

Камчатский филиал Тихоокеанского института географии
ДВО РАН

Камчатская Лига Независимых Экспертов

Проект ПРООН/ГЭФ
«Демонстрация устойчивого сохранения биоразнообразия
на примере четырех особо охраняемых природных территорий
Камчатской области Российской Федерации»

СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ

Доклады
VIII международной научной конференции
27–28 ноября 2007 г.

Conservation of biodiversity of Kamchatka
and coastal waters
Proceedings of VIII international scientific conference
Petropavlovsk-Kamchatsky, November 27–28 2007

Петропавловск-Камчатский
2008

Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Доклады VIII международной научной конференции, посвященной 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732–1733 гг.). – Петропавловск-Камчатский : изд-во «Камчатпресс», 2008. – 280 с.

Сборник включает отдельные доклады состоявшейся 27–28 ноября 2007 г. в Петропавловске-Камчатском VIII международной научной конференции по проблемам сохранения биоразнообразия Камчатки и прилегающих к ней морских акваторий. Рассматривается история изучения и современное биоразнообразие отдельных групп флоры и фауны полуострова и прикамчатских вод. Обсуждаются теоретические и методологические аспекты сохранения биоразнообразия в условиях возрастающего антропогенного воздействия.

Редакционная коллегия:

В. Ф. Бугаев, д. б. н., А. М. Токранов, к. б. н. (отв. редактор), О. А. Чернягина

Перевод на английский Т. А. Пинчук

Издано по решению Ученого Совета КФ ТИГ ДВО РАН

СВЯЗЬ МЕЖДУ ЧИСЛЕННОСТЬЮ И ПРЕСНОВОДНЫМ И МОРСКИМ ТЕМПом РОСТА НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* р. КАМЧАТКИ В РАЗНЫЕ ПЕРИОДЫ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ КАМЧАТСКОЙ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*

В. Ф. Бугаев

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

Многие годы доминантные (высокочисленные) поколения горбуши Западной и Восточной Камчатки приходились на нечетные годы (до 1984 г. включительно). В 1985 г. у горбуши Западной Камчатки произошла смена возвратов доминантных поколений с нечетных на четные годы. Таким образом, в период с 1985 г. и по настоящее время возвраты доминантных поколений горбуши Восточной Камчатки продолжали наблюдаться в нечетные, а у горбуши Западной Камчатки – стали происходить в четные годы.

По структуре чешуи и длине тела половозрелых рыб, по периодам 1978–1984 и 1985–2005 гг., исследован темп роста двух наиболее крупных структурных компонентов нерки системы р. Камчатки: оз. Азабачье (стадо “А”, возраст рыб – 2.3) и рыб из притоков нижнего течения реки, мигрирующих сеголетками на нагул в оз. Азабачье (группировка “Е”, возраст рыб – 1.3).

Оказалось, что если в 1978–1984 гг. связь между радиусами чешуи нерки (стада “А” и группировки “Е”) и численностью зрелой части стада (ЗЧС) нерки стада “А”, группировки “Е” и всей р. Камчатки была во всех случаях отрицательной, то в период 1985–2005 гг. она стала полностью положительной. Если в 1978–1984 гг. связь между размерами нерки в разные годы роста (стада “А” и группировки “Е”) и численностью ЗЧС нерки стада “А”, группировки “Е” и всей р. Камчатки была почти во всех случаях отрицательной, то в период 1985–2005 гг. она стала полностью положительной. И, наконец, если в 1978–1984 гг. связь между годовыми приростами (темпом роста) нерки в разные годы роста (стада “А” и группировки “Е”) и численностью ЗЧС нерки стада “А”, группировки “Е” и всей р. Камчатки была почти во всех случаях отрицательной, то в период 1985–2005 гг. она стала преимущественно положительной.

Сделано предположение, что в целом для стада “А” на формирование численности половозрелых рыб сильнее влияют условия в морской период жизни, а для группировки “Е” – в пресноводный.

THE CORRELATION BETWEEN THE ABUNDANCE AND FRESHWATER AND MARINE GROWTH RATES OF SOCKEYE SALMON *ONCORHYNCHUS NERKA* OF THE KAMCHATKA RIVER BY PERIODS OF DIFFERENT STATE OF STOCK ABUNDANCE DYNAMICS OF KAMCHATKAN PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*

V. F. Bugaev

Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky

For many years the dominant (highly abundant) generations of pink salmon of West and East Kamchatka were in odd years (up to 1984). In 1985 pink salmon of West Kamchatka had changed the return of dominant generations from odd to even years. For the period from 1985 to real time, the returns of East Kamchatkan pink salmon dominant generations still were in the odd years, but West Kamchatkan pink salmon dominant generations had been observed in the even years.

The growth rate of two largest structural components of the Kamchatka River sockeye salmon, including the stock “А” (the age of fishes 2.3) and the fishes from downstream of the river, migrating for the feeding to the Azabachye Lake being underyearlings (the group “Е”, the age of fishes 1.3), has been studied from scale structure and body length of mature fishes by the periods 1978–1984 and 1985–2005.

It is demonstrated, that in 1978–1984 the correlation between the scale radii of sockeye salmon (of the stock “А” and the group “Е”) and the abundance of the mature part (MP) of sockeye salmon stock “А”, of the group “Е” and of all the Kamchatka River sockeye salmon was negative in all cases, whereas in 1985–2005 the correlation has got positive. It is revealed, that in 1978–1984 the correlation between sockeye

salmon length in different years of growth (the stock “A” and the group “E”) and the abundance of the MP of sockeye salmon of the stock “A”, the group “E” and all the rest Kamchatka River sockeye salmon was almost in all cases negative, whereas in 1985–2005 it has got wholly positive. In 1978–1984 the correlation between the annual growth rate of sockeye salmon in different years of growth (the stock “A” and the group “E”) and the abundance of the MP of sockeye salmon of the stock “A”, the group “E” and of the rest sockeye salmon of the Kamchatka River was negative in all cases, whereas in 1985–2005 it has got mostly positive.

There are the grounds to suggest that in the whole for the stock “A” the abundance of mature fishes has been forming under stronger influence of the conditions during the sea period of life, comparing to that for the group “E” during the freshwater period.

В бассейне р. Камчатки воспроизводится второе по численности (после р. Озерной) стадо азиатской нерки (Крохин, Крогиус, 1937; Егорова, 1968; Селифонов, 1975; Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, Бугаев, 2003; Антонов и др., 2006а). Нерка этой реки имеет сложную популяционную структуру за счет наличия в ее бассейне локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка (Крогиус, 1970; Бугаев, 1983, 1986, 1995).

Показано (Бугаев, 1983, 1986, 1995), что ранняя форма нерки, нерестящаяся в притоках верхнего и среднего течения р. Камчатки (на территории Мильковского района), практически полностью мигрирует в море в год выхода из нерестовых гнезд – сеголетками с длиной тела всего 35–45 мм (группировка “С”). Молодь поздней формы из этого же района первый год жизни нагуливается в районе нерестилищ, скатываясь в море в возрасте годовиков – 1+ (группировка “В”). Основная масса нерки, нерестящейся в притоках среднего и нижнего течения р. Камчатки (на территории Усть-Камчатского района), сеголетками мигрирует на нагул в оз. Азабачье, расположенное в нижнем течении реки, скатываясь в море в возрасте 1+ (группировка “Е”). Одновременно в бассейне оз. Азабачьего воспроизводится и аборигенное стадо нерки, молодь которого живет в озере две зимы и мигрирует в море в возрасте 2+ (стадо “А”). Помимо названных, в бассейне р. Камчатки нерка воспроизводится в оз. Двухъярточном (стадо “Д”) и в оз. Нерпичьем (стадо “Н”). Покатники стада “Д” имеют возраст 2+, стада “Н” – 1+. В целом половой зрелости нерка р. Камчатки достигает после трех лет жизни в море. Наиболее многочисленны особи нерки стада “А” и группировки “Е”, составляющие в среднем более 70 % всей нерки р. Камчатки; группировки “С”, “В” и стадо “Д” имеют значительно меньшую численность, а стада “Н” – в настоящее время практически ничтожна. Помимо всего среди особей группировки “Е” выделяется порядка 8–9 % рыб, относящихся к группировке “Н” (по предположению, сеголетками они мигрировали на нагул в оз. Нерпичье), но при анализе динамики численности рыб группировки “Е” из-за низкой численности их не выделяют (Бугаев, 1983, 1986, 1995).

Начиная с 1978 г. и по настоящее время, по структуре пресноводной зоны чешуи, срокам нерестовой миграции, численности отнерестившихся производителей и другим признакам КамчатНИРО ежегодно проводит идентификацию в промысловых уловах нерки р. Камчатки выделяемых локальных стад и группировок нерки (Бугаев, 1986, 1990, 1995, 2005). Подобный метод идентификации был использован ранее и для изучения нерки внутри бассейна р. Чигник на Аляске (Narver, 1968).

Возможность идентификации стад и группировок 2-го порядка нерки р. Камчатки позволяет проводить дифференцированное изучение биологических показателей особей, относящихся к разным районам воспроизводства в бассейне реки и имеющих специфичную для каждой из них динамику численности (Бугаев, Остроумов, 1986; Bugayev, 1987; Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2002а, 2003а-б, 2004а; Bugayev, 2004а-б).

Как было показано (Бугаев, 2002б; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2003а), изучение динамики численности стада нерки р. Камчатки в зависимости от численности производителей-родителей в прогностических целях (на объединенных данных по всем стадам и группировкам 2-го порядка) из-за слабых корреляционных связей вряд ли имеет практический смысл. Более перспективно для этих целей проводить подразделенное изучение динамики численности отдельных стад и группировок 2-го порядка, а затем, с целью прогнозирования общего подхода всей нерки р. Камчатки, суммировать полученные результаты по каждому структурному элементу.

Пресноводный темп роста нерки часто неразрывно связан с динамикой ее численности, что нашло свое отражение в известной связи между размерно-массовыми показателями смолтов и численностью половозрелых рыб соответствующих поколений (Крогиус, 1961; Ricker, 1962; Foerster, 1968; Burgner, 1991; Koenings, Burkett, 1987; Бугаев, 1995; Koenings et al., 1993; Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, 2004б; Бугаев и др., 2004; Бугаев, 2006; и др.).

Имеются предположения и единичные факты о влиянии морского темпа роста нерки на динамику численности этого вида (Крогиус, 1965; Крогиус и др., 1969; Симонова, 1978; Бирман, 1985; Бугаев, 1995; Bugaev et al., 1996; Bugayev, Dubynin, 2000; Bugaev et al., 2001; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2006; и др.). Следует учитывать, что работа Н. А. Симоновой (1978) о влиянии морского темпа роста нерки р. Камчатки на ее численность из-за некорректного определения пресноводного возраста особей этой реки и несоблюдения единообразной методики сбора рыб из промысловых уловов (как по срокам, так и по орудиям лова) вряд ли может служить сейчас образцом достоверных выводов.

В связи с происходящим и наблюдаемым увеличением численности тихоокеанских лососей в Северной Пацифике (Шунтов, Темных, 2004b), в том числе и нерки (Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, Бугаев, 2003; Антонов и др., 2006a), в настоящее время возникла существенная необходимость в получении информации и проведении анализа влияния пресноводного и морского темпов роста нерки рек Озерной и Камчатки на ее численность. Именно этому вопросу, применительно к нерке р. Камчатки, и посвящена предлагаемая работа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящего исследования послужили данные биологических анализов нерки р. Камчатки из уловов ставных неводов за 1978–2005 гг.

Отсутствие в исследовании материалов по нерке р. Камчатки до 1978 г. связано с тем, что только начиная с 1978 г. и по настоящее время сотрудники КамчатНИРО стали собирать биостатистические материалы по нерке этой реки по единообразной методике. Для анализа межгодовых изменений биологических показателей рыб стали использовать сборы только из ставных неводов – неселективных орудий лова (Бугаев, 1995), что при изучении темпа роста рыб принципиально важно (Правдин, 1966). К сожалению, смешанные (из уловов чавычных сетей – с ячеей 90–110 мм, нерковых и кетовых – с ячеей 65–75 мм и ставных морских неводов) и неподразделенные по орудиям лова имеющиеся многолетние сборы половозрелой нерки р. Камчатки до 1978 г. оказались непригодными для оценки межгодовых изменений темпа роста.

Выборки нерки р. Камчатки из уловов по датам вылова и хода подразделяются на рыб раннего (присутствующие в уловах до 30 июня включительно) и позднего хода (выловлены с 1 июля и позже).

Чешую у половозрелых рыб из промысловых уловов брали между спинным и жировым плавником выше боковой линии по методике Клаттера и Уайтсела (Clutter, Whitesel, 1956).

В данной работе рассмотрен темп роста в пресноводный и морской периоды жизни нерки на примере особей стада “А” и группировки “Е” – наиболее многочисленных в системе всей р. Камчатки. Напомним, что стадо “А” – это рыбы, воспроизводящиеся в бассейне оз. Азабачье; группировка “Е” – это рыбы из притоков среднего и нижнего течения р. Камчатки, молодь которых сеголетками на нагул и зимовку мигрирует в оз. Азабачье.

В работе изучали темп роста нерки только ранней формы, т. к. она наиболее многочисленна в рассмотренных структурных элементах всего стада нерки р. Камчатки: особи ранней нерки стада “А” в среднем составляют – 70–80 %, группировки “Е” – 95 % от всей их численности.

Анализ темпа роста провели на наиболее массовых возрастных группах: для стада “А” была выбрана возрастная группа 2.3 (два года в пресной воде и три года в море), а для группировки “Е” – 1.3 (один год в пресной воде и три года в море) с двумя зонами сближенных склеритов (ЗСС) в пресноводной части чешуи. Следует пояснить, что у рыб группировки “Е” формирование первой ЗСС (дополнительной) связано с миграцией сеголетков из бассейна р. Камчатки в оз. Азабачье, а вторая является годовым кольцом, формирующимся после зимовки в оз. Азабачьем. Таким образом, первая зона роста чешуи нерки группировки “Е” соответствует росту в бассейне реки, а вторая и “плюс” в год ската – росту в оз. Азабачьем (Бугаев, 1983, 1986, 1995).

Для характеристики темпа роста за каждый год анализировали 25 самцов и 25 самок стада “А” и такое же количество группировки “Е”. Рыб для анализа отбирали из промысловых уловов в течение массового хода – с 10–11 по 30 июня.

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

Оценка численности зрелой части стада (ЗЧС) нерки р. Камчатки в море до начала дрейферного промысла в настоящей работе представлена в двух вариантах: РСЭ (результаты стандартной экспертной оценки – Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002) и РИЧ (результаты стандартной идентификации образцов чешуи – Бугаев А., 2003). Различия в этих оценках связаны только с различиями в оценке вылова рыб в море дрейферным промыслом (Бугаев, 2004b).

Напомним, что данные о вылове нерки рек Камчатки и Озерной дрейферным промыслом в море по результатам стандартной идентификации образцов чешуи (метод РИЧ) имеются лишь начиная с 1995 г. (Бугаев А., 2003) и по настоящее время, причем с запаздыванием на один год. Чтобы использовать старые материалы за 1957–1994 гг., и был разработан метод РСЭ (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2004b).

В случае необходимости оценки, полученные по методу РСЭ, легко трансформировать в таковые, получаемые по методу РИЧ. В настоящее время в КамчатНИРО в качестве официальной версии оценки численности ЗЧС азиатской нерки используется методика РИЧ (Бугаев А., 2003). Но, учитывая, что по экономическим или другим причинам сборы материалов по идентификации локальных стад в уловах дрейферных судов могут быть прекращены, существует определенный резон поддерживать и версию РСЭ (Бугаев, 2004b), которая не требует никаких материальных затрат и значительно более оперативна в получении результатов. Но следует особо отметить, что именно только с помощью результатов, полученных по методике РИЧ (Бугаев А., 2003), была доказана достаточно высокая точность методики РСЭ (Бугаев, 2004b).

Оценку численности нерки р. Камчатки осуществляли на основании данных о вылове (дрейферами и береговым промыслом) и заполнении нерестилищ производителями ранней и поздней сезонных рас нерки из всех основных притоков 2-го порядка.

Существует предположение (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002), что увеличение численности азиатских стад нерки, наблюдавшееся с середины 1980-х гг., было связано с улучшениями кормовых условий для нерки в море, что было обусловлено сменой доминантных поколений у горбуши Западной Камчатки в 1985 г. (эта ситуация сохраняется и по настоящее время). Если до 1984 г. (включительно) высокая численность горбуши на Западной и Восточной Камчатке приходилась на нечетные годы (по четным годам численность горбуши на обоих побережьях была низкой), то начиная с 1985 г. (из-за смены доминант у горбуши Западной Камчатки) она продолжала оставаться высокой по нечетным годам на Восточной и стала высокой по четным годам на Западной Камчатке.

По предположению (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002), начиная с 1985 г. сеголетки высокочисленных поколений горбуши (которые имеют сходный характер питания, что и молодь нерки) с обоих побережий Камчатки начали поступать в океан неодновременно, чем не обедняли катастрофически кормовую базу для молоди нерки в море, что наблюдалось у этого вида до 1984 г. включительно. В период с 1985 г. и по настоящее время численность азиатской нерки в целом значительно увеличилась по сравнению с предыдущим периодом (Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, Бугаев, 2004; Антонов и др., 2006а).

Зная год смены доминантного поколения западнокамчатской горбуши, имеет смысл рассмотреть темп роста нерки р. Камчатки дифференцированно: до 1984 г. (включительно) и начиная с 1985 г. и по настоящее время. Не исключено, что такое серьезное межгодовое изменение динамики численности горбуши на Западной Камчатке в совокупности с колебаниями численности этого вида на Восточной Камчатке могло каким-то образом отразиться на темпе роста нерки.

В отличие от предыдущих исследований (Бугаев, 2006; Bugayev, 2006), когда были рассмотрены материалы за 1989–2004 гг. (относящиеся к одному периоду динамики численности западнокамчатской горбуши), основной задачей настоящей работы являлось сравнение темпа роста по периодам 1978–1984 и 1985–2005 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

На рис. 1–2 представлены радиусы годовых (годовых колец) и других зон чешуи нерки стада “А” возраста 2.3 (рис. 1) и группировки “Е” возраста 1.3 (рис. 2) в разные годы роста (возвратов 1978–2005 гг.) раздельно по самцам и самкам.

Рис. 3–4 характеризуют изменчивость расчетной длины тела (мм) нерки стада “А” возраста 2.3 и группировки “Е” возраста 1.3 в разные годы роста (возвратов 1978–2005 гг.) раздельно по самцам и самкам.

На основе обратных расчислений на рис. 5–6 показана изменчивость годовых (и сезонных) приростов длины тела (мм) нерки стада “А” возраста 2.3 и группировки “Е” возраста 1.3 в разные годы роста (возвратов 1978–2005 гг.).

В связи с тем, что ранее уже были проведены исследования темпа роста нерки р. Камчатки на материалах за 1989–2004 гг. (Бугаев, 2006), относящихся к современному периоду динамики численности западнокамчатской горбуши (начиная с 1985 г. и по настоящее время), в первую очередь рассмотрим данные за 1985–2005 гг.

Период 1985–2005 гг. Корреляционный анализ показателей радиусов чешуи (рис. 1–2) в отдельные годы роста особей возраста 2.3 с численностью нерки стада “А” и р. Камчатки (возвратов 1985–2005 гг.) почти во всех случаях показал наличие положительных достоверных связей, в ряде случаев – очень высоких (табл. 1).

Но связи характеристик чешуи и численности рыб для нерки группировки “Е” возраста 1.3 (с двумя ЗСС в пресноводной зоне чешуи) в большинстве сравниваемых вариантов были достаточно низкими и недостоверными, при этом характер связи во всех случаях был положительным (табл. 2). Наиболее высокие положительные связи (но достаточно низкие по сравнению с неркой стада “А” – табл. 1) были отмечены во всех случаях только с радиусом первой зоны роста – периода миграции сеголетков нерки группировки “Е” в оз. Азабачье: чем больше у рыб поколения был радиус этой зоны, тем выше была численность поколения.

В итоге выводы, сделанные по радиусам чешуи в сборах 1985–2005 гг. (табл. 1–2), полностью совпадают с таковыми, сделанными ранее на материалах 1989–2004 гг. (Бугаев, 2006; Bugaev, 2006).

В связи с тем, что размеры рыб и радиусы их чешуи находятся в определенной корреляционной зависимости, на чем основан метод обратных расчислений роста (Крогиус, 1957; Чугунова, 1959; Правдин, 1966), дальнейший анализ размеров рыб в разные годы роста, полученных по методу обратных расчислений (рис. 3–4, табл. 3–4), практически полностью подтвердил выводы, сделанные ранее на основе анализа радиусов чешуи (табл. 1–2).

Проведенный корреляционный анализ показателей размеров рыб стада “А” возраста 2.3 в разные годы их роста (рис. 3) с численностью нерки стада “А” и р. Камчатки (возвратов 1985–2005 гг.) во всех случаях, как и в табл. 1, показал наличие положительных достоверных связей, в ряде случаев – очень высоких (табл. 3).

Но связи рассчитанных размеров особей и численности рыб для нерки группировки “Е” возраста 1.3 (с двумя ЗСС в пресноводной зоне чешуи – рис. 4) часто не наблюдались, хотя все они носили положительный характер (табл. 4). Наиболее высокие достоверные положительные связи (но достаточно низкие по сравнению с неркой стада “А” – табл. 3) были отмечены почти во всех случаях только с размерами в период миграции сеголетков нерки группировки “Е” в оз. Азабачье и размерами, достигаемыми к концу первого года жизни. Чем были выше названные показатели у отдельных поколений, тем выше была численность этих поколений.

Таким образом, выводы, сделанные по размерам рыб в сборах 1985–2005 гг. (табл. 3–4), полностью совпадают с таковыми, полученными ранее на материалах 1989–2004 гг. (Бугаев, 2006; Bugaev, 2006).

Проведенный корреляционный анализ пресноводного и морского темпа роста рыб стада “А” возраста 2.3 в разные годы их роста (рис. 5) с численностью нерки стада “А” (возвратов 1985–2005 гг.) показал наличие высоких достоверных положительных связей с численностью ЗЧС и подходов стада “А” только в периоды первого и второго годов жизни в озере (табл. 5), но не показал достоверных связей с пресноводными приростами в год ската (по знаку – отрицательных) и морскими приростами во все остальные годы жизни (по знаку – как положительных, так и отрицательных).

Корреляционный анализ пресноводного и морского темпа роста рыб стада “А” возраста 2.3 в разные годы их роста (рис. 5) с численностью ЗЧС и подходов всей нерки р. Камчатки (возвратов 1985–2005 гг.) показал наличие высоких достоверных положительных связей только с приростами первого пресноводного года, а положительные связи с приростами второго пресноводного года были значительно ниже (табл. 5). В год ската почти все связи носили отрицательный характер и были недостоверны. В свою очередь (за исключением одного случая), отсутствовали достоверные связи и с морскими приростами во все годы роста (табл. 5), которые носили как положительные, так и отрицательные значения.

Проведенный корреляционный анализ пресноводного и морского темпа роста рыб группировки “Е” возраста 1.3 в разные годы их роста (рис. 6) с численностью ЗЧС и подходов нерки группировки “Е” (возвратов 1985–2005 гг.), а также численностью ЗЧС и подходов всей нерки р. Камчатки (воз-

Таблица 1. Значения коэффициентов корреляции (r) при анализе связи показателей радиусов чеуши нерки стада "А" возраста 2.3 с численностью нерки р. Камчатка и стада "А" (возрастов 1985–2005 гг.) на некоторых этапах изменения численности: зрелой части стада до воздействия на нее дрейфтерного промысла и подходов к устью р. Камчатка

Этап численности нерки (метод оценки)	Пол	Пресноводный период				Морской период			
		Первый год (озеро)	Второй год (озеро)	Год ската (озеро)	Первый год	Второй год	Третий год	Год возврата	
ЗЧС ст. "А" (РСЭ)	Самцы	0,816***	0,879***	0,759***	0,696**	0,619**	0,664**	0,666**	
"-"	Самки	0,833***	0,851***	0,747***	0,706***	0,671**	0,661**	0,565**	
ЗЧС ст. "А" (РИЧ)	Самцы	0,816***	0,879***	0,765***	0,662**	0,583**	0,640**	0,643**	
"-"	Самки	0,854***	0,878***	0,772***	0,740***	0,670**	0,658**	0,568**	
Подход ст. "А"	Самцы	0,838***	0,860***	0,743***	0,647**	0,587**	0,643**	0,644**	
"-"	Самки	0,879***	0,877***	0,763***	0,703***	0,658**	0,627**	0,535*	
ЗЧС р. Камчатка (РСЭ)	Самцы	0,793***	0,750***	0,601**	0,611**	0,567**	0,610**	0,592**	
"-"	Самки	0,772***	0,695**	0,557**	0,561**	0,495*	0,443*	0,315	
ЗЧС р. Камчатка (РИЧ)	Самцы	0,764***	0,677**	0,528*	0,536*	0,509*	0,570**	0,543*	
"-"	Самки	0,755***	0,643**	0,497*	0,500*	0,420	0,360	0,230	
Подход р. Камчатка	Самцы	0,750***	0,642**	0,847***	0,500*	0,482*	0,532*	0,511*	
"-"	Самки	0,717***	0,619**	0,463*	0,472*	0,389	0,310	0,187	

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$ (во всех случаях – $n = 21$).

Таблица 2. Значения коэффициентов корреляции (*r*) при анализе связи показателей радиусов чешуи нерки группировки “Е” возраста 1,3 с численностью нерки р. Камчатки и группировки “Е” (возвратов 1985–2005 гг.) на некоторых этапах изменения численности: зрелой части стада до воздействия на нее дрейфтерного промысла и подходов к устью р. Камчатки

Этап численности нерки (метод оценки)	Пол	Пресноводный период			Морской период			
		Первый год (река)	Первый год (озеро)	Год скага (озеро)	Первый год	Второй год	Третий год	Год возврата
ЗЧС гр. “Е” (РСЭ)	Самцы	0,603**	0,426	0,236	0,485*	0,497*	0,530*	0,522*
-”-	Самки	0,691**	0,575**	0,383	0,460*	0,424	0,404	0,374
ЗЧС гр. “Е” (РИЧ)	Самцы	0,583**	0,410	0,197	0,451*	0,477*	0,524*	0,514*
-”-	Самки	0,665**	0,536*	0,338	0,416	0,399	0,323	0,356
Подход гр. “Е”	Самцы	0,573**	0,387	0,166	0,404	0,437*	0,477*	0,469*
-”-	Самки	0,632**	0,502*	0,304	0,368	0,368	0,355	0,313
ЗЧС р. Камчатки (РСЭ)	Самцы	0,561**	0,375	0,261	0,422	0,383	0,416	0,407
-”-	Самки	0,682**	0,558**	0,379	0,425	0,308	0,275	0,277
ЗЧС р. Камчатки (РИЧ)	Самцы	0,561**	0,375	0,261	0,422	0,383	0,416	0,407
-”-	Самки	0,682**	0,558**	0,379	0,425	0,308	0,275	0,277
Подход р. Камчатки	Самцы	0,581**	0,403	0,260	0,418	0,379	0,401	0,396
-”-	Самки	0,682**	0,569**	0,323	0,404	0,302	0,264	0,262

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$ (во всех случаях – $n = 21$).

Таблица 3. Значения коэффициентов корреляции (r) при анализе связи показателей размеров нерки стада "А" возраста 2.3 в отдельные годы роста с численностью нерки р. Камчатки и стада "А" (возрастов 1984–2005 гг.) на некоторых этапах изменения численности: зрелой части стада до воздействия на нее дрейфтерного промысла и подходов к устью р. Камчатки

Этап численности нерки (метод оценки)	Пол	Пресноводный период			Морской период			
		Первый год (озеро)	Второй год (озеро)	Год ската (озеро)	Первый год	Второй год	Третий год	Год возврата
ЗЧС ст. "А" (РСЭ)	Самцы	0,832***	0,900***	0,797***	0,679**	0,646**	0,680**	0,594**
"-"	Самки	0,840***	0,882***	0,800***	0,606**	0,599**	0,503*	0,350
ЗЧС ст. "А" (РИЧ)	Самцы	0,836***	0,904***	0,808***	0,652**	0,613**	0,665**	0,587**
"-"	Самки	0,857***	0,905***	0,820***	0,580**	0,557**	0,457*	0,314
Подход ст. "А"	Самцы	0,861***	0,885***	0,786***	0,634**	0,619**	0,669**	0,589**
"-"	Самки	0,885***	0,906***	0,813***	0,581**	0,551**	0,428	0,284
ЗЧС р. Камчатки (РСЭ)	Самцы	0,820***	0,775***	0,638**	0,623**	0,632**	0,670**	0,567**
"-"	Самки	0,820***	0,762***	0,637**	0,628**	0,617**	0,493*	0,304
ЗЧС р. Камчатки (РИЧ)	Самцы	0,794***	0,704***	0,564**	0,552**	0,577**	0,641**	0,532*
"-"	Самки	0,809***	0,713***	0,578**	0,586**	0,552**	0,428	0,241
Подход р. Камчатки	Самцы	0,787***	0,675**	0,522*	0,538*	0,576**	0,628**	0,529*
"-"	Самки	0,795***	0,694**	0,547*	0,584**	0,551**	0,406	0,229

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$ (во всех случаях — $n = 21$).

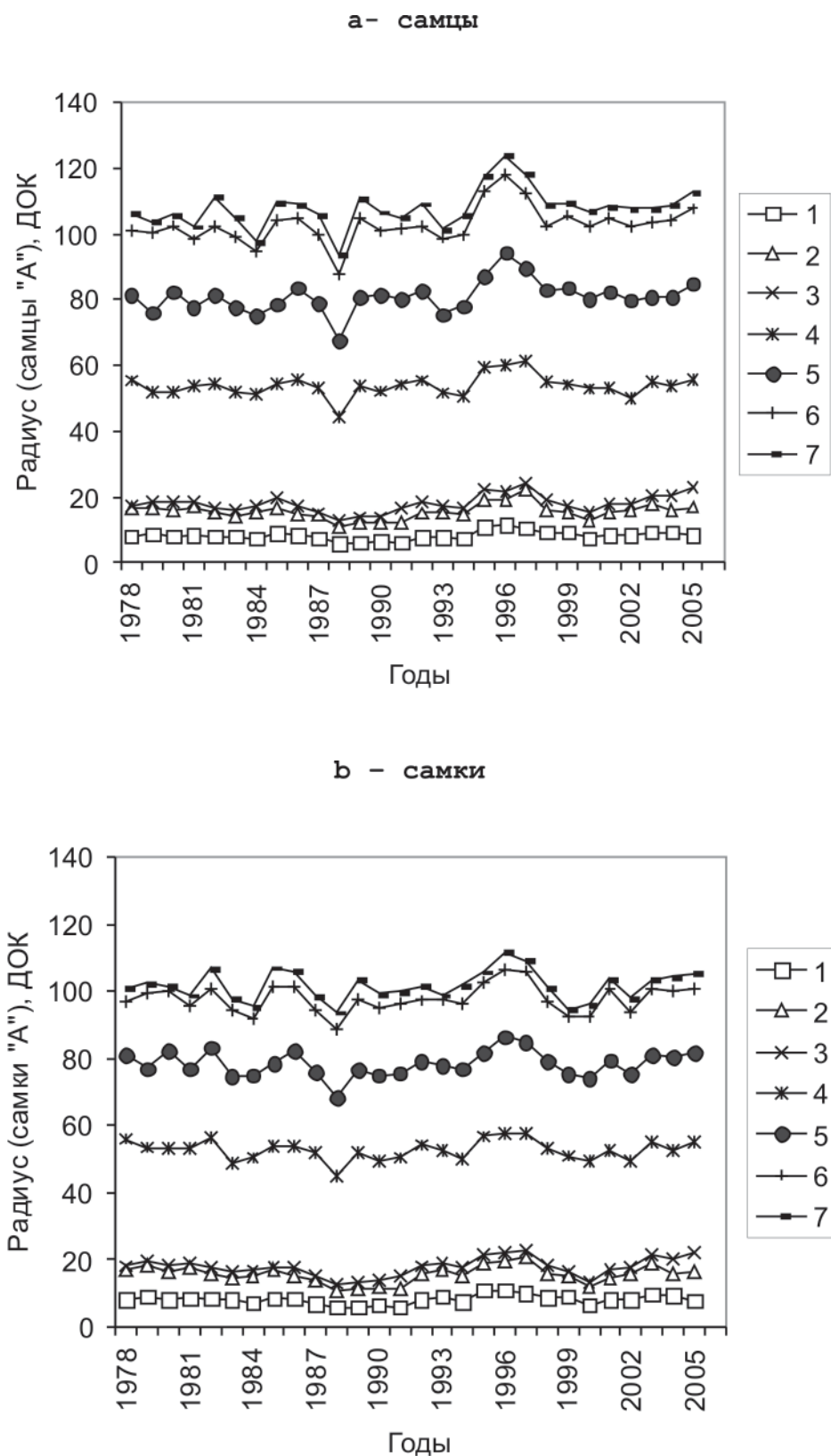


Рис. 1. Изменчивость радиусов зон чешуи нерки стада "А" возраста 2.3 (вернувшихся в 1978–2005 гг.) в делениях окуляр-микрометра (ДОК – увеличение 4*8): 1 – первый год, 2 – второй год, 3 – радиус пресноводной зоны, 4 – первый морской год, 5 – второй морской год, 6 – третий морской год, 7 – радиус в год возврата (общий радиус чешуи)

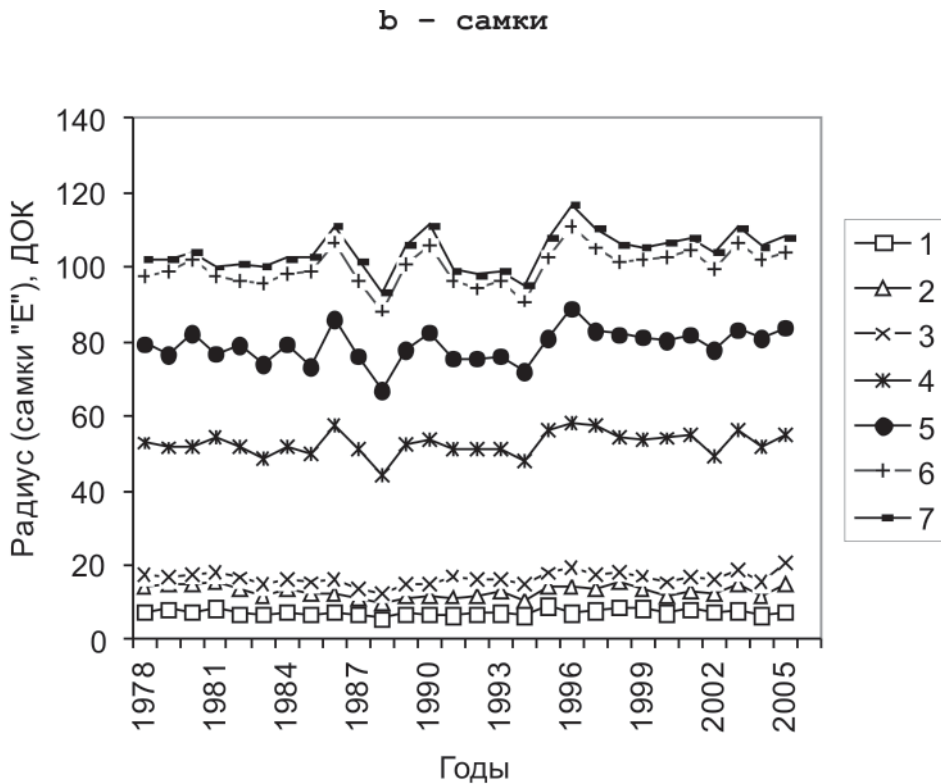
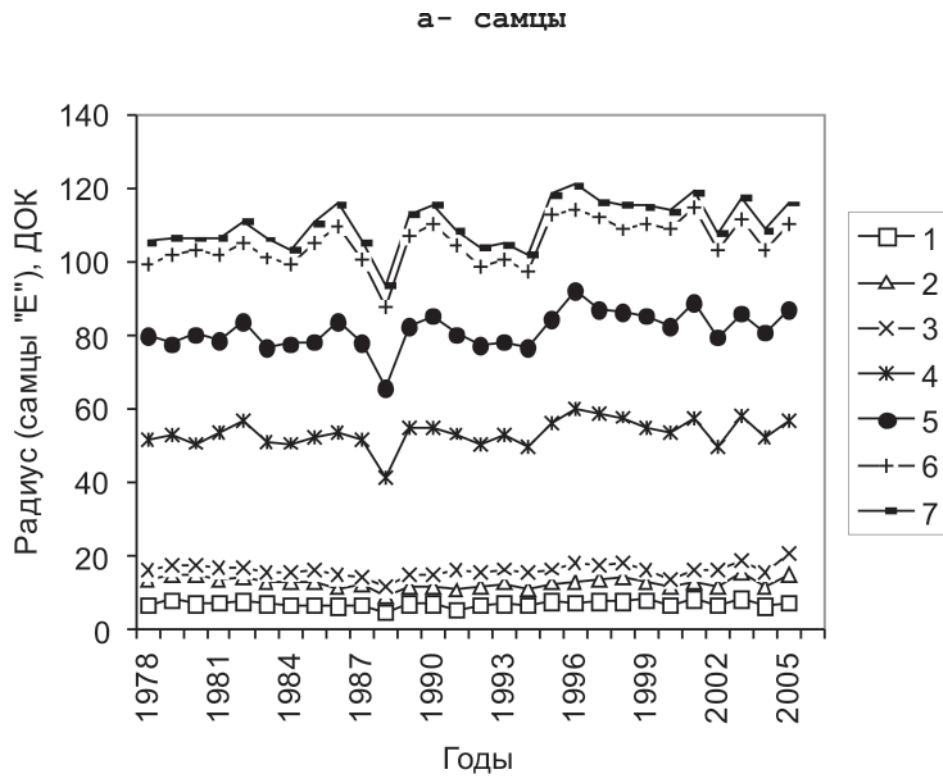


Рис. 2. Изменчивость радиусов зон чешуи нерки группировки "Е" возраста 1.3 (вернувшихся в 1978–2005 гг.) в делениях окуляр-микрометра (ДОК – увеличение 4*8): 1 – сеглетков в период миграции в оз. Азабачье, 2 – годовиков после зимовки в оз. Азабачьем, 3 – радиус пресноводной зоны, 4 – первый морской год, 5 – второй морской год, 6 – третий морской год, 7 – радиус в год возврата (общий радиус чешуи)

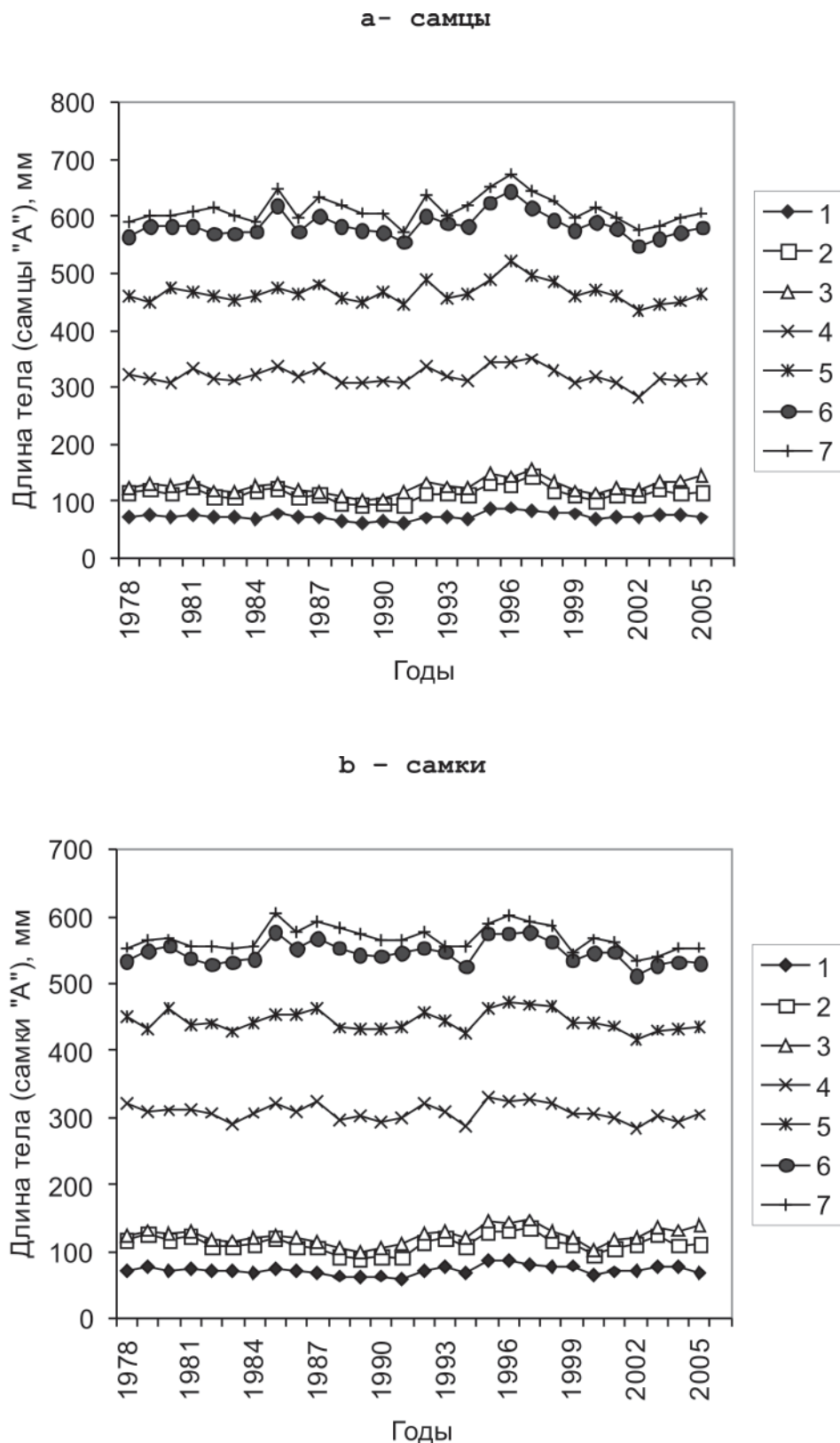


Рис. 3. Изменчивость расчетной длины тела (мм) нерки стада "А" возраста 2.3 в разные годы роста (вернувшейся в 1978–2005 гг.): 1 – первый год, 2 – второй год, 3 – размеры смолтов, 4 – первый морской год, 5 – второй морской год, 6 – третий морской год, 7 – размеры в год полового созревания (возврата)

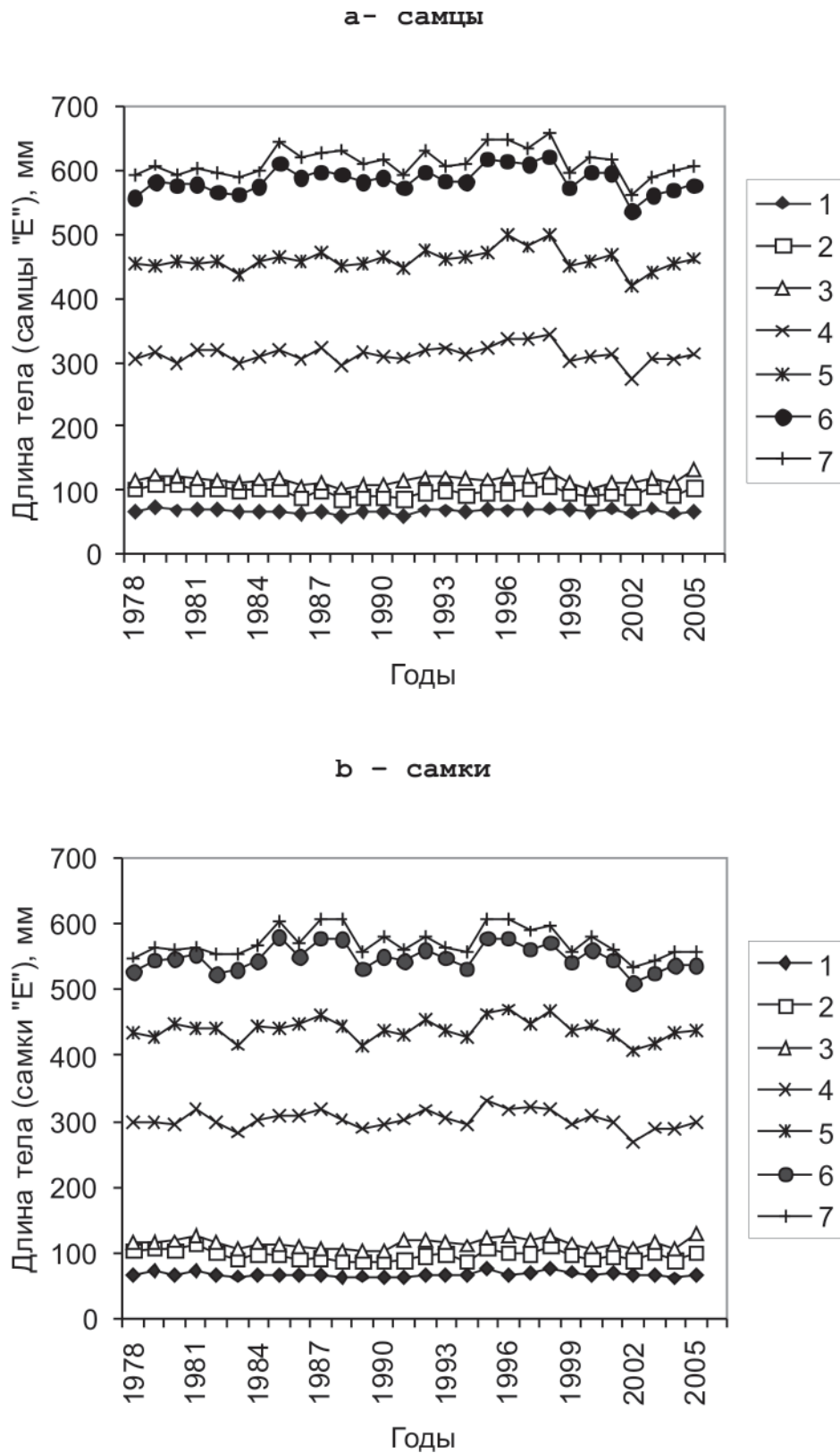


Рис. 4. Изменчивость расчетной длины тела (мм) нерки группировки "Е" возраста 1.3 в разные годы роста (вернувшейся в 1978–2005 гг.): 1 – сеголетки до миграции в оз. Азабачье, 2 – годовики после зимовки в оз. Азабачьем, 3 – размеры смолтов, 4 – первый морской год, 5 – второй морской год, 6 – третий морской год, 7 – размеры в год полового созревания (возврата)

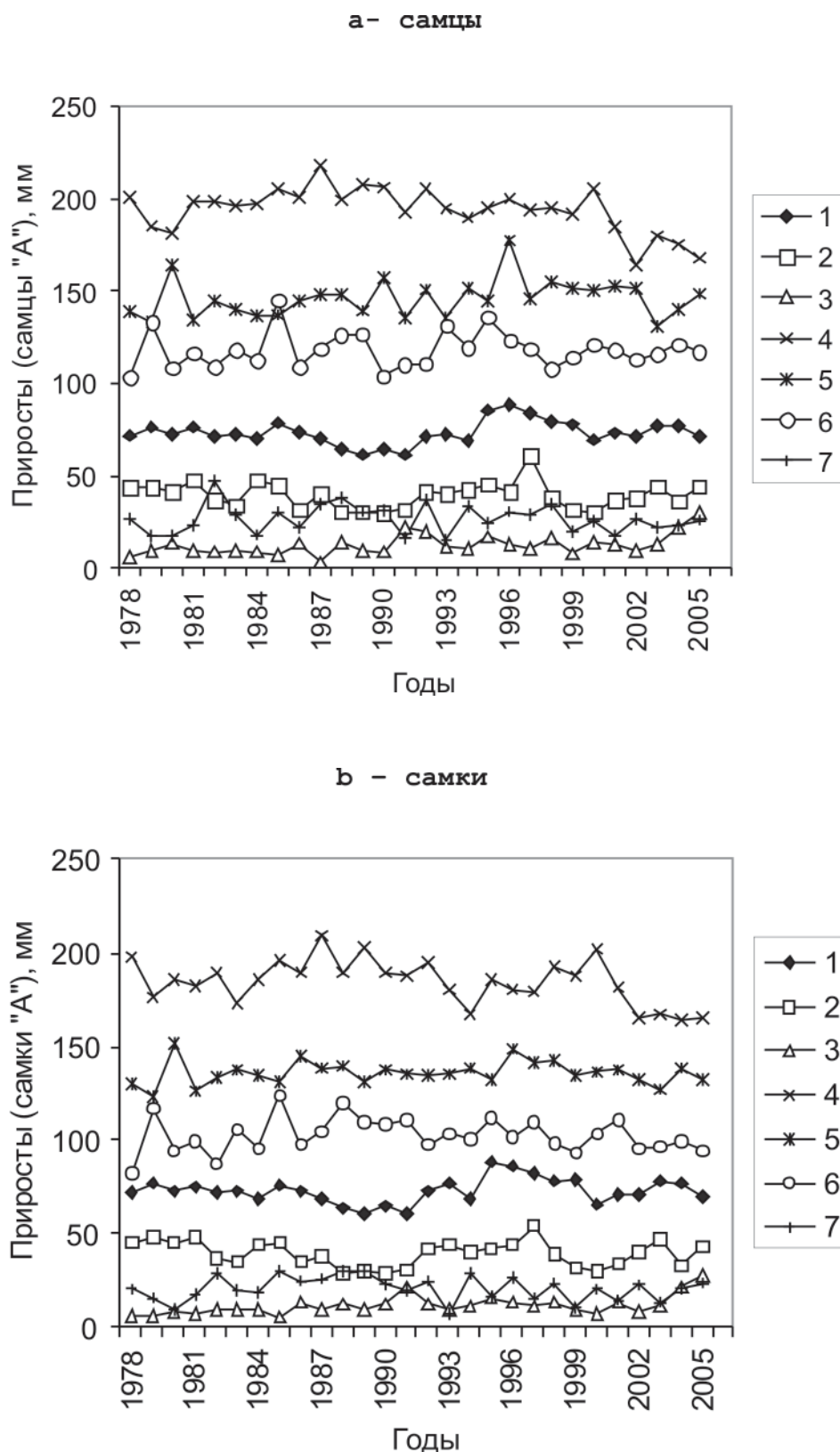


Рис. 5. Изменчивость приростов длины тела (мм) нерки стада "А" возраста 2.3 в разные годы роста (вернувшейся в 1978–2005 гг.): 1 – первый год, 2 – второй год, 3 – пресноводный прирост смолтов в год ската в море, 4 – первый морской год, 5 – второй морской год, 6 – третий морской год, 7 – прирост в год полового созревания (возврата)

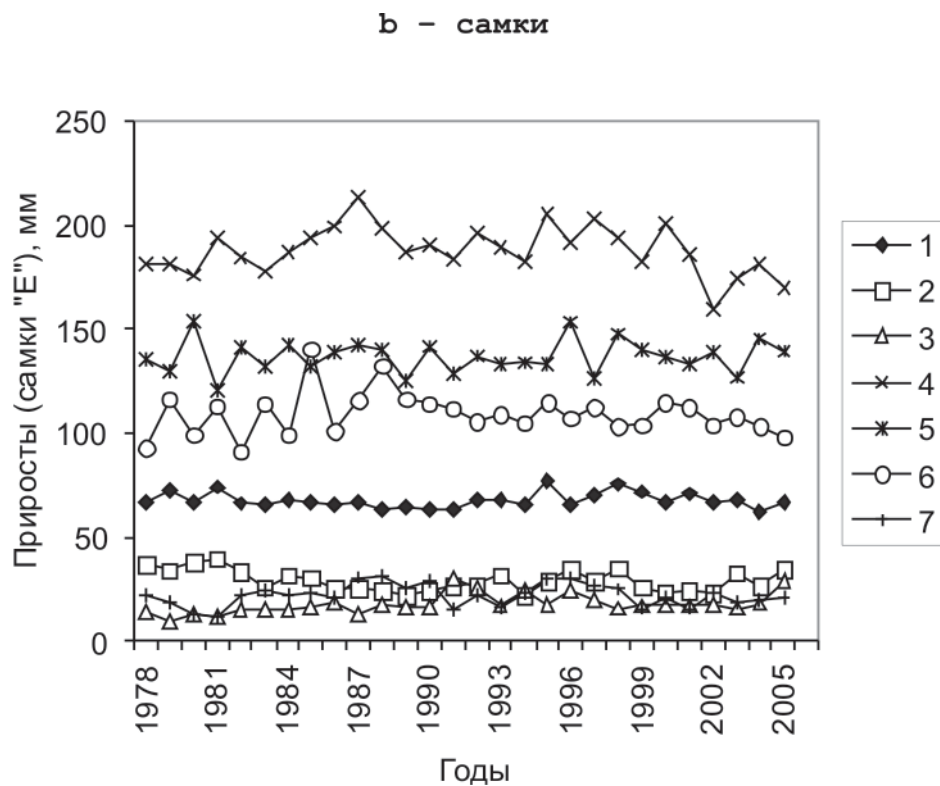
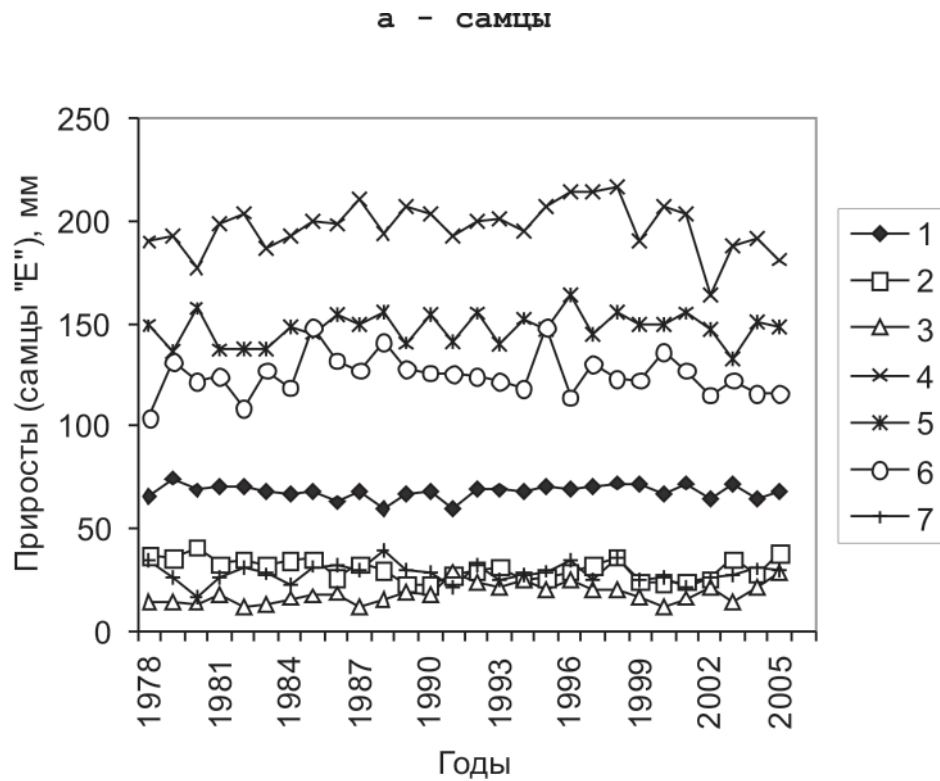


Рис. 6. Изменчивость приростов длины тела нерки (мм) группировки "Е" возраста 1.3 в разные годы роста (вернувшейся в 1978–2005 гг.): 1 – размеры сеголетков в период миграции в оз. Азабачье, 2 – прирост в первый год в оз. Азабачьем, 3 – пресноводный прирост смолтов в год ската в море, 4 – первый морской год, 5 – второй морской год, 6 – третий морской год, 7 – прирост в год полового созревания (возврата)

вратов 1985–2005 гг.) показал наличие систематических достоверных положительных связей только с приростами в первый год жизни к периоду миграции молоди нерки в оз. Азабачье на нагул (табл. 6). В остальные периоды и годы роста наличие низких достоверных корреляций носило скорее исключительный характер (1 случай наличия корреляций из 72 вариантов сравнения) (табл. 6). В год ската в море почти все корреляции носили отрицательный характер; в другие периоды: в первый год нагула (в озере) – почти все были положительными; в первый и второй морские годы – все положительными; в третий морской год – как положительными, так и отрицательными; в год анадромной миграции – почти все отрицательными.

Как показал анализ структуры чешуи и темпа роста нерки стада (табл. 1–6), наиболее высокие и важные в прогностическом отношении корреляционные связи для стада “А” были обнаружены между характеристиками роста в первые два года жизни (в пресноводный период) и численностью рыб стада “А”; для группировки “Е” – приростами в первый год жизни (до миграции в оз. Азабачье) и численностью рыб группировки “Е”.

В итоге выводы, сделанные по годовым приростам рыб в сборах 1985–2005 гг. (табл. 1–6), полностью совпадают с таковыми, полученными ранее на материалах 1989–2004 гг. (Бугаев, 2006; Bugaev, 2006).

Период 1978–1984 гг. Рассмотрим взаимосвязь характеристик чешуи, размеров рыб и годовых приростов с численностью нерки р. Камчатки в 1978–1984 гг., т. е. в период до смены (с нечетных на четные годы) возвратов доминантных поколений у западнокамчатской горбуши. К сожалению, ряд имеющихся наблюдений очень короток – всего 7 лет, что значительно влияет на оценки достоверности выводов. Но, как уже указывали выше, имеющиеся в КамчатНИРО архивные данные по нерке р. Камчатки за предыдущие годы непригодны для сравнения.

Проведенный корреляционный анализ показателей радиусов чешуи в отдельные годы роста особей стада “А” возраста 2.3 (рис. 1) с численностью нерки стада “А” и р. Камчатки (возвратов 1978–1984 гг.) во всех случаях показал наличие только отрицательных связей, в ряде случаев – очень высоких и достоверных (табл. 7).

Только отрицательные связи были отмечены между характеристиками чешуи и численности рыб для нерки группировки “Е” возраста 1.3 (с двумя ЗСС в пресноводной зоне чешуи – рис. 2); в некоторых случаях эти связи достоверны (табл. 8). Наиболее высокие отрицательные связи (но достаточно низкие по сравнению с неркой стада “А” – табл. 7) отмечены во всех случаях только с радиусом первой зоны роста – периода миграции сеголетков нерки группировки “Е” в оз. Азабачье: чем выше в поколении был радиус этой зоны, тем ниже была численность этого поколения.

Таким образом, если в 1978–1984 гг. связь между радиусами чешуи нерки (стада “А” и группировки “Е”) и численностью ЗЧС нерки стада “А”, группировки “Е” и всей нерки р. Камчатки характеризовалась во всех случаях как отрицательная (табл. 7–8), то в период 1985–2005 гг. она стала полностью положительной (табл. 1–2).

Проведенный корреляционный анализ показателей размеров рыб стада “А” возраста 2.3 в разные годы их роста (рис. 3) с численностью нерки стада “А” и р. Камчатки (возвратов 1978–1984 гг.) почти во всех случаях показал наличие отрицательных связей (из-за короткого ряда наблюдений в большинстве случаев недостоверных) (табл. 9).

В подавляющем большинстве отрицательные связи (77 из 84 случаев) были отмечены между характеристиками чешуи и численности рыб для нерки группировки “Е” возраста 1.3 (с двумя ЗСС в пресноводной зоне чешуи – рис. 4); в некоторых случаях эти связи на имеющемся ряду наблюдений достоверны (табл. 10). Наиболее высокие отрицательные связи (но достаточно низкие по сравнению с неркой стада “А”) установлены во всех случаях только с радиусом первой зоны роста (табл. 10) – в период миграции сеголетков нерки группировки “Е” в оз. Азабачье: чем выше в поколении был радиус этой зоны, тем ниже была численность этого поколения.

Можно констатировать, что если в 1978–1984 гг. связь между размерами нерки в разные годы роста (стада “А” и группировки “Е”) и численностью ЗЧС нерки стада “А”, группировки “Е” и всей нерки р. Камчатки характеризовалась почти во всех случаях как отрицательная (табл. 9–10), то в период 1985–2005 гг. она стала полностью положительной (табл. 3–4).

Корреляционный анализ пресноводного и морского темпа роста (годовых приростов) рыб стада “А” возраста 2.3 в разные годы их роста (рис. 5) с численностью ЗЧС и подходов нерки стада “А”, а также численностью ЗЧС и подходов всей нерки р. Камчатки (возвратов 1978–1984 гг.) показал наличие наиболее высоких отрицательных связей (в некоторых случаях достоверных) только с прирос-

Таблица 4. Значения коэффициентов корреляции (r) при анализе связи показателей размеров нерки группировки “Е” возраста 1.3 с численностью нерки р. Камчатки и группировки “Е” (возвратов 1985–2005 гг.) на некоторых этапах изменения численности: зрелой части стада до воздействия на нее дрейфтерного промысла и подходов к устью р. Камчатки

Этап численности нерки (метод оценки)	Пол	Пресноводный период			Морской период			
		Первый год (река)	Первый год (озеро)	Год ската (озеро)	Первый год	Второй год	Третий год	Год возврата
ЗЧС гр. “Е” (РСЭ)	Самцы	0,583**	0,324	0,089	0,294	0,289	0,316	0,237
“-”	Самки	0,668**	0,576**	0,349	0,333	0,360	0,242	0,181
ЗЧС гр. “Е” (РИЧ)	Самцы	0,541*	0,286	0,022	0,211	0,212	0,259	0,178
“-”	Самки	0,632**	0,523*	0,285	0,265	0,303	0,207	0,142
Подход гр. “Е”	Самцы	0,538*	0,269	0,004	0,168	0,177	0,213	0,140
“-”	Самки	0,601**	0,516*	0,252	0,222	0,275	0,174	0,106
ЗЧС р. Камчатки (РСЭ)	Самцы	0,616**	0,412	0,304	0,517*	0,470*	0,486*	0,416
“-”	Самки	0,712***	0,667**	0,492*	0,551**	0,483*	0,375	0,349
ЗЧС р. Камчатки (РИЧ)	Самцы	0,632**	0,372	0,240	0,428	0,397	0,439*	0,369
“-”	Самки	0,744***	0,653**	0,457*	0,504*	0,454*	0,355	0,322
Подход р. Камчатки	Самцы	0,662**	0,414	0,278	0,439*	0,414	0,440*	0,377
“-”	Самки	0,750***	0,672**	0,455*	0,494*	0,466*	0,360	0,322

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$ (во всех случаях – $n = 21$).

Таблица 5. Значения коэффициентов корреляции (*r*) при анализе связи показателей темпа роста (годовых приростов) нерки стада “А” возраста 2.3 с численностью нерки р. Камчатки и стада “А” (возвратов 1985–2005 гг.) на некоторых этапах изменения численности: зрелой части стада до воздействия на нее дрейфтерного промысла и подходов к устью р. Камчатки

Этап численности нерки (метод оценки)	Пол	Пресноводный период				Морской период			
		Первый год (озеро)	Второй год (озеро)	Год ската (озеро)	Первый год	Второй год	Третий год	Год возврата	
ЗЧС ст. “А” (РСЭ)	Самцы	0,832***	0,789***	-0,052	-0,061	0,219	0,308	0,008	
”-	Самки	0,892***	0,766***	-0,117	-0,232	0,218	0,001	-0,345	
ЗЧС ст. “А” (РИЧ)	Самцы	0,836***	0,794***	-0,036	-0,105	0,195	0,340	0,001	
”-	Самки	0,857***	0,790***	-0,120	-0,280	0,159	-0,024	-0,317	
Подход ст. “А”	Самцы	0,861***	0,735***	-0,047	-0,102	0,235	0,338	0,009	
”-	Самки	0,885***	0,763***	-0,144	-0,272	0,140	-0,077	-0,329	
ЗЧС р. Камчатки (РСЭ)	Самцы	0,820***	0,577**	-0,163	0,046	0,281	0,314	-0,098	
”-	Самки	0,820***	0,561**	-0,247	-0,037	0,213	-0,053	-0,451	
ЗЧС р. Камчатки (РИЧ)	Самцы	0,794***	0,475**	0,186	0,042	0,282	0,358	-0,136	
”-	Самки	0,809***	0,480**	-0,281	-0,017	0,127	-0,077	0,464	
Подход р. Камчатки	Самцы	0,787***	0,431*	-0,209	0,065	0,202	0,327	-0,100	
”-	Самки	0,795***	0,459***	-0,317	0,014	0,130	-0,124	-0,439*	

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$ (во всех случаях – $n = 21$).

Таблица 6. Значения коэффициентов корреляции (r) при анализе связи показателей влияния темпа роста (годовых приростов) нерки группировки “Е” возраста 1.3 с численностью нерки р. Камчатки и группировки “Е” (возрастов 1985–2005 гг.) на некоторых этапах изменения численности: зрелой части стада до воздействия на нее дрейфтерного промысла и подходов к устью р. Камчатки

Этап численности нерки (метод оценки)	Пол	Пресноводный период				Морской период			
		Первый год (река)	Первый год (озеро)	Год ската (озеро)	Первый год	Первый год	Второй год	Третий год	Год возврата
ЗЧС гр. “Е” (РСЭ)	Самцы	0,583**	0,002	-0,282	0,300	0,100	0,103	-0,166	
”-	Самки	0,668**	0,297	-0,237	0,159	0,172	-0,121	-0,118	
ЗЧС гр. “Е” (РИЧ)	Самцы	0,542*	-0,022	-0,343	0,243	0,082	0,117	-0,191	
”-	Самки	0,632**	0,246	-0,270	0,121	0,177	0,095	-0,158	
Подход гр. “Е”	Самцы	0,538*	0,042	-0,364	0,207	0,086	0,084	-0,173	
”-	Самки	0,601**	0,219	-0,279	0,094	0,196	0,113z	-0,192	
ЗЧС р. Камчатки (РСЭ)	Самцы	0,616**	0,093	-0,040	0,433*	0,075	0,166	-0,102	
”-	Самки	0,712***	0,400	-0,118	0,316	0,024	-0,064	0,124	
ЗЧС р. Камчатки (РИЧ)	Самцы	0,632**	0,027	0,095	0,366	0,083	0,194	-0,115	
”-	Самки	0,744***	0,349	-0,158	0,285	0,049	-0,055	0,078	
Подход р. Камчатки	Самцы	0,662**	0,097	0,137	0,375	0,100	0,163	0,072	
”-	Самки	0,750***	0,372	-0,190	0,274	0,098	-0,065	0,060	

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$ (во всех случаях – $n = 21$).

тами первого пресноводного года, а отрицательные связи с приростами второго пресноводного года были значительно ниже (табл. 11). В свою очередь, отсутствовали заметные связи с морскими приростами во все годы роста, которые незначительно чаще носили положительный характер (25 из 48 случаев) (табл. 11). В год ската молоди нерки в море выделяются заметными положительными связями самки (из-за короткого ряда наблюдений коэффициенты корреляции недостоверны) (табл. 11). Знак связи пресноводных приростов в год ската в море и численностью рыб чаще был положительным (9 случаев из 12).

Проведенный корреляционный анализ (табл. 12) пресноводного и морского темпа роста (годовых приростов) рыб группировки “Е” возраста 1.3 в разные годы их роста (рис. 6) с численностью ЗЧС и подходов нерки группировки “Е”, а также численностью ЗЧС и подходов всей нерки р. Камчатки (возвратов 1978–1984 гг.) показал наличие наиболее высоких отрицательных (в некоторых случаях достоверных) связей только с приростами в первый год жизни – в период миграции молоди нерки в оз. Азабачье на нагул, а связи с приростами второго пресноводного года были значительно ниже (табл. 12). В свою очередь (за редким исключением), отсутствовали заметные связи с морскими приростами во все годы роста, которые незначительно чаще (26 случаев из 48) носили отрицательный характер (табл. 12). Знак связи пресноводных приростов в год ската в море и численностью рыб чаще был положительным (10 случаев из 12).

Таким образом, если в 1978–1984 гг. связь между годовыми приростами нерки в разные годы роста (стада “А” и группировки “Е”) и численностью ЗЧС нерки стада “А”, группировки “Е” и всей нерки р. Камчатки характеризовалась почти во всех случаях как отрицательная (табл. 11–12), то в период 1985–2005 гг. она стала преимущественно положительной (табл. 5–6).

Материалы сравнений по радиусам чешуи, длине тела и годовым приростам дают основания предполагать, что принципы формирования численности нерки стада “А” и группировки “Е” в периоды 1978–1984 гг. и 1985–2005 гг. (различной динамики численности камчатской горбуши) заметно отличались: в первый период взаимосвязь между ростом и численностью особей была преимущественно отрицательной, во второй период – преимущественно положительной.

В табл. 13–15 показаны радиусы чешуи, расчетная длина тела, годовые приросты нерки стада “А” и группировки “Е” по периодам 1978–1984 и 1985–2005 гг.

Сравнивая радиусы чешуи (табл. 13) и расчетные длины рыб (табл. 14) необходимо отметить, что у особей группировки “Е” в пресноводный период жизни эти показатели у самцов и самок в среднем однозначно были выше в 1978–1984 гг., чем в 1985–2005 гг. В морской период жизни, наоборот, радиусы чешуи и размеры рыб как у самцов, так и у самок выше в 1985–2005 гг. На основании этого следует, что рыбы группировки “Е” 1978–1984 гг. возврата в пресноводный период в среднем росли лучше, а в морской – хуже, чем особи 1985–2005 гг. возврата. Тем не менее, несмотря на худший рост в морской период жизни, средняя численность рыб группировки “Е” 1978–1984 гг. возврата была выше, чем в 1985–2005 гг. (табл. 16).

Исходя из приведенных фактов, есть основания считать, что решающее значение на формирование численности для рыб группировки “Е”, вернувшихся в 1978–1984 гг., имел пресноводный период жизни, а не морской. В свою очередь, несмотря на худший рост в пресноводный период жизни, у рыб группировки “Е” (возвратов 1985–2005 гг.) в морской период жизни (судя по хорошему росту) могла произойти положительная корректировка в сторону уменьшения смертности в море и сохранения численности, но она оказалась недостаточной, т. к. средняя финальная численность этих рыб в 1985–2005 гг. была ниже, чем в 1978–1984 гг. (табл. 16). По современным представлениям, хороший рост тихоокеанских лососей в море снижает их смертность в морской период жизни и потенциально способствует увеличению численности поколений к периоду созревания и анадромной миграции (Pacific Salmon..., 1991; NPAFC Bull., 1998, 2000, 2003; Шунтов, Темных, 2004b; NPAFC Bull., 2007).

Принимая во внимание вышеизложенное, можно предполагать, что в целом для группировки “Е” на формирование численности половозрелых рыб сильнее влияет пресноводный период жизни, а не морской.

У рыб стада “А” связь между ростом и численностью не так однозначна, как у рыб группировки “Е”, рассмотренных выше. Сравнивая средние радиусы чешуи в сумме у самцов и самок (табл. 13), можно отметить, что у особей стада “А” в пресноводный период жизни радиусы чешуи несколько чаще (66,7 %, n = 6) были более высокими в возвратах 1978–1984 гг., чем 1985–2005 гг. (33,3 %, n = 6). В случае расчетной длины тела (табл. 14) тренды изменений средних размеров рыб в сумме у самцов и у самок в разные периоды не определены (50:50 %, n = 6). Годовые приросты в пресноводный пери-

Таблица 7. Значения коэффициентов корреляции (r) при анализе связи показателей радиусов чеуши нерки стада "А" возраста 2.3 с численностью нерки р. Камчатка и стада "А" (возрастов 1978–1984 гг.) на некоторых этапах изменения численности: зрелой части стада до воздействия на нее дрейфтерного промысла и подходов к устью р. Камчатки

Этап численности нерки (метод оценки)	Пол	Пресноводный период			Морской период			Год возврата
		Первый год (озеро)	Второй год (озеро)	Год ската (озеро)	Первый год	Второй год	Третий год	
ЗЧС ст. "А" (РСЭ)	Самцы	-0,827*	-0,588	-0,582	-0,575	-0,551	-0,762*	-0,571
	Самки	-0,791*	-0,808*	-0,820*	-0,761*	-0,626	-0,771*	-0,677
ЗЧС ст. "А" (РИЧ)	Самцы	-0,804*	-0,604	-0,606	-0,586	-0,570	-0,756*	-0,560
	Самки	-0,761*	-0,806*	-0,818*	-0,774*	-0,643	-0,762*	-0,664
Подход ст. "А"	Самцы	-0,802*	-0,587	-0,587	-0,597	-0,585	-0,768*	-0,605
	Самки	-0,766*	-0,793*	-0,813*	-0,788*	-0,664	-0,781*	-0,692
ЗЧС р. Камчатка (РСЭ)	Самцы	-0,904**	-0,517	-0,577	-0,402	-0,394	-0,717	-0,574
	Самки	-0,922**	-0,812*	-0,857*	-0,659	-0,532	-0,832*	-0,749
ЗЧС р. Камчатка (РИЧ)	Самцы	-0,869*	-0,553	-0,611	-0,443	-0,044	-0,717	-0,576
	Самки	-0,881**	-0,817*	-0,867*	-0,712	-0,587	-0,834*	-0,756*
Подход р. Камчатка	Самцы	-0,833*	-0,562	-0,621	-0,489	-0,498	-0,729	-0,591
	Самки	-0,836*	-0,801*	-0,855*	-0,751*	-0,638	-0,838*	-0,758*

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$ (во всех случаях – $n = 7$).

Таблица 8. Значения коэффициентов корреляции (r) при анализе связи показателей радиусов чешуи нерки группировки “Е” возраста 1.3 с численностью нерки р. Камчатки и группировки “Е” (возвратов 1978–1984 гг.) на некоторых этапах изменения численности: зрелой части стада до воздействия на нее дрейфтерного промысла и подходов к устью р. Камчатки

Этап численности нерки (метод оценки)	Пол	Пресноводный период				Морской период			
		Первый год (река)	Первый год (озеро)	Год ската (озеро)	Первый год	Второй год	Третий год	Год возврата	
ЗЧС гр. “Е” (РСЭ)	Самцы	-0,928**	-0,353	-0,419	-0,566	-0,033	-0,539	-0,536	
”-	Самки	-0,561	-0,184	0,005	0,032	0,551	0,257	0,480	
ЗЧС гр. “Е” (РИЧ)	Самцы	-0,897**	-0,300	-0,382	-0,566	-0,028	-0,552	-0,519	
”-	Самки	-0,556	-0,158	0,010	0,026	0,555	0,270	0,514	
Подход гр. “Е”	Самцы	-0,904**	-0,510	-0,614	-0,690	-0,278	-0,658	-0,672	
”-	Самки	-0,608	-0,419	0,283	-0,210	0,319	0,107	0,398	
ЗЧС р. Камчатки (РСЭ)	Самцы	-0,732	-0,734	-0,815**	-0,532	-0,412	-0,597	-0,614	
”-	Самки	-0,555	-0,648	-0,554	-0,371	-0,061	-0,242	-0,017	
ЗЧС р. Камчатки (РИЧ)	Самцы	-0,684	-0,737	-0,835**	-0,545	-0,465	-0,596	-0,608	
”-	Самки	-0,554	-0,697	-0,623	-0,449	-0,146	-0,287	-0,017	
Подход р. Камчатки	Самцы	-0,622	-0,727	-0,834**	-0,547	-0,511	-0,592	-0,605	
”-	Самки	-0,530	-0,722	-0,669	-0,499	-0,212	-0,314	-0,040	

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$ (во всех случаях – $n = 7$).

Таблица 9. Значения коэффициентов корреляции (r) при анализе связи показателей размеров нерки стада "А" возраста 2.3 в отдельные годы роста с численностью нерки р. Камчатки и стада "А" (возвратов 1978–1984 гг.) на некоторых этапах изменения численности: зрелой части стада до воздействия на нее дрифтерного промысла и подходов к устью р. Камчатки

Этап численности нерки (метод оценки)	Пол	Пресноводный период			Морской период			Год возврата
		Первый год (озеро)	Второй год (озеро)	Год скапа (озеро)	Первый год	Второй год	Третий год	
ЗЧС ст. "А" (РСЭ)	Самцы	-0,585	-0,256	-0,227	0,050	-0,134	-0,222	-0,294
	Самки	-0,683	-0,615	-0,567	-0,577	-0,294	-0,313	-0,468
ЗЧС ст. "А" (РИЧ)	Самцы	-0,563	-0,271	-0,242	0,033	-0,177	-0,218	-0,274
	Самки	-0,655	-0,617	-0,571	-0,611	-0,338	-0,322	-0,470
Подход ст. "А"	Самцы	-0,557	-0,253	-0,230	0,032	-0,192	-0,220	-0,324
	Самки	-0,649	-0,595	-0,552	-0,602	-0,335	-0,302	-0,466
ЗЧС р. Камчатки (РСЭ)	Самцы	-0,716	-0,250	-0,277	0,089	-0,030	-0,410	-0,542
	Самки	-0,810*	-0,602	-0,581	-0,370	-0,084	-0,322	-0,538
ЗЧС р. Камчатки (РИЧ)	Самцы	-0,679	-0,279	0,304	0,050	-0,113	-0,402	-0,538
	Самки	-0,761*	-0,606	-0,590	-0,446	-0,165	-0,324	-0,546
Подход р. Камчатки	Самцы	-0,634	-0,279	-0,315	0,024	-0,192	-0,377	-0,534
	Самки	-0,709	-0,589	-0,575	-0,500	-0,238	-0,316	-0,536

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$ (во всех случаях — $n = 7$).

Таблица 10. Значения коэффициентов корреляции (r) при анализе связи показателей размеров нерки группировки “Е” возраста 1,3 с численностью нерки р. Камчатки и группировки “Е” (возвратов 1978–1984 гг.) на некоторых этапах изменения численности: зрелой части стада до воздействия на нее дрейфтерного промысла и подходов к устью р. Камчатки

Этап численности нерки (метод оценки)	Пол	Пресноводный период				Морской период			
		Первый год (река)	Первый год (озеро)	Год ската (озеро)	Первый год	Второй год	Третий год	Год возврата	
ЗЧС гр. “Е” (РСЭ)	Самцы	-0,905**	-0,321	-0,324	-0,646	0,171	-0,423	-0,696	
	Самки	-0,605	-0,287	-0,162	-0,250	0,311	-0,177	-0,324	
ЗЧС гр. “Е” (РИЧ)	Самцы	-0,875**	-0,266	-0,294	-0,654	0,166	-0,453	-0,685	
	Самки	-0,606	-0,274	-0,167	-0,289	0,267	-0,220	-0,393	
Подход гр. “Е”	Самцы	-0,844*	-0,431	-0,438	-0,706	-0,040	-0,370	-0,658	
	Самки	-0,627	-0,491	-0,397	-0,387	0,112	-0,159	-0,191	
ЗЧС р. Камчатки (РСЭ)	Самцы	-0,665	-0,661	-0,612	-0,474	-0,223	-0,257	-0,490	
	Самки	-0,504	-0,550	-0,538	-0,303	-0,054	-0,114	0,079	
ЗЧС р. Камчатки (РИЧ)	Самцы	-0,614	-0,662	-0,630	-0,490	-0,309	-0,255	-0,475	
	Самки	-0,500	-0,673	-0,598	-0,355	-0,145	-0,125	-0,079	
Подход р. Камчатки	Самцы	-0,547	-0,531	-0,619	-0,478	-0,360	-0,225	-0,430	
	Самки	-0,428	-0,692	-0,634	-0,382	-0,208	-0,117	0,105	

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$ (во всех случаях – $n = 7$).

од (табл. 15) были большими в 1985–2005 гг. (66,7 %, $n = 6$), чем в 1978–1984 гг. (33,3 %, $n = 6$). Таким образом, по оценке пресноводного роста у особей стада “А” наблюдается неоднозначная ситуация, что, не исключено, может быть связано с неподдающейся прогнозу фертилизацией вулканическим пеплом бассейна оз. Азабачьего и другими факторами влияния.

В морской период жизни радиусы чешуи в сумме у самцов и у самок были в 75 % случаев ($n = 8$) в 1985–2005 гг. выше, чем в 1978–1984 гг. (табл. 13). Расчетная длина особей в морской период жизни в 87,5 % случаев ($n = 8$) в 1985–2005 гг. была выше, чем в 1978–1984 гг. (табл. 14). Темп роста особей стада “А” в морской период жизни однозначно выше в возвратах 1985–2005 гг., чем в возвратах 1978–1984 гг. (табл. 15).

Таким образом, становится ясно, что, несмотря на неопределенную ситуацию с пресноводным ростом особей стада “А”, в морской период жизни особи 1985–2005 гг. возврата росли, без сомнения, лучше, чем 1978–1984 гг. возврата (табл. 15). Численность рыб стада “А” 1985–2005 гг. возврата выше (985–1035 тыс. шт. – табл. 16), чем 1978–1984 гг. (647–678 тыс. шт. – табл. 16). Несмотря на неоднозначный характер роста в пресноводный период жизни, у рыб стада “А” (возвратов 1985–2005 гг.) в морской период жизни (судя по хорошему росту) могла снизиться смертность в такой мере, что средняя финальная численность этих рыб в 1985–2005 гг. была выше, чем в 1978–1984 гг. (табл. 16).

На основании изложенного можно предполагать, что в целом для стада “А” на формирование численности половозрелых рыб сильнее влияют условия в морской период жизни, а не пресноводный, как это было показано выше для группировки “Е”.

В пользу этого свидетельствует и то, что известные результаты фертилизации (на уровне воспроизводства нерки) бассейна оз. Азабачьего в 1956, 1975 г. вулканическим пеплом вулканов Ключевского и Толбачика (горбуша Западной Камчатки еще не поменяла годы доминантных поколений) по своим последствиям были значительно ниже, чем те, которые произошли после фертилизации вулканическим пеплом вулкана Ключевского в 1990 г. (горбуша Западной Камчатки уже изменила годы доминантных поколений).

По мнению авторов (Бугаев, Дубынин, 2002), последняя ситуация с динамикой численности западнокамчатской горбуши (начавшаяся с 1985 г. и продолжающаяся по настоящее время) более благоприятна для морского нагула нерки большинства камчатских стад, хотя имеется точка зрения (Шевляков, Дубынин, 2004), что благоприятная ситуация с морским нагулом для западнокамчатских стад тихоокеанских лососей (в том числе и нерки) связана прежде всего со снижением численности охотморского минтая. Учитывая, что в 2003, 2005 и 2007 (нечетных) гг. численность западнокамчатской горбуши впервые за длительный период начала возрастать, есть основания предполагать, что у горбуши этого района в ближайшие годы возможна смена доминант поколений с четных на нечетные годы, что допускали ранее и другие исследователи (Шунтов, Темных, 2004а; Антонов и др., 2006б).

Если после смены доминант у западнокамчатской горбуши упадет численность ряда стад нерки п-ова Камчатка, то здесь причины снижения численности нерки будут, вероятнее всего, связаны с комплексной динамикой численности западнокамчатской и восточнокамчатской горбуши (Бугаев, Дубынин, 2002). Если снижения численности нерки Камчатского п-ова после смены доминант у горбуши не произойдет, то, вероятнее всего, на численность нерки этого региона сильнее влияет численность минтая, как это предполагали исследователи (Шевляков, Дубынин, 2004).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По современным представлениям (Pacific Salmon..., 1991; NPAFC Bull., 1998, 2000, 2003; Шунтов, Темных, 2004б; NPAFC Bull., 2007), хороший рост тихоокеанских лососей в море снижает их смертность в морской период жизни и потенциально способствует сохранению численности поколений к году их созревания и анадромной миграции. Это увеличивает численность подходов лососей к нерестовым рекам.

В обзорной статье В. П. Шунтов и О. С. Темных (2004б) пишут (с. 20): «Лейтмотивом многих современных публикаций в той или иной степени является утверждение о том, что в результате поступательного роста суммарной численности лососей в последние 25 лет (примерно в два раза) произошло переполнение ими субарктической Пацифики, в связи с чем значительно увеличилась работа фактора плотности. Рост же поголовья лососей в это время объясняется верными, на наш взгляд, причинами: благоприятными климато-океанологическими и гидробиологическими условиями и значительными масштабами искусственного воспроизводства, особенно кеты в Японии. По существу, большая часть

Таблица 11. Значения коэффициентов корреляции (*r*) при анализе связи показателей темпа роста (годовых приростов) нерки стада “А” возраста 2.3 с численностью нерки р. Камчатки и стада “А” (возрастов 1978–1984 гг.) на некоторых этапах изменения численности: зрелой части стада до воздействия на нее дрейфтерного промысла и подходов к устью р. Камчатки

Этап численности нерки (метод оценки)	Пол	Пресноводный период			Морской период			
		Первый год (озеро)	Второй год (озеро)	Год ската (озеро)	Первый год	Второй год	Третий год	Год возврата
ЗЧС ст. “А” (РСЭ)	Самцы	-0,585	-0,032	0,047	0,246	-0,142	-0,055	-0,088
”-	Самки	-0,683	-0,438	0,688	-0,267	0,213	0,033	0,118
ЗЧС ст. “А” (РИЧ)	Самцы	-0,563	-0,060	0,045	0,241	-0,162	-0,017	0,073
”-	Самки	-0,655	-0,465	0,683	-0,304	0,192	0,071	0,131
Подход ст. “А”	Самцы	-0,557	-0,041	0,032	0,229	-0,173	-0,004	-0,115
”-	Самки	-0,649	-0,438	0,651	-0,307	0,186	0,084	0,101
ЗЧС р. Камчатки (РСЭ)	Самцы	-0,716	0,039	-0,111	0,330	0,090	-0,287	0,164
”-	Самки	-0,810*	-0,362	0,575	0,014	0,271	-0,192	0,072
ЗЧС р. Камчатки (РИЧ)	Самцы	-0,679	-0,014	-0,109	0,311	-0,125	-0,210	-0,166
”-	Самки	-0,761*	-0,394	0,560	-0,097	0,246	-0,111	0,069
Подход р. Камчатки	Самцы	-0,634	-0,035	-0,108	0,284	-0,168	-0,124	-0,180
”-	Самки	-0,709	-0,399	0,538	-0,171	0,206	-0,026	0,063

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$ (во всех случаях – $n = 7$).

Таблица 12. Значения коэффициентов корреляции (r) при анализе связи показателей влияния темпа роста (годовых приростов) нерки группировки “Е” возраста 1.3 с численностью нерки р. Камчатки и группировки “Е” (возрастов 1978–1984 гг.) на некоторых этапах изменения численности: зрелой части стада до воздействия на нее дрейфтерного промысла и подходов к устью р. Камчатки

Этап численности нерки (метод оценки)	Пол	Пресноводный период				Морской период			
		Первый год (река)	Первый год (озеро)	Год ската (озеро)	Первый год	Второй год	Третий год	Год возврата	
ЗЧС гр. “Е” (РСЭ)	Самцы	-0,905**	0,405	0,006	-0,512	0,836*	-0,543	-0,082	
”-	Самки	-0,605	-0,010	0,556	-0,285	0,581	0,053	0,188	
ЗЧС гр. “Е” (РИЧ)	Самцы	-0,875**	0,448	-0,057	-0,533	0,839*	-0,549	-0,020	
”-	Самки	-0,606	0,030	0,498	-0,348	0,574	-0,614	0,209	
Подход гр. “Е”	Самцы	-0,849*	0,205	-0,014	-0,521	0,705	-0,315	-0,126	
”-	Самки	-0,627	-0,286	0,607	-0,304	0,514	-0,412	0,377	
ЗЧС р. Камчатки (РСЭ)	Самцы	-0,665	-0,257	0,099	-0,202	0,292	-0,070	-0,124	
”-	Самки	-0,504	-0,590	0,687	-0,024	0,255	-0,150	0,529	
ЗЧС р. Камчатки (РИЧ)	Самцы	0,017	0,304	0,067	-0,210	0,230	0,000	-0,111	
”-	Самки	-0,500	-0,660	0,677	-0,060	0,214	-0,073	0,566	
Подход р. Камчатки	Самцы	0,547	-0,342	0,051	-0,203	0,170	0,064	-0,110	
”-	Самки	-0,473	-0,709	0,638	-0,073	0,176	0,003	0,589	

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$ (во всех случаях — $n = 7$).

Таблица 13. Радиусы цепи (МБС-1, увеличение 4*8) нерки р. Камчатки стада "А" (возраст 2.3) и группировки "Е" (возраст 1.3) по периодам 1978–1984 и 1985–2005 гг., деления окуляр-микрометра (ДОК)

Годы	Пол	Стадо "А"								
		Пресноводный период			Морской период			Морской период		
		1 год	2 год	Год ската	1 год	2 год	3 год	1 год	2 год	Год возврата
1978–1984	Самцы	7,28-8,65 8,06	14,23-16,84 15,74	16,05-18,60 17,48	51,28-55,32 52,91	75,04-82,44 78,86	94,60-102,56 99,75	97,76-106,12 104,51		
1985–2005	Самцы	5,84-10,64 8,26	10,68-22,17 15,47	12,92-24,29 18,14	44,28-61,50 54,11	75,60-94,28 81,59	87,48-118,04 103,83	93,44-123,92 108,87		
1978–1984	Самки	7,12-9,14 8,22	14,58-18,43 16,41	16,25-19,57 17,93	48,75-56,17 53,05	74,58-83,13 78,50	92,04-100,87 97,01	95,44-102,43 100,54		
1985–2005	Самки	5,84-11,04 8,19	10,88-20,59 15,39	12,96-22,72 17,79	45,00-57,48 52,56	68,48-86,58 78,33	88,64-106,38 97,99	93,60-111,54 102,01		
Группировка "Е"										
Годы	Пол	Пресноводный период			Морской период			Морской период		
		1 год (река)	1 год (озеро)	Год ската	1 год	2 год	3 год	1 год	2 год	Год возврата
1978–1984	Самцы	6,84-8,32 7,45	13,16-15,05 14,03	15,69-17,48 16,65	50,84-57,04 52,56	77,04-84,00 79,42	99,28-105,24 101,76	103,52-106,84 106,68		
1985–2005	Самцы	5,00-8,60 7,21	9,48-15,92 12,60	11,76-20,76 16,29	41,76-60,08 54,03	65,92-92,08 82,30	87,76-114,40 106,31	93,84-121,12 111,71		
1978–1984	Самки	6,83-8,40 7,48	11,75-15,76 14,08	14,67-18,00 16,68	48,50-54,24 51,87	73,79-82,36 78,20	95,63-101,88 98,12	100,25-104,32 101,78		
1985–2005	Самки	5,72-8,65 7,31	9,64-15,19 12,63	12,48-20,52 16,37	44,40-58,04 52,92	77,61-89,12 79,36	88,32-110,80 100,77	93,40-111,50 105,21		

Примечание. Вверху – пределы колебаний, внизу – среднее значение.

Таблица 14. Расчетная длина тела нерки р. Камчатки стада "А" (возраст 2.3) и группировки "Е" (возраст 1.3) по периодам 1978–1984 и 1985–2005 гг., мм

Годы	Пол	Стадо "А"									
		Пресноводный период					Морской период				
		1 год	2 год	Год скапа	1 год	2 год	3 год	Год возврата			
1978–1984	Самцы	70,38-76,61 73,15	106,70-123,85 115,28	116,63-133,79 124,79	308,80-332,45 318,60	448,32-473,48 460,48	569,06-581,91 574,85	591,00-616,60 600,69			
1985–2005	Самцы	70,64-88,77 73,52	92,34-144,90 112,26	101,64-155,93 126,01	282,91-349,46 319,90	434,37-520,78 467,45	547,28-644,57 587,01	574,39-675,20 614,20			
1978–1984	Самки	71,43-75,14 72,61	107,11-125,59 115,67	116,02-131,53 123,65	289,40-321,06 307,88	427,19-462,38 441,52	527,55-556,37 538,75	551,70-565,70 557,19			
1985–2005	Самки	60,59-87,97 72,69	90,00-135,95 110,64	99,11-146,94 123,27	284,75-330,16 307,85	431,76-472,86 444,32	525,06-576,92 548,52	533,60-600,60 569,86			
Группировка "Е"											
Годы	Пол	Пресноводный период					Морской период				
		1 год (река)	1 год (озеро)	Год скапа	1 год	2 год	3 год	Год возврата			
1978–1984	Самцы	65,78-74,25 69,03	99,64-109,59 104,06	112,19-123,25 118,04	298,37-319,83 309,25	435,68-456,92 452,36	558,09-578,54 571,42	590,60-608,20 597,60			
1985–2005	Самцы	59,34-71,79 67,32	83,33-107,72 95,74	102,93-127,54 115,14	274,21-344,22 313,88	421,27-500,07 462,76	536,12-621,88 589,44	561,31-648,39 617,82			
1978–1984	Самки	65,32-74,28 68,56	91,11-107,02 102,85	106,41-125,71 116,38	283,74-319,84 299,49	416,30-448,40 436,36	523,33-553,61 538,82	549,40-565,40 559,11			
1985–2005	Самки	62,31-77,50 67,51	87,58-110,40 95,04	103,08-130,37 114,42	267,68-330,05 304,19	406,55-470,29 441,15	510,64-577,66 552,41	534,10-608,40 575,56			

Примечание. Вверху – пределы колебаний, внизу – среднее значение.

изменений в лососевых стадах (уменьшение размеров рыб, темпа их роста, плодовитости, состава рационов, изменения в распределении и численности отдельных стад) в этот период связываются именно с работой фактора плотности. Особое внимание в этом контексте обращается на кету и горбушу и их конкурентные отношения. Сначала эту тему обозначили японские и североамериканские исследователи (Ishida et al., 1993, 1995; Ogura, Ito, 1994; Welch, Morris, 1994; Bigler et al., 1996; Azumaya, Ishida, 2000; Kaeriyama, 2003; Ruggerone et al., 2003; и др.), а затем и российские специалисты по лососям (Бугаев, 1995*; Bugaev et al., 1996*; Bugayev, Dubynin, 2000*; Bugaev, 2001*, 2002*; Bugaev et al., 2001*; Волобуев, Волобуев, 2000; Гриценко и др., 2000, 2001; Klovath, 2000; Volobuev, 2000; Кловач, 2002, 2003; Бугаев, Дубынин, 2002*; Каев, 2003; и др.); (* – *дополнительно вставлены публикации, на которые по каким-то причинам не сослалась В. П. Шунтов и О. С. Темных – курсив автора*). Интегральный же показатель действия многих факторов (температура и температурный режим, горизонтальная и вертикальная циркуляция, положение субарктического фронта, динамика и продуктивность планктонных сообществ и т. д.) не поддается пока количественной оценке» (конец цитаты).

Механизмы передачи фоновых изменений на биоту во многих, а точнее в большинстве случаев недостаточно ясны, тем более что идущие в определенном направлении процессы оказываются благоприятными для одних представителей биоты и неблагоприятными для других. Кроме того, «находясь в одной глобальной эпохе», даже соседние популяции (в том числе лососевые) имеют различную динамику численности и биологические показатели, что является одним из проявлений закона провинциальности. Но, как и в случае с глобальными факторами, механизм влияния региональных условий зачастую остается недостаточно ясным (Шунтов, Темных, 2004b).

Не исключено, что именно таким примером «закона провинциальности» (но не исключены и другие причины) могут служить появившиеся недавно данные по темпу роста некоторых стад нерки 2-го порядка, воспроизводящихся в бассейне р. Камчатки и вернувшихся на нерест в 1989–2004 гг.: в этих популяциях увеличение темпа роста и увеличение размеров тела в пресноводный и морской периоды жизни сопровождалось увеличением их численности, т. е. происходило увеличение ее плотности (Бугаев, 2006; Bugaev, 2006). Последний вывод значительно не согласовывался с выводами ряда исследователей, показавших на нерке других водоемов, что с увеличением ее численности (и некоторых других видов тихоокеанских лососей) происходило снижение размерно-массовых показателей (Roggers, Ruggerone, 1993; Бугаев, 1995; Ricker, 1995; Bigler et al., 1996; Bugaev et al., 1996, 2001; и др.).

Как показали исследования нерки р. Озерной на материалах 1970–1991 гг. (Бугаев, 1995), между размерами нерки разных возрастных групп (самцов и самок отдельно) и численностью зрелой части стада озерновской нерки в ряде случаев наблюдаются достоверные негативные корреляции. Во всех случаях, даже если связи были недостоверными, наблюдался только отрицательный знак связи.

При анализе материалов, подразделенных на 1970–1984 и 1985–1991 гг. (в зависимости от динамики численности горбуши на Камчатке), отрицательный знак связей полностью сохранился для периода 1970–1984 гг., но для периода 1985–1991 гг. большинство связей поменяло знак – связи стали положительными (Бугаев, 1995). Учитывая, что последний ряд был очень коротким, в дальнейшем на материалах 1985–1999 гг. были проведены новые исследования (Бугаев, Дубынин, 2002), которые еще раз подтвердили, что все связи между размерами нерки р. Озерной разных возрастных групп (самцов и самок отдельно) и численностью ее зрелой части стада действительно стали положительными.

Таким образом, результаты исследований нерки р. Озерной на материалах 1970–1984 и 1985–1999 гг. свидетельствуют о том (Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2002), что у нерки этого стада в отдельные периоды связь между численностью популяции и размерно-массовыми показателями половозрелых рыб (характером роста) может быть как отрицательной, так и положительной.

С этой гипотезой в известной мере согласуются и приведенные в настоящей работе полученные результаты по нерке р. Камчатки. Так, если в 1978–1984 гг. связь между годовыми приростами нерки в разные годы роста (стада “А” и группировки “Е”) и численностью нерки р. Камчатки (фактор плотности) была почти во всех случаях отрицательной (табл. 11–12), то в период 1985–2005 гг. она стала преимущественно положительной (табл. 5–6).

С учетом результатов, приведенных в данной статье, в дальнейшем есть смысл рассмотреть (с продолжением рядов наблюдений) некоторые опубликованные ранее (Roggers, Ruggerone, 1993; Ricker, 1995; Bigler et al., 1996; Bugaev, 1996, 2001; и др.) связи характера роста и плотности нерки (в перспективе – и тихоокеанских лососей) по периодам, что, не исключено, в некоторых случаях позволит уточнить старые или даже сделать новые выводы. Какие критерии выбора “периодов” могут быть, сейчас определенно сказать трудно. Но, например, для нерки Аляски, на которую оказывает свое влияние численность камчатской горбуши (Ruggerone et al., 2003), таким критерием подразделения

Таблица 15. Годовые приросты (темпы роста) стада "А" (возраст 2.3) и группировки "Е" (возраст 1.3) по периодам 1978–1984 и 1985–2005 гг., мм

Годы	Пол	Стадо "А"										
		Пресноводный период			Морской период			Длина рыб				
		1 год	2 год	3 год	1 год	2 год	3 год		1 год	2 год	3 год	
1978–1984	Самцы	70,38-76,61 73,15	34,25-47,46 42,13	5,93-13,58 9,50	181,07-200,74 193,82	133,56-164,69 141,88	103,13-117,92 114,37	17,89-47,54 25,87	591,00-616,60 600,71			
1985–2005	Самцы	61,52-88,77 73,52	30,10-60,90 38,74	3,20-30,02 13,75	163,80-207,51 193,89	135,53-157,44 147,56	104,35-145,07 119,55	15,13-37,86 27,20	571,40-675,20 614,21			
1978–1984	Самки	68,20-75,14 72,61	34,68-48,40 43,06	5,94-9,47 7,98	173,38-197,63 184,23	123,15-151,52 133,65	82,08-116,85 97,23	9,33-28,75 18,43	551,70-565,70 557,19			
1985–2005	Самки	60,59-87,97 72,69	28,94-54,30 37,95	4,75-27,25 12,63	163,70-208,83 184,59	126,98-149,03 136,47	93,35-124,29 104,25	7,40-29,89 21,34	533,60-606,21 569,91			
Группировка "Е"												
Годы	Пол	Пресноводный период			Морской период			Длина рыб				
		1 год (река)	1 год (озеро)	Год скапа	1 год	2 год	3 год		1 год	2 год	3 год	
		1 год (река)	1 год (озеро)	Год скапа	1 год	2 год	3 год	1 год	2 год	3 год		
1978–1984	Самцы	65,78-74,25 69,03	31,64-40,78 35,03	11,80-17,48 13,98	177,15-203,77 191,22	136,36-156,97 143,11	103,53-130,94 119,06	16,57-34,51 26,18	590,61-608,21 597,60			
1985–2005	Самцы	59,34-71,79 67,32	22,16-34,78 28,42	11,58-28,51 19,40	163,75-214,51 198,74	132,21-163,44 148,87	114,00-148,21 126,49	21,23-35,71 28,57	588,40-657,59 617,82			
1978–1984	Самки	65,32-74,28 68,56	25,79-39,43 34,29	10,02-15,31 13,52	176,25-194,13 183,12	121,06-153,68 136,86	91,39-116,29 103,76	11,79-24,22 19,00	549,41-566,00 559,12			
1985–2005	Самки	62,31-69,97 67,51	21,61-34,91 27,53	13,21-29,89 19,38	159,62-213,61 189,77	125,07-147,63 136,96	97,98-132,74 111,26	15,58-31,57 23,15	534,10-608,41 575,56			

Примечание. Вверху – пределы колебаний, внизу – среднее значение.

Таблица 16. Численность нерки р. Камчатки и некоторых ее структурных элементов по периодам 1978–1984 и 1985–2005 гг., тыс. шт.

Период	Стадо “А”			Группировка “Е”			Вся р. Камчатка		
	ЗЧС (РСЭ)	ЗЧС (РИЧ)	Подход к устью	ЗЧС (РСЭ)	ЗЧС (РИЧ)	Подход к устью	ЗЧС (РСЭ)	ЗЧС (РИЧ)	Подход к устью
1978–1984	380-1247 647	399-1258 678	249-924 456	928-1526 1252	1067-1599 1319	672-1088 865	1925-3617 2565	2105-3484 2597	1476-2621 1802
1985–2005	83-3172 985	142-2645 1035	78-1787 720	195-1727 701	334-1624 760	184-1357 540	630-4956 2287	1065-4634 2421	594-3082 1739

на периоды может стать смена года возврата доминантных поколений горбуши Западной Камчатки. Рекомендации о необходимости анализа динамики численности нерки и других видов тихоокеанских лососей в камчатском регионе (возможно, и в некоторых других районах Дальнего Востока) по периодам, в зависимости от смены года возврата доминантных поколений западнокамчатской горбуши, исследователи предлагали и ранее (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По структуре чешуи и длине тела половозрелых рыб, по периодам 1978–1984 и 1985–2005 гг., исследован темп роста двух наиболее крупных структурных компонентов нерки системы р. Камчатки: оз. Азабачьего (стадо “А”, возраст рыб – 2.3) и рыб из притоков нижнего течения реки, мигрирующих сеголетками на нагул в оз. Азабачье (группировка “Е”, возраст рыб – 1.3):

а – показано, что если в 1978–1984 гг. связь между радиусами чешуи нерки (стада “А” и группировки “Е”) и численностью зрелой части стада (ЗЧС) нерки стада “А”, группировки “Е” и нерки всей р. Камчатки была во всех случаях отрицательной, то в период 1985–2005 гг. она стала полностью положительной;

б – выяснено, что если в 1978–1984 гг. связь между размерами нерки в разные годы роста (стада “А” и группировки “Е”) и численностью ЗЧС нерки стада “А”, группировки “Е” и нерки всей р. Камчатки была почти во всех случаях отрицательной, то в период 1985–2005 гг. она стала полностью положительной;

в – исследования показали, что если в 1978–1984 гг. связь между годовыми приростами (темпом роста) нерки в разные годы роста (стада “А” и группировки “Е”) и численностью ЗЧС нерки стада “А”, группировки “Е” и нерки всей р. Камчатки была почти во всех случаях отрицательной, то в период 1985–2005 гг. она стала преимущественно положительной.

Есть основания предполагать, что в целом для стада “А” на формирование численности половозрелых рыб сильнее влияют условия в морской период жизни, а для группировки “Е” – в пресноводный.

ЛИТЕРАТУРА

Антонов Н. П., Бугаев В. Ф., Дубынин В. А. 2007а. Биологическая характеристика и динамика численности основных стад азиатской нерки – рек Озерной и Камчатки // *Вопр. рыболовства*. Т. 8. № 3(31). С. 418–458.

Антонов Н. П., Дьяков Ю. П., Коростелев С. Г. 2006b. Современное состояние водных биологических ресурсов в водах полуострова Камчатка и некоторые проблемы их освоения // *Роль систематизирующего фактора в процессе формирования и развития объединяющихся территорий*: Сб. матер. межрегион. научн.-практ. конф., Петропавловск-Камчатский, 11–13 октября 2006 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ. С.135–144.

Бирман И. Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М. : Агропромиздат. – 208 с.

Бугаев А. В. 2003. Биология нерки *Oncorhynchus nerka* в период преднерестовых миграций в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана // *Автореф. дис... канд. биол. наук. Владивосток : ТИНРО*. – 24 с.

Бугаев А. В., Бугаев В. Ф. 2003. Многолетние тенденции промысла и динамика численности азиатских стад нерки *Oncorhynchus nerka* // *Изв. ТИНРО*. Т. 134. С. 101–119.

Бугаев В. Ф. 1983. Пространственная структура популяций нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка // *Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. : МГУ*. – 22 с.

- Бугаев В. Ф.** 1986. Методика идентификации в уловах прибрежного и речного промысла особей основных локальных стад и группировок нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 4. С. 600–609.
- Бугаев В. Ф.** 1990. Изменчивость характеристик чешуи локальных стад и группировок нерки р. Камчатка в 1978–1987 гг., идентифицированных в уловах СССР // Международный симпозиум по тихоокеанским лососям, Южно-Сахалинск, 9–17 сентября 1989 г. – Владивосток : ТИНРО. С. 8–10.
- Бугаев В. Ф.** 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М. : Колос. – 464 с.
- Бугаев В. Ф.** 2002а. Уровни воспроизводства стада нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Азабачье (р. Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. III научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 27–28 ноября 2002 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. С. 26–29.
- Бугаев В. Ф.** 2002б. Современная стратегия рационального промысла нерки р. Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. III научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 27–28 ноября 2002 г. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. С. 171–174.
- Бугаев В. Ф.** 2003а. Особенности динамики численности нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Азабачье и современная стратегия рационального использования запасов нерки р. Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. III научн. конф. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. С. 11–23.
- Бугаев В. Ф.** 2003б. Особенности динамики численности нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Двухъярточное // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. III научн. конф. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. С. 24–28.
- Бугаев В. Ф.** 2004а. Уровни воспроизводства нерки *Oncorhynchus nerka* группировки “Е” и составляющих ее элементов (бассейн р. Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей.: Докл. IV научн. конф. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. С. 6–15.
- Бугаев В. Ф.** 2004б. Некоторые замечания по оценке результатов идентификации стад нерки *Oncorhynchus nerka* и расчета их изъятия дрефтерным промыслом в море в экономической зоне Российской Федерации по чешуе в 1995–2002 гг. Дискуссия // Изв. ТИНРО. Т. 136. С. 90–108.
- Бугаев В. Ф.** 2005. К вопросу о методике идентификации в промысловых уловах рыб локальных стад и группировок нерки *Oncorhynchus nerka* 2-го порядка бассейна р. Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. VI научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 29–30 ноября 2005 г. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. С. 99–105.
- Бугаев В. Ф.** 2006. Применение результатов идентификации в промысловых уловах особей локальных стад и группировок 2-го порядка нерки *Oncorhynchus nerka* р. Камчатка: анализ темпа роста рыб стада “А” и группировки “Е” на материалах 1989–2004 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. VI научн. конф. Петропавловск-Камчатский : Изд-во «Камчатпресс». С. 6–21.
- Бугаев В. Ф., Базаркин Г. В., Базаркина Л. А.** 2004. Жилая морфа трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, как индикатор условий нагула молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в оз. Азабачье (бассейн р. Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 139. С. 134–144.
- Бугаев В. Ф., Дубынин В. А.** 2002. Факторы, влияющие на биологические показатели и динамику численности нерки рек Озерной и Камчатка // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 657–735.
- Бугаев В. Ф., Остроумов А. Г.** 1986. Сравнительная численность производителей локальных стад и группировок нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатки // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. Владивосток : ТИНРО. С. 47–52.
- Егорова Т. В.** 1968. Основные закономерности, определяющие динамику численности красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Озерной // Автореф. дис... канд. биол. наук. Владивосток : ТИНРО. – 22 с.
- Крогиус Ф. В.** 1957. Замечания по расчислению темпа роста лососей // Изв. ТИНРО. Т. 45. С. 198–200.
- Крогиус Ф. В.** 1961. О связях темпа роста и численности красной // Тр. совещ. по динамике численности рыб. М. : Изд. АН СССР. С. 132–146.
- Крогиус Ф. В.** 1965. О причинах изменения темпа роста красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) р. Озерной. Вопр. ихтиол. Т. 5. Вып. 3. С. 504–517.
- Крогиус Ф. В., Крохин Е. М., Меншуткин В. В.** 1969. Сообщество пелагических рыб оз. Дальнего (Камчатка). Л. : Наука. – 88 с.
- Крогиус Ф. В.** 1970. О различных типах чешуи красной в бассейне р. Камчатка и времени образования годового кольца // Изв. ТИНРО. Т. 74. С. 67–81.
- Крохин Е. М., Крогиус Ф. В.** 1937. Очерк Курильского озера и биологии красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в его бассейне // Тр. Тихоок. комитета. М.; Л. : Изд. АН СССР. С. 3–165.
- Правдин И. Ф.** 1966. Руководство по изучению роста рыб. М. : Пищевая пром-сть. – 373 с.
- Селифонов М. М.** 1975. Промысел и воспроизводство красной бассейна р. Озерной // Автореф. дис... канд. биол. наук. Владивосток : ТИНРО. – 23 с.
- Чугунова Н. И.** 1959. Руководство по изучению рыб. М. : Изд. АН СССР. – 163 с.
- Шунтов В. П., Темных О. С.** 2004а. Взгляд на лосолевую путину–2004 через призму итогов изучения и промысла лососей в 2003 г. // Рыбное хоз-во. № 2. С. 26–27.

Шунтов В. П., Темных О. С. 2004b. Превышена ли экологическая емкость Северной Пацифики в связи с высокой численностью лососей: мифы и реальность // Изв. ТИНРО. Т. 138. С. 19–36.

Azumaya T., Ishida Y. 2000. Density interactions between pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*) and their possible effects on distribution and growth in the north Pacific ocean and Bering sea // Bull. NPAFC. № 2. P. 165–174.

Bigler B. S., Welch D. W., Helle J. H. 1996. A review of size trends among North Pacific salmon *Oncorhynchus* spp. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 53. P. 455–465.

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

Bugaev V. F. 1987. Recommendation for rational exploitation of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from the Kamchatka River // Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management / H. D. Smith, L. Margolis and C. C. Wood (ed.). – Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. Vol. 96. P. 396–405.

Bugayev V. F. 2001. On pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) number influence on Asian sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // North Pacific Marine Science Organization (PICES) Tenth Annual Meeting October 5–13, 2001. Victoria. B.C. Canada. P. 139.

Bugayev V. F. 2002. On pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) number influence on Asian sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) abundance // NPAFC Doc. 628. 2002. KamchatNIRO. Russia. – 11 p.

Bugayev V. F. 2004a. Stock abundance dynamics of Azabachye Lake and Dvukhyrtochnoye Lake sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from the results of sockeye salmon origin identification in the coastal and river catches of Kamchatka River Basin // Workshop on application of stock identification in defining marine distribution and migration of salmon. NPAFC Tec Rep 5. Vancouver. Canada. P. 111–113.

Bugayev V. F. 2004b. Results of identification of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) secondary local stocks and secondary groups of local stocks in the coastal and river catches of Kamchatka River for 1978–2001 // Workshop on application of stock identification in defining marine distribution and migration of salmon. NPAFC Tec Rep 5. Vancouver. Canada. P. 114–116.

Bugaev V. F. 2006. Correlation between Kamchatka River sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* freshwater and ocean growth rates and stock abundance (on the data for 1989–2004) // Climate variability and ecosystem impacts on the North Pacific: a basin-scale synthesis. 2006 // PICES / GLOBEC Symposium April 19–21, 2006. Honolulu. U.S.A. P. 11.

Bugayev V. F., Dubynin V. A. 2000. Factors influencing abundance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from the Ozernaya River, Southwest Kamchatka // Recent changes in ocean production of Pacific Salmon // J. H. Helle, Y. Ishida, D. Noakes and V. Radchenko (ed.). – North Pac. Anadromous Fish Com. Bull. № 2. Vancouver. Canada. P. 181–189.

Bugaev V. F., Welch D. W., Selifonov M. M., Grachev L. E., and Eveson J. P. 2001. Influence of the marine abundance of pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) on growth of Ozernaya River sockeye // Fish. Oceanogr. Vol. 10: 1. P. 26–32.

Bugaev V. F., Welch D. W., Selifonov M. M., Grachev L. E., and Sweet M. M. 1996. Influence of the marine abundance of pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) on growth of Ozernaya River sockeye, 1970–1994 // (Document submitted to North Pacific Anadromous Fish Commission). Dept. of Fisheries and Oceans, Biological Sciences Branch, Pacif. Biological Station, Nanaimo, B. C. – 20 p.

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

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

Foerster R. E. 1968. The Sockeye Salmon, *Oncorhynchus nerka*: Fish. Res. Bd. of Canada. Bull. 162. – 442 p.

Ishida Y., Ito S., Kaeriyama M. et al. 1993. Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 50. P. 290–295.

Ishida Y., Ito S., Murai K. 1995. Density-dependent growth of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in the Bering Sea and Western North Pacific // NPAFC Doc. 140. Nat. Res. Inst. of Far Seas Fisheries. Shimizu, Japan. – 17 p.

Kaeriyama M. 2003. Evolution of carrying capacity of Pacific Salmon in the North Pacific Ocean for ecosystem-based sustainable conservation management // NPAFC Techn. Rep. № 5. P. 1–4.

Klovath N. 2000. Tissue degeneration in shum salmon and carrying capacity of the North Pacific Ocean // Bull. NPAFC. № 2. P. 83–88.

Koenigs J. P., Burkett R. D. 1987. Population characteristics of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) smolts relative to temperature regimes, euphotic volume, fry density, and forage base within Alaskan lakes // Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management / H. D. Smith, L. Margolis and C. C. Wood (ed.). – Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. Vol. 96. P. 216–234.

Koenigs J. P., Geiger H. J., Hasbrouck J. J. 1993. Smolt-to-adult survival patterns of sockeye salmon: effects of smolt length and geographic latitude when entering the sea // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 50. № 3. P. 600–611.

Narver D. W. 1968. Identification of adult sockeye salmon groups in the Chignik River system by lakustrine scale measurement, time of entry and time of location spawning // Further studies of Alaska sockeye salmon. Seattle. № 3. P. 113–148.

- NPAFC Bulletin number 1. 1998. Assessment and status of Pacific Rim salmonid stocks // Vancouver. Canada. – 514 p.
- NPAFC Bulletin number 2. 2000. Recent changes in ocean production of Pacific Salmon // Vancouver. Canada. – 359 p.
- NPAFC Bulletin number 3. 2003. A review of the research on the early marine period of Pacific Salmon by Canada, Japan, Russia, and the United States // Vancouver. Canada. – 152 p.
- NPAFC Bulletin number 4. 2007. Status of Pacific Salmon and their role in North Pacific marine ecosystems // Vancouver. Canada. – 337 p.
- Ogura M., Ito S.** 1994. Change in the known ocean distribution of Japanese chum salmon, *Oncorhynchus keta*, in relation to the progress of stock enhancement // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 51. P. 501–505.
- Pacific salmon life histories. 1991. // Edited by C. Groot and L. Margolis. Vancouver. Canada: USC Press. 1991. – 564 p.
- Roggers D., Ruggerone G.** 1993. Factors affecting marine growth of Bristol Bay sockeye salmon // Fish. Research. 18. P. 89–103.
- Ruggerone G. T., Zimmermann M., Myers K. W., Nielsen J. L., Roggers D. E.** 2003. Competition between Asian pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and Alaskan sockeye salmon (*O. nerka*) in the North Pacific Ocean // Fish. oceanog. 12: 3. P. 209–219.
- Ricker W. E.** 1962. Comparison of ocean growth and mortality of sockeye salmon during their last two years // J. Fish. Res. Bd. of Can. Vol. 19. № 4. P. 531–560.
- Ricker W. E.** 1995. Trends in the average size of Pacific salmon in Canadian catches // Climate change and northern fish populations / R.J. Beamish (ed.). – Can. Spec. Fish. Aquat. Sci. Vol. 121. P. 593–602.
- Volobuev V. V.** 2000. Long-term changes in the biological parameters of chum salmon of the Okhotsk Sea // Bull. NPAFC. № 2. P. 175–180.
- Welch D. W., Morris J. F. T.** 1994. Evidence for density-dependent marine growth in British Columbia pink salmon population // NPAFC Doc. 97. Dept. of Fish. and Oceans. – 33 p.