нагула в море. Расчеты провели по отдельным годам роста рыб в море как для всей нерки в целом, так и для лососей основных возрастных классов (2.2, 2.3 и 3.3) и для самцов и самок отдельно (табл. 6–7).

Все связи характеризовались как значительные и сильные, причем сильных связей отмечено вдвое больше. Достоверность всех рассчитанных совокупных коэффициентов корреляции превосходила третий уровень значимости. При включении в расчеты корреляций поколений с учетом численности смежных связи всег-

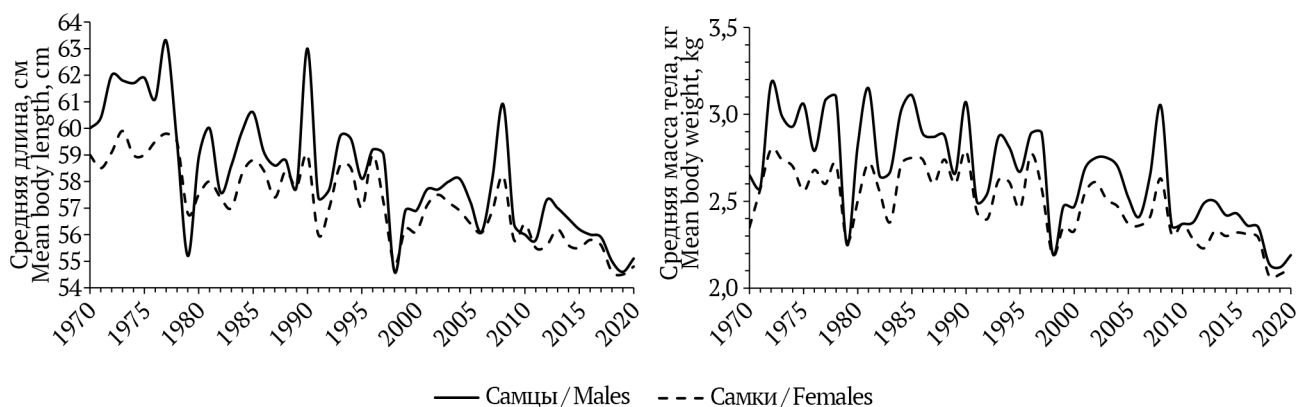


Рис. 2. Средняя длина и масса тела половозрелой нерки р. Озерной в 1970–2020 гг.
Fig. 2. Mean body length and weight of mature sockeye salmon of the Ozernaya River in 1970–2020

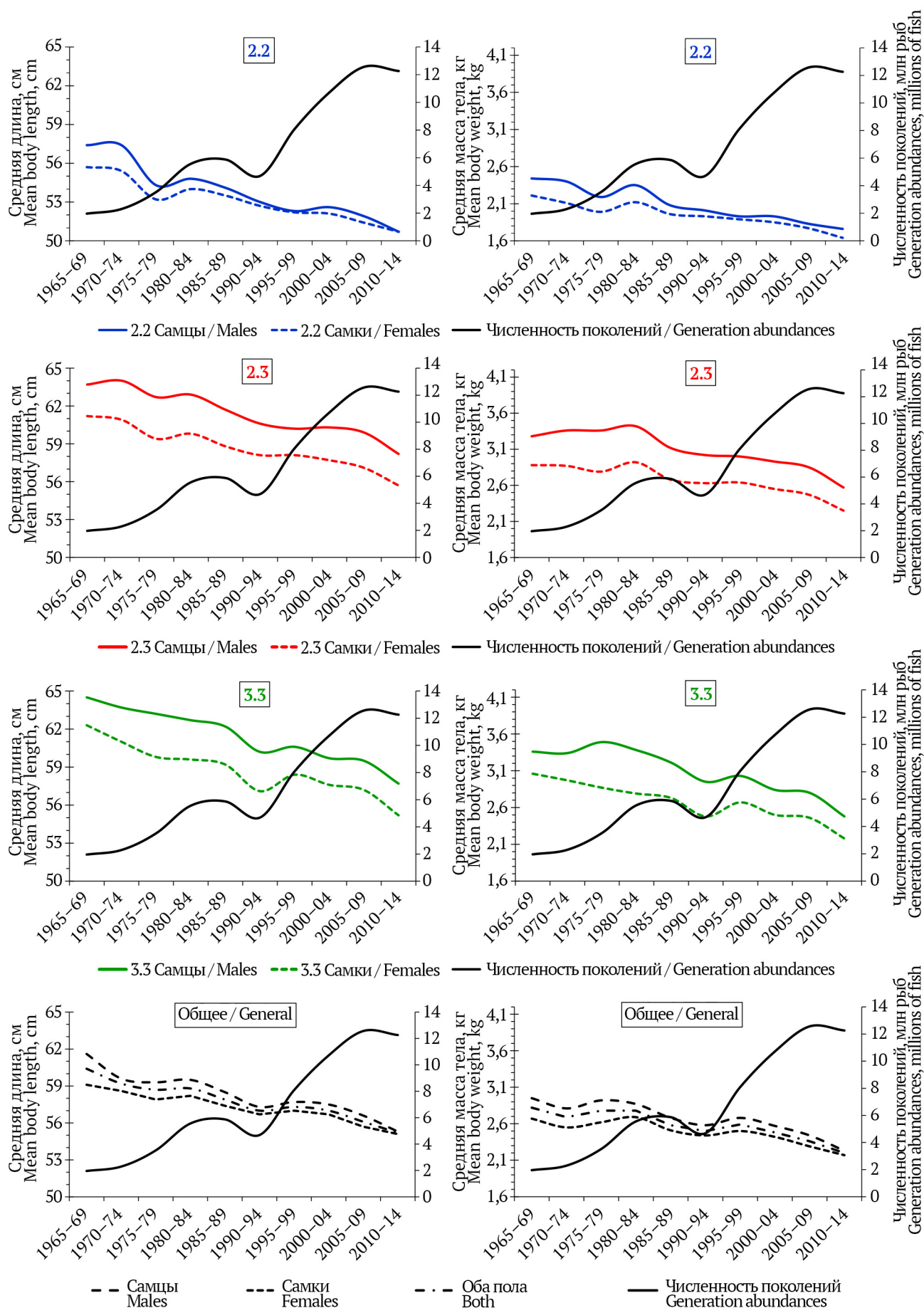


Рис. 3. Динамика численности поколений, средней длины и массы тела лососей основных возрастных групп и для всей нерки р. Озерной в 1965–2014 гг.
 Fig. 3. Dynamics of generation abundances, mean body length and weight of salmons for major age groups and for the entire sockeye salmon stock of the Oznaya River in 1965–2014

да усиливались. Связи для самцов и самок в общем, а также для средних без разделения по полам были ниже, чем для самцов и самок по отдельным возрастным группам. Связи по длине, как и при двухфакторном анализе, были теснее таковых по массе тела.

Связи по длине самок во все годы роста превышали связи по длине самцов, за исключением первого года роста нерки возрастной группы 2.2 и второго года роста нерки возрастной группы 3.3, когда корреляции для самцов были немного выше. По основным возрастным группам ситуация в отдельные годы роста была неоднозначной. Если у самцов нерки 2.2 совокупные коэффициенты корреляции длины от численности поколений и численности горбуши в первый и второй годы роста рыб в море различались незначительно, то у самок во второй год роста они

были заметно выше. У нерки возрастных групп 2.3 и 3.3 наибольшие коэффициенты корреляции отмечены для второго года роста рыб в море, но у самцов в третий год роста коэффициенты корреляции уменьшились, а у самок сохранились на том же уровне (табл. 6, рис. 4).

Для связей по массе тела, как и по длине рыб, наблюдали сходную ситуацию — более тесные связи у самок по сравнению с самцами. Как и по длине, по массе тела для первого года роста в море нерки возрастной группы 2.2 и второго года роста лососей возрастной группы 3.3 корреляции для самцов были немного выше. Для конечных показателей массы тела самцов и самок нерки возрастной группы 2.2 второй год роста в море был определяющим. Для самцов и самок возрастной группы 2.3 и самцов возрастной группы 3.3 влияние численности поколений

Таблица 5. Зависимость средней длины и массы тела нерки стада р. Озерной основных возрастных групп в поколениях 1965–2014 гг. от численности этих и смежных поколений
Table 5. Dependence of mean body length and weight of sockeye salmon of the Ozeraya River in major age groups in generations 1965–2014 on the abundance of these and adjacent generations

Возраст / Age		r_s (AC)	r_s (P ₁)	N, пар / pairs
Поколения (все годы) / Generations (all years)				
2.2	Самцы / Males	-0,738***	-0,629***	50
	Самки / Females	-0,750***	-0,550***	50
2.3	Самцы / Males	-0,725***	-0,610***	50
	Самки / Females	-0,755***	-0,653***	50
3.3	Самцы / Males	-0,655***	-0,640***	48
	Самки / Females	-0,661***	-0,605***	49
Общее Total	Самцы / Males	-0,534***	-0,499***	50
	Самки / Females	-0,620***	-0,479***	50
	Оба пола / Both	-0,573***	-0,524***	50
Поколения (по 5-летиям) / Generations (by 5-year periods)				
2.2	Самцы / Males	-0,924***	-0,936***	10
	Самки / Females	-0,903***	-0,903***	10
2.3	Самцы / Males	-0,915***	-0,815**	10
	Самки / Females	-0,924***	-0,818**	10
3.3	Самцы / Males	-0,927***	-0,806**	10
	Самки / Females	-0,818**	-0,879***	10
Общее Total	Самцы / Males	-0,855**	-0,875***	10
	Самки / Females	-0,881***	-0,806**	10
	Оба пола / Both	-0,881***	-0,857**	10
Поколения + смежные (все годы) / Generations + adjacent (all years)				
2.2	Самцы / Males	-0,778***	-0,708***	50
	Самки / Females	-0,761***	-0,646***	50
2.3	Самцы / Males	-0,764***	-0,659***	50
	Самки / Females	-0,806***	-0,709***	50
3.3	Самцы / Males	-0,746***	-0,719***	48
	Самки / Females	-0,723***	-0,657***	49
Общее Total	Самцы / Males	-0,651***	-0,613***	50
	Самки / Females	-0,728***	-0,588***	50
	Оба пола / Both	-0,691***	-0,640***	50
Поколения + смежные (по 5-летиям) / Generations + adjacent (by 5-year periods)				
2.2	Самцы / Males	-0,912***	-0,924***	10
	Самки / Females	-0,891***	-0,891***	10
2.3	Самцы / Males	-0,903***	-0,802**	10
	Самки / Females	-0,912***	-0,806**	10
3.3	Самцы / Males	-0,915***	-0,794**	10
	Самки / Females	-0,794**	-0,867**	10
Общее Total	Самцы / Males	-0,842**	-0,863**	10
	Самки / Females	-0,869***	-0,794**	10
	Оба пола / Both	-0,869***	-0,845**	10

Условные обозначения. r — коэффициент корреляции рангов Спирмена; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$.
Note. r_s — Spearman rank correlation coefficient; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$.

и численности горбуши на конечную массу тела рыб усиливалось от первого к третьему году нагула в море. Для самок 3.3 более сильное влияние плотностных факторов на конечную массу тела рыб отмечено в первый и третий годы роста лососей в море (табл. 7; рис. 4).

Плодовитость

Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) самок у нерки р. Озерной в большей степени зависит от размера и массы тела особей и в меньшей степени от плотностных факторов, причем в разные периоды и у разных возрастных групп эта связь проявляется по-разному (Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2002). Средняя абсолютная плодовитость самок нерки р. Озерной в 1970–2020 гг. равнялась 3650 икринок. В течение рассмотренного периода прослежен отрицательный тренд средней плодовитости (табл. 8, рис. 5).

Более отчетливо изменения заметны на данных, осредненных по 5-летиям. В частности, на рисунке 5 видно, что график средней по 5-летиям плодовитости нерки р. Озерной после 5-летия 1991–1995 гг. пересек линию средней многолетней и далее изменения происходили ниже средней многолетней величины.

Для средней абсолютной плодовитости самок нерки основных возрастных групп, как и для всех самок нерки поколений 1965–2014 гг., осредненных по 5-летиям, отмечали отрицательную динамику при увеличении численности рассмотренных поколений (рис. 6).

Провели корреляционный анализ между средней плодовитостью самок нерки р. Озерной трех основных возрастных групп (2.2, 2.3 и 3.3), средней плодовитостью всех самок поколений 1965–2014 гг. и численностью самих поколений и с учетом смежных с ними (табл. 9).

Всего было рассчитано шестнадцать парных корреляций ран-

Таблица 6. Зависимость длины нерки р. Озерной от численности ее поколений и численности горбуши во время нагула лососей в море
Table 6. Dependence of body length of sockeye salmon of the Ozeranaya River on generation abundances of pink salmon in the course of feeding at sea

Возраст Age	Численность поколений Generation abundances	Годы нагула в море / Years of feeding at sea						N, лет (years)
		Первый / The first		Второй / The second		Третий / The third		
		r_{xyz}	r_{yz}	r_{xyz}	r_{yz}	r_{xz}	r_{yz}	
Средняя длина самцов нерки / Average length of male sockeye salmon								
2.2	N ^{pok}	0,777***	-0,465***	0,776***	-0,424***	-	-	50, 50, -
	N ^{pokadd}	0,804***	-0,544***	0,817***	-0,523***	-	-	50, 50, -
2.3	N ^{pok}	0,749***	-0,517***	0,789***	-0,437***	0,769***	-0,437***	50, 50, 50
	N ^{pokadd}	0,768***	-0,581***	0,817***	-0,507***	0,790***	-0,520***	50, 50, 50
3.3	N ^{pok}	0,673***	-0,465***	0,749***	-0,380**	0,722***	-0,408**	47, 47, 47
	N ^{pokadd}	0,754***	-0,607***	0,794***	-0,509***	0,771***	-0,544***	47, 47, 47
Общее Total	N ^{pok}	0,609***	-0,339*	0,604***	-0,307*	0,634***	-0,273*	50, 50, 50
	N ^{pokadd}	0,656***	-0,457***	0,663***	-0,445***	0,677***	-0,403**	50, 50, 50
Средняя длина самок нерки / Average length of female sockeye salmon								
2.2	N ^{pok}	0,765***	-0,585***	0,831***	-0,474***	-	-	50, 50, -
	N ^{pokadd}	0,776***	-0,635***	0,848***	-0,518***	-	-	50, 50, -
2.3	N ^{pok}	0,810***	-0,548***	0,823***	-0,494***	0,823***	-0,486***	50, 50, 50
	N ^{pokadd}	0,832***	-0,618***	0,858***	-0,575***	0,849***	-0,564***	50, 50, 50
3.3	N ^{pok}	0,724***	-0,421**	0,742***	-0,419***	0,743***	-0,404**	48, 48, 48
	N ^{pokadd}	0,768***	-0,515***	0,769***	-0,498***	0,766***	-0,488***	48, 48, 48
Общее Total	N ^{pok}	0,694***	-0,425***	0,690***	-0,393**	0,734***	-0,340**	50, 50, 50
	N ^{pokadd}	0,750***	-0,556***	0,758***	-0,541***	0,782***	-0,480***	50, 50, 50
Средняя длина нерки / Average length of sockeye salmon								
Оба пола Both	N ^{pok}	0,661***	-0,387**	0,654***	-0,356**	0,684***	-0,320*	50, 50, 50
	N ^{pokadd}	0,714***	-0,515***	0,721***	-0,504***	0,734***	-0,461***	50, 50, 50
Основные обозначения. x – численность поколений нерки (N ^{pok}) или численность поколений нерки с учетом смежных (N ^{pokadd}); y – численность горбуши; z – биологическая характеристика нерки (длина, масса тела, ИАП); r _{x^{yz}} – совокупный коэффициент корреляции; r _{xz} и r _{yz} – парциальные коэффициенты корреляции; * – p < 0,05; ** – p < 0,01; *** – p < 0,001.								
Note. x – sockeye salmon generation abundances plus adjacent (N ^{pokadd}); y – pink salmon abundance; z – sockeye salmon biological parameters (body length, weight, AIP); r _{x^{yz}} – cumulative correlation coefficient; r _{xz} and r _{yz} – partial correlation coefficients; * – p < 0,05; ** – p < 0,01; *** – p < 0,001.								

Условные обозначения. x – численность поколений нерки с учетом смежных ($N_{pokaadd}$); y – численность горбуши; z – биологическая характеристика нерки (длина, масса тела, ИАП); r_{xyz} – совокупный коэффициент корреляции; r_{yz} – парциальные коэффициенты корреляции; * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.
Note. x – sockeye salmon generation abundances ($N_{pokaadd}$); y – pink salmon abundance; z – sockeye salmon biological parameters (body length, weight, AIF); r_{xyz} – cumulative correlation coefficient; r_{yz} – partial correlation coefficients; * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$, *** – $p < 0,001$.

гов Спирмена. Связи во всех случаях были отрицательными и характеризовались как достоверные на третьем уровне значимости. При проведении анализа по отдельным годам связи были значительными. Наиболее сильная связь отмечена для модальной возрастной группы 2.3 и для самок всех возрастных групп вместе. При осреднении рассмотренных показателей по 5-летиям связи стали характеризоваться как сильные, а для возрастной группы 2.2 — как очень сильные. Включение в расчеты корреляций поколений с учетом численности смежных, при рассмотрении по отдельным годам, способствовало усилению связей для возрастных групп 2.2 и 2.3, ослаблению связи для возрастной группы 3.3, а для самок всех возрастных групп вместе коэффициент корреляции остался без изменений. Для данных, осредненных по 5-летиям, включение в расчеты численности смежных поколений привело к ослаблению всех связей, кроме таковых для самок нерки возрастной группы 2.2 (табл. 9).

Хорошо понимаем, что абсолютная плодовитость нерки р. Озерной в большей степени зависит от массы тела самок. Так, при анализе за весь ряд лет связь характеризовалась как сильная ($r_s = 0,727$; $p < 0,00001$) и высокодостоверная, а при осреднении рассмотренных показателей по 5-летиям связь стала очень сильной ($r_s = 0,915$; $p = 0,00002$) и также достоверной выше третьего уровня значимости. В обоих случаях связь была заметно более тесной, чем с численностью поколений (табл. 9). Однако в настоящем исследовании рассматривается зависимость качественных характеристик нерки р. Озерной только с плотностными факторами.

На расширенном ряде данных провели трехфакторный корреляционный анализ между абсолютной плодовитостью нерки р. Озерной и численностью ее и смежных поколений 1965–2014 гг., а также с численностью горбуши западного и восточного побережья Камчатки в отдельные годы нагула лососей данных поколений в море. Расчеты провели по отдельным годам роста рыб в море как для всей нерки в целом, так и для лососей основных возрастных классов: 2.2, 2.3 и 3.3.

Таблица 7. Зависимость массы тела нерки р. Озерной от численности ее поколений и численности горбуши во время нагула лососей в море
Table 7. Dependence of body weight of sockeye salmon of the Ozerdaya River on its generation abundances of pink salmon abundance in the course of feeding at sea

Возраст Age	Численность поколений Generation abundances	Годы нагула в море / Years of feeding at sea										N, лет (years)
		Первый / The first		Второй / The second		Третий / The third						
		r_{XVZ}	r_{XZ}	r_{XVZ}	r_{XZ}	r_{XVZ}	r_{XZ}	r_{XVZ}	r_{XZ}			
2.2	N_{pok}	0,737**	-0,448***	-0,429***	0,771***	-0,374***	-0,517***	-	-	-	50, 50, -	
	N_{pokadd}	0,751***	-0,503***	-0,360**	0,796***	-0,445***	-0,473***	-	-	-	50, 50, -	
2.3	N_{pok}	0,691***	-0,445***	-0,377**	0,728***	-0,371**	-0,472***	0,742***	-0,350**	-0,504***	50, 50, 50	
	N_{pokadd}	0,715***	-0,516***	-0,300*	0,760***	-0,453***	-0,422***	0,763***	-0,422***	-0,444***	50, 50, 50	
3.3	N_{pok}	0,648***	-0,453**	-0,286*	0,716***	-0,374**	-0,451***	0,732***	-0,356**	-0,486***	47, 47, 47	
	N_{pokadd}	0,717***	-0,574***	-0,228	0,754***	-0,483***	-0,369**	0,763***	-0,459***	-0,401**	47, 47, 47	
Общее Total	N_{pok}	0,591***	-0,333*	-0,371**	0,596***	-0,294*	-0,395**	0,656***	-0,232	-0,509***	50, 50, 50	
	N_{pokadd}	0,639***	-0,450**	-0,281*	0,653***	-0,430**	-0,320*	0,691***	-0,335**	-0,428**	50, 50, 50	
Средняя масса тела самок нерки / Mean body weight of sockeye salmon females												
2.2	N_{pok}	0,691***	-0,510***	-0,301*	0,795***	-0,369***	-0,548***	-	-	-	50, 50, -	
	N_{pokadd}	0,687***	-0,533***	-0,242	0,799***	-0,386***	-0,530***	-	-	-	50, 50, -	
2.3	N_{pok}	0,766***	-0,478***	-0,433***	0,792***	-0,411***	-0,507***	0,805***	-0,390***	-0,538***	50, 50, 50	
	N_{pokadd}	0,777***	-0,527***	-0,364**	0,816***	-0,475***	-0,465***	0,818***	-0,441***	-0,487***	50, 50, 50	
3.3	N_{pok}	0,686***	-0,384**	-0,401**	0,668***	-0,423**	-0,350**	0,745***	-0,326**	-0,523***	48, 48, 48	
	N_{pokadd}	0,722***	-0,464***	-0,363**	0,694***	-0,495***	-0,287*	0,755***	-0,377**	-0,470***	48, 48, 48	
Общее Total	N_{pok}	0,642***	-0,344**	-0,419**	0,652***	-0,296*	-0,456***	0,724***	-0,227	-0,585***	50, 50, 50	
	N_{pokadd}	0,683***	-0,452**	-0,333**	0,702***	-0,425***	-0,384**	0,771***	-0,337**	-0,511***	50, 50, 50	
Средняя масса тела нерки / Mean body weight of sockeye salmon												
Оба пола Both	N_{pok}	0,631***	-0,354**	-0,396**	0,634***	-0,314*	-0,419**	0,696***	-0,252*	-0,536***	50, 50, 50	
	N_{pokadd}	0,678***	-0,473***	-0,304*	0,692***	-0,452***	-0,342**	0,730***	-0,375**	-0,455***	50, 50, 50	

Условные обозначения. Как в таблице 6. Note is as in Table 6.

Все связи характеризовались как значительные, сильных связей отмечено не было. Достоверность всех рассчитанных совокупных коэффициентов корреляции превосходила третий уровень значимости. Наибольшие коэффициен-

ты корреляции отмечены у самок нерки возрастной группы 2.3 для второго года роста рыб в море. Включение в расчеты корреляций поколений с учетом численности смежных приводило к усилению связей, кроме таковых для первого года

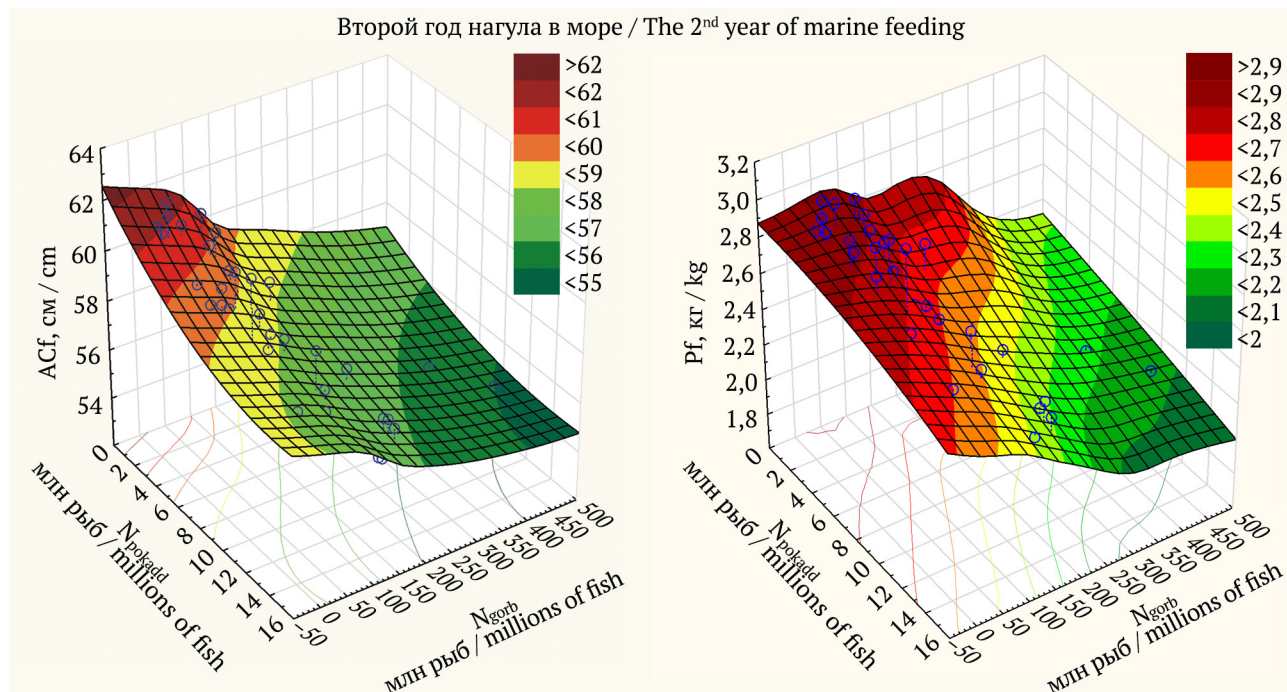


Рис. 4. Зависимость конечной длины (AC) и массы тела (P) самок нерки р. Озерной возраста 2.3 от численности ее поколений со смежными (N_{pokadd}) и численности горбуши (N_{gorb}) во время нагула лососей в море в 1969–2018 гг.

Fig. 4. Dependence of the body length (AC) and weight (P) of the sockeye salmon females 2.3 from the Ozernaya River from the abundance of its generations with adjacent ones (N_{pokadd}) and the abundance of pink salmon (N_{gorb}) during salmon feeding at sea in 1969–2018

Таблица 8. Абсолютная плодовитость самок нерки р. Озерной в 1970–2020 гг. (по периодам), шт. икринок (по: Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2009; Бугаев, 2011) (с дополнениями)
Table 8. Absolute fecundity of sockeye salmon of the Ozernaya River in 1970–2020 (by periods), eggs (according to: Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2009; Бугаев, 2011) (with additions)

Годы / Years	1.2	1.3	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	3.4	Все возраста / All ages
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	3533	3629
2000–2010	–	3539	3113	3610	4096	3168	3730	3020	3534
2011–2020	2841	2830	2912	3519	3935	2721	3511	4065	3390

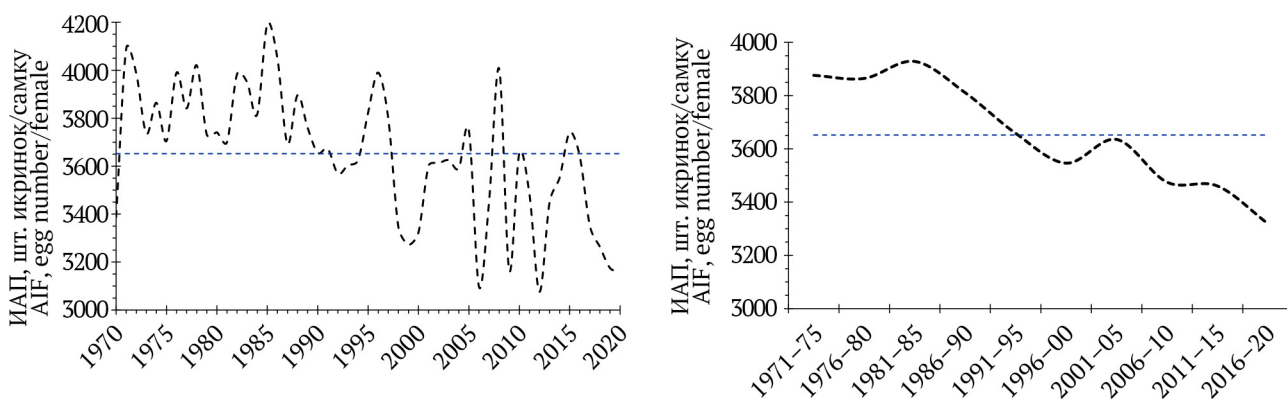


Рис. 5. Абсолютная плодовитость самок нерки р. Озерной в 1970–2020 гг., икринок
Fig. 5. Absolute fecundity (Egg) of sockeye salmon of the Ozernaya River in 1970–2020

нагула в море самок нерки возрастной группы 2.2 и для самок нерки возрастной группы 3.3 во все годы их нагула в море (табл. 10, рис. 7).

В стаде нерки р. Озерной в рассмотренный период, наряду со снижением средней плодовитости самок происходило увеличение их доли в нерестовой части популяции, что в итоге приводило к увеличению общей популяционной плодовитости (ПОП), на что указывает направление тренда (рис. 5 и 8).

Популяционная плодовитость может свидетельствовать лишь о потенциальных возможностях воспроизводительной способности популяции, которые могут реализоваться при определенных условиях, как во время нереста, так и нагула в пресной воде и в море. Так, на правом графике рисунка 8 максимальные значения общего количества икры в самках отмечены в 1990 и 2007 гг., причем потенциальные возможности в 1990 г., по сравнению с 2007 г., были даже выше.

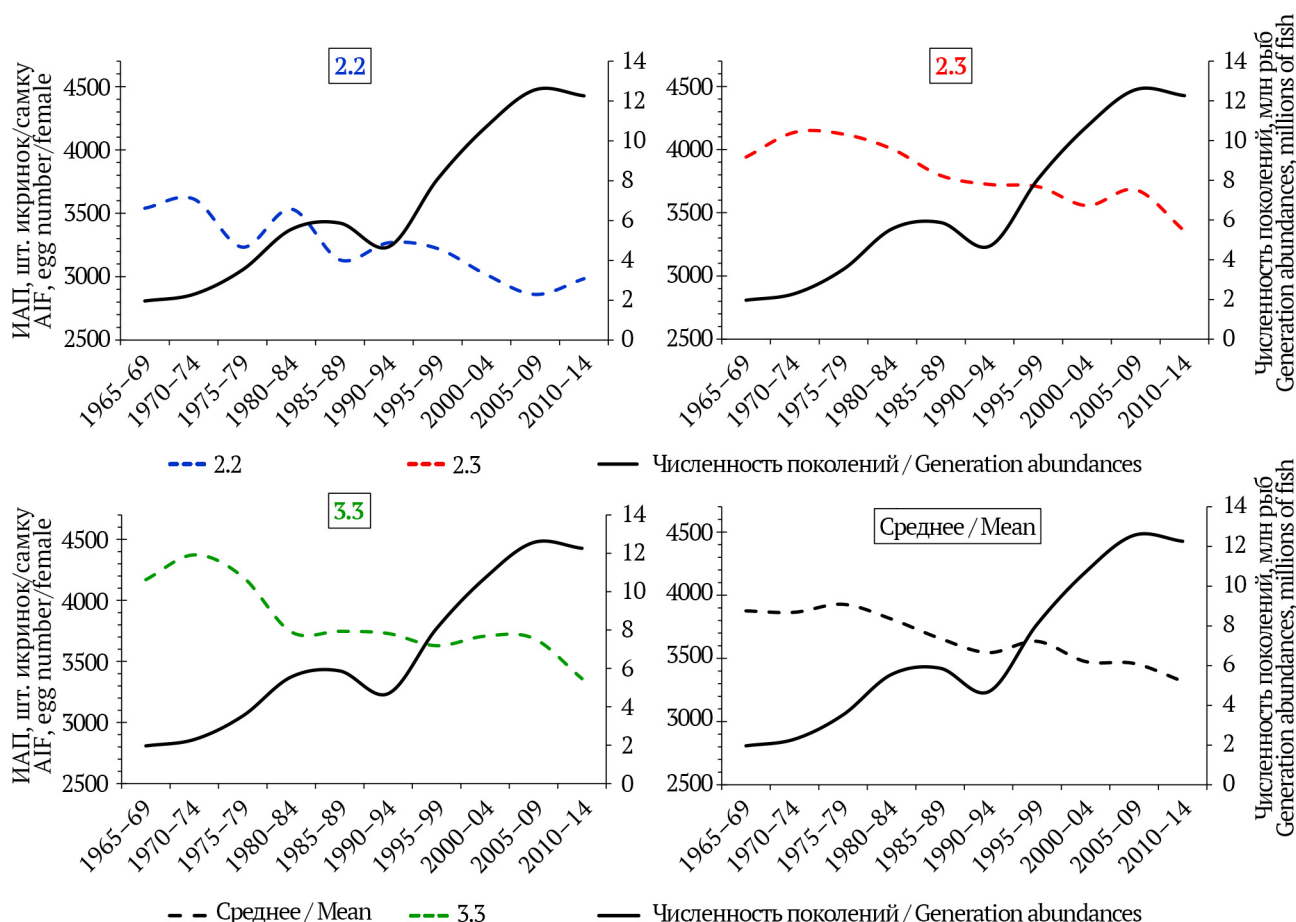


Рис. 6. Динамика численности поколений 1965–2014 гг., средней абсолютной плодовитости самок нерки основных возрастных групп и средней плодовитости всей нерки р. Озерной этих поколений
Fig. 6. Dynamics of generation abundances for the period 1965–2014, mean absolute fecundity of sockeye salmon in major age groups and average fecundity for the entire sockeye salmon stock of the Ozernaya River for this period

Таблица 9. Зависимость ИАП самок нерки стада р. Озерной от численности поколений 1965–2014 гг. и смежных с ними
Table 9. Dependence of sockeye salmon AIF in the Ozernaya River on generation abundances 1965–2014 and adjacent

Численность поколений Generation abundances	Возраст / Age							
	2.2		2.3		3.3		Общее / Total	
	r_s	N, пар	r_s	N, пар	r_s	N, пар	r_s	N, пар
Средние за весь период / Mean for the entire period								
N_{pok}	-0,513***	50	-0,602***	50	-0,533***	47	-0,570***	50
N_{pokadd}	-0,535***	50	-0,652***	50	-0,521***	47	-0,570***	50
Средние в группах по 5-летиям / Mean in groups by 5-year periods								
N_{pok}	-0,915***	10	-0,867***	10	-0,879***	10	-0,891***	10
N_{pokadd}	-0,927***	10	-0,842***	10	-0,855***	10	-0,879***	10

Условные обозначения. N_{pok} — численность поколений нерки; N_{pokadd} — численность поколений нерки с учетом смежных; r_s — коэффициент корреляции рангов Спирмена; *** — $p < 0,001$.
Note. N_{pok} — number of generations of seals; N_{pokadd} — number of generations of seals including adjacent generations; r_s — Spearman rank correlation coefficient; *** — $p < 0,001$.

В 1990 г. в оз. Курильском (р. Озерная) на нерест зашло 6,00 млн экз. половозрелой нерки. В тот год наблюдалась значительная донерестовая гибель производителей нерки. На нерестищах отмечали большое количество мерт-

вой, не отнерестившейся нерки, в том числе самок. Возврат от нереста производителей (родителей) нерки р. Озерной в 1990 г. равнялся 6,22 млн рыб, т. е. был практически равновесным заходу на нерест.

Таблица 10. Зависимость абсолютной плодовитости самок нерки р. Озерной от численности ее поколений и численности горбуши во время нагула лососей в море
Table 10. Dependence of sockeye salmon absolute fecundity in the Ozernaya River on its generation abundances and pink salmon abundance in the course of feeding at sea

Возраст Age	Численность по- колений Generation abun- dances	Годы нагула в море / Years of feeding at sea									N, лет (years)
		Первый / The first			Второй / The second			Третий / The third			
		r _{xyz}	r _{xz}	r _{yz}	r _{xyz}	r _{xz}	r _{yz}	r _{xyz}	r _{xz}	r _{yz}	
Абсолютная плодовитость самок нерки / Absolute fecundity of sockeye salmon											
2.2	N _{pok}	0,625***	-0,398**	-0,345**	0,643***	-0,347**	-0,400**	-	-	-	50, 50, -
	N _{pokadd}	0,617***	-0,404**	-0,305*	0,648***	-0,363**	-0,383**	-	-	-	50, 50, -
2.3	N _{pok}	0,637***	-0,395**	-0,363**	0,648***	-0,350**	-0,402**	0,636***	-0,356**	-0,379**	50, 50, 50
	N _{pokadd}	0,659***	-0,461***	-0,293*	0,680***	-0,429**	-0,354**	0,663***	-0,434**	-0,316*	50, 50, 50
3.3	N _{pok}	0,532***	-0,423**	-0,170	0,513***	-0,491**	-0,043	0,578***	-0,357*	-0,310*	46, 46, 46
	N _{pokadd}	0,518***	-0,397*	-0,185	0,494**	-0,484**	-0,018	0,553***	-0,318*	-0,306	46, 46, 46
Общее Total	N _{pok}	0,608***	-0,358**	-0,366**	0,606***	-0,326*	-0,377**	0,623***	-0,303*	-0,414**	50, 50, 50
	N _{pokadd}	0,653***	-0,468***	-0,278*	0,662***	-0,453***	-0,306*	0,667***	-0,426**	-0,329*	50, 50, 50

Условные обозначения как в таблице 6. Note is as in Table 6.

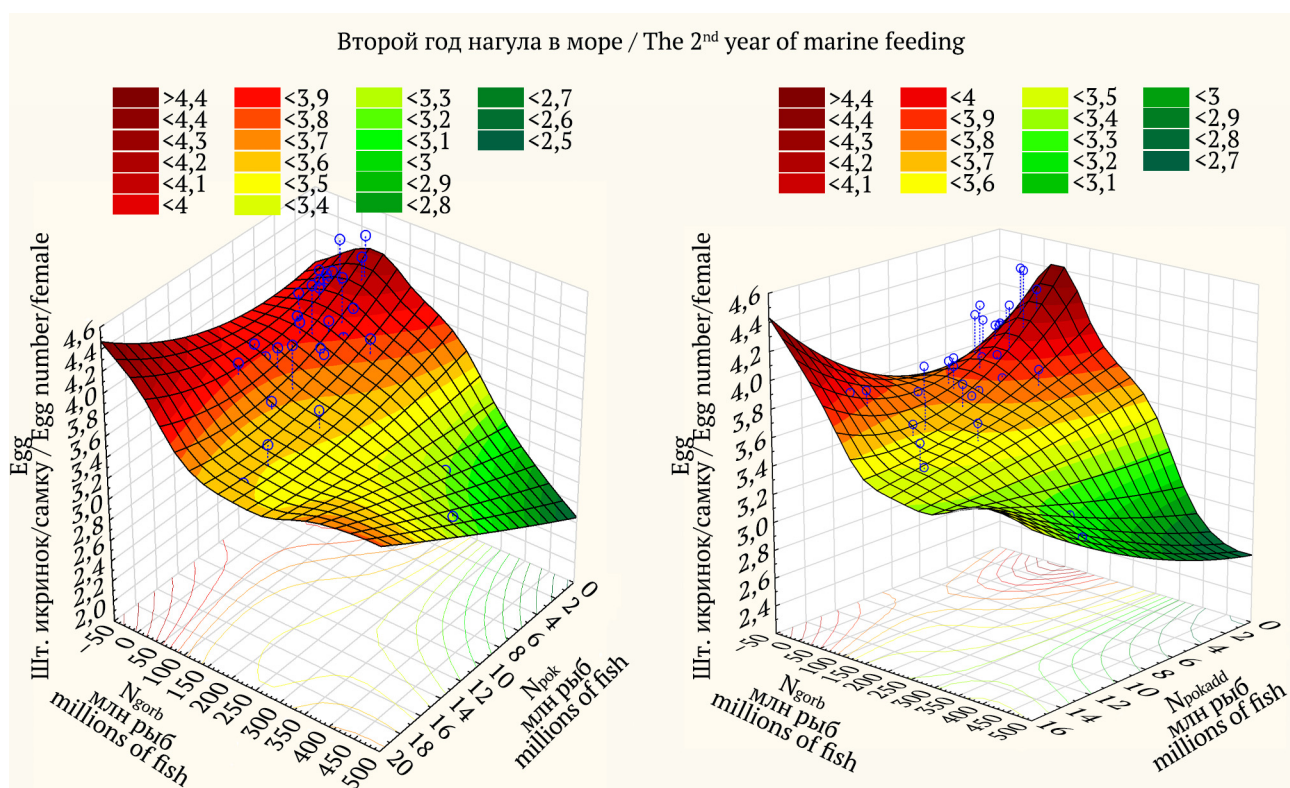


Рис. 7. Зависимость абсолютной плодовитости (Egg) самок нерки р. Озерной возраста 2.3 от численности ее поколений (N_{pok}), поколений со смежными (N_{pokadd}) и численности горбуши (N_{gorb}) во время нагула лососей в море в 1969–2018 гг.
Fig. 7. Dependence of the absolute fecundity (Egg) of sockeye salmon 2.3 of the Ozernaya River on its generation abundances (N_{pok}), abundance of adjacent generations (N_{pokadd}) and pink salmon abundance (N_{gorb}) in the course of feeding at sea in 1969–2018 гг.

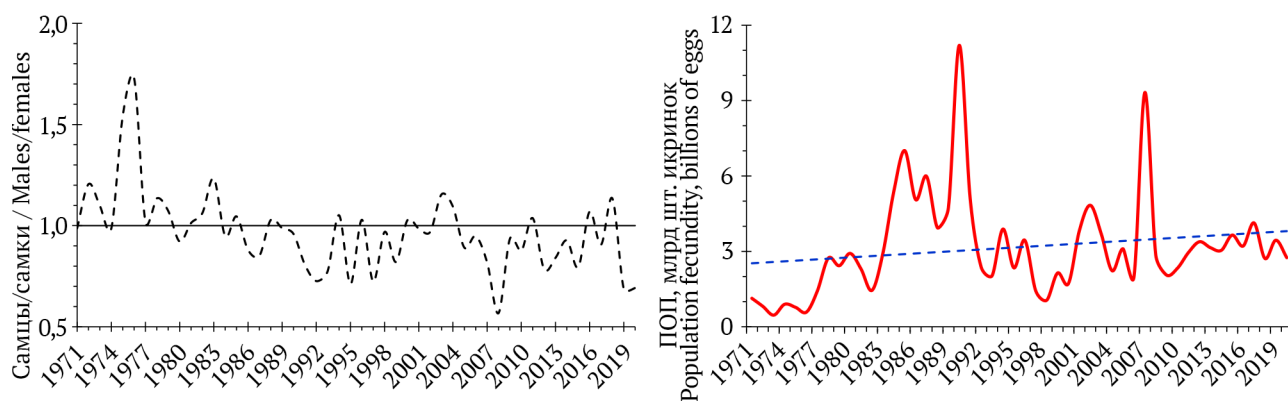


Рис. 8. Соотношение полов у нерки р. Озерной в нерестовой части популяции и изменение количества икры в самках производителей (ПОП) в 1971–2020 гг.
Fig. 8. Sex ratio in the spawning stock of the Ozernaya River sockeye salmon and dynamics of the egg number in mature females (population fecundity) in 1971–2020

В 2007 г. в оз. Курильском (р. Озерная) на нерест зашло 4,91 млн экз. половозрелой нерки. Поколение 2007 г. можно рассматривать как яркий пример влияния на возрастной состав смолтов численности нагуливающейся в пелагиали озера молоди отдельной генерации. Летом в 2008 г. в истоке р. Озерной наблюдали огромные стаи сеголетков нерки, мигрирующих вдоль берега в оз. Курильское. В 2009 г. отмечен заметно выше среднего процент смолтов 1+ в скате, в 2011 г. — смолтов возраста 3+. Следует отметить, что конечные размеры (длина и масса тела) смолтов поколения 2007 г. были также заметно выше средних многолетних показателей (Бугаев и др., 2009; Дубынин, Травин, 2020). Возврат от нереста производителей (родителей) нерки р. Озерной в 2007 г. равнялся 17,96 млн рыб и был исторически максимальным за все годы исследований этого стада.

Молодь нерки поколения 1990 г. нагуливалась в оз. Курильском в 1991–1993 гг., когда средняя биомасса кормового зоопланктона в пелагиали озера была низкой и кормовые условия в водоеме оценивались как плохие. Размерно-массовые характеристики смолтов этого поколения были заметно ниже средних многолетних показателей. Другая ситуация отмечена для нерки поколения 2007 г., молодь которого нагуливалась в озере в 2008–2010 гг. Средняя биомасса кормового зоопланктона была на высоком уровне, и кормовые условия в водоеме оценивались как очень хорошие. Условия нагула в море с середины 1990-х годов также были благоприятными. Все это способствовало формированию повышенного возврата нерки р. Озерной от нереста производителей (родителей) в 2007 году.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено исследование качественных показателей нерки стада р. Озерной в период 1971–2020 гг. Представлены результаты исследований возрастной структуры, размерно-массового состава производителей и абсолютной плодовитости самок нерки стада р. Озерной. Выявлены закономерности изменения биологических показателей рыб в зависимости от плотностных факторов.

В 2020 г. и в нерестовой части отмечена нерка пятнадцатой возрастной группы — 4.2, которую до этого года у нерки р. Озерной не встречали. Ряд данных по возрастной структуре и размерно-массовым характеристикам нерки дополнен данными с 2011 по 2020 годы.

Вся нерка р. Озерной по мере созревания возвращается на нерест в возрасте 3+, 4+, 5+, 6+ и 7+ лет. Нерка подходов в 1971–2020 гг. относилась к поколениям 1965–2014 гг. Три основных возрастных класса (4+, 5+ и 6+) в сумме в среднем составили 97,85% от численности означенных поколений. Для нерки возраста 5+, 6+ и численности поколений прослежен положительный, а для нерки возраста 4+ — отрицательный тренд. Более отчетливо изменения заметны на данных, осредненных по 5-летиям, и отмечено, что изменения доли лососей возраста 4+ и 6+ относительно друг друга происходили зеркально. Связь относительной численности нерки возраста 5+ и 6+ с численностью поколений была положительной, а рыб возраста 4+ — отрицательной. Как может показаться, снижение значения класса 4+ и рост доли 5+ происходили за счет дополнительного года нагула в море, а рост доли 6+ — за счет дополнительного пресноводного года.

Для размерно-массовых показателей нерки р. Озерной поколений 1965–2014 гг. отмечали отрицательную динамику. Дельта между средней длиной и массой тела самцов и самок нерки возрастных классов 2.3 и 3.3 была заметно выше, чем у нерки возрастного класса 2.2.

Двухфакторный анализ средних размерно-массовых показателей нерки в поколениях 1965–2014 гг. и численности терминальных и смежных с ними поколений показал наличие отрицательной высокодостоверной связи. В 72,2% случаев связь проявлялась как сильная и очень сильная, близкая к функциональной, и в 26,4% — как значительная. Связь по длине нерки с численностью поколений была выше таковой по массе тела, что можно, видимо, объяснить различной упитанностью, в большей степени связанной с массой тела, чем с длиной.

Трехфакторный корреляционный анализ длины и массы тела нерки р. Озерной с численностью терминальных и смежных поколений, а также численностью горбуши западного и восточного побережья Камчатки в отдельные годы нагула лососей в море показал наличие значительных и сильных связей. При включении в расчеты корреляций поколений с учетом численности смежных связи всегда усиливались. Связи для самцов и самок в общем, а также для средних без разделения по полам были ниже, чем для самцов и самок по отдельным возрастным группам. Связи по длине, как и при двухфакторном анализе, были теснее таковых по массе тела.

Для средней абсолютной плодовитости самок нерки р. Озерной в 1970–2020 гг. прослежен отрицательный тренд. Более отчетливо изменения заметны на данных, осредненных по пятилетиям.

Двухфакторный корреляционный анализ средней плодовитости самок нерки р. Озерной основных возрастных групп, средней плодовитости всех самок поколений 1965–2014 гг. с численностью терминальных и смежных с ними поколений показал наличие отрицательной высокодостоверной связи. Наиболее сильная связь отмечена для модальной возрастной группы 2.3 и для самок всех возрастных групп вместе. При осреднении рассмотренных показателей по 5-летиям связи стали характеризоваться как сильные, а для возрастной группы 2.2 — как очень сильные. Включение в расчеты корреляций поколений с учетом численности смежных, при рассмотрении по отдельным го-

дам, способствовало усилению связей для возрастных групп 2.2 и 2.3, ослаблению связи для возрастной группы 3.3, а для самок всех возрастных групп вместе коэффициент корреляции остался без изменений.

Трехфакторный корреляционный анализ абсолютной плодовитости нерки р. Озерной с численностью терминальных и смежных с ними поколений, а также численностью горбуши западного и восточного побережья Камчатки в отдельные годы нагула лососей в море показал наличие значительных связей. Достоверность всех рассчитанных совокупных коэффициентов корреляции превосходила третий уровень значимости. Наибольшие коэффициенты корреляции отмечены у самок нерки возрастной группы 2.3 для второго года роста рыб в море. Включение в расчеты корреляций численности терминальных и смежных с ними поколений приводило к усилению связей, кроме таковых для первого года нагула самок нерки возрастной группы 2.2 и для самок нерки возрастной группы 3.3 во все годы их нагула в море.

В заключение следует отметить, что при проведении трехфакторного анализа по размерно-массовым характеристикам и плодовитости мы зафиксировали интересный факт, который наблюдали для завершающего морской нагул нерки р. Озерной года. По величине парциальных коэффициентов корреляции получалось, что в этот год связь исследованных показателей с численностью горбуши была более тесной, чем с численностью поколений. При включении в анализ численности терминальных и смежных с ними поколений, связь с численностью горбуши ослабевала, а с численностью поколений усиливалась и выходила на первый план. Но это происходило не во всех случаях. В частности, для средней массы тела самцов и самок отдельных возрастных групп и в общем, и для абсолютной плодовитости самок возрастной группы 2.2 действие численности горбуши ослабевало, но все равно оставалось преобладающим над численностью поколений. Возможно, это регуляторный механизм поддержания гомеостаза у нерки р. Озерной на популяционном уровне. Он заключается в том, что само терминальное поколение в море менее устойчиво к влиянию горбуши, но становится более резистентным вместе со смежными поколениями нерки своей популяции. Это и отражает изменение величины парциальных коэффициентов корреляции. Однако влияние горбуши на рост нер-

ки в море очень велико, что в полной мере отражается на таком показателе, как упитанность, которая в большей степени связана с массой тела, чем с длиной рыб.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ / COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Автор заявляет, что данный обзор не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки оформлены в соответствии с ГОСТом.

The author declares that this review does not contain their own experimental data obtained using animals or involving humans. Bibliographic references are formatted in accordance with the state standards (GOST).

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос. 464 с.
- Бугаев В.Ф. 2007. Рыбы бассейна реки Камчатки (численность, промысел, проблемы). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 192 с.
- Бугаев В.Ф. 2011. Азиатская нерка – 2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX – начале XXI вв.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 380 с.
- Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О., Зорбиди Ж.Х., Остроумов А.Г., Тиллер И.В. 2007. Рыбы реки Камчатка. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 459 с.
- Бугаев В.Ф., Дубынин В.А. 2002. Факторы, влияющие на биологические показатели и динамику численности нерки *Oncorhynchus nerka* рек Озерной и Камчатка // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 679–757.
- Бугаев В.Ф., Маслов А.В., Дубынин В.А. 2009. Озерновская нерка (биология, численность, промысел). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 156 с.
- Вронский Б.Б. 1978. Состояние запасов дальневосточных лососей / Биология лососевых : Тез. докл. Междунар. четырехсторон. совещ. (СССР, США, Канада, Япония) (Южно-Сахалинск, октябрь 1978 г.). Владивосток: ТИНРО. С. 3–5.
- Дубынин В.А. 2012. Об оптимуме производителей нерки на нерестилищах бассейна р. Озерной в современный период / Матер. Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО» (Петропавловск-Камчатский, 26–27 сентября 2012 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 302–308.
- Дубынин В.А. 2015. Характеристика промысла и биологическая характеристика смолтов и половозрелой нерки стада р. Озерной в 2015 г. Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО. Арх. номер 8699. 34 с.
- Дубынин В.А. 2022. Промысел и биологическая характеристика смолтов и половозрелой нерки стада р. Озерной в 2022 г. Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО. Арх. номер 9150. 37 с.
- Дубынин В.А., Травин С.А. 2020. Количественный учет смолтов и использование данных учета при перспективном прогнозировании подходов половозрелой нерки (*Oncorhynchus nerka*) стада р. Озерной (Западная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 58. С. 22–41.
- Егорова Т.В. 1967. 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., Крогиус Ф.В., Куренков И.И., Семко Р.С. 1961. Причины колебаний численности красной р. Озерной // Вопр. ихтиологии. Т. 1, вып. 3 (20). С. 439–447.
- Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. 2013. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 304 с.
- Крогиус Ф.В. 1960. Темп роста и возрастные группировки красной (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) в море // Вопр. ихтиологии. Т. 16. С. 67–88.
- Крогиус Ф.В. 1961б. Японский лососевый промысел в открытом море и его влияние на запасы красной // Рыбное хозяйство. № 2. С. 33–36.
- Крогиус Ф.В. 1961а. О связях темпа роста и численности красной / Тр. совещания по динамике численности рыб. М.: АН СССР. С. 132–146.
- Крогиус Ф.В. 1965. О причинах изменения темпа роста красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) р. Озерной // Вопр. ихтиологии. Т. 5, вып. 3. С. 504–517.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. 4-е изд., перераб. и дополн. М.: Высшая школа. 352 с.
- Мина М.В. 1976. О методике определения возраста рыб при проведении популяционных исследований / Типовые методики исследований продуктивности рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас. Ч. 2. С. 31–37.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 373 с.
- Селифонов М.М. 1975а. О вылове озерновской красной в море // Тр. ВНИРО. Т. 106. С. 43–48.

Селифонов М.М. 1975б. Промысел и воспроизводство красной бассейна р. Озерной : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО. 23 с.

Селифонов М.М. 1978. О вылове в море неполовозрелой озерновской нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.) // Вопр. ихтиологии. Т. 18, вып. 5. С. 943–948.

Селифонов М.М. 1988. Некоторые черты биологии и колебания численности нерки бассейна реки Озерной (Камчатка) / В кн.: Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток: ТИНРО. С. 114–129.

Уловы тихоокеанских лососей за 1900–1986 гг. 1989. М.: ВНИРО. 213 с.

Bugaev 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, V. Radchenko (ed.). North Pac. Anadromous Fish Com. Bull. No. 2. Vancouver. Canada. P. 181–189.

Burgner R.L. 1991. Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific Salmon Life Histories / Eds. Groot C. and Margolis L. Vancouver: UBS Press. Canada. P. 3–117.

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

Forrester C.R. 1987. Distribution and abundance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. Vol. 96. P. 2–10.

Seliphonov M.M. 1982. Fluctuations in abundance of sockeye salmon of Ozernaya River stock / Intern. Proc. North Aquat. Symp. Anchorage, Alaska. P. 93–96.

REFERENCES

Bugaev V.F. *Aziatskaya nerka (presnovodnyi period zhizni, struktura lokal'nykh stad, dinamika chislennosti)* [Asian Sockeye Salmon (Freshwater Life History, Structure of Local Stocks, and Population Dynamics)]. Moscow: Kolos, 1995, 464 p.

Bugaev V.F. *Ryby basseina reki Kamchatki (chislennost, promysel, problemy)* [Fishes of the Kamchatka River Basin (abundance, fishery, problems)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007, 192 p.

Bugaev V.F. *Aziatskaya nerka – 2 (biologicheskaya struktura i dinamika chislennosti lokalnykh stad v kontse XX – nachale XXI vv.)* [Asian Sockeye Salmon (biological structure and abundance dynamics of local stock in late XX – early XXI century)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011, 380 p.

Bugaev V.F., Vronsky B.B., Zavarina L.O., Zorbid Z.H., Ostroumov A.G., Tiller I.V. *Ryby reki Kam-*

chatka [Fishes of the Kamchatka River]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2007, 459 p.

Bugaev V.F., Dubynin V.A. Factors influencing on biological parameters and population dynamics of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* from the Ozernaya and Kamchatka Rivers. *Izvestiya TINRO*, 2002, vol. 130, pp. 679–757. (In Russian)

Bugaev V.F., Maslov A.V., Dubynin V.A. *Ozernovskaya nerka (biologiya, chislennost, promysel)* [The Sockeye salmon of the Ozernaya River: biology, numbers, and fishery]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2009, 156 p.

Vronsky B.B. *Sostoyanie zapasov dalnevostochnykh lososey* [State of salmon on Far East]. Salmon Biology Abstracts of papers, International Conference on Biology of Pacific Salmon (1978: Yuzhno-Sakhalinsk, Soviet Union). Vladivostok: TINRO, 1978, pp. 3–5.

Dubynin V.A. On the optimum of sockeye salmon breeders in the spawning grounds in basin of the River Ozernaya in the modern period. *Proceedings of the All-Russian scientific conference dedicated to the 80th anniversary of KamchatNIRO*. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2012, pp. 302–308. (In Russian)

Dubynin V.A. Characteristics of mature sockeye salmon fishery and biology of smolts of the Ozernaya River stock in 2015. *Archive KamchatNIRO*, 2015, № 8699, 34 p.

Dubynin V.A. Fishery and biological characteristics of smolts and mature sockeye salmon of the Ozernaya River stock in 2022. *Archive KamchatNIRO*, 2022, № 9150, 37 p.

Dubynin V.A., Travin S.A. Counting smolts and using the results in prospective forecasting of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) spawning runs into the Ozernaya River (Western Kamchatka) in 2004–2018. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2020, vol. 58, pp. 22–41. (In Russian)

Egorova T.V. *Osnovnye zakonomernosti, opredelyayushchie dinamiku chislennosti krasnoi Oncorhynchus nerka (Walbaum) v basseine reki Ozernoi* : Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [General trends, determining stock abundance dynamics of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) in the Ozernaya River basin: Author's abstract. Dis. ... cand. biol. sci.]. Vladivostok: TINRO, 1967, 22 p.

Egorova T.V., Krogus F.V., Kurenkov I.I., Semko R.S. Causes of fluctuations of the Ozernaya River sockeye salmon stock abundance. *Journal of Ichthyology*, 1961, Issue 1, vol. 3 (20), pp. 439–447.

Karpenko V.I., Andrievskaya L.D., Koval M.V. *Pitaniye i osobennosti rosta tohookeanskih lososei v morskikh*

- vodah* [Feeding and growth of Pacific salmon in marine waters]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2013, 304 p.
- Krogius F.V. Growth rate and age groupings of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) in the sea. *Journal of Ichthyology*, 1960, vol. 16, pp. 67–88. (In Russian)
- Krogius F.V. Japanese high seas salmon fisheries and their impact on stocks of sockeye salmon. *Rybnoe Khozyaistvo*, 1961b, № 2, pp. 33–36. (In Russian)
- Krogius F.V. *O svyazah tempa rosta i chislennosti krasnoi* [On the relationship between growth rate and abundance of red]. Proc. of the meeting on the dynamics of fish abundance]. Moscow: USSR Academy Of Sciences, 1961a, pp. 132–146.
- Krogius F.V. On the causes of changes in the growth rate of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walb.) of the Ozernaya River. *Journal of Ichthyology*, 1965, Issue 5, vol. 3, pp. 504–517. (In Russian)
- Lakin G.F. Biometrics. Moscow: The Higher School, 1990, 352 p. (In Russian)
- Mina M.V. *O metodike opredeleniya vozrasta ryb pri provedenii populyatsionnyh issledovani*. [On the method of determining the age of fish in population studies]. Typical methods for the study of productivity of fishes within their ranges. Vilnius: Mokslas, 1976, part 2, pp. 31–37.
- Pravdin I.F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh)* [Guidelines for the study of fish (mainly freshwater)]. Moscow: Pishch. prom., 1966, 376 p.
- Selifonov M.M. Catches of sockeye salmon from the Ozernaya River at sea. *Trudy VNIRO*, 1975a, vol. 106, pp. 43–48. (In Russian)
- Selifonov M.M. *Promysel i vosпроизводство krasnoi basseina r.Ozernoi : Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Catches and reproduction of sockeye salmon in the basin of the Ozernaya river: Author's abstract. Dis.... cand. biol. sci.] Vladivostok: TINRO, 1975b, 23 p.
- Selifonov M.M. On the catch of immature sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walb.) of the Ozernaya River at sea. *Journal of Ichthyology*, 1978, Issue 18, vol. 5, pp. 943–948.
- Selifonov M.M. *Nekotorye cherty biologii i kolebaniya chislennosti nerki basseina ozer Kamchatki*. [Some traits of biology and stock abundance fluctuations of sockeye salmon in the basin of the Kamchatka lakes]. Problems of fertilization of salmon lakes of Kamchatka. Vladivostok: TINRO, 1988, pp. 114–129.
- Ulovy tikhoookeanskikh lososy za 1900–1986 gg.* [Pacific salmon catches 1900–1986]. Moscow: VNIRO, 1989, 213 p.
- Bugaev V.F., Dubynin V.A. Factors influencing abundance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from the Ozernaya River, Southwest Kamchatka. Recent Changes in Ocean Production of Pacific Salmon. *North Pac. Anadromous Fish Com. Bull.*, 2000, No. 2, Vancouver, Canada, pp. 181–189.
- Burgner R.L. Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). Pacific Salmon Life Histories / Eds. Groot C. and Margolis L. *UBS Press*, 1991, Vancouver, Canada, pp. 3–117.
- Clutter R.I., Whitesel L.E. Collection and interpretation of sockeye salmon scales. *Int. Pacif. Salmon Fish. Com.*, 1956, vol. 9, 159 p.
- Forrester C.R. Distribution and abundance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 1987, vol. 96, pp. 2–10.
- Seliphonov M.M. Fluctuations in abundance of sockeye salmon of Ozernaya River stock. *Intern. Proc. North Aquat. Symp.*, 1982, Anchorage, Alaska, pp. 93–96.

Информация об авторе

В.А. Дубынин — гл. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)

Information about the author

Vladimir A. Dubynin – Leading Specialist (KamchatNIRO)

Статья поступила в редакцию: 04.12.2023

Одобрена после рецензирования: 11.12.2023

Статья принята к публикации: 12.12.2023