

КАМЧАТСКИЙ ФИЛИАЛ ГОСУДАРСТВЕННОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ «ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И
ОКЕАНОГРАФИИ»

(Камчатский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («КАМЧАТНИРО»))

На правах рукописи



Шубкин Сергей Викторович

**БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА, ПОПУЛЯЦИОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И
ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* СЕВЕРО-
ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ В СВЯЗИ С ЗАДАЧАМИ РАЦИОНАЛЬНОГО
ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЕЕ ЗАПАСОВ**

1.5.13. Ихтиология

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

Бугаев Александр Викторович

доктор биологических наук

Москва – 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	10
ГЛАВА 2. БИОЛОГИЯ ВИДА.....	16
2.1 Ареал.....	16
2.2 Внутривидовая структура.....	17
2.3 Жизненный цикл.....	18
2.4 Состояние запаса.....	20
2.5 Общие принципы управления запасом тихоокеанских лососей.....	24
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	31
3.1 Методы сбора полевого материала.....	31
3.2 Методы камеральной обработки.....	36
3.3 Методы оценки численности запаса.....	37
3.4 Методы графической и статистической обработки данных.....	42
3.5 Методы моделирования динамики запасов и регулирования промысла.....	42
ГЛАВА 4. ВНУТРИВИДОВАЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЗАПАСА.....	44
4.1 Пространственная структура запаса	44
4.2 Экологические и темпоральные формы	46
4.3 Возрастная структура.....	51
4.4 Биологические показатели (размерно-массовый состав, соотношение полов, плодовитость).....	62
ГЛАВА 5. НЕРЕСТОВЫЙ ФОНД.....	74
5.1 Нерестовая емкость рек.....	75
5.2 Продуктивный потенциал нерестилиц	84
ГЛАВА 6. ОЦЕНКА ЗАПАСА И ЕГО ПРОГНОЗИРОВАНИЕ.....	87
6.1 Структура запаса.....	87

6.1.1 Промысловая и нерестовая численность.....	87
6.1.2 Динамика подходов.....	99
6.2 Прогнозирование запаса.....	104
6.2.1 Численность поколений.....	104
6.2.2 Определение прогнозной величины возврата.....	108
ГЛАВА 7. УПРАВЛЕНИЕ ПРОМЫСЛОМ.....	119
7.1 Промысловая эксплуатация популяций.....	119
7.2 Организация регулирования промысла.....	124
7.3 Перспективное планирование промысла.....	132
ВЫВОДЫ.....	134
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	137

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. В основу рационального рыболовства заложен принцип сохранения биоресурсов на уровне, обеспечивающем их стабильное воспроизводство. Это необходимое условие для создания устойчивого многолетнего рыболовства, позволяющего получить положительный экономический эффект в целях развития рыбохозяйственного комплекса страны.

В пределах Камчатского края особую роль в функционировании рыбной промышленности играют тихоокеанские лососи. К особо ценным видам рыб рода *Oncorhynchus* относится нерка *O. nerka*. Вид является массовым и периодически, после горбуши, делит 2 или 3 место с кетой в региональном лососевом промысле. В Камчатском крае воспроизводится порядка 95% запасов дальневосточной нерки (Бугаев, 1995, 2011; Бугаев, Бугаев, 2003). Некоторые единицы запасов вида (локальные стада рек Камчатка и Озерная) относятся к водным биологическим ресурсам, добыча (вылов) которых обеспечивают жизнедеятельность отдельных населенных пунктов Камчатского края (п. Усть-Камчатск, п. Озерновский).

Исследованиям нерки северо-восточного побережья Камчатки (Карагинская подзона) до недавнего времени не уделялось должного внимания, а между тем, ее численность составляет около 10% от общего запаса вида в Камчатском крае. В течение всей истории исследований КамчатНИРО, в силу географической удаленности региона и отсутствия должной транспортной инфраструктуры, сбор первичной биологической информации в отношении нерки северо-восточных стад производился не регулярно. Это позволило сформировать определенные представления о биологии и динамике численности региональных запасов вида. Однако для рационального управления запасами нерки северо-востока Камчатки необходимы более углубленные исследования, затрагивающие вопросы популяционной организации и динамики численности отдельных стад вида.

В представленной работе проведена систематизация и анализ накопленной многолетней биологической информации о нерке Северо-Восточной Камчатки. Это позволило разработать и внедрить механизмы регулирования промысла

основных единиц запасов вида, направленных на обеспечение эффективного воспроизводства и стабильного рыболовства нерки в регионе. Полученные данные используются при прогнозировании динамики запасов и определении объемов потенциального промыслового изъятия вида в Карагинской подзоне.

Степень разработанности темы. Исследованию нерки Северо-Восточной Камчатки посвящено не так много работ. Большинство из них ориентированы на изучение генетики, биологии и динамики численности запасов конкретных локальных стад вида, воспроизводящихся в наиболее промыслово-значимых водных объектах региона. Упомянутые исследования, как правило, носят не системный характер. Наиболее фундаментальные работы относятся к описанию нерестового фонда лососевых рек Северо-Восточной Камчатки.

К настоящему времени накопленный объем материала, включая результаты современных исследований, позволяет обобщить и проанализировать весь массив информации, сформулировать методические подходы и инструменты управления запасами нерки северо-восточного побережья Камчатки, в роли единиц которых выступают популяционные комплексы, объединенные по экогеографическому принципу.

Цель и задачи работы. Цель настоящей работы — разработать основные подходы к рациональному использованию запасов нерки Северо-Восточной Камчатки на основе оценки биологической структуры, популяционной организации и динамики ее численности.

Для достижения поставленной цели необходимо решить следующие задачи:

- 1) выявить особенности популяционной организации вида;
- 2) представить биологическую структуру вида;
- 3) определить продуктивность нерестилищ вида;
- 4) провести ретроспективный анализ многолетней динамики численности (промысел, нерест) региональных запасов вида;
- 5) актуализировать методологические принципы прогнозирования численности региональных запасов вида;

- б) оценить эффективность промысловой эксплуатации вида с позиции формирования системы стабильного устойчивого рыболовства;
- 7) разработать базовые принципы регулирования промысла.

Научная новизна. В работе приведена наиболее полная информация о биологии и динамике численности нерки Северо-Восточной Камчатки. Впервые дана комплексная характеристика региональных популяционно-биологических особенностей вида. Выявлены закономерности формирования структуры запасов. Оценена степень влияния промысла на воспроизводственный потенциал вида в регионе. Разработана методика прогнозирования подходов производителей и обоснования возможного вылова. Впервые представлен комплекс мер регулирования рыболовства, направленных на улучшение воспроизводственного потенциала вида и оптимизации промысла в долгосрочной перспективе.

Теоретическая и практическая значимость. Проведенные исследования позволили систематизировать данные о биологии, динамике численности и пространственно-временной популяционной структуре нерки Северо-Восточной Камчатки. На основе выявления внутривидовой структуры и выделения самостоятельных единиц воспроизводства вида в регионе была разработана поэтапная методология оценки величины запасов этих популяционных комплексов с учетом особенностей функционирования. Систематизация и формализация полученной информации позволила перейти от инерционных экспертных оценок к моделированию динамики численности запасов и прогнозированию возвратов.

Результаты анализа временных рядов промысловой статистики и репродуктивного запаса положены в основу разработки принципов регулирования промысла, и установления режима эксплуатации вида. Выявленные закономерности функционирования популяций нерки представляют актуальность в свете развития и совершенствования методов прогнозирования ее запасов.

Методология и методы исследования. В основу методологии проведенных исследований положены биологические показатели, промысловая статистика и данные о нерестовых запасах нерки северо-восточного побережья Камчатки. Привлечены материалы кадастра нерестового фонда. При прогнозировании общих

возвратов производителей и разработке правил регулирования промысла применен модельный подход взаимосвязи «запас – пополнение», положенный в основу базовых принципов регулирования промысла.

Сбор и первичную обработку проб проводили по стандартным ихтиологическим методам. Анализ данных осуществлен инструментальными методами, интегрированными в пакетах программ: MS Excel, StatSoft Statistica, ESRI ArcGIS Pro.

Положения, выносимые на защиту:

1. Популяционный комплекс нерки Северо-Восточной Камчатки сформирован двумя крупными обособленными группировками стад, отличающихся пространственно-временной структурой и динамикой численности запасов. Определенные различия в экологии нереста производителей и условий обитания потомков в пресноводный период жизни обеспечивают особенности возрастной структуры и цикличности в динамике численности выявленных комплексов стад нерки Олюторского и Карагинского районов.

2. В рамках концепции предосторожного подхода к управлению запасами нерки разработана комплексная система управления промыслом включающая: перспективное прогнозирование величины запасов, обоснование возможного вылова, а также систему мер, ограничивающих рыболовство и направленных на снижение промысловой нагрузки в целях обеспечения достижения ориентиров пропуска производителей на нерест.

Степень достоверности. Диссертация выполнена с применением общепризнанных и апробированных методов ихтиологических исследований. Достоверность и обоснованность представленных результатов исследований подтверждается большим количеством фактического материала и его статистической обработкой.

Личный вклад автора. В 2002–2010 гг. автор принимал участие в организации и проведении экспедиционных работ на озерах и реках Олюторского района, сборе ихтиологических, гидрохимических, фито-, зоопланктонных проб, а также гидрологических и гидроакустических съемках. Проводил последующий

анализ первичных материалов по биологии нерки, их статистическую обработку и интерпретацию полученных результатов. Осуществлял определение возраста нерки. Так же с 2011 по 2021 гг. автор участвовал в аэровизуальных работах по учету численности производителей тихоокеанских лососей (в том числе нерки) в речных системах северо-восточного побережья Камчатки и последующем анализе полученных данных.

Апробация работы. Материалы диссертации представлены на российских и международных конференциях: «Экологическое состояние континентальных водоемов арктической зоны в связи с промышленным освоением северных территорий» (2005 г.); IX съезд Гидробиологического общества РАН (2006 г.); X съезд Гидробиологического общества РАН (2009 г.);

Публикации. По теме диссертации опубликовано 18 работ, 7 из них в изданиях, рекомендованных перечнем ВАК РФ.

Структура и объем работы. Работа изложена на 155 страницах машинописного текста, состоит из введения, семи глав, выводов, иллюстрирована 95 рисунками и 21 таблицей. Библиографический список включает 167 наименования, из них 36 иностранных и 2 ссылки на электронные интернет-ресурсы.

Благодарности. Автор выражает искреннюю и глубокую благодарность своему научному руководителю д.б.н. Александру Викторовичу Бугаеву за всестороннюю помощь в подготовке диссертации, советы и ценные указания в работе; д.б.н. Владимиру Илларионовичу Карпенко, к.б.н. Александру Анатольевичу Бонку за постановку вопроса исследования и всемерную помощь в осмыслении материала; к.б.н. Евгению Александровичу Шевлякову за консультации и замечания при подготовке работы; к.б.н. Марку Геннадьевичу Фельдману за помощь и советы при проведении статистического модельного анализа; к.б.н. Александру Владимировичу Гриценко за предоставленные первичные материалы по нерке р. Апука; сотрудникам лаборатории лососевых рыб «КамчатНИРО» за помощь в сборе и обработке материала; руководству

рыбодобывающих компаний за предоставленную возможность проведения исследовательских работ на базе предприятий.

ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Территория Северо-Восточной Камчатки расположена в границах Олюторского и Карагинского административных районов, а также включает северную часть Усть-Камчатского района. Карагинский район в наиболее узкой части полуострова имеет выход к западному побережью на участке от р. Шаманка до р. Рекинники, где с севера граничит с Олюторским районом в области сочленения с материком.

В рыбохозяйственном плане регион делится на две рыбопромысловые зоны — Восточно-Камчатская (в пределах Карагинской подзоны) и Западно-Берингоморская (в пределах Камчатского края) (рисунок 1.1).

В меридиональном направлении протяженность территории Северо-Восточной Камчатки составляет свыше 900 км, в широтном — не менее 700 км. Общая площадь водосбора рек, относящихся к бассейну Берингово моря, составляет почти 111 тыс. км². Водоразделами являются Срединный хребет в пределах полуострова и Ветвейский хребет в материковой части региона.

Рассматриваемая территория отличается значительным климатическим, геоморфологическим и гидрологическим разнообразием. Северо-восточная часть Камчатки занята горными системами, где прослеживается вертикальная зональность климата, почв и растительного покрова. Основные элементы орографии в пределах полуострова вытянуты в северо-северо-восточном направлении. На материковой части, территорию которой занимает Олюторский район, горная система имеет более сложное распределение хребтов и впадин (Ресурсы поверхностных вод, 1973)

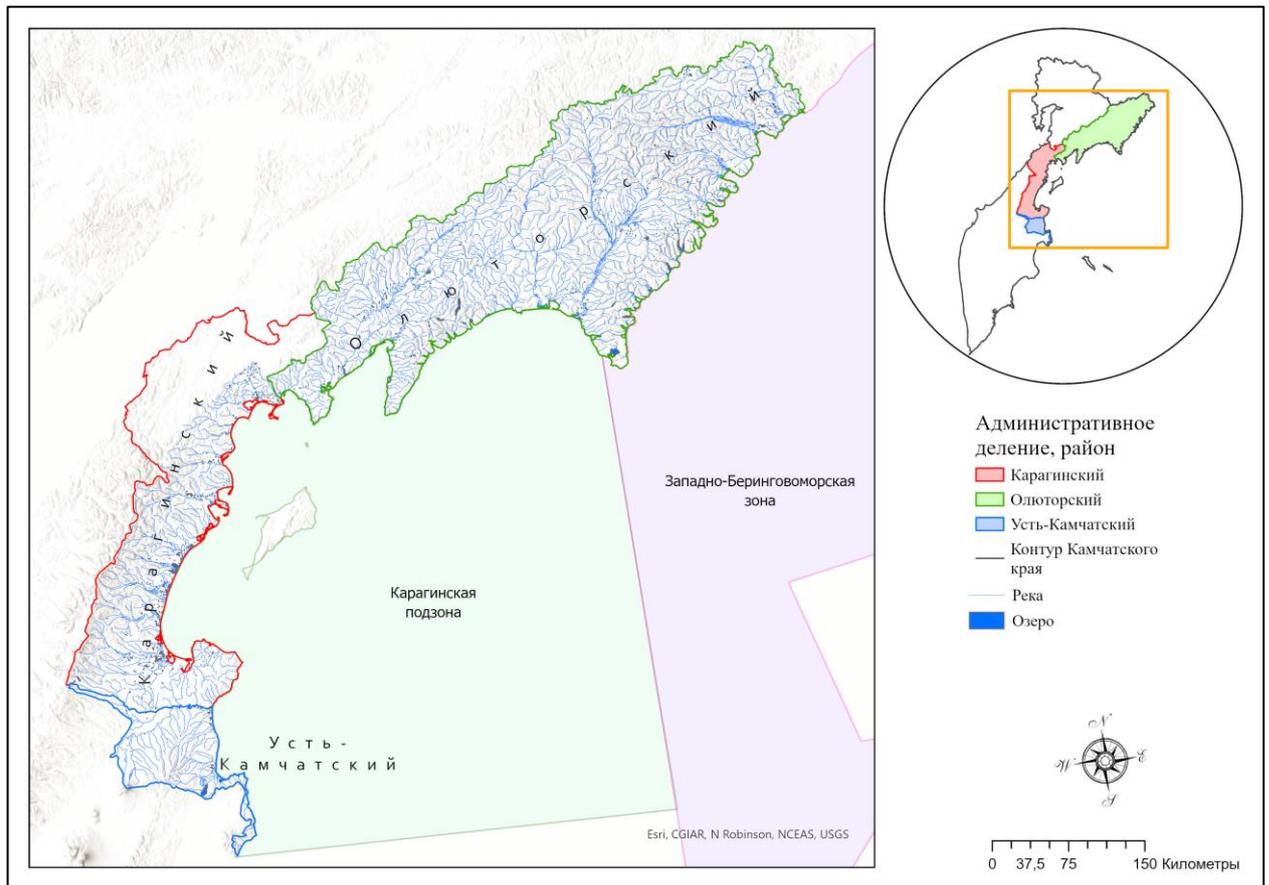


Рисунок 1.1 — Карта-схема расположения административных и рыбопромысловых районов Северо-Восточной Камчатки

Камчатка является областью современного вулканизма и активной тектонической деятельности, и, как следствие, продолжающихся процессов горообразования. Горы Срединного хребта, занимающие значительную часть Карагинского района, замыкают северный вулканический район. Горная система Олюторского района, называемая Корякским нагорьем, так же имеет вулканическое происхождение. Но здесь активное формирование рельефа, связанное с вулканическими процессами, закончилось в период четвертичных оледенений и в современную эпоху эта территория в значительно меньшей степени подвержена тектоническому воздействию и считается относительно асейсмичной зоной (Ресурсы поверхностных вод, 1973; Титов, 1961, Сметанин, Демидов, 2007).

Геоморфология региона определяет строение речной сети подразделяя северо-восточную область на два района. В южной части Карагинской подзоны (залив Карагинский) преобладают относительно небольшие водотоки с быстрым

течением, в системе которых отсутствуют крупные нагульно-нерестовые озера. В северной части подзоны (заливы Корфа и Олюторский), напротив, расположены водотоки с большой площадью водосбора, включающие крупные озерно-речные комплексы, являющиеся местами массового нереста и нагула нерки (Крохин, 1960, 1965; Бугаев, Кириченко, 2008; Ресурсы поверхностных вод, 1973).

Характерной особенностью рек северо-восточного речного района является формирование речного аллювия в среднем течении. Возникновение подобных участков связано с динамикой речного потока, который на выходе из предгорий, с уменьшением уклона речного русла, замедляет течение, что приводит к аккумуляции речных отложений. Как правило на таких участках расположено большинство нерестилищ тихоокеанских лососей, что обусловлено наличием выходов грунтовых вод, возникающих в результате понижения базиса речной эрозии (рисунок 1.2, 1.3) (Крохин, 1965).



Рисунок 1.2 — Фрагмент речного русла р. Дранка (Карагинский район) с выраженным участком аллювиальных отложений



Рисунок 1.3 — Нерест нерки среди аллювиальных отложений речного русла р. Дранка (Карагинский район)

Степень развития речной сети неравномерна. Наиболее развита гидрографическая сеть Олюторского района, где коэффициент густоты речной сети изменяется в пределах от 0,6 до 0,9 км/км² достигая наибольших значений (до 1,0 км/км²) в горной местности. Горно-тундровый характер местности и широкое распространение многолетнемерзлых пород формирует значительную разветвленность и многорукавность русел. В пределах Карагинского района коэффициент густоты речной сети несколько ниже и равен 0,4–0,8 км/км² (Ресурсы поверхностных вод, 1973) (рисунок 1.4).

Питание рек преимущественно снеговое, а преобладающей формой перемещения воды является подземный сток. Широкое распространение пористых вулканических пород способствует высокой аккумуляции воды. Поэтому несмотря на то, что поверхностное питание (талый сток) имеет превалирующий характер (60–70%) подземные воды стабилизируют функционирование речных систем.

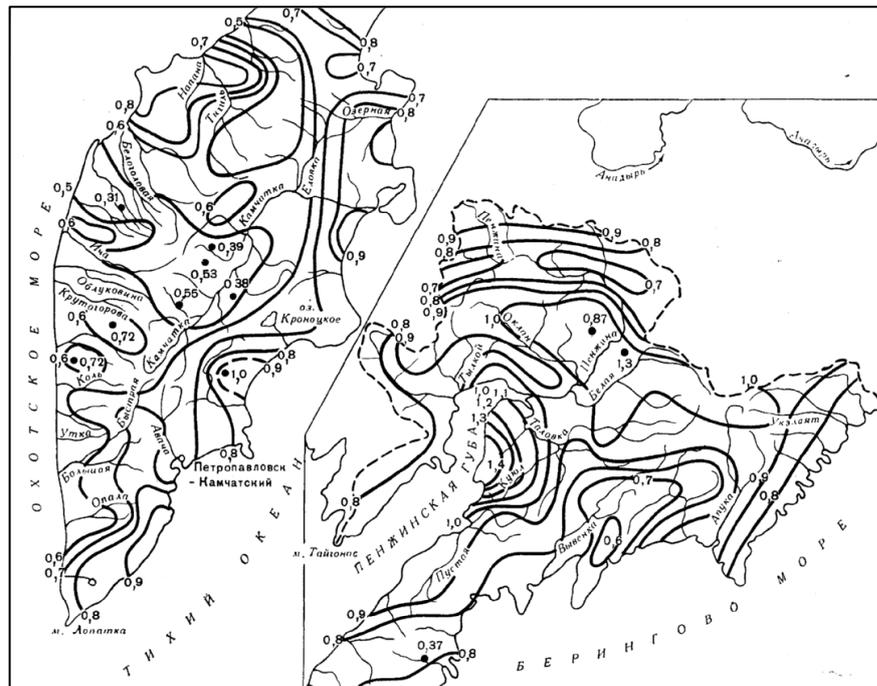


Рисунок 1.4 — Схематическая карта густоты речной сети (км/км²) (Ресурсы поверхностных вод, 1973)

Гидрохимической особенностью рек Камчатки является их слабая минерализация. Гидрологический режим рек характеризуется хорошо выраженным весенне-летним половодьем, относительно высокой летней и низкой зимней меженью (Ресурсы поверхностных вод, 1973). Следует отметить, что на протяжении прошедших 10 лет (2012–2021 гг.) в регионе наблюдается снижение водности рек в летний период, вызванное уменьшением количества осадков. Крайнее проявление этого явления отмечено в бассейнах рек Карагинского района, где в 2016 г. наблюдалось обмеление речного русла (рисунок 1.5, 1.6). Подобное критическое истощение рек привело к выводу из разряда действующих ряд ключевых нерестовых участков лососей. В Олюторском районе также прослеживается тенденция на снижение водного уровня рек в летнюю межень, но обмеление русел зафиксировано не было. Вероятно, обилие многолетнемерзлых талик, участвующих в грунтовом питании рек в теплый период, способствует сохранению положительного водного баланса, предотвращая (или сокращая) процесс инфильтрации воды в следствие снижение мощности руслового потока.

Так же следует отметить, что степень изученности рек северной части

Камчатского края весьма ограничена. Единственный гидрологический пост находился в бас. р. Пенжина (северо-западное побережье), а в реках северо-восточного побережья вообще не проводили планомерных наблюдений.



Рисунок 1.5 — Основное русло и обмелевший приток первого порядка (левый берег) р. Хайлюля (2016 г.)



Рисунок 1.6 — Обмелевшее русло р. Ивашка (верхнее течение) (2016 г.)

ГЛАВА 2. БИОЛОГИЯ ВИДА

2.1 Арел

Ареал нерки занимает североазиатское и североамериканское побережья (рисунок 2.1). В восточной части ареала (на американском побережье) вид чаще всего встречается на участке побережья от Бристольского залива в южном направлении до р. Фрейзер (Foerster, 1968; Burgner, 1991, Wood, 1995; Quinn, 2005, 2018; The ocean ecology..., 2018). На азиатском побережье наиболее многочисленна нерка на Камчатском полуострове, доля которой в среднем достигает 95%, от общих запасов вида на побережье (Бугаев, Бугаев, 2003). На Камчатке воспроизводятся два крупнейших в Азии стада нерки — стадо нерки р. Озерная (западное побережье) и стадо нерки р. Камчатка (восточное побережье) (Бугаев, 1995).

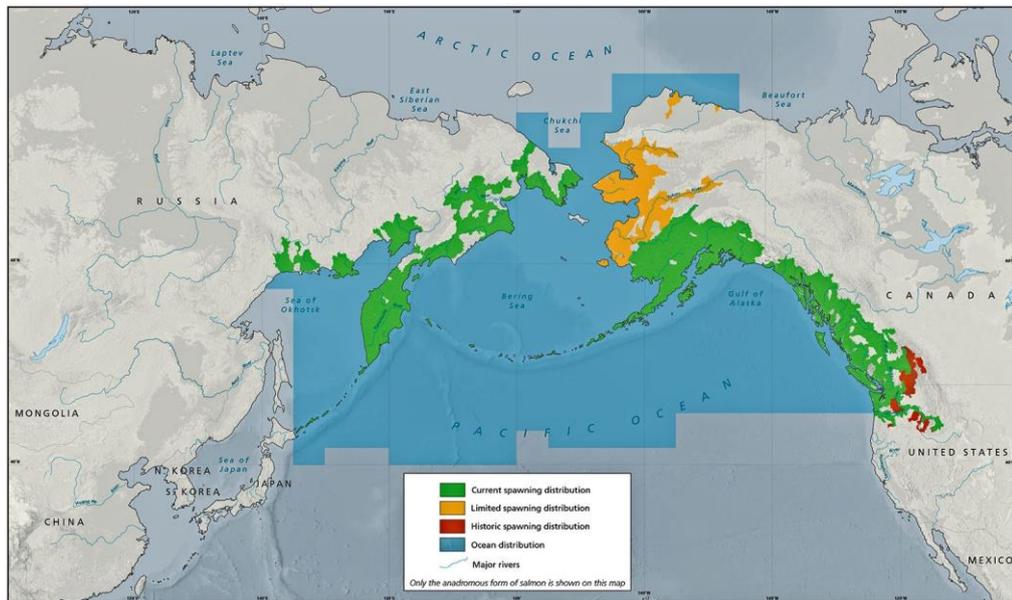


Рисунок 2.1 — Ареал нерки (зеленым цветом обозначена область современного нерестового ареала, оранжевым — районы с ограниченным нерестом, красным — исторический нерестовый ареал, голубым — распространение в морях) (Augerot, 2005)

2.2 Внутривидовая структура

Для тихоокеанских лососей характерно многообразие жизненных циклов и стратегий, что определяет их высокую экологическую пластичность (Савваитова, 1989; Павлов и др., 2001; Иванков, Иванкова, 2020), среди которых нерка (*Oncorhynchus nerka*) выделяется наиболее сложной внутривидовой структурой (Foerster, 1968; Ricker, 1972; Коновалов, 1980; Глубоковский, 1995; Бугаев, 1995; Брыков и др., 2005; Шунтов, Темных, 2008).

Анадромная миграция половозрелой нерки в разных частях ареала длится с мая по сентябрь. Значительная изменчивость во времени и продолжительности нерестового хода связана с разнообразием мест нереста в пределах речной системы (Burgner, 1991). Нерестовые станции нерки существенно отличаются от мест нереста других видов тихоокеанских лососей, поскольку производители осваивают нерестовые участки как в речных системах, так и в озерных. По типологии нерестилища нерки относят к участкам выхода напорных грунтовых вод, с относительно постоянным суточным и сезонным температурным режимом. Расположение таких участков, главным образом, приурочено к повышенным участкам территории — предгорным и горным районам речного бассейна. Наиболее типичными местами нереста нерки являются нерестилища ключевого типа — лимнокрены и реокрены (Burgner, 1991; Леман, 2003; Базаркин, 2008).

Относительное разнообразие нерестовых биотопов нерки, обусловленных строгой привязкой к местам выхода грунтовых вод, способствовало формированию сложной внутривидовой структуры. Результаты исследований популяционной структуры нерки изложены в теории локальных стад (Коновалов, 1980; Глубоковский, 1995; Бугаев, 1995; Алтухов и др., 1997; Макоедов, 1999; Варнавская, 2006; Хрусталева, 2007), согласно которой, стадо может состоять из одной или нескольких популяций, которые, в свою очередь, формируют отдельные субпопуляции (изоляты). В основе структурных образований лежит механизм хоминга (инстинкт дома — противоположный стрейнгу), который у нерки является одним из самых высоких среди видов рыб рода *Oncorhynchus* — приблизительно

98–99% (Коновалов, 1980; Салменкова, 2016).

Высоко избирательная способность нерки возвращаться к местам нереста формирует ее жизненную стратегию, подразделяя вид на две экологические формы — реофильную («речной» тип) и лимнофильную («озерный» тип), которые отличаются особенностями воспроизводства, пресноводного нагула, скоростью оборачиваемости поколений и их численностью (Foerster, 1968; Коновалов, 1980; Burgner, 1991; Глубоковский, 1995; Бугаев, 1995;). Нерка «озерного» типа, нерестится в притоках и литоральной зоне озер. «Речная» нерка, воспроизводится на русловых нерестилищах водотоков. Считается, что у «речного» типа нерки более высокий показатель стрейнга (Wood, 1995), — основного механизма расселения вида (Quinn, 1984; Салменкова, 2016; Pitman K.J. et al., 2021).

Помимо экологических форм в популяционной организации нерки выделяют темпоральную структуру, образующую временные расы, отличающиеся генетическими и морфометрическими особенностями (Крогиус, 1983; Глубоковский, 1995; Бугаев, 1995, Хусталева, Кловач, 2015; Пильганчук и др., 2019).

Наличие пространственно-закрепленных эколого-темпоральных форм сформировало у нерки множество адаптированных локальных группировок разных уровней, которые нередко являются репродуктивно изолированными (Ricker, 1972; Коновалов, 1980; Глубоковский, 1995; Алтухов и др., 1997) формируя экогеографические единицы вида (Животовский, 2017, 2022).

2.3 Жизненный цикл

Нерка относится к моноциклическим рыбам, погибающим после нереста (Бердышев, 1967). Однако зарегистрированы случаи постнерестового выживания у особей жилой формы нерки — кокани (*Oncorhynchus nerka kennerlyi*), тем не менее фактов повторного нереста отмечено не было (Маркевич, 2011). Более того, свидетельства постнерестового выживания зафиксированы только у представителей интродуцированных популяций в безрыбные водоемы (Погодаев,

Куренков, 2007).

Нерест нерки проходит с конца июня до января–февраля, но подавляющая часть производителей нерестится с июля по сентябрь–октябрь. Эмбриональное и личиночное развитие нерки длится от 5 до 8 месяцев. Продолжительность пресноводного периода у молоди нерки зависит от мест нагула и в основном длится от 1 до 4 лет. В реках молодь чаще проводит около года, в озерах — от 2 до 3 лет, реже до 4 лет. При определенных условиях молодь может задерживаться в пресноводных водоемах до 5–6 лет (Foerster 1968; Смирнов, 1975; Quinn, 1984; Burgner, 1991; Бугаев, 1995, 2008; Шунтов, Темных, 2008). Так же нерка образует карликовые формы, достигающие половой зрелости в пресной воде, но данная форма в основном представлена самцами. Карликовые самки крайне малочисленны и встречаются далеко не во всех озерах (Крогиус, 1981).

Миграция молоди в морские воды проходит в разные сроки и зависит от периода нереста и широтного расположения мест обитания вида. В южных районах миграция начинается в апреле–мае, в северной части ареала — в июне–июле (Burgner 1991). В некоторых работах указывается на связь начала ската молоди в море с формированием определенных термических и гидрологических условий в озерах и реках после распаления льда (Крогиус, 1954; Foerster 1968). Но данное предположение не находит поддержки у сторонников экосистемного подхода (Шунтов, Темных, 2008). Обычно скат молоди заканчивается в июне–июле, но может продолжаться и до конца августа (Егорова, 1967; Коновалов, 1980, Бугаев, 1995), а в некоторых случаях и до сентября (Черешнев и др. 2002).

В море нерка обычно проводит от 1 до 4 лет, при этом большая часть особей возвращается к местам нереста после второй и третьей зимовки (Бугаев, 1995; The ocean ecology..., 2018). У нерки отмечен наименьший показатель температурной адаптации, ограниченный изотермами от 1,5 до 6 С, что сужает площадь ее нагульных миграций в открытых водах в сравнении с другими видами тихоокеанских лососей, у которых граница температурного максимума расширена до изотерм 10–10,5 С к югу (Бирман, 1985, 2004). По другим данным нерка распределяется в морской акватории в пределах изотерм в 3,3–13,3 С и

максимальной солености в 33,46 PSU (практические единицы солености), в то время как для других видов рода *Oncorhynchus* параметр максимального температурного предела оценивается от 15,6 до 16,6 С, а верхний гало-предел в 33,95–34,37 PSU. Понимание пределов температуры и солености для нерки в открытых водах предоставляет исследователям инструменты моделирования сезонного распределения и предположений о влиянии изменения климата на будущую среду обитания в океане доступную для вида (Azumaya et al., 2007).

Возрастная структура нерки сложная, пресноводный возраст варьирует в пределах от 0 (сеголетки) до 5–6 лет, длительность морского периода также находится в широких пределах и изменяется от 1 до 5 лет. Число возрастных групп у вида в целом может достигать 41 (Черешнев и др. 2002), но обычно в азиатских популяциях нерки насчитывается около 20 возрастных групп, при этом основу численности формируют 3 возрастные группы (Бугаев, 1995; 2011).

Размерно-массовые характеристики тела половозрелой нерки изменяются в пределах от 45 до 70 см и массе от 2 до 4 кг (Quinn, 2005, 2018;). На севере ареала половозрелые особи могут достигать 80–85 см при массе 5–6 кг (Бугаев, 1995; Черешнев и др., 2002; Голубь, 2007).

Абсолютная индивидуальная плодовитость составляет от 750 до 9956 икр. при колебаниях средних от 2132–6990 икр. Показатели абсолютной плодовитости вариативны, но определенная количественная закономерность на увеличение данного показателя прослеживается с юга на север ареала (Семко, 1954; Бугаев, 1995; Голубь, 2007).

2.4 Состояние запаса

Масштабных определений общей численности тихоокеанских лососей, включающих морской и пресноводный периоды не проводилось. Поэтому при рассмотрении многолетней динамики численности тихоокеанских лососей в качестве количественного критерия обычно используют данные промысловой статистики.

Первые сведения официальной статистики коммерческого промысла нерки датированы 1905 г. и относятся к североамериканскому побережью (Foerster, 1968). Официальная статистика отечественного лососевого промысла ведется с 1909 г., а данные по вылову нерки относятся к 1910 г. (Уловы тихоокеанских лососей..., 1989). Ежегодные структурированные данные вылова тихоокеанских лососей по регионам представлены в материалах Комиссии по анадромным видам рыб Северной части Тихого океана начиная с 1925 г. (North Pacific Anadromous Fish Commission (NPAFC), URL: <https://npafc.org/statistics/>).

Продолжительные временные ряды коммерческого вылова, учитывая охват промыслом на обоих материках, отражают изменения численности лососевых стад и считаются основным индикатором, свидетельствующим о состоянии запаса нерки на протяжении неполных 100 лет. На базе этих данных представляется возможность судить о динамике численности вида как в общерегиональном масштабе, так и на уровне стран регионов (North Pacific Anadromous Fish Commission (NPAFC), URL: <https://npafc.org/statistics/>) (рисунок 2.4.1)

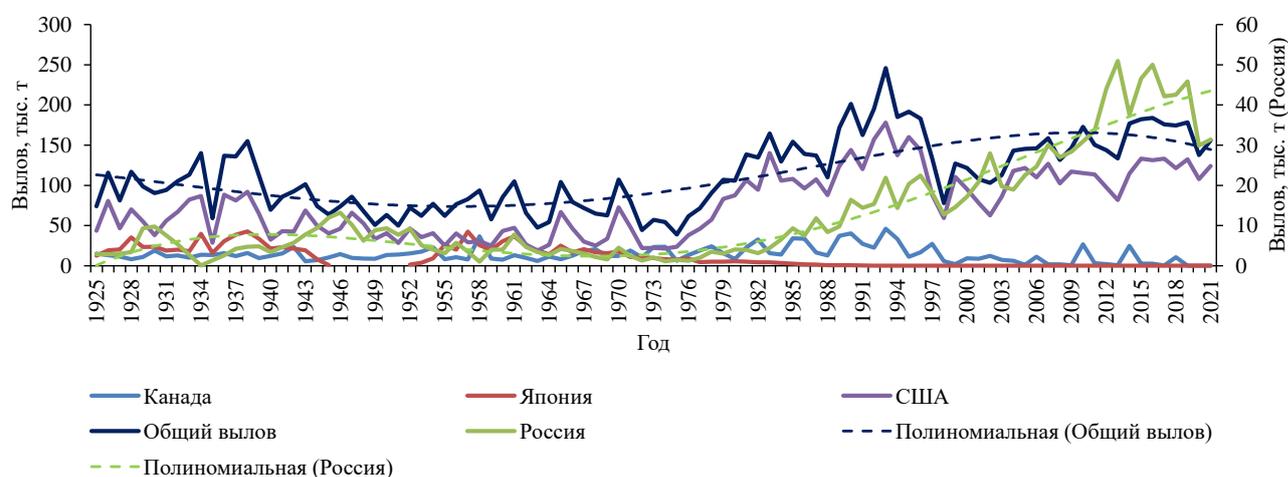
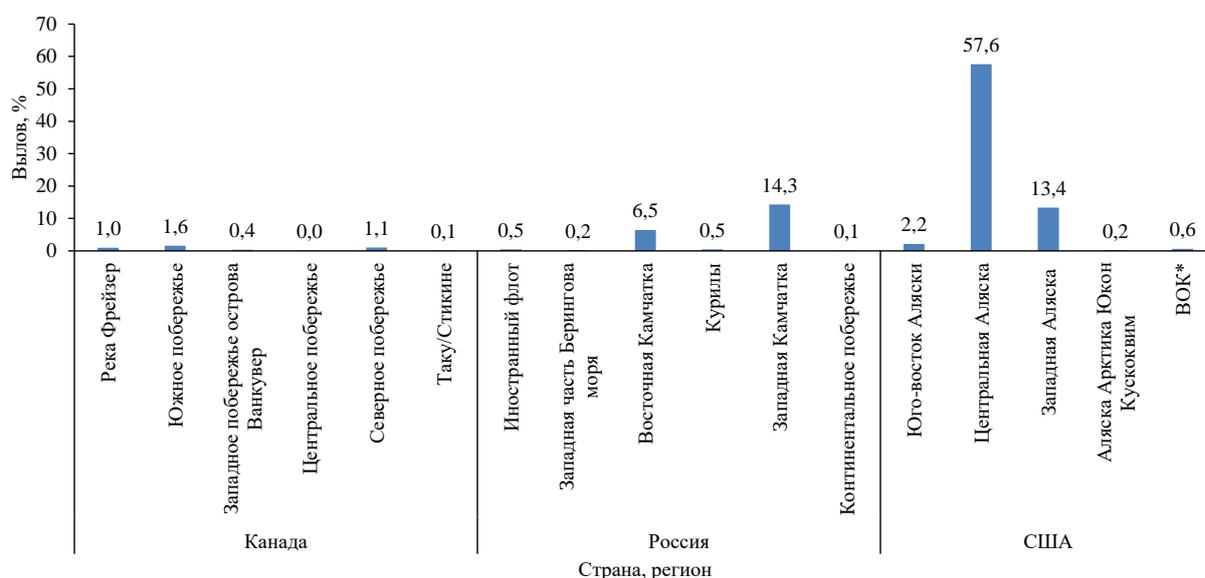


Рисунок 2.4.1 — Вылов нерки по регионам воспроизводства в период с 1925 по 2021 гг. (данные NPAFC)

За вековой период в динамике численности нерки, в эквиваленте промысловых уловов, выделяют высокопродуктивные и низкопродуктивные периоды. Умеренно высокими уловы были во всех районах с 1920-х до начало

1940-х годов, когда вылов нерки в среднем составлял 104 тыс. т. В годы низких уловов, пришедшихся на период с 1940-х до середины 1970-х годов, вылов соответствовал 70 тыс. т. Начиная с конца 1970-х годов вылов вновь стал нарастать и достиг своего максимума в 1993 г., когда промыслом было освоено 246 тыс. т. При этом средняя величина уловов с 1970-х до конца 1990-х годов составила 146 тыс. т (North Pacific Anadromous Fish Commission (NPAFC), <https://npafc.org/statistics/>).

На современном этапе (2000–2021 гг.) общерегиональный вылов вида варьировал в пределах от 103 до 184 тыс. т при средних показателях в 149 тыс. т. Основу вылова формировала нерка американского происхождения, в долевого выражении составившая 78%, из которых 70% приходилось на Центральную и Западную Аляску. Азиатские стада нерки в уловах представлены исключительно рыбой российского происхождения, преимущественно из Западной и Восточной Камчатки, совокупная доля которых соответствовала 20,8% в общем вылове (North Pacific Anadromous Fish Commission (NPAFC), <https://npafc.org/statistics/>) (рисунок 2.4.2).



Примечание: * штаты: Вашингтон, Орегон, Калифорния

Рисунок 2.4.2 — Региональный вклад в вылов нерки в период 2000–2021 гг.

Данные промысловой статистики отечественного вылова нерки в целом отражают все этапы изменения численности вида, проявившиеся в общерегиональном масштабе, но характеризуются меньшей амплитудой колебаний и тенденцией последовательного роста в период с 1980 до 2013 гг. (рисунок 2.4.1). Вылов нерки российского происхождения свидетельствует о значительном росте запаса. Так, с 1980 г. уловы нерки увеличились более чем в 16 раз — с 3,1 тыс. т в 1982 г. до 50,9 тыс. т в 2013 г. После 2013 г. вылов снизился и в среднем составил 40,7 тыс. т.

Таким образом, по имеющимся данным промысловой статистики общая величина запаса нерки в настоящий период оценивается на высокопродуктивном уровне, за исключением нерки канадского побережья, популяция которой находится в депрессивном состоянии.

Проявление периодичности у нерки, описываемой кривой вылова, так же характерное и для других видов тихоокеанских лососей, указывает на общность воздействующих факторов внешней среды.

Глобальное снижение запаса нерки, наряду с другими видами тихоокеанских лососей, связывают с ухудшением климатических условий (Бирман, 1985, 2004; Burgner, 1991; Beamish, Bouillon, 1993; Кляшторин, 2000; Кляшторин, Любушин, 2005; Шунтов, Темных, 2011; The ocean ecology..., 2018) и активизацией промысла (Моисеев, 1967; Селифонов, 1978, 1982; Синяков, 2004; Справочные материалы..., 2010; North Pacific Anadromous Fish Commission (NPAFC), URL: <https://npafc.org/statistics/>).

Вопрос влияния климатических факторов на флуктуации численности лососей признается большинством исследователей. Представления о связи климатических изменений на рыбопродуктивность были сформулированы еще в конце 1950-х годов (Ижевский, 1961, 1964). На долгопериодную зависимость колебаний численности рыб от климатических изменений указывала Дементьева Т. Ф. (1976). Работы по изучению циклических изменений в динамике численности тихоокеанских лососей через глобальный показатель солнечной активности (числа Вольфа) начаты во второй половине XX в. (Крохин,

Крогиус, 1976; Бирман, 1985, 2004). В настоящее время активно обсуждается вопрос воздействия изменений температурного режима на гидрологические условия и как следствие на продуктивность тихоокеанских лососей (Azumaya et al., 2007; Бугаев и др., 2018; Бугаев и др., 2021; Бугаев и др., 2022; Марченко, 2021; Фельдман и др., 2022;). Тем не менее единого подхода в моделировании взаимосвязей климатических явлений и продуктивности тихоокеанских лососей не разработано. Более того, региональные изменения численности не всегда коррелируют с крупномасштабными климатическими индексами (Шунтов, Темных, 2011;).

Так же помимо абиотических факторов изучается влияние плотностной регуляции через взаимодействие численности тихоокеанских лососей и других массовых видов рыб в морских и пресноводных экосистемах (Карпенко, 1982, 1988; Коновалов, 1985; Бугаев и др. 2002; Шунтов 2017).

В результате имеющегося массива информации определен набор факторов, воздействующих на динамику численности рыб и других гидробионтов. Однако до сих пор не представлено надежных универсальных корреляций о воздействии этих факторов на запасы тихоокеанских лососей (Макоедов, Макоедов 2022), что подтверждается периодическими ошибками в прогнозировании запасов тихоокеанских лососей (Шевляков и др., 2015; Шевляков и др., 2016; Шевляков и др., 2017; Темных и др., 2019; Бугаев и др., 2019, 2020).

2.4 Общие принципы управления запасом тихоокеанских лососей.

Особенности жизненного цикла тихоокеанских лососей делают данную группу рыб уязвимой для промыслового изъятия. В этой связи важным фактором является нарастающая экстенсивность промысла, связанная с высокой механизацией процесса. Стремительно набравший темп с конца XX века лососевый отечественный промысел привел к существенному снижению численности некоторых популяций тихоокеанских лососей азиатского побережья (Коваль и др., 2020; Макоедов, Макоедов, 2022; Каев, 2022). Поэтому организация и соблюдение

принципов ведения ответственного рыболовства является залогом успешного функционирования популяций лососей, обеспечивающих долговременный устойчивый вылов. Главная цель управления промыслом, это обеспечение стабильного воспроизводства рыбных запасов, решаемая комплексом регулирующих мероприятий, направленных на ограничение промысловой активности (FAO, 1995; Норинов, 2006).

В основе управления запасом лежит его оценка. Традиционно оценка запаса тихоокеанских лососей представляет набор методов на базе статистических данных промысловых уловов (как наиболее экономичное средство получения данных) и пропуска на нерестилища производителей, в совокупности формирующие величину подхода.

Современные требования к оценке запаса лежат в плоскости динамических систем, что означает не только конструирование статичного прогноза уловов, но и должно включать элементы предсказания ожидаемых трендов (Хилборн, Уолтерс, 2001). Опираясь только данными учетной статистики (вылов/пропуск) затруднительно оценить перспективы развития событий, связанных с количественной оценкой рыб. Поэтому начиная со второй половины XX столетия, в целях понимания причин изменчивости численности тихоокеанских лососей, стали активно исследовать влияние абиотических факторов на продуктивность лососей (Бирман, 1985; Beamish, Bouillon, 1993; Кляшторин, Сидоренко, 1996; Кляшторин, Любушин, 2005).

В настоящее время как инструмент прогнозирования изменений природных условий широко используют климатические индексы состояния атмосферы и гидросферы, среди которых для объяснения изменчивости численности рыб в северной части тихоокеанского региона предложено использовать следующие климатические показатели (Кляшторин, Любушин, 2005; Бугаев и др. 2018; Хен и др., 2019):

- 1) глобальная dT — средняя температурная аномалия приземного слоя воздуха;
- 2) $N.HEMI+dSST$ — индекс глобальной температурной аномалии в

Северном полушарии Земли, рассчитывается по данным всех доступных метеорологических станций, с учетом данных реконструкции температуры поверхности моря (ERSST v4), как отклонение от среднего за период с 1951 по 1980 гг.;

3) ACI — индекс атмосферной циркуляции, характеризующий доминирование «зонального» и «меридионального» переноса воздушных масс;

4) PDO — индекс тихоокеанского декадного колебания, характеризующий долгопериодные изменения поверхностной температуры северной части Тихого океана;

5) ALPI — индекс алеутского минимума, характеризующий долгопериодные изменения площади зоны пониженного давления в Северной Пацифике;

6) AO — индекс арктического колебания, характеризующий изменчивость атмосферной циркуляции Северного полушария;

7) ENSO — индекс Эль-Ниньо — Южного колебания, характеризует изменения температуры воды в центральной и восточной тропической части Тихого океана;

8) SHI — индекс Сибирского антициклона, характеризует интенсивность развития Сибирского антициклона в холодный период года.

9) NPI — индекс Тихоокеанский-Североамериканский, характеризует взвешенное по площади давление на уровне моря в регионе 30°N – 65°N , 160°E – 140°W , предназначен для измерения межгодовых и десятилетних изменений атмосферной циркуляции;

10) PNA — индекс Северо-Тихоокеанский, характеризует в холодный период года интенсивность Алеутского минимума, в теплый — Гавайского максимума.

11) WP — индекс Западно-Тихоокеанский, характеризует основную моду низкочастотной изменчивости над северной частью Тихого океана в виде диполя аномалий север-юг, с одним центром, расположенным над полуостровом Камчатка, и другим широким центром противоположного знака, охватывающим части юго-

восточной Азии и западные субтропики северной части Тихого океана.

12) A_p — индекс геомагнитной активности. Характеризует солнечную активность, интенсивность электромагнитного излучения и «солнечного ветра». Оценивают визуальным определением количества пятен (зон высокой температуры) на Солнце.

Специалисты, занимающиеся оценкой запаса, регулярно сопоставляют воздействие климатической изменчивости на цикличность в динамике численности рыб. Использование некоторых из приведенных индексов является неотъемлемой частью при формировании прогнозных оценок лососей, например горбуши Камчатского края (Фельдман и др., 2022).

Основы популяционной динамики эксплуатируемых видов рыб были заложены Ф.И. Барановым в его работе «К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства» (1918), где были сформулированы принципы к пониманию закономерностей динамики стада рыб и впервые применено дифференциальное уравнение описывающее динамику численности рыб. «Уравнение Баранова» послужило первоосновой для дальнейших математических разработок в оценке запаса.

Базовый подход к моделированию динамики запасов тихоокеанских лососей строится на зависимости между запасом рыб и величиной продуцированного им пополнения. В этом направлении широкое распространение получили модели разработанные В. Рикером (Ricker, 1954), Р. Бивертоном и С. Холтом (Beverton, Holt, 1957). Модели В. Рикера, Р. Бивертонна и С. Холта относят к аналитическим моделям — адекватно работающим в стабильных условиях пополнения, т. е. когда эксплуатируемая популяция находится в устойчивом состоянии (Бабаян, 1988). Однако, если изменения среды существенно влияют на условия выживания в жизненном цикле, то предложенные модели могут давать сбой. В этом случае встает вопрос о частичной модификации традиционных моделей путем введения дополнительных параметров (Бабаян, 1988; Дубынин и др., 2007).

Тем не менее несмотря на то, что модели «запас-пополнение» могут давать приблизительные результаты они по-прежнему являются основой

прогнозирования численности, т. к. позволяют установить безопасные пределы изъятия водных объектов. Отметим, что использование подобных зависимостей невозможно без наполнения биостатистического материала данными о возрастном составе в уловах, плодовитости и нерестовой численности.

В случае, когда степень изученности объекта промысла недостаточна и не позволяет использовать кривые пополнения запаса на основе традиционных моделей — прибегают к регрессионным моделям (Бабаян, 2000), например, модель авторегрессии и проинтегрированного скользящего среднего (autoregression and integrated moving average — ARIMA) и модель распределенного лага (distributed lag model — DLM).

В качестве вспомогательного инструмента в отношении длинноцикловых видов тихоокеанских лососей для уточнения оценки возврата старших возрастных групп рыб нередко используют остаточный метод или метод сиблингов (Peterman, 1982).

Управление запасом тихоокеанских лососей неразрывно связано с общей теорией рационального промысла и сводится к сохранению биологических ресурсов на уровне, обеспечивающем расширенное воспроизводство эксплуатируемых популяций, при стремлении к достижению максимально устойчивого вылова (MSY) (Хилборн, Уолтерс, 2001; Норинов, 2006).

В общих чертах управление запасом представляет собой параболическую зависимость прибавочной продукции запаса Y (прирост биомассы минус потери по естественным причинам) от его биомассы B , рост которой ограничивается плотностной регуляцией запаса (Бабаян, 2000). Условием, при котором реализуется данный постулат, рассматривается в состоянии статического равновесия с окружающей средой, т. е. когда совокупность абиотических и биотических факторов не проявляет сильных колебаний (Бабаян, 1986). Смысл плотностной регуляции запаса сводится к влиянию среды, как фактора, ограничивающего рост численности рыб в точке перегиба кривой, когда биомасса достигает своего максимума при нулевом росте, определяемого емкостью среды (рисунок 2.5.1).

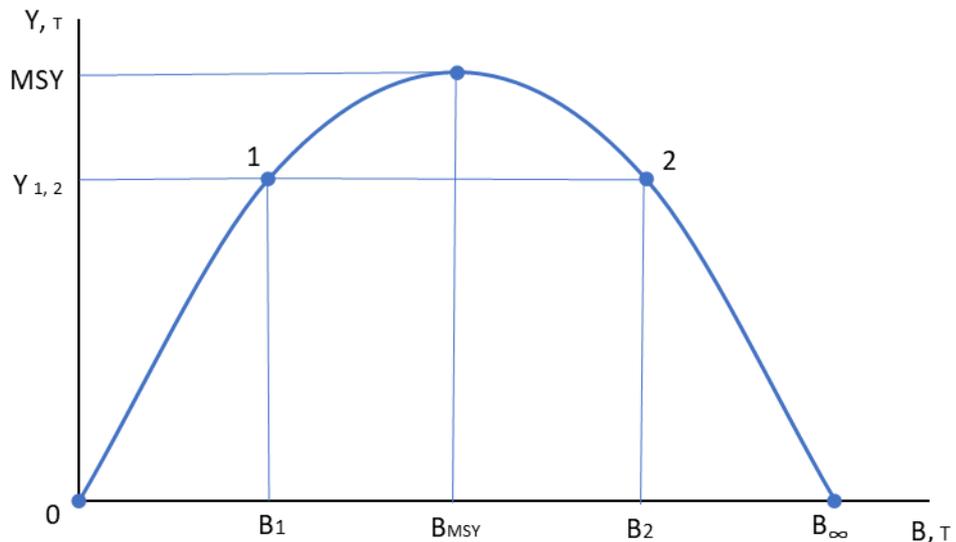


Рисунок 2.5.1 — Равновесная производственная кривая $Y = Y(B)$ (по Бабаян, 2000)

Кривая прибавочной продукции характеризует производственную способность запаса и может быть использована в долговременной стратегии промысла. Однако стоит учитывать, что условие о равновесии системы на практике, как правило, не выполняется (Бабаян, 2000). В этой связи регулирующим механизмом в краткосрочной перспективе выступает установление общего допустимого улова (ОДУ), подразумевающего изъятие особей всех поколений, составляющих промысловый запас, или, как в случае с анадромными видами, разрабатывается обоснование прогнозируемых объемов вылова (ПВ).

В подходе определения ОДУ и ПВ применяется концепция максимального устойчивого вылова (MSY), при котором режим промысла обеспечивает максимальную продуктивность запаса (Бабаян, 1986; Хилборн, Уолтерс, 2001; Pilling et.al, 2007).

Концепция MSY до сих пор является спорной. Со стороны биологов указывается на недостижимость поставленных целей. Ввиду того, что зависимость «запас-пополнение» рассматривается как стабильная система, не реагирующая заметно на совокупное влияние абиотических и биотических факторов, то это фактически определяет MSY как максимально возможно средний устойчивый вылов без учета межгодовой изменчивости (Бабаян, 1986; Хилборн, Уолтерс, 2001).

Экономическая составляющая концепции так же едва выдерживает критику. Рентабельность рыболовства заключается в том, что стоимость улова пропорциональна его величине, но фактически максимальная прибыль соответствует не точке перегиба определяющей максимальную численность при максимальном вылове, а в точке подъема (близкой к перегибу кривой) — соответствующей меньшей эксплуатации при больших размерах запаса (Хилборн, Уолтерс, 2001). В этой связи были предприняты попытки модификации MSY, которые, однако, не получили своего продолжения. Тем не менее, несмотря на недостатки, концепция MSY в настоящее время является основной в регулировании промыслом (Бабаян, 1986, 2000).

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1 Методы сбора полевого материала

Информационным обеспечением работы послужили первичные данные биологической статистики производителей нерки северо-восточного побережья Камчатки (соотношение полов, размерно-массовые показатели, возрастной состав, плодовитость), собранные в период с 1979 по 2021 гг. Анализ динамики численности и оценку запаса вида проводили на основании собственных исследований по заполнению нерестилищ в 2011–2021 гг. и опубликованной официальной статистике промысла (Уловы тихоокеанских лососей..., 1989; Северо-Восточное территориальное управление Федерального Агентства по рыболовству (СВТУ ФАР), URL: <https://xn--b1a3aee.xn--p1ai/organizatsiya-rybolovstva.html>; North Pacific Anadromous Fish Commission (NPAFC), URL: <https://npafc.org/statistics/>). Так же использованы неопубликованные данные о пропуске производителей на нерест в реки Камчатского края в 1957–2010 гг. из архива Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО») (далее «КамчатНИРО») и сведения об уловах в реках Камчатки в 1910–2010 гг. по данным отдела экспедиций «Камчатрыбвода» (в настоящее время – Камчатский филиал ФГБУ «Главрыбвод») (далее «Камчатрыбвод»).

Сбор первичного биологического материала осуществляли в основных нерестовых водотоках, преимущественно из промышленных уловов, доставляемых на рыбоперерабатывающие заводы, а также из собственных уловов в процессе проведения экспедиционных работ и на базе наблюдательного пункта «КамчатНИРО».

В Карагинском районе работы проводили в реках Ука, Хайлюля, Ивашка, Дранка, Карага, Тымлат, Кичига. В Олюторском районе — в реках Вывенка, Култушная (включая оз. Илир-Гытхын), Навыринваям (включая оз. Нгавыч-Гытхын), Пахача (включая оз. Потат-Гытхын), Апука (включая оз. Ватыт-Гытхын), Ананпыльген (включая лаг. Анана) (рисунок 3.1.1).

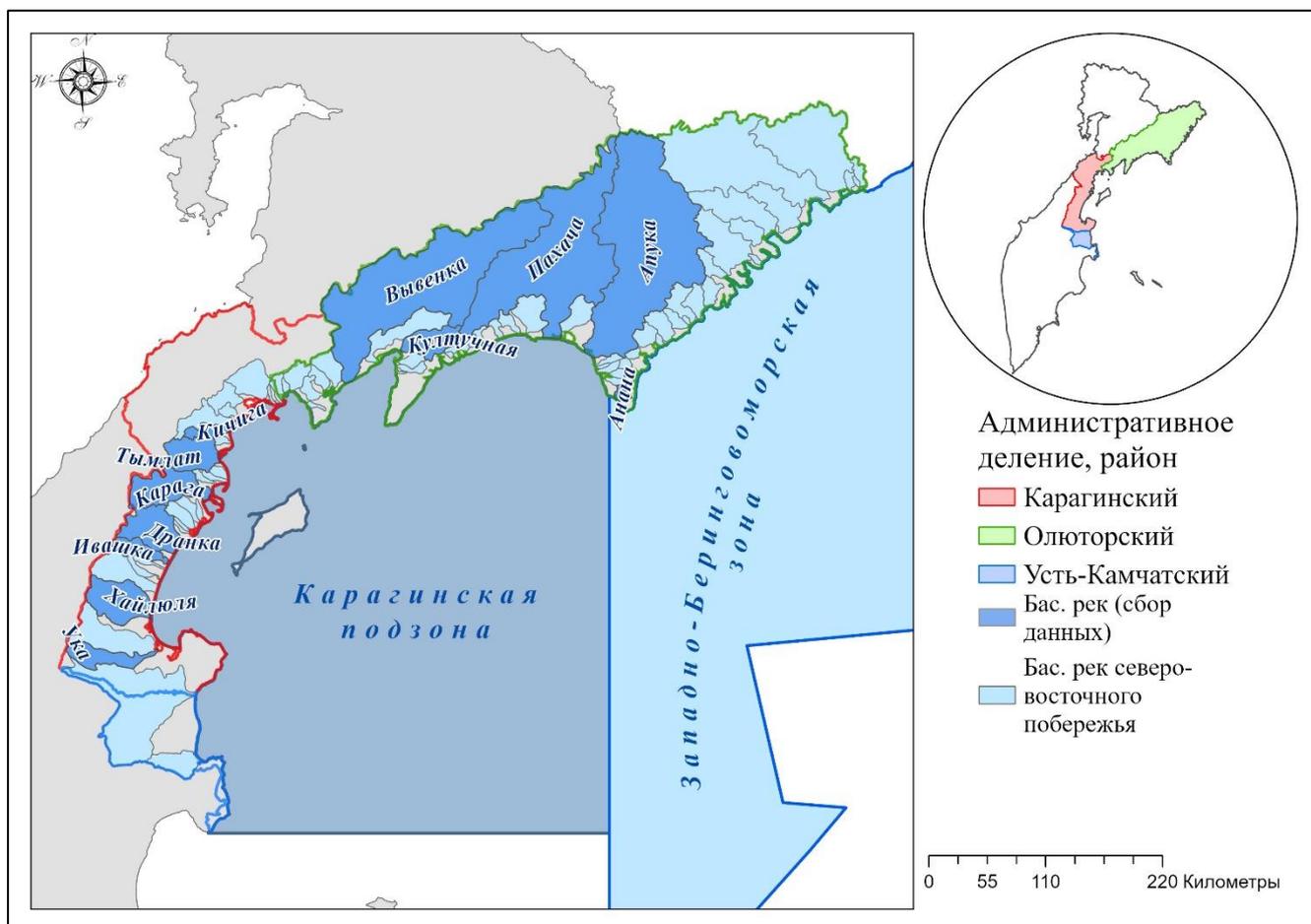


Рисунок 3.1.1 — Карта-схема расположения рыбопромысловых районов и бассейнов рек северо-восточного побережья Камчатки, где осуществляли сбор биологического материала

В силу труднодоступности района исследований работы на северо-восточном побережье Камчатки в большинстве случаев проводили нерегулярно. Из указанного списка рек ежегодные работы были организованы в бас. р. Хайлюля (Карагинский район), где на базе стационарного пункта «КамчатНИРО» наблюдения ведутся с 1979 г. В Олюторском районе регулярные исследования проводили в бас. р. Апука, здесь ряд наблюдений охватывает период с 1985 по 2021 г., а ежегодные работы ведутся с 2002 г.

В период 2002–2010 гг. экспедиционным методом также обследованы озера: Илир-Гытхын (р. Култушная), Потат-Гытхын (р. Пахача), Нгавыч-Гытхын (р. Навыринваям), Ватыт-Гытхын (р. Апука), лагуна Анана (р. Ананापильген).

Общее количество выборки составило 19440 экз., из которых автором в

период с 2002 по 2010 гг. (на озерах Илир-Гытхын, Потат-Гытхын, Нгавыч-Гытхын, Ватыт-Гытхын, лаг. Анана и р. Вывенка) было собрано 3779 экз.

Дополнительно привлечены данные первичной биологической статистики по нерке, собранные сотрудниками Центрального института «ВНИРО» на р. Апука в 2011 и 2015–2017 гг. Помимо морфометрических данных сотрудниками «ВНИРО», за указанные годы, были предоставлены образцы чешуи рыб, для последующего определения возраста производителей.

Для проведения биологического анализа на речных участках рек, производителей нерки отбирали с пятидневным интервалом из уловов ставных и плавных сетей (шаг ячеи 55-65 мм, длина сетного полотна 25-50 м, высота сетной стенки 3-4 м), а так же из промышленных уловов ставных неводов расположенных на рыболовных участках (РЛУ) в непосредственной близости к устьям указанных рек с целью минимизации отбора транзитной рыбы.

В акватории озер производителей ловили в литоральной зоне, у конусов выноса наиболее значимых озерных притоков, по 50 особей. Минимальная суммарная выборка с озера составляла 200 особей. Отбор производителей осуществляли закидным неводом (шаг ячеи 10–15 мм, длина сетного полотна 5–8 м, высота сетной стенки 2 м). Выбор маленькой ячеи невода обеспечивал отбор взрослых особей избегая ячеения рыбы в сетном полотне, что позволяло выпускать из уловов излишних производителей (рисунок 3.1.2).



Рисунок 3.1.2 — Производители нерки выловленные для биологического анализа в литоральной зоне озера мальковым неводом (оз. Илир-Гытхын)

Проведение биологического анализа проводили стандартными ихтиологическими методами (Правдин, 1966). В процессе биоанализа устанавливали пол, измеряли длину тела рыбы по Смитту (АС) и длину (АД) с точностью до 0,5 см (рисунок 3.1.3), определяли массу тела (общая и без внутренностей) и половых продуктов с точностью до 1 г.

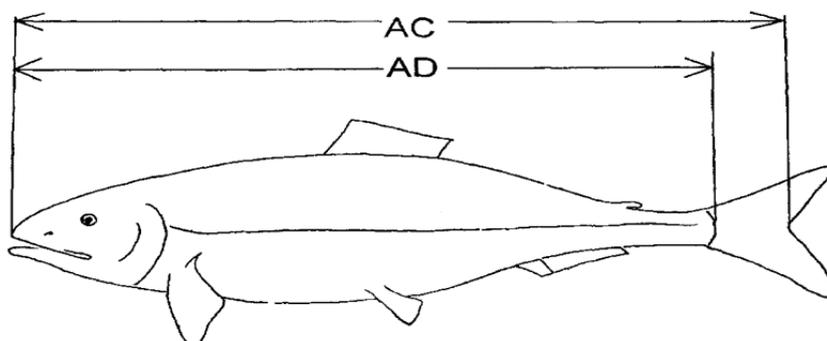


Рисунок 3.1.3— Схема промеров длины тела (АС, АД) у тихоокеанских лососей.

Индивидуальную абсолютную плодовитость (ИАП) определяли весовым методом, подсчитывая количество икринок в пробе массой 20 г, отобранной из центральной части одного из яичников с последующим пересчетом на общую массу гонад самки (Правдин, 1966).

Расчет проводили по следующей формуле:

$$\text{ИАП} = Q n/q, \quad (1)$$

где Q – масса гонад одной самки, г;

n – число икринок в навеске, шт.;

q – масса навески (20 г).

Сбор чешуи для определения возраста рыб выполняли по методике, предложенной Клаттером и Уайтселом (Clutter, Whitesel, 1956). Наиболее предпочтительным (стандартным местом) сбора чешуи у лососей в соответствии с международными стандартами (INPFC, NPAFC) является область в районе между спинным и жировым плавниками, выше или ниже боковой линии, — в зоне «А» (MacLellan, 1987) (рисунок 3.1.4). Менее предпочтительными местами для сбора чешуи лососей являются зоны «В» и «С». Там берут чешую в случае отсутствия её в зоне «А». Чешуя может быть собрана как с левой, так и с правой сторон рыбы.

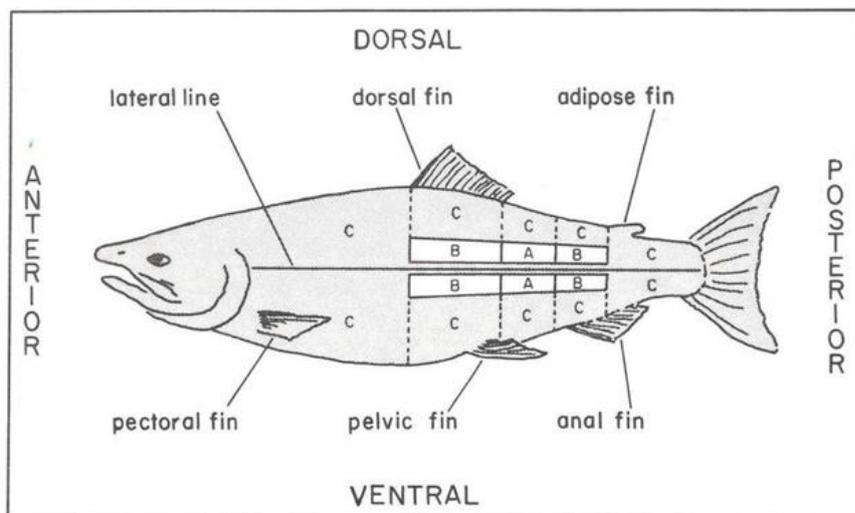


Рисунок 3.1.4 — Схема разграничения участков тела тихоокеанских лососей для отбора чешуи (по MacLellan, 1987)

Принадлежность нерки к ранней и поздней сезонным расам определяли с помощью анализа изменчивости показателей гонадо-соматического индекса (ГСИ) самок.

Расчет проводили по следующей формуле:

$$\text{ГСИ} = \frac{m \cdot 100}{P}, \quad (2)$$

Где m – масса гонад одной самки, г;

P – масса одной рыбы без внутренностей, г.

Объем используемого биостатистического материала по нерке Северо-Восточной Камчатки представлен в таблице 3.1.1.

Таблица 3.1.1 — Объем собранного и используемого в работе материала по нерке северо-восточного побережья Камчатки

Административный район	Водный объект	Кол-во проб, экз.
Карагинский	р. Дранка	915
	р. Ивашка	938
	р. Карага	1495
	р. Кичига	652
	р. Тымлат	883
	р. Ука	43
	р. Хайлюля	5988
Итого Карагинский район		10914
Олюторский	Апука	3177
	оз. Ватыт-Гытхын (р. Апука)	609
	Вывенка	1146
	Култушная	271
	оз. Илир-Гытхын (р. Култушная)	1184
	Навыринваям	477
	оз. Нгавыч-Гытхын (р. Навыринваям)	43
	Пахача	425
	оз. Потат-Гытхын (р. Пахача)	312
лагуна Анана	882	
Итого Олюторский район		8526

3.2 Методы камеральной обработки

Препараты чешуи были изготовлены на акриловых оттисках (рисунок 3.2.1).

Анализ изображения чешуи проводили светооптическим методом при помощи стереомикроскопа Olympus SZX7. Возраст определяли по международной системе, принятой для тихоокеанских лососей (Mosher, 1969, 1972).

Возраст производителей нерки оценивали по чешуе. В случае если краевая часть чешуи оказывалась резорбированной (что отмечалось у производителей, отобранных для биоанализа из акватории озер) возраст восстанавливали исходя из средних размерно-возрастных характеристик рыб.

В разные годы возраст нерки определен В. Ф. Бугаевым и Е. Г. Погодаевым, начиная с 2013 г. возраст нерки определен автором работы.

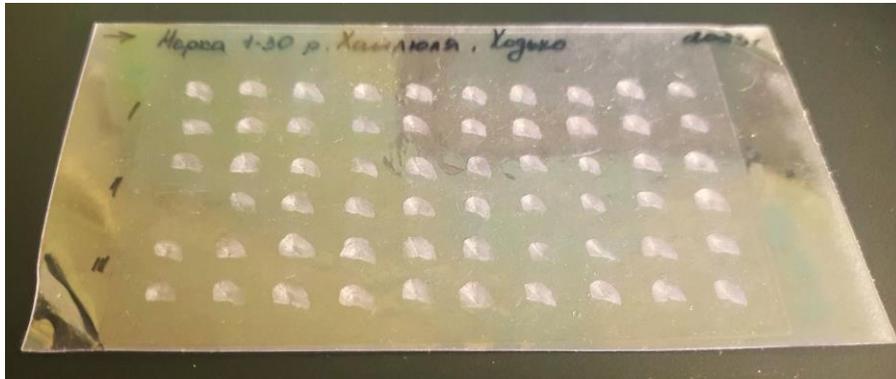


Рисунок 3.2.1 — Акриловая пластина с оттисками чешуи нерки

3.3. Методы оценки численности запаса

Оценка нерестового запаса основана на результатах аэровизуальных исследований. В работе использованы архивные материалы авиаучетной статистики «КамчатНИРО» за период с 1957 по 2010 гг. и собственный ряд наблюдений с 2011 по 2021 гг.

В зависимости от объема финансирования работ, ежегодно на авиаобследование нерестилищ лососей в период с 2011 по 2021 гг. выделяли от 17 до 50 полетных часов (рисунок 3.3.1), что соответствовало количеству трансект от 2,58 до 7,57 тыс. км, соответственно (рисунок 3.3.2). Общее полетное время, затраченное на обследование нерестилищ, составило 431 ч. Количество линейных трансект оценивается, приблизительно, в 64,7 тыс. км. Количество ежегодно

осмотренных водотоков варьировало от 33 до 45 рек. Авиачеты проводили с борта вертолетов Ми-8 и AS 350 В2. Режим полета по высоте соответствовал 50–150 м, при скорости полета 80–120 км/ч.

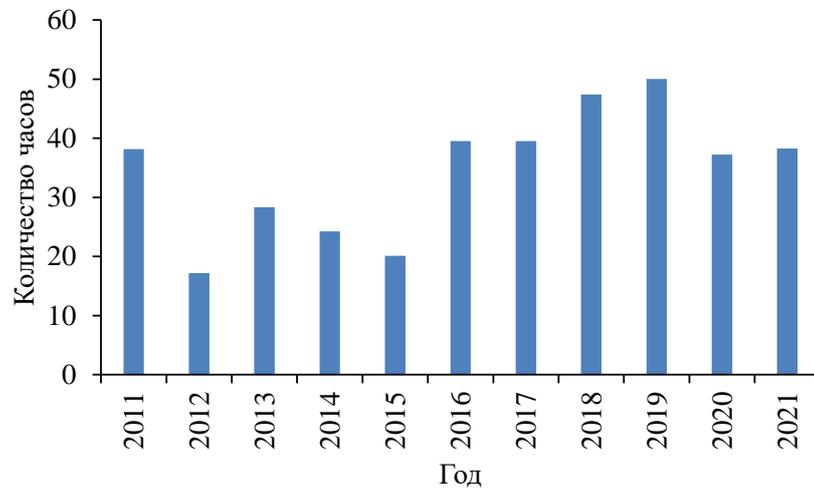


Рисунок 3.3.1 — Количество освоенного полетного времени для учетов нерестовой численности тихоокеанских лососей в реках Северо-Восточной Камчатки в 2011–2021 гг.

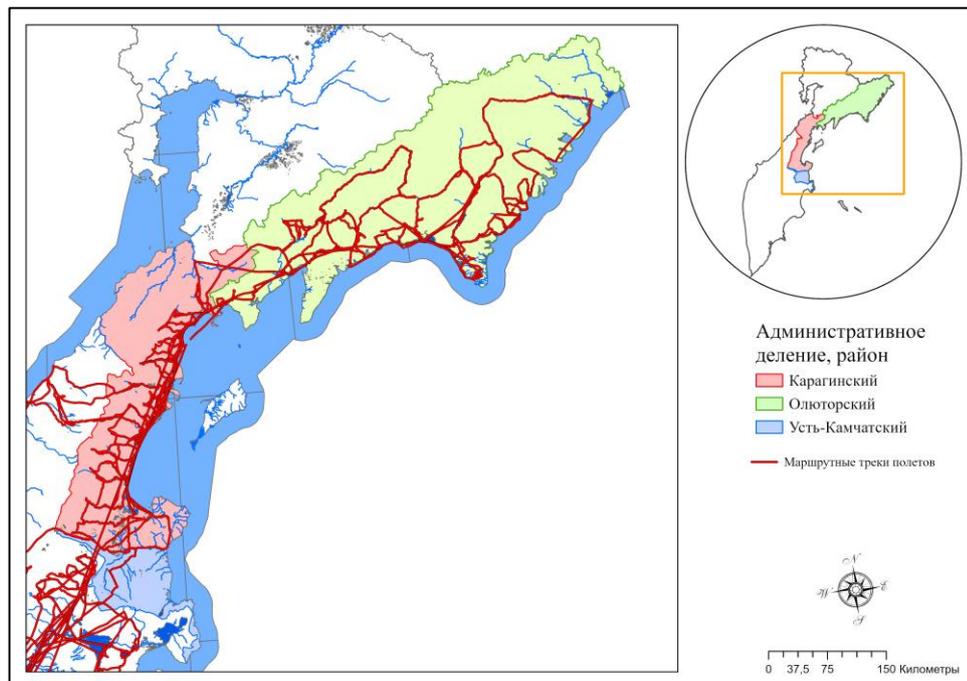


Рисунок 3.3.2 — Учетные маршруты полетов при обследовании нерестилищ тихоокеанских лососей северо-восточного побережья Камчатки

Авиаобследование речных систем осуществляли в основных руслах рек и притоках первого, второго, реже третьего порядков, где расположены наиболее продуктивные нерестовые участки, а также в литоральной зоне водоемов и их притоках. Учитывая удаленность района, аэровизуальные исследования организовывали единоразово в период максимального захода производителей тихоокеанских лососей в реки. Динамику нерестового хода лососей определяли по данным промысловой суточной статистики, предоставляемой Северо-Восточным территориальным управлением Федерального Агентства по рыболовству (СВТУ ФАР) в распоряжение «КамчатНИРО» и публикуемым сведениям об освоении объемов добычи (вылова) тихоокеанских лососей в Камчатском крае (Северо-Восточное территориальное управление Федерального Агентства по рыболовству (СВТУ ФАР), <https://xn--b1a3aee.xn--p1ai/organizatsiya-rybolovstva.html>).

Величину пропуска производителей тихоокеанских лососей оценивали аэровизуальным методом (Остроумов, 1962, 1964, 1975). Начиная с 2011 г. методика аэровизуального учета была трансформирована, что позволило оптимизировать процесс и оценивать общий нерестовый запас методом экстраполяции по известной численности производителей в реперных реках (Шевляков, Маслов, 2011). Экстраполяцию осуществляли методом линейной регрессии. В качестве предикторов использовали данные общей численности тихоокеанских лососей по видам (учтенных до 2010 г. — период, характеризующийся высокой репрезентативностью выборки) к их численности в реперных водотоках. Критерий адекватности полученных результатов определяли через степень отклонения расчетных от фактических значений с допустимой ошибкой не более 25%. В качестве примера, на рисунках 3.3.3–3.3.5, приведен графический фрагмент экстраполяционной серии на примере 2018 г.

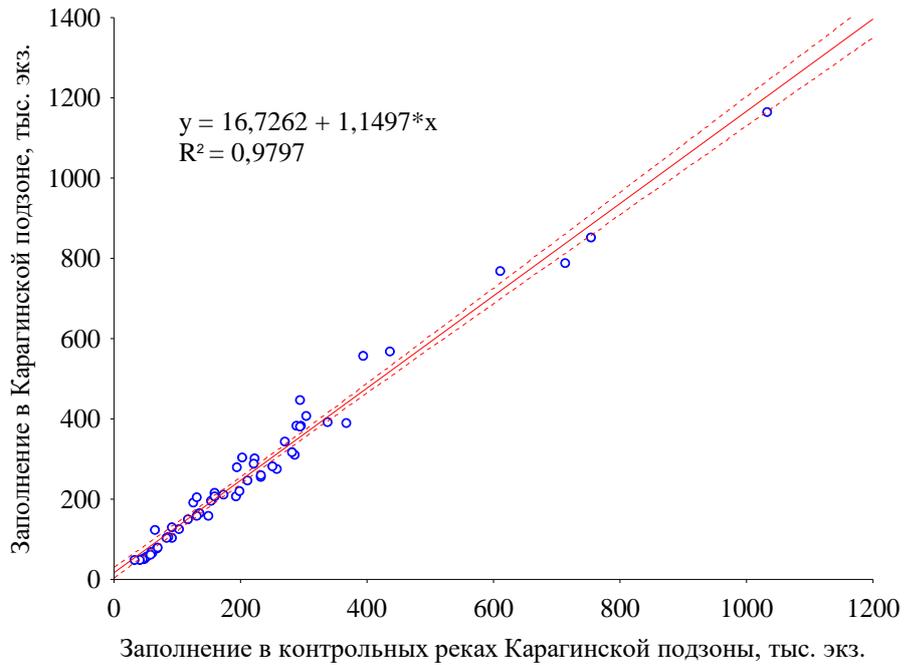


Рисунок 3.3.3 — Соотношение общей численности подходов нерки в Карагинской подзоне и заходов на нерест в контрольные реки Карагинской подзоны за весь период наблюдений.

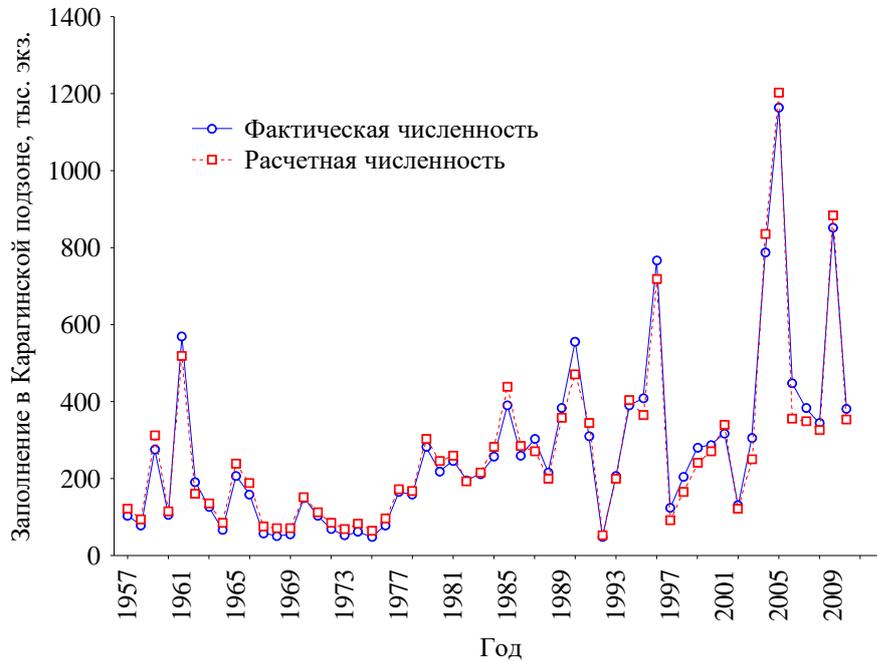


Рисунок 3.3.4 — Динамика расчетных и фактических значений захода производителей нерки на нерест в реки Карагинской подзоны за весь период наблюдений

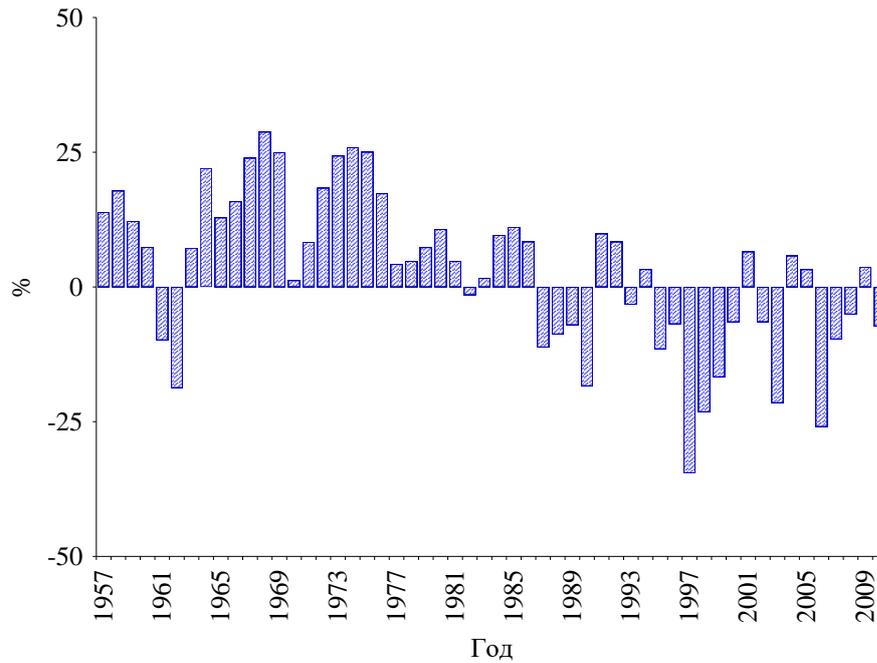


Рисунок 3.3.5 — Отклонение расчетных от фактических величин захода производителей нерки на нерест в реки Карагинской подзоны за весь период наблюдений

Для оценки промысловой численности использованы опубликованные архивные данные отечественного берегового и морского промысла нерки в период с 1910 по 2021 гг.

Численность подходов производителей нерки определяли по данным промысловой статистики, переводя весовые единицы в количественные по средней массе рыб и данным пропуска производителей лососей в реки. Расчет численности поколений проведен с использованием ежегодно пополняемых данных по возрастной структуре. Долю рыб разных поколений в подходах рассчитывали по средневзвешенному возрастному составу в уловах.

Пространственное распределение экологических и временных форм нерки оценивали согласно кадастровым данным нерестового фонда, тихоокеанских лососей Камчатского края, составленного Остроумовым А.Г. (1975, 1985, 1986, 1987, 1990) в период с 1957 по 1999 гг. для Северо-Восточной Камчатки.

С учетом специфики пресноводного периода жизни нерки, связанного с локализацией мест воспроизводства, при расчете потенциальной численности двух

экологических форм (реофильная и лимнофильная) руководствовались площадью нерестовых участков, расположенных отдельно в руслах рек и озер (включая придаточную систему озер).

3.4 Методы графической и статистической обработки данных

Построение карт и пространственный анализ данных реализованы в системе ГИС (географическая информационная система) с использованием программного продукта фирмы ESRI — ArcGIS Pro v. 2.8–3.3. (<https://www.esri.com/en-us/home>).

Обработку первичных данных и их анализ проводили в программе MS Excel (Office 365) и с помощью программной библиотеки Pandas на языке Python 3.1.

Статистическая обработка данных выполнена в соответствии с рекомендациями Г.Ф. Лакина (1990) посредством программного пакета MS Excel (Office 365), StatSoft Statistica v. 10.

3.5 Методы моделирования динамики запасов и регулирования промысла

Прогнозирование динамики запасов нерки Северо-Восточной Камчатки основано на взаимосвязи численности родителей и потомков. Уровень информационного обеспечения позволил провести процедуру моделирования подходов для стад нерки рек Хайлюля (Карагинский район) и Апука (Олюторский район). При прогнозировании численности рыб младших возрастных групп хорошо зарекомендовала и подтвердила свою актуальность модель «родители–потомство» (Ricker, 1954). Определение численности нерки в возвратах старших возрастных групп осуществляли по остаточному принципу, используя в качестве предикторов известную суммарную численность уже вернувшихся рыб младших возрастных групп.

Доля промыслового изъятия рассчитана на основании правил регулирования промыслом (ПП), разработанной специалистами КамчатНИРО, при участии

автора диссертации. В основе модели ПРП заложен принцип стратифицированного регулирования пропуска производителей на нерест, в зависимости от уровня продуктивности поколений. Данный подход создает условия для формирования нерестового запаса способного обеспечить расширенное воспроизводство вида на каждом из этапов (страте) функционирования популяции (Фельдман и др., 2022).

ГЛАВА 4. ВНУТРИВИДОВАЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЗАПАСА

4.1 Пространственная структура запаса

Распространение нерки в пределах ареала своего обитания характеризуется дискретным распределением и представлено локальными стадами (Foerster, 1968; Коновалов, 1971; Burgner, 1991; Глубоковский, 1995; Бугаев, 1995; Алтухов и др., 1997; Макоедов, 1999; Варнавская, 2006; Хрусталева, 2007). Дифференциация локальных стад представляет сложную систему, состоящую из изолятов разных уровней от относительно крупных субпопуляционных комплексов до малых группировок. Внутривидовые географические группировки делят на временные (темпоральные) изоляты и экологические формы (расы).

Определение пространственной структуры нерки северо-восточного побережья Камчатки имеет практическое значение при прогнозировании динамики численности. В соответствии с этим важной задачей было выявить крупные популяционные комплексы формирующие региональные единицы запаса вида.

Структурно в составе общей гидросети северо-восточной Камчатки выделяют два района отличающиеся морфологическими характеристиками речных бассейнов, главным образом, определяемые их орографическими особенностями (Крохин, 1965). Разделительной линией можно считать участок перехода от полуострова к материковой платформе близко к которой проходит граница административного деления между Олюторским и Карагинским районами, соответственно, выделенные речные районы обозначены одноименными названиями.

Особенности гидрографической сети повлияли на формирование двух центров воспроизводства нерки в регионе, популяции которых отличаются возрастной структурой, динамикой численности и скоростью оборачиваемости поколений (Шубкин, Бугаев, 2022). Выделение общих кластеров среди локальных стад нерки проводили по принципу темпоральной изолированности на основании

анализа промышленной статистики. В результате были выделены две относительно крупные группировки, географически приуроченные к Олюторскому и Карагинскому речным районам, с временным лагом в подходах в среднем 20 дней (рисунок 4.1.1). В первом случае уловы нерки регистрируют со II пятидневки июня. Во втором — промысел вида начинается в конце июня. При этом в обоих районах прослеживается наличие двух пиков соответствующие периоду смены темпоральных форм. Выявленная обособленность двух группировок во времени предполагает наличие двух единиц запаса нерки.

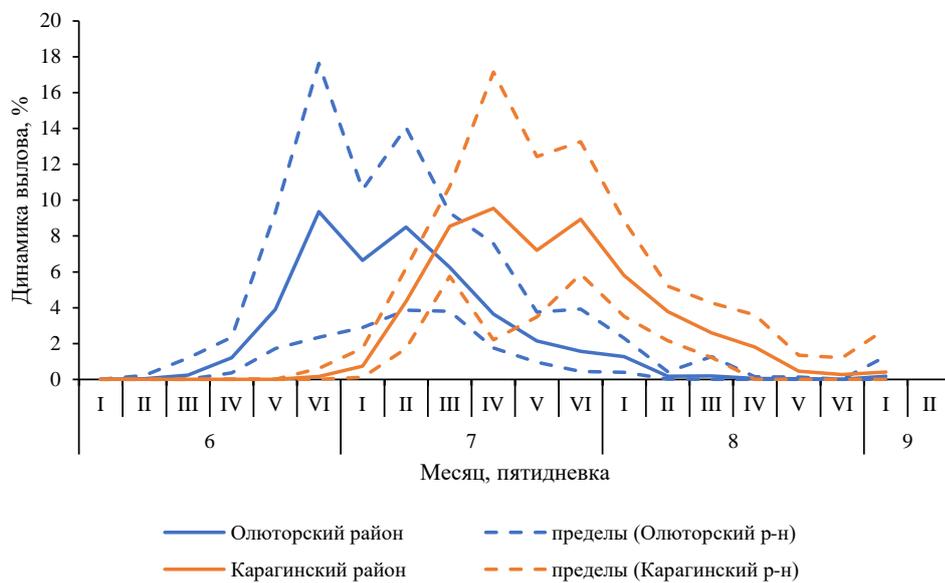


Рисунок 4.1.1 — Динамика уловов нерки Карагинской подзоны по среднемуголетним данным 2015–2021 гг.

Аргументом в подтверждение существования двух изолятов нерки на северо-востоке Камчатки служит установленная гетерогенность вида на разных уровнях субпопуляционных комплексов по данным генетических исследований. Ранее было выявлено, что у нерки азиатского побережья существует пространственная подразделенность в соответствии с географической приуроченностью как на уровне крупных комплексов, так и на уровне групп (Beacham et al., 2006; Варнавская, 2006; Хрусталева и др., 2010; Хрусталева, Кловач, 2019; Пустовойт, 2013; Пильганчук, 2015; Пильганчук и др., 2023).

В частности, для популяций нерки северо-восточного побережья определены две обособленные по генетическому сходству группы, географически расположенные от лаг. Северная до р. Вывенка (Олюторский район) и от р. Ивашка до р. Хайлюля (Карагинский район) (Пильганчук, 2015; Пильганчук и др., 2023). Стоит учитывать, что известная степень распространения выделенных группировок характеризуется определенной долей вероятности и ограничивается выборкой геногеографического материала.

4.2 Экологические и темпоральные формы

Экологические формы. Проявление дивергенции у нерки, выражающейся в формировании экологических форм, связано с выбором нерестовых биотопов, условиями эмбрионально-личиночного, нерестового и пресноводного периодов. В соответствии с этим выделяют речную (реофильную) и озерную (лимнофильную) формы нерки (Foerster, 1968; Остроумов А.Г. 1972; Смирнов, 1975; Коновалов, 1980; Крогиус, 1983; Крогиус и др., 1987; Хрусталева, Кловач, 2019; Burgner, 1991; Глубоковский, 1995; Бугаев, 1995; Иванков, 1997, 2001; Шунтов, Темных, 2008, Иванков, Иванкова, 2013; The ocean ecology..., 2018).

Процесс образования экологических форм нерки связан с адаптивной нерестовой специализацией вида, выражающейся в селективности нерестовых станций (Крохин, 1960; Остроумов, 1972, 1982; Бугаев, 1995, 2011; Леман, 2003; Базаркин, 2008). Ввиду этого данные о видовой категории нерестилищ, различающихся по биотопам и их площади, дают представление о пространственном распределении и соотношении потенциальной численности экологических форм лососей. Известно, что молодь нерки из придаточной системы озер, обычно, остается в водоемах для последующего нагула (Foerster, 1968; Крогиус и др., 1987; Burgner, 1991; Бугаев, 1995, 2011). Поэтому было решено объединить озера и озерные притоки в одну группу нерестилищ по бассейновому принципу, как «озерные», это позволило унифицировать подход при определении воспроизводственного потенциала двух экологических форм вида —

лимнофильной и реофильной. Так как мы не располагаем данными о возможной численности мигрирующей молоди нерки в озера с нерестовых участков, расположенных по течению рек ниже озер, то данной величиной мы пренебрегли.

В составе общей гидросети северо-восточного побережья крупнейшие водоемы расположены в Олюторском районе, в бассейнах рек Пахача (оз. Потат-Гытхын), Култушная (оз. Илир-Гытхын), Апука (оз. Ватыт-Гытхын), Навыринваям (оз. Нгавыч-Гытхын) и Ананапыльген (лаг. Анана). Они определяют широкое распространение озерной экологической формы нерки в регионе (рисунок 4.2.1).

Речные нерестилища нерки широко распространены на всём северо-восточном побережье, но наибольшего развития достигли в реках Олюторского района — Вывенка, Пахача и Апука. В Карагинском районе наиболее значимые для нереста участки расположены в центральной части района — р. Тымлат и южной его части — в реках Дранка, Ивашка, Русакова и Хайлюля (рисунок 4.2.1).

Следует указать на соотношение нерестовых станций речных и озерных биотопов в северной части Усть-Камчатского района, территориально входящего в Карагинскую подзону. Здесь абсолютно преобладают речные нерестилища нерки, а озерные представлены только в составе крупного водоема — оз. Столбовое. Отметим, что в силу ограниченного доступа в данный район исследований, из-за непосредственной близости к ракетному полигону «Кура», данные о нерестовом фонде здесь ограничены.

В целом, соотнося площади нерестилищ нерки двух экоформ видно, что воспроизводственный потенциал вида в реках Олюторского района почти в три раза выше, чем в Карагинском районе. А площадь нерестилищ в Усть-Камчатском районе (в пределах Карагинской подзоны) не превышает 7,2% от общего регионального нерестового фонда вида (таблица 4.2.1).

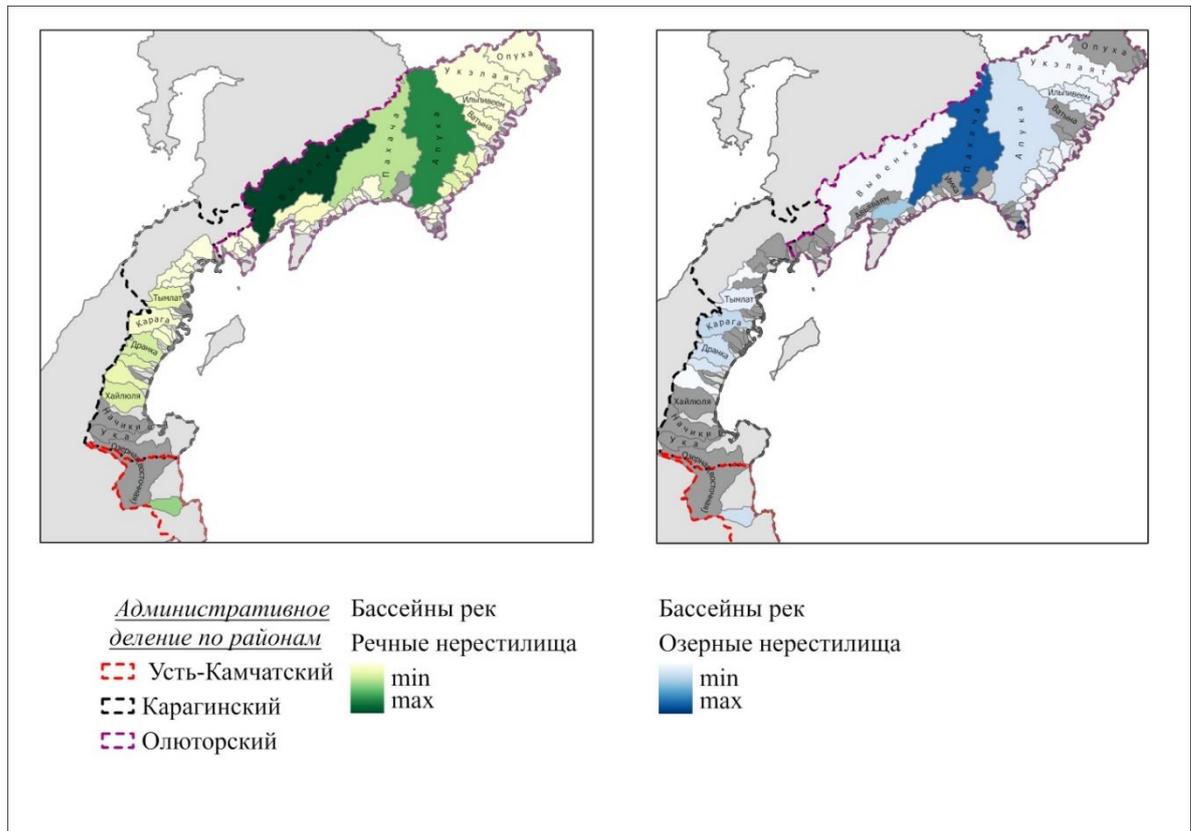


Рисунок 4.2.1 — Распределение речных и озерных нерестилищ нерки

Таблица 4.2.1 — Общая относительная площадь нерестилищ нерки по районам воспроизводства

Административный район	Площадь речных нерестилищ, %	Площадь озерных нерестилищ, %
Олюторский	36,6	33,4
Карагинский	12,7	10,1
Усть-Камчатский	6,3	0,9
Итого:	55,6	44,4

Темпоральные формы. В популяции нерки Северо-Восточной Камчатки выделяют две темпоральные (сезонные) формы — раннюю (весенняя) и позднюю (летняя), отличающиеся численностью по районам воспроизводства и сроками нерестовой миграции (Крогиус, 1983; Кловач, Рой, 2010; Бугаев, 2011; Хрусталева, Кловач, 2019, Шубкин, Бугаев, 2022). Но их распространение заметно варьирует в зависимости от района воспроизводства (рисунок 4.2.2). Например, в водных объектах Олюторского района преобладает поздняя форма, а в северной части Усть-Камчатского района — ранняя. В Карагинском районе соотношение двух

временных форм близко к равнозначным значениям.

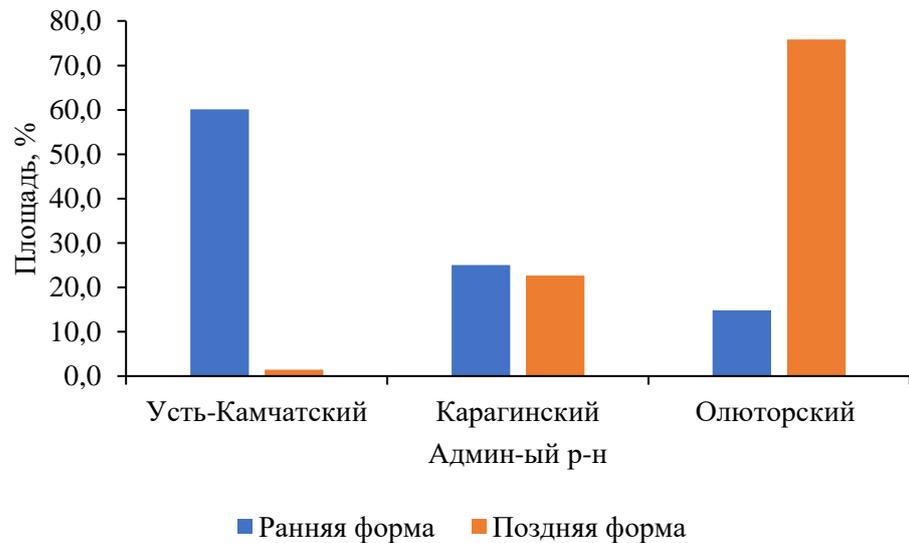


Рисунок 4.2.2 — Соотношение нерестовых площадей ранней и поздней форм нерки

По многолетним наблюдениям нерестовый ход ранней формы нерки в Олюторском районе начинается во второй половине мая. Рунный ход растянут и длится со второй декады июня по первую–вторую декаду июля. Заканчивается нерестовая миграция в конце июля–первой половине августа. Анадромная миграция поздней формы нерки в реки обычно начинается в первой половине июля и продолжается до конца сентября–начало октября. Массовый ход приходится на конец июля–первую половину августа. В отдельные годы нерестовая миграция длится до начала сентября.

В Карагинском районе сроки нерестовой миграции ранней нерки делятся с начала июня до второй половины июля. Массовый ход наблюдается во второй половине июня. В начале июля ранняя нерка заканчивает анадромную миграцию. Поздняя форма вида заходит в реки в конце первой декады июля. В массе производители проходят на нерестилища со второй декады июля по первую декаду августа. Окончание миграции в реки поздней формы нерки приходится на начало октября.

В качестве уточняющей информации, по данным изменения гонадо-

соматического индекса (далее — ГСИ) самок, проследили динамику нерестового хода двух темпоральных форм нерки (рисунок 4.2.3). Олюторскую группировку стад представляли производители рек Апука, Пахача и Вывенка, а карагинскую — реки Кичига, Карага и Хайлюля. В результате анализа временных рядов изменения ГСИ отмечена разница в подходах темпоральных форм. Так, в р. Апука ход ранней нерки заканчивается в IV–V пятидневках июня, а в р. Пахача — в III–IV пятидневке июля. В р. Вывенка ход ранней формы нерки заканчивается примерно в те же сроки, что и в р. Пахача, однако период хода поздней формы более продолжительный.

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

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

В дополнение отметим, что проведенные генетические исследования нерки р. Апука (Хрусталева, Кловач, 2015) подтвердили существование внутривидовой дифференциации вида на экологические и сезонные формы. Так же было высказано предположение о генетических различиях нерки р. Пахача (Пустовойт, 1994) размножающейся на разных нерестовых участках, косвенно подтверждающее существование эколого-темпоральных форм у нерки данной реки. В отношении остальных рек Карагинской подзоны подобных исследований не проводили.

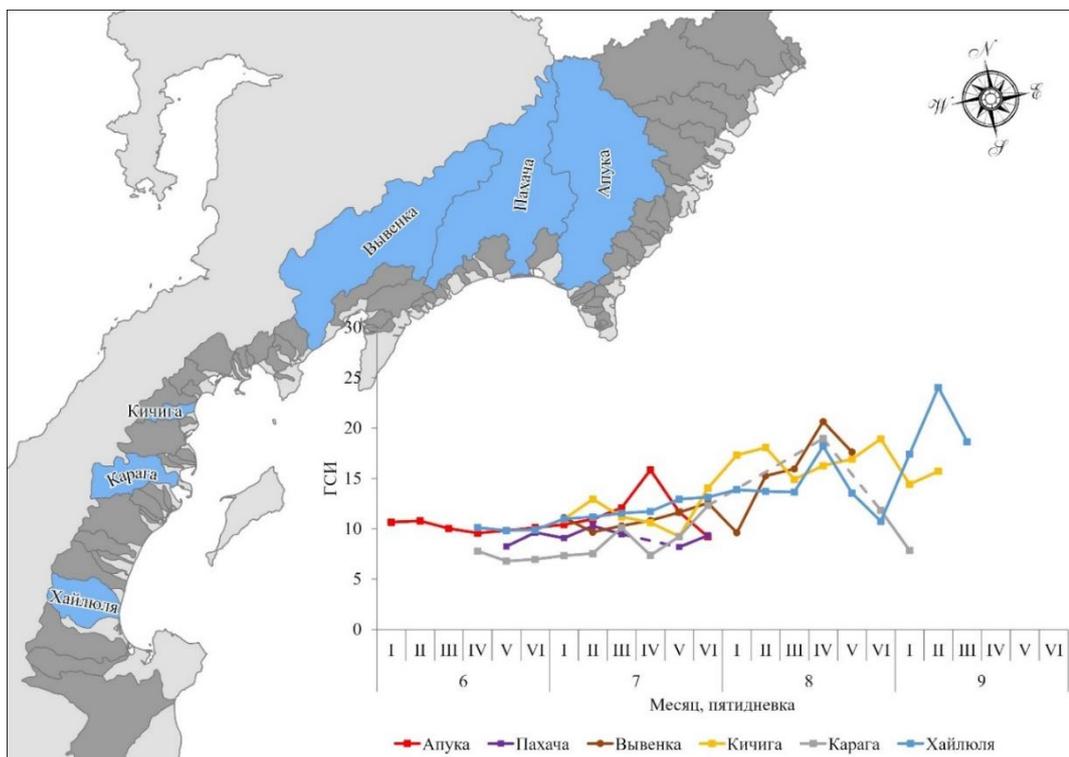


Рис. 4.2.3 — Среднемноголетняя динамика ГСИ самок нерки из контрольных уловов в Карагинской подзоне в 1985–2021 гг. (синим цветом на карте-схеме обозначены контрольные водные объекты; пунктирными линиями на графике обозначены интерполированные значения ГСИ)

4.3 Возрастная структура

Возрастная структура половозрелой части стада нерки Северо-Восточной Камчатки насчитывает 20 возрастных групп¹, формирующих 7 возрастных классов (рисунок 4.3.1, таблица 4.3.1). Основу подходов производителей в реки региона составляют четырех- (3+), пяти- (4+) и шестилетние (5+) особи (рисунок 4.3.2).

¹ По сообщению В. Ф. Бугаева в 1980 г. в р. Анапильген (лаг. Анана) (Олжоторский район) были пойманы рыбы возраста 4.4, 5.2, 5.3 и 6.2 (Бугаев и др., 2003). Вероятно, встречаемость особей с 5–6 пресноводными годами скорее относится к исключительному явлению и, по мнению В. Ф. Бугаева, связано с вынужденной задержкой в водоеме ввиду замыва устья реки в период ската молоди нерки. Учитывая данное обстоятельство в настоящей работе приведенные результаты определения возрастной структуры нерки р. Анапильген в 1980 г. представлены в качестве дополнительной информации и не использованы в последующем анализе.

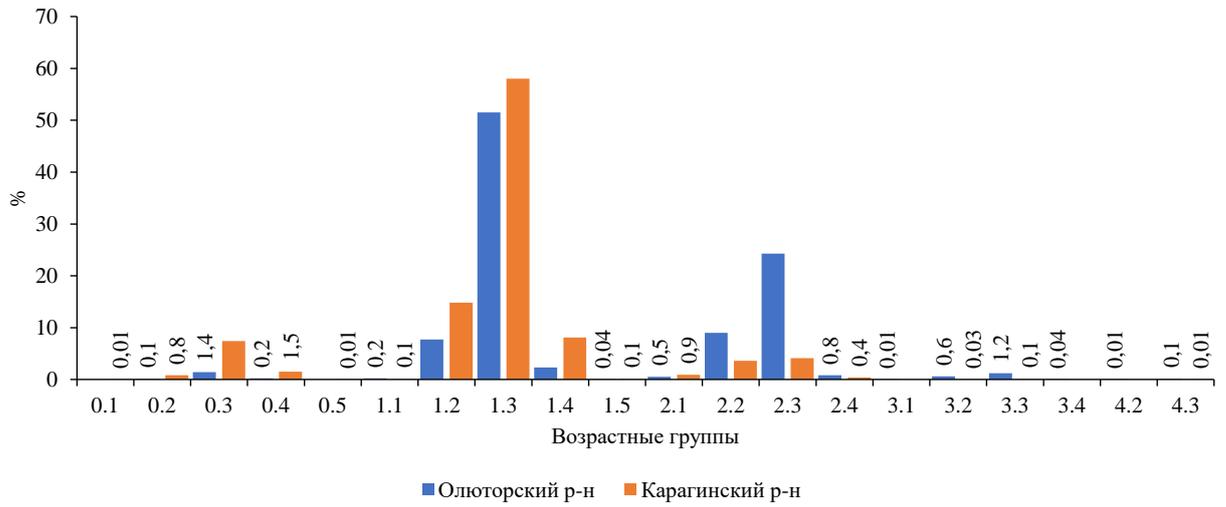


Рисунок 4.3.1 — Соотношение возрастных групп нерки в реках Карагинского и Олюторского районов в 1979–2021 гг.

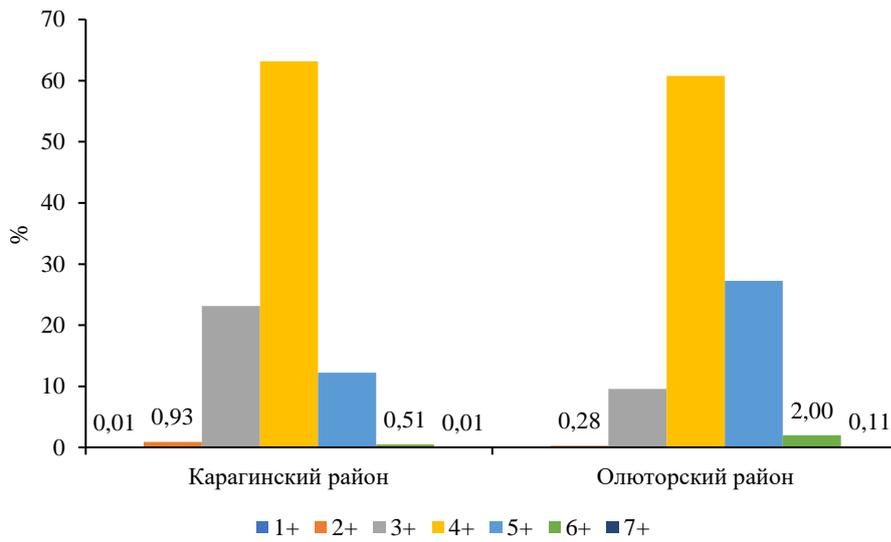


Рисунок 4.3.2 — Среднегодовое соотношение возрастных классов в подходах нерки Карагинского и Олюторского районов по данным 1979–2021 гг.

Таблица 4.3.1 — Возрастная структура нерки Карагинской подзоны в подходах 1979–2021 гг.

Речной район/ промысловая подзона	Водный объект	Возраст, %																				Кол-во, рыб
		0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	3.4	4.2	4.3	
Карагинский	Тымлат	-	-	1,52	-	-	-	22,73	62,12	2,27	-	-	5,30	6,06	-	-	-	-	-	-	-	132
Карагинский	Кичига	-	-	1,57	0,67	-	-	17,04	54,71	5,16	-	-	13,68	6,73	0,22	-	-	0,22	-	-	-	446
Карагинский	Карага	-	0,34	3,77	0,27	-	0,14	19,49	56,90	2,75	-	0,34	5,42	9,95	0,21	-	0,14	0,27	-	-	-	1457
Карагинский	Ивашка	-	0,39	11,13	0,52	-	-	9,69	63,74	3,14	-	-	2,36	8,64	0,13	-	0,13	0,13	-	-	-	764
Карагинский	Дранка	-	0,12	22,42	2,00	-	-	3,05	57,98	6,92	-	-	1,06	5,99	0,35	-	-	0,12	-	-	-	852
Карагинский	Хайлюля	0,02	1,04	6,03	1,93	0,02	0,10	15,87	58,07	10,99	-	0,15	1,74	3,47	0,54	-	-	0,02	-	-	0,02	5187
Карагинский	Ука	-	-	2,38	2,38	-	2,38	19,05	52,38	4,76	-	-	7,14	9,52	-	-	-	-	-	-	-	42
Олюторский	Вывенка	-	0,15	1,02	0,44	-	0,44	11,22	70,26	3,35	-	-	3,94	8,89	0,15	-	0,15	-	-	-	-	686
Олюторский	Култушная	-	-	-	-	-	0,86	10,15	18,16	0,95	-	2,07	27,80	35,97	1,20	-	1,03	1,81	-	-	-	1162
Олюторский	Навыринваям	-	-	-	-	-	-	2,16	17,49	0,65	-	-	6,05	71,49	0,86	-	0,43	0,86	-	-	-	463
Олюторский	Пахача	-	-	3,49	0,14	-	0,14	7,12	51,40	2,37	-	0,14	7,68	25,70	0,56	-	0,28	0,84	-	0,14	-	716
Олюторский	Апука	-	0,05	1,83	0,21	-	0,08	8,52	71,81	2,95	0,08	0,27	2,92	10,49	0,32	-	0,37	0,11	-	-	-	3767
Олюторский	Анана-пыльген	-	-	-	0,13	-	-	0,76	5,96	0,76	-	3,93	17,51	57,87	3,05	0,13	2,03	6,85	0,38	-	0,63	788
Итого Карагинский		0,01	0,71	7,36	1,45	0,01	0,09	14,88	58,22	8,12	0,00	0,15	3,01	5,45	0,41	-	0,03	0,09	-	-	0,01	8880
Итого Олюторский		-	0,04	1,33	0,17	-	0,22	7,69	51,36	2,26	0,04	0,87	8,98	24,33	0,78	0,01	0,62	1,17	0,04	0,01	0,07	7582
Карагинская подзона		0,01	0,40	4,59	0,86	0,01	0,15	11,57	55,06	5,42	0,02	0,48	5,76	14,15	0,58	0,01	0,30	0,59	0,02	0,01	0,04	16462

Преимущественно пресноводный период жизни нерки северо-восточного побережья Камчатки составляет 1 год (72,4%). Относительная численность рыб, которые проводят в реках 2 года, оценивается на уровне 20,5%. Доля сеголетков достигает 6,1%, а особи с пресноводным периодом 3 и 4 года составляют 0,9% и 0,04%, соответственно. (рисунок 4.3.3).

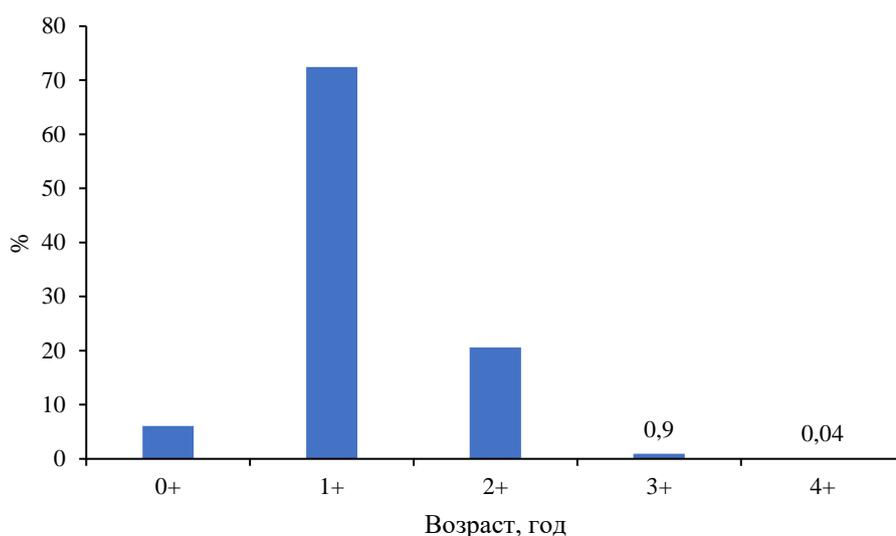


Рисунок 4.3.3 — Продолжительность пресноводного периода жизни нерки Карагинской подзоны по данным 1979–2021 гг.

В море большая часть рыб проводит 3 года (73,6%). Доля рыб с 1-им морским годом — 0,9%, с 2-я морскими годами составляет 18,5%, с 4-я морскими годами — 6,9%, с 5-ю морскими годами — 0,1% (рисунок 4.3.4).

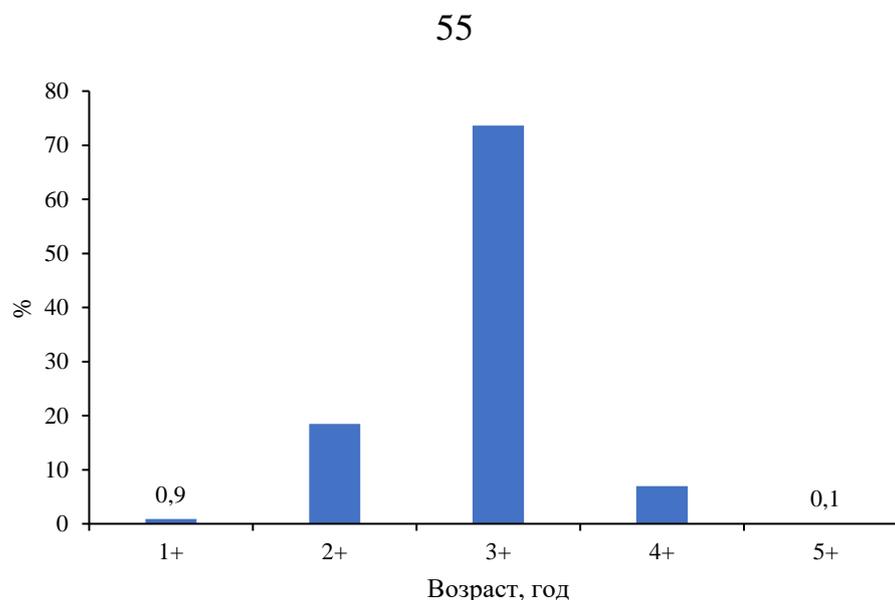


Рисунок 4.3.4 — Продолжительность морского периода жизни нерки Карагинской подзоны по данным 1979–2021 гг.

Ключевыми модальными возрастными группами являются рыбы в возрасте 1.3 (55,06%), 2.3 (14,15%), 1.2 (11,57%), 2.2 (5,76%) и 1.4 (5,42%) (таблица 4.3.1). Основу репродуктивной части популяции как у карагинской, так и у олоторской группировок составляют рыбы в возрасте 1.3. Численность остальных наиболее значимых возрастных групп в целом отражает специфику условий воспроизводства и нагула в пресноводный период, определяемых геоморфологией рек, что проявляется в соотношении реофильной и лимнофильной форм, имеющих различный пресноводный возраст (Погодаев, Шубкин, 2005; Шубкин, Бугаев, 2022). Так, например, в Карагинском речном районе, где отсутствуют крупные нерестово-нагульные водоемы, возрастная структура на уровне локальных стад характеризуется относительным единообразием. Здесь в подходах нерки преобладают рыбы возрастной группы 1.3, относительная численность которой, в зависимости от водотока, составляет от 52,38 до 63,74% (среднее — 58,22%). Так же сравнительно многочисленную группу формируют рыбы в возрасте 1.2 (пределы — 3,05–22,73%, среднее — 14,88%) и 1.4 (пределы — 2,27–10,99%, среднее — 8,12%).

Доля в подходах производителей нерки с двумя пресноводными годами в целом не превышала 10%. Численность регулярно встречающихся в уловах

возрастных групп 2.3 и 2.2 изменялись в пределах от 3,47 до 9,95% (среднее — 7,19%) и от 1,06 до 13,68 (среднее — 5,24%), соответственно.

Помимо этого, в возвратах нерки отмечена значительная доля рыб в возрасте 0.3. Отметим, что в подавляющем большинстве сеголетки встречались в южной группе рек — Дранка (среднее 22,42%), Ивашка (среднее 11,13%) и Хайлюля (среднее 6,03%). В остальных речных бассейнах численность рыб данной возрастной группы в среднем не превышала 2,5%, а в целом для района составила 6,97% (рисунок 4.3.5, таблица 4.3.1).

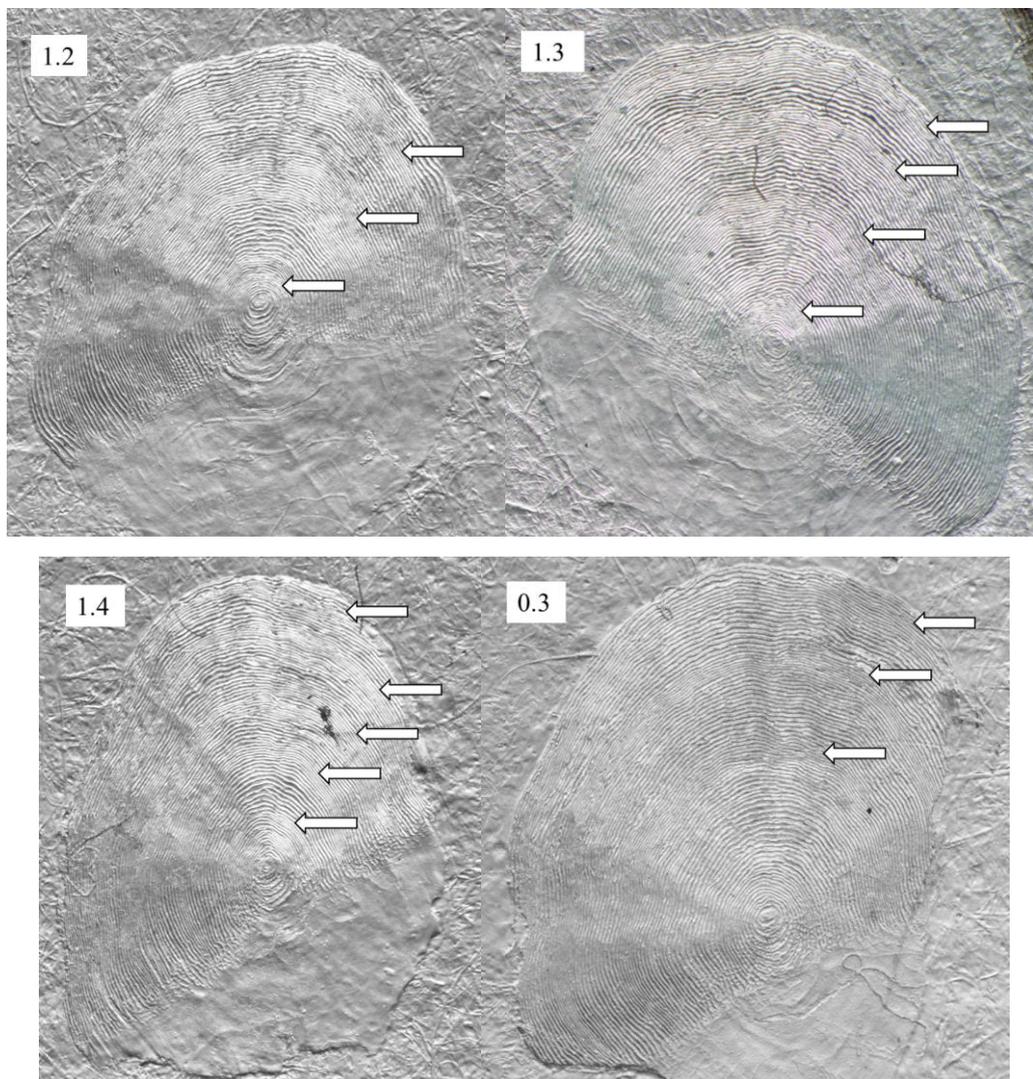


Рисунок 4.3.5 — Цифровое изображение чешуи производителей нерки карагинской группировки ведущих возрастных групп 1.3, 1.2, 1.4 и 0,3 (стрелками показана верхняя граница годовых зон)

В динамике возрастной структуры рыб карагинского комплекса стад кардинальной перестройки не наблюдалось. За весь период исследований в возвратах преобладали особи в возрасте 1.3. Незначительное снижение численности данной возрастной категории отмечено только в период с 1991 по 2000 гг., одновременно с этим возросла доля производителей в возрасте 1.2 и 1.4 (рисунок 4.3.6, таблица 4.3.2).

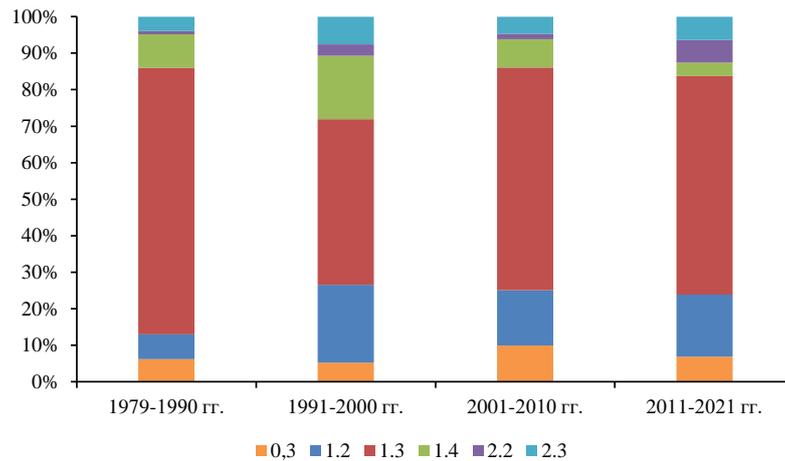


Рисунок 4.3.6 – Динамика соотношений основных возрастных групп нерки карагинской группировки в подходах 1979–2021 гг. по десятилетиям

Таблица 4.3.2 — Доля возрастных групп в подходах нерки к побережью Карагинского района в 1979–2021 гг.

Год	Возраст, %															Кол-во, рыб
	0.1	0.2	0.3	0.4	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	4.3	
1979	0,53	-	3,7	-	-	3,7	58,73	25,93	-	0,53	5,82	1,06	-	-	-	189
1980	-	-	0,91	0,91	-	2,73	76,36	11,82	-	1,82	4,55	0,90	-	-	-	110
1983	-	1,01	15,15	1,01	-	15,15	62,63	1,01	-	3,03	1,01	-	-	-	-	99
1986	-	-	8,77	-	-	1,75	77,19	10,53	-	-	0,88	0,88	-	-	-	114
1987	-	-	10,49	1,4	0,7	1,4	77,62	5,59	0,7	1,4	0,7	-	-	-	-	143
1988	-	0,57	6,8	3,4	-	13,31	59,77	7,65	-	0,28	7,93	0,29	-	-	-	353
1989	-	-	3,55	0,47	-	4,49	84,16	4,26	-	0,95	1,89	0,23	-	-	-	423
1993	-	-	16,53	0,83	-	5,79	31,4	4,96	-	9,92	27,27	-	0,82	2,48	-	121
1994	-	-	3,32	5,54	-	23,99	37,62	12,18	0,37	4,43	11,07	0,74	0,37	0,37	-	271
1996	-	0,36	2,16	1,08	-	7,19	50,72	25,54	-	5,04	6,83	1,08	-	-	-	278
1998	-	4,69	2,08	1,04	-	63,02	24,49	2,6	-	1,04	1,04	-	-	-	-	192
1999	-	0,36	10,75	0,36	-	2,87	79,92	0,36	-	-	4,3	0,72	-	-	0,36	279
2000	-	1,22	1,22	4,88	-	23,48	25,3	38,72	-	1,22	3,05	0,61	-	0,3	-	328

2001	-	0,2	5,45	0,2	-	0,4	79,19	6,48	-	0,81	6,46	0,61	-	0,2	-	495
2003	-	-	51,82	-	-	10,93	32,39	0,82	-	0,81	2,83	0,4	-	-	-	247
2005	-	-	2,16	0,87	-	3,46	79,65	13,43	-	-	0,43	-	-	-	-	231
2006	-	0,19	3,72	2,79	-	10,59	64,31	15,05	-	-	3,35	-	-	-	-	538
2007	-	0,18	11,6	0,74	-	5,89	70,17	2,76	-	0,74	7,55	0,37	-	-	-	543
2008	-	1,51	3,87	0,65	-	27,53	49,03	9,44	-	3,66	4,09	0,22	-	-	-	465
2009	-	0,45	20,36	0,45	0,9	2,71	62,44	4,98	0,45	0,45	6,33	-	-	0,48	-	221
2010	-	5,39	1,35	3,28	0,39	42,39	33,91	5,59	0,39	3,66	3,08	0,39	-	0,18	-	519
2011	-	-	24,48	0,35	-	1,75	66,08	1,75	-	1,05	3,85	0,69	-	-	-	286
2014	-	-	0,3	0,3	-	36,67	20,61	9,09	-	23,64	7,27	2,12	-	-	-	330
2015	-	-	5,2	0,8	-	12,8	68	-	0,8	5,2	7,2	-	-	-	-	250
2016	-	1,03	16,02	-	0,26	10,85	61,5	0,52	0,52	4,39	4,65	-	0,26	-	-	387
2017	-	-	2,98	4,46	0,3	22,32	52,08	4,17	0,3	6,55	6,84	-	-	-	-	336
2018	-	-	2,34	0,33	-	26,09	55,85	3,68	-	4,01	7,37	0,33	-	-	-	299
2019	-	0,41	2,85	-	-	16,26	69,92	0,41	-	4,47	5,68	-	-	-	-	246
2020	-	0,4	2,02	0,81	-	14,92	61,69	10,89	0,4	0,81	8,06	-	-	-	-	248
2021	-	-	2,03	0,34	0,34	5,76	81,36	2,03	0,34	1,02	6,44	0,34	-	-	-	295

В Олюторском речном районе возрастная структура локальных стад нерки характеризуется значительно большей изменчивостью. В относительно небольших реках (протяженностью менее 100 км), в бассейнах которых расположены крупные озера, абсолютно доминируют особи в возрасте 2.3 — 49,93% и в меньшей степени особи в возрасте 2.2 — 20,26%. К данному типу озерно-речных систем относятся реки Ананापильген, Култушная и Навыринваям.

Вместе с тем в больших речных бассейнах, таких как р. Апука и р. Пахача, в системе которых так же расположены крупные озерные комплексы, основу численности стад формируют особи в возрасте 1.3 — 68,54%, а доля возрастных групп 2.3 и 2.2 заметно снижена и составляет 12,91 и 3,68%, соответственно (рисунок 4.3.7, таблица 4.3.1).

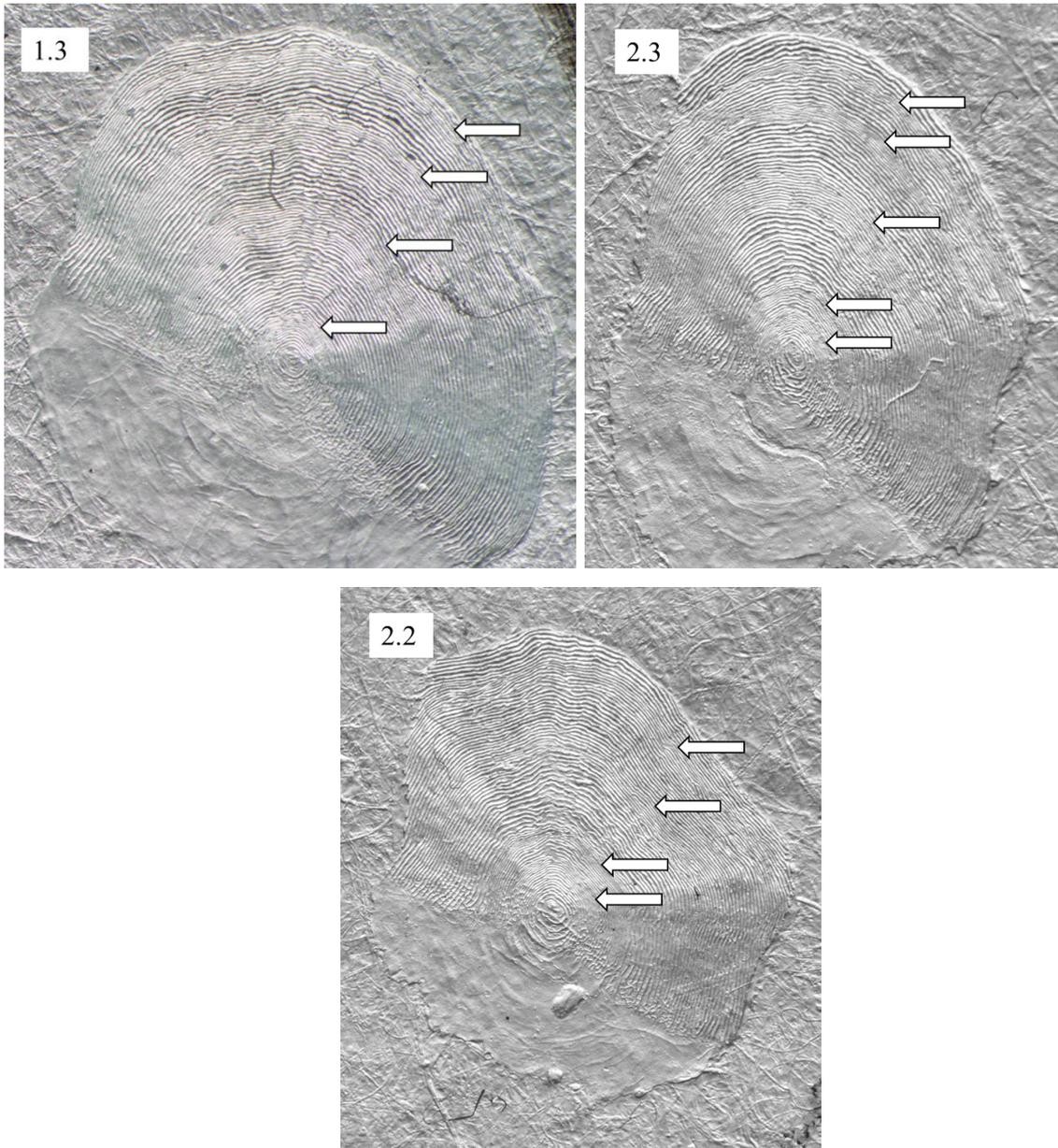


Рисунок 4.3.7 — Цифровое изображение чешуи производителей нерки олюторской группировки ведущих возрастных групп 1.3, 2.3 и 2.2 (стрелками показана верхняя граница годовых зон)

В целом для нерки олюторского комплекса стабильное распределение основных возрастных групп следующее: 1.3 — 51,36%, 2.3 — 24,33%, 2.2 — 8,98%, 1.2 — 7,69% (таблица 4.3.1).

Изменения в возрастной структуре нерки рассматриваемой группировки зависят от степени функционирования экологических форм вида. Так, до начала 90-х годов в уловах преобладали рыбы в возрасте 1.3, в основном представляющие реофильную форму. В последующие два десятилетия в возвратах

2013	-	-	-	-	23,08	74,36	-	-	-	-	2,56	-	-	-	-	-	-	-	25
2014	-	-	-	-	4,00	4,00	-	-	-	56,00	36,00	-	-	-	-	-	-	-	199
2015	0,8	2,93	-	-	11,44	72,34	2,93	-	-	1,05	8,51	-	-	-	-	-	-	-	376
2016	0,28	2,52	-	0,84	20,45	68,35	0,28	-	-	4,76	2,52	-	-	-	-	-	-	-	357
2017	-	2,98	-	-	4,91	78,07	0,7	-	-	1,75	11,59	-	-	-	-	-	-	-	570
2018	-	0,84	-	-	3,36	88,52	3,92	-	-	-	3,36	-	-	-	-	-	-	-	357
2019	-	3,86	0,96	-	4,5	75,56	0,96	-	-	2,57	7,09	-	-	4,5	-	-	-	-	311
2020	-	0,33	-	-	26,76	57,86	2,34	-	-	0,67	11,04	-	-	-	1	-	-	-	299
2021	-	-	-	-	2,45	94,48	1,23	-	-	0,61	1,23	-	-	-	-	-	-	-	163

Одной из вероятных причин наблюдаемых изменений в возрастной структуре нерки стала активизация промысла, начавшаяся в 1990-х годах, и достигшая своего максимума в 2010-х годах (Шубкин, Бугаев, 2021). На справедливость данного утверждения указывает отсутствие компенсаторных изменений в возрастной структуре, когда при снижении численности одной возрастной группы (относящихся к одной экоформе) увеличивается доля другой. В качестве примера приведем режим промысла, существовавший вплоть до 2019 г., когда лососевая путина в Олюторском районе стартовала с 01 июня. Ввиду особенностей нерестовой миграции тихоокеанских лососей к местам нереста, первыми в реки заходят производители чавычи и нерки, а многочисленные виды, такие как горбуша и кета, в массе подходят к устьям рек со второй половины июня (Остроумов, 1990). Следовательно, на протяжении как минимум двух недель промысел был сконцентрирован на вылове двух видов — нерки и чавычи (Погодаев, 2013), что в последствии привело к снижению их запасов. Ранняя форма нерки в основном представлена озерной экологической формой, таким образом последовательное ее изъятие в ранние сроки промысла в итоге привело к структурной перестройке внутри популяции вида значительно снизив долю ранней озерной формы нерки.

Гипотеза о воздействии промысла на лимнофильную форму нерки подтверждается данными экспедиционных исследований, проводимых на озерах Корякского нагорья: Илир-Гытхын, Потат-Гытхын, Нгавыч-Гытхын, Ватыт-Гытхын и лаг. Анана. В период с 2002 по 2010 годы, в первой половине июля автором работы регулярно наблюдалась концентрация производителей нерки в приустевых пространствах перед заходом в притоки озер (что характеризует

готовность рыб к нересту) и непосредственно сам нерест в литорали и притоках озер. Известно, что нерка созревает в течение 1,5–2 месяцев в акватории озер до начала нереста (Крогиус и др., 1987), это дает основания утверждать о принадлежности озерной экоформы нерки (или, как минимум, большей ее части, т.к. в конце августа-начале сентября в озерах так же отмечалось незначительное количество производителей нерки) к ранней временной расе.

4.4 Биологические показатели (размерно-массовый состав, соотношение полов, плодовитость)

Длина и масса тела нерки северо-восточного побережья Камчатки в среднем равна 59,8 см (23,7–80,0 см) и 2,8 кг (0,2–6,3 кг). Размерно-массовые показатели вида по районам воспроизводства отличаются незначительно. Так, для нерки олюторской и карагинской группировок размерные параметры тела составляют 60,3 см (34,0–78,0 см) и 59,15 см (32,0–80,0 см), а масса тела, при почти неизменном среднем, отличается только в предельных значениях — 2,86 кг (0,5–6,1 кг) и 2,83 кг (0,2–6,3 кг), соответственно. В целом самцы крупнее самок и составляли в среднем 61,2 см/3,1 кг против 59,7 см/2,7 кг, для олюторской группировки, и 59,5 см/2,9 кг против 58,8 см/2,7 кг, для карагинской группировки (рисунок 4.4.1).

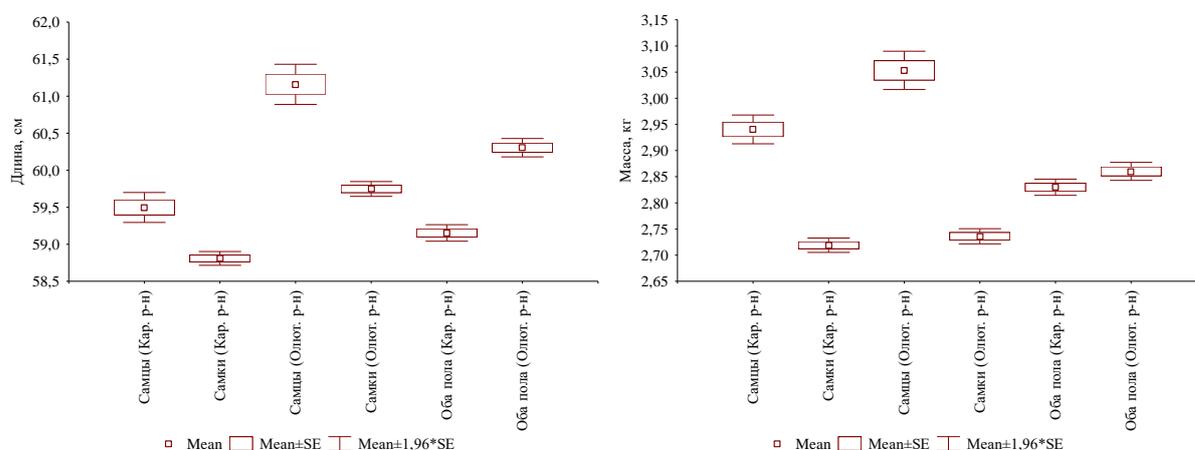


Рисунок 4.4.1 — Длина и масса нерки основных единиц запасов Северо-Восточной Камчатки по данным 1979–2021 гг.

Наиболее крупные особи отмечены в реках Дранка, Вывенка, Навыринваям и Пахача. Наибольшей вариабельности размерный состав нерки достигал в реках Хайлюля, Кичига и озерных комплексах рек Култушная (оз. Илир-Гытхын), Пахача (оз. Потат-Гытхын), Апука (оз. Ватыг-Гытхын) и Анананыльген (лаг. Анана) (рисунок 4.4.2, 4.4.3, 4.4.4, таблица 4.4.1).

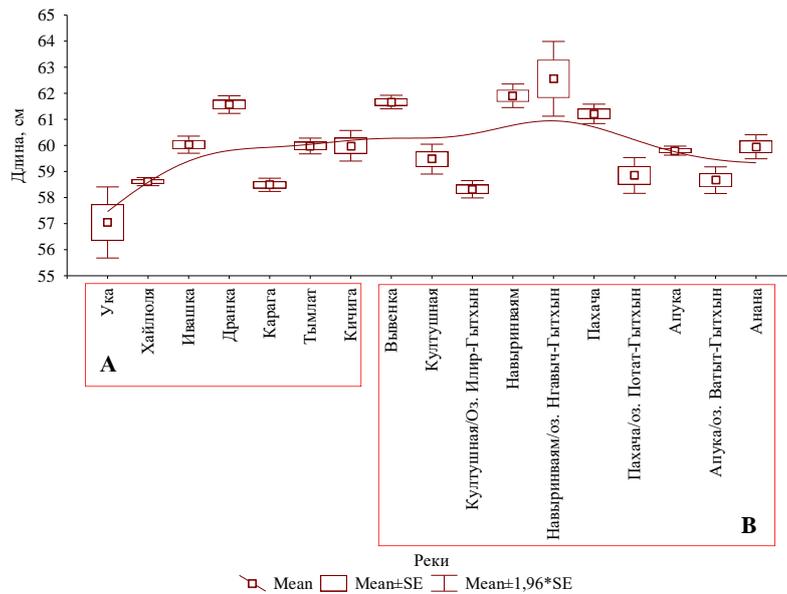


Рисунок 4.4.2 — Длина производителей нерки по данным 1979–2021 гг. (А — Карагинский район, В — Олюторский район)

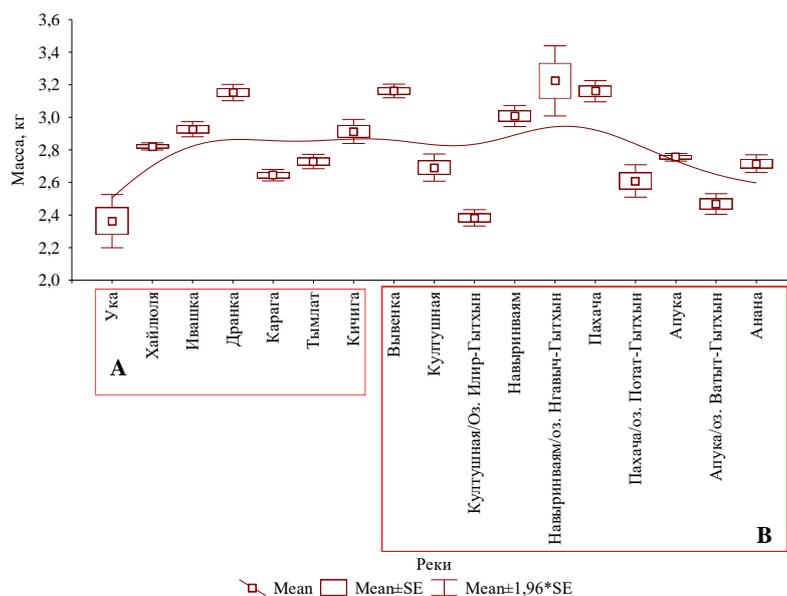


Рисунок 4.4.3 — Масса производителей нерки по данным 1979–2021 гг. (А — Карагинский район, В — Олюторский район)

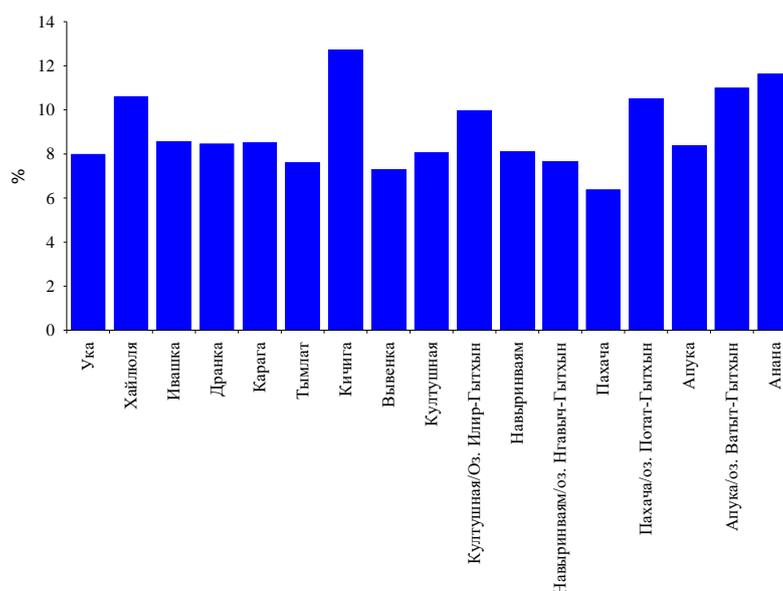


Рисунок 4.4.4 — Коэффициент вариации размерного состава производителей нерки северо-восточного побережья Камчатки

Таблица 4.4.1 — Длина и масса тела нерки в подходах к северо-восточному побережью Камчатки в 1979–2021 гг.

Район	Река	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			Доля самок, %	Кол-во, рыб
		самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола		
Карагинский	Дранка	$62,3 \pm 0,2$	$60,2 \pm 0,2$	$61,6 \pm 0,2$	$3,3 \pm 0,04$	$2,9 \pm 0,03$	$3,2 \pm 0,03$	36,4	915
		42-76	47-69,5	42-76	0,2-5,8	1,8-4,5	0,2-5,8		
	Ивашка	$60,6 \pm 0,3$	$59,7 \pm 0,2$	$60 \pm 0,2$	$3,0 \pm 0,05$	$2,9 \pm 0,02$	$2,9 \pm 0,02$	60,9	938
		42,5-72	47-72	42,5-72	1-5	1,4-4,5	1-5		
	Карага	$59,9 \pm 0,2$	$57,2 \pm 0,1$	$58,5 \pm 0,1$	$2,9 \pm 0,03$	$2,4 \pm 0,02$	$2,6 \pm 0,02$	52,5	1495
		36-70,5	46-69,5	36-70,5	0,6-5,3	1,1-4,1	0,6-5,3		
Кичига	$60,3 \pm 0,5$	$59,7 \pm 0,2$	$60 \pm 0,3$	$3,1 \pm 0,07$	$2,8 \pm 0,03$	$2,9 \pm 0,04$	49,2	652	
	32-80	48,5-71	32-80	0,4-6,3	1,1-4,2	0,4-6,3			
Тымлат	$62,1 \pm 0,3$	$58,5 \pm 0,1$	$60 \pm 0,2$	$3,1 \pm 0,04$	$2,5 \pm 0,02$	$2,7 \pm 0,02$	60	883	
	46-72	48-66	46-72	1,1-4,9	1,2-4,2	1,1-4,9			
Ука	$56,7 \pm 1,3$	$57,4 \pm 0,6$	$57 \pm 0,7$	$2,3 \pm 0,15$	$2,4 \pm 0,08$	$2,4 \pm 0,08$	51,2	43	
	45-64	47,5-61,5	45-64	1,1-3,4	1,3-3,2	1,1-3,4			
Хайлюля	$58,4 \pm 0,1$	$58,9 \pm 0,1$	$58,8 \pm 0,1$	$2,9 \pm 0,02$	$2,8 \pm 0,01$	$2,8 \pm 0,01$	48,3	5988	
	32-79	41-69	32-62,5	0,4-5,7	0,4-5	0,4-5,7			
Олюторский	Вывенка	$63,5 \pm 0,3$	$60,4 \pm 0,1$	$61,7 \pm 0,1$	$3,5 \pm 0,04$	$3 \pm 0,02$	$3,2 \pm 0,02$	59,7	1146
		47,5-76	50-71	47,5-76	1,3-5,7	1,5-5,3	1,3-5,7		
	Култушная	$59,3 \pm 0,7$	$59,6 \pm 0,2$	$59,5 \pm 0,3$	$2,7 \pm 0,1$	$2,7 \pm 0,03$	$2,7 \pm 0,04$	64,6	271
	Култушная/Илир-Гытхын	$57,2 \pm 0,3$	$59,4 \pm 0,1$	$58,3 \pm 0,2$	$2,3 \pm 0,06$	$2,5 \pm 0,02$	$2,4 \pm 0,03$	50,2	1184
		35-75	37-69	35-75	0,3-29,9	0,8-4,4	0,3-5,6		

Навыринваям	$63,4 \pm 0,5$ 46-78	$60,9 \pm 0,2$ 50-69	$61,9 \pm 0,2$ 46-78	$3,3 \pm 0,07$ 1,3-5,2	$2,8 \pm 0,03$ 1,5-4,2	$3 \pm 0,03$ 1,3-5,2	60,6	477
Навыринваям/Нгавыч-Гытхын	$64,9 \pm 1,6$ 50-76	$61,1 \pm 0,5$ 53-66	$62,6 \pm 0,7$ 50-76	$3,6 \pm 0,24$ 1,5-4,7	$3 \pm 0,08$ 2-3,6	$3,2 \pm 0,11$ 1,5-4,7	62,8	43
Пахача	$62,5 \pm 0,3$ 50-71	$60,2 \pm 0,2$ 50-68	$61,2 \pm 0,2$ 50-71	$3,4 \pm 0,06$ 1,5-5,1	$3 \pm 0,03$ 1,5-4,8	$3,2 \pm 0,03$ 1,5-5,1	55,1	425
Пахача/Потат-Гутхын	$58,6 \pm 0,6$ 36-74	$59,1 \pm 0,3$ 50-67	$58,8 \pm 0,4$ 36-74	$2,6 \pm 0,09$ 0,5-5,1	$2,6 \pm 0,04$ 1,3-3,8	$2,6 \pm 0,05$ 0,5-5,1	44,2	312
Апука	$60,4 \pm 0,2$ 36-78	$59,3 \pm 0,1$ 49,5-72	$59,7 \pm 0,1$ 36-78	$2,9 \pm 0,03$ 0,7-6,1	$2,7 \pm 0,01$ 1,4-5,3	$2,8 \pm 0,01$ 0,7-6,1	61	3177
Апука/оз. Ватыг-Гытхын	$58 \pm 0,6$ 36,5-75	$59,1 \pm 0,2$ 23-69,7	$58,7 \pm 0,3$ 23-75	$2,5 \pm 0,07$ 0,5-4,8	$2,5 \pm 0,02$ 0,9-4,1	$2,5 \pm 0,03$ 0,5-4,8	59,1	609
лагуна Анана	$59,7 \pm 0,5$ 34,5-76	$60,1 \pm 0,2$ 48-77	$59,9 \pm 0,2$ 34,5-77	$2,9 \pm 0,05$ 0,5-4,8	$2,6 \pm 0,03$ 1,2-4,7	$2,7 \pm 0,03$ 0,5-4,8	56,7	882
Итого Карагинский район	$59,5 \pm 0,1$ 32-80	$58,8 \pm 0,05$ 41-72	$59,2 \pm 0,06$ 32-80	$2,9 \pm 0,01$ 0,22-6,3	$2,7 \pm 0,01$ 0,36-4,95	$2,8 \pm 0,01$ 0,22-6,3	49,9	10914
Итого Олюторский район	$60,2 \pm 0,12$ 34-78	$59,7 \pm 0,05$ 23-77	$59,9 \pm 0,06$ 23-78	$2,9 \pm 0,02$ 0,3-6,1	$2,7 \pm 0,01$ 0,8-5,33	$2,8 \pm 0,01$ 0,3-6,1	58,6	8526

Примечание: над чертой указано среднее значение и стандартное отклонение, под чертой предельные значения варьирования

За рассматриваемый ряд лет параметры длины и массы тела производителей нерки в целом характеризовались уменьшением показателей роста. Заметное снижение линейных и весовых характеристик отмечено в 1990-х годах у нерки карагинской группировки. В отношении стад нерки олюторской группировки до 2000 г. невозможно корректно проследить динамику размерно-массовых показателей за недостатком биостатистического материала тех лет. Определенное суждение о линейно-весовых характеристиках можно сделать по данным трех выборок, относящихся к 1985, 1989 и 1990 гг. В эти годы длина и масса тела производителей нерки данной группировки составила в среднем 64,9 см и 3,4 кг, соответственно.

Однако начиная с 2000 г. снижение показателей роста у производителей нерки относящихся к олюторскому комплексу стад имело тенденцию к замедлению, в то время как у нерки, воспроизводящейся в реках Карагинского района, нисходящие субтрендовые изменения сохранились (рисунок 4.4.5, 4.4.6).

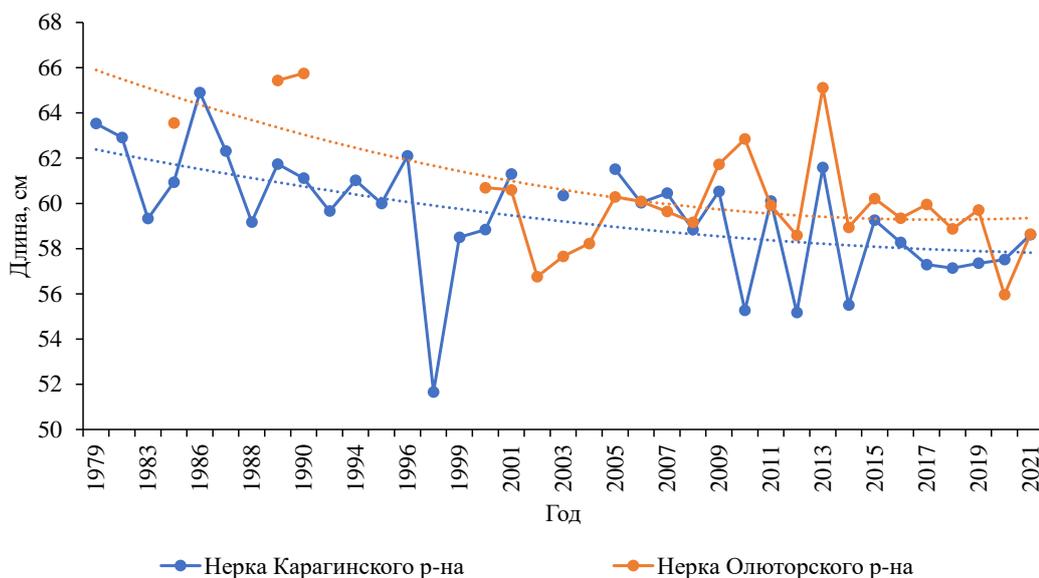


Рисунок 4.4.5 — Изменение средней длины тела производителей нерки в подходах 1979–2021 гг.

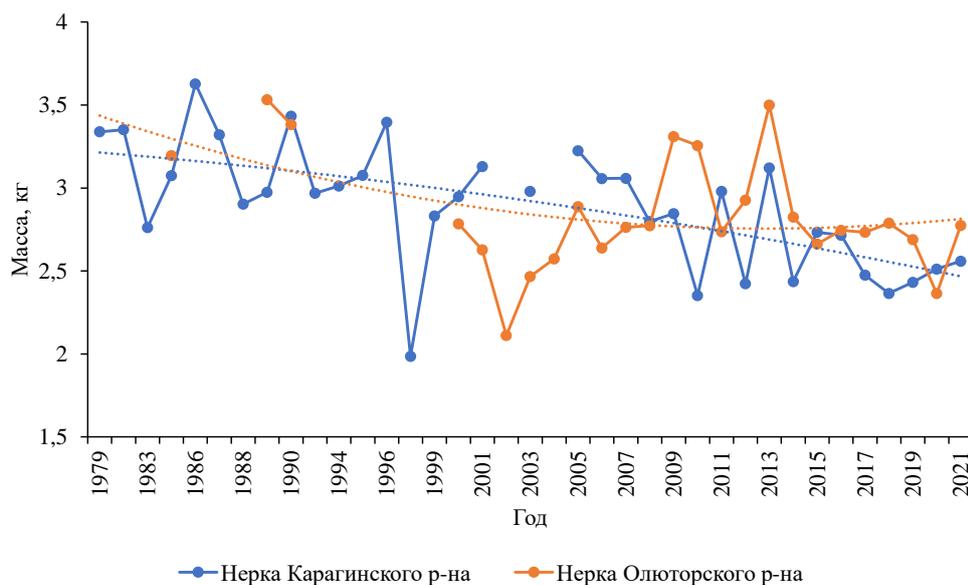


Рисунок 4.4.6 — Изменение средней массы тела производителей нерки в подходах 1979–2021 гг.

Анализ размерно-массовых показателей по основным возрастным группам выявил, что наиболее существенные снижения роста отмечены у рыб старшего возраста с одним пресноводным годом нагула 1.4 и 1.3. При этом основной тренд у ранозревающих рыб 1.2 имел наименьшие показатели снижения роста.

Динамика роста нерки старших возрастных групп с двумя пресноводными

годами нагула в целом мало изменялась. Так, для возрастной группы 2.3 отмечено незначительное уменьшение параметров роста, а для рыб в возрасте 2.2 при минимальном снижении длины линейный тренд массы рыб находился в положительной плоскости значений (рисунок 4.4.7, 4.4.8, 4.4.9).

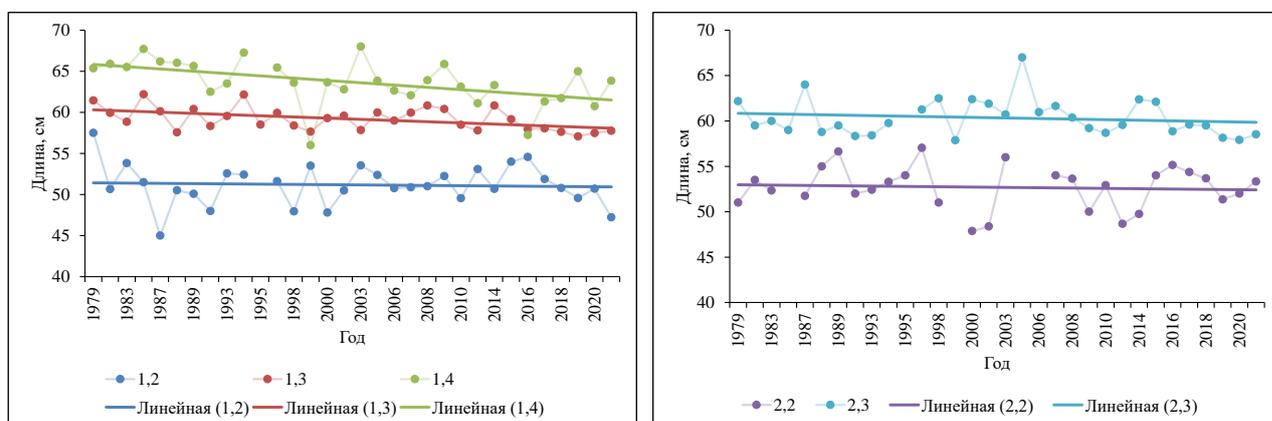


Рисунок 4.4.7 — Изменение средней длины тела основных возрастных групп производителей нерки северо-восточного побережья Камчатки в 1979–2021 гг.

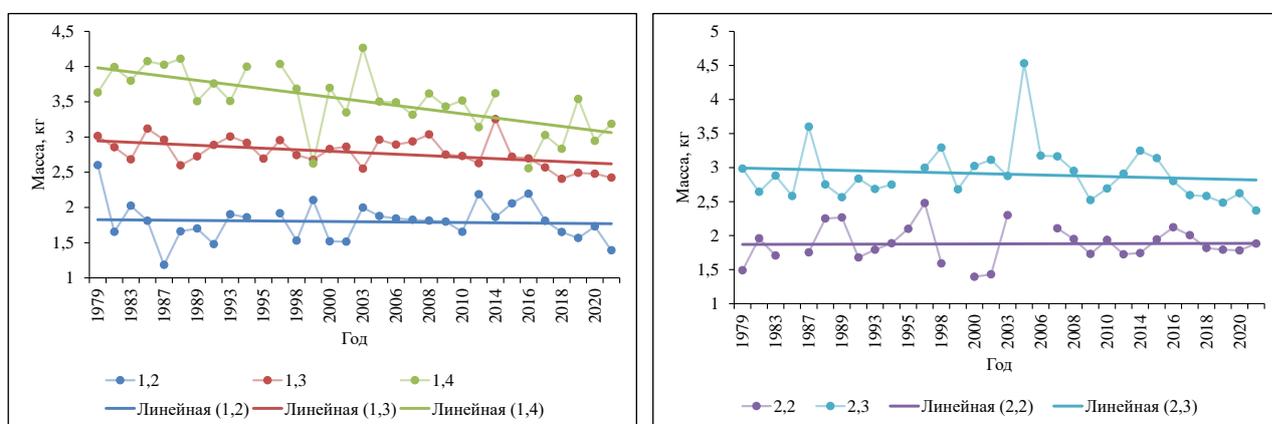


Рисунок 4.4.8 — Изменение средней массы тела основных возрастных групп производителей нерки северо-восточного побережья Камчатки в 1979–2021 гг.

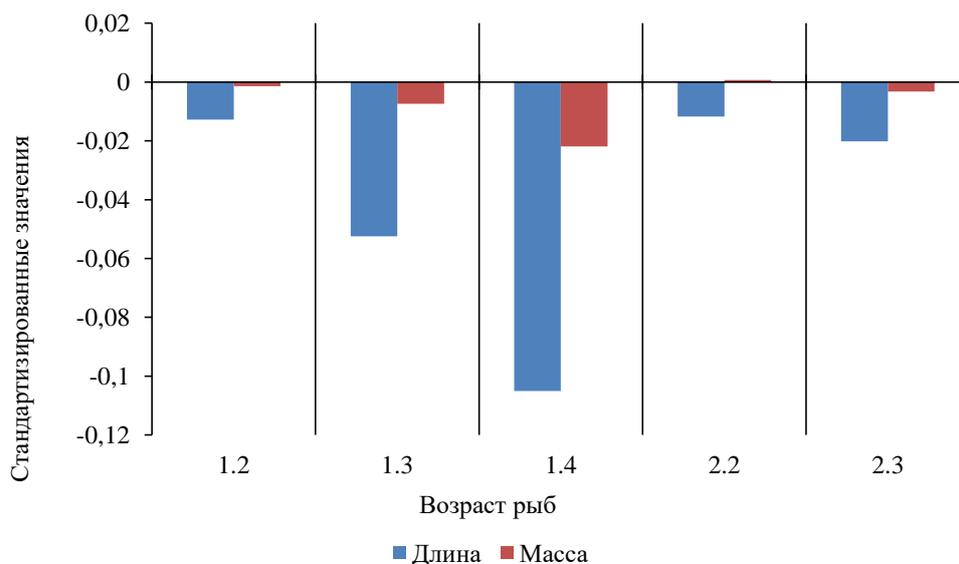


Рисунок 4.4.9 — Наклон линий линейной регрессии для значений длины и массы тела основных возрастных групп производителей нерки северо-восточного побережья Камчатки в 1979–2021 гг.

Причины снижения общих параметров длины и массы тела частично обусловлены изменениями в возрастной структуре вида за счет увеличения доли раносозревающих рыб. Например, в составе карагинской группировки доля раносозревающих рыб, преимущественно представленная рыбами в возрасте 1.2, с регулярной периодичностью превышала 10% порог, а в некоторые годы достигала свыше 30%, 40% и 60% (таблица 4.3.2). Эта же возрастная группа в составе стад олюторского комплекса была стабильно малочисленна и здесь фиксировали наименьшее снижение показателей роста (таблица 4.3.3). Помимо этого отмечено, что скорость снижения размерно-массовых показателей старших возрастных групп у разных экологических форм отличается. Так у озерной формы нерки, в основном представленной возрастными группами 2.2 и 2.3, межгодовая динамика снижения размеров тела заметно меньше, чем у рыб речной формы, большинство из которых имеет возраст 1.3 и 1.4 (рисунок 4.4.9). Причины различий в динамике снижения размеров тела рыб, относящихся к одним поколениям (4+ и 5+), но разным экоформам, вероятно обусловлены условиями нагула в пресноводный период. Если океанологическая среда в относительно равной степени определяет условия нагула,

то в пресноводный период они качественно отличаются, где наиболее благоприятный фоновый режим характерен для озерных экосистем.

Соотношение полов. За исследуемый ряд лет количество самок менялось в пределах от 36,4 до 64,6%, составив в среднем 54,9%. В зависимости от районов воспроизводства численность самок в Карагинском районе варьировала от 36,4 до 60,9% (среднее 49,9%), в подавляющем большинстве представлены особями в возрасте 1.3. В популяции нерки Олюторского района доля самок изменялась в пределах от 44,2 до 64,6% (среднее 58,6%), в составе которых преобладали рыбы в возрасте 2.3 и 1.3, численность которых менялась в соответствии с динамикой возрастной структуры нерки Олюторского района (рисунок 4.4.10) (таблица 4.4.1, 4.4.2, 4.4.3).

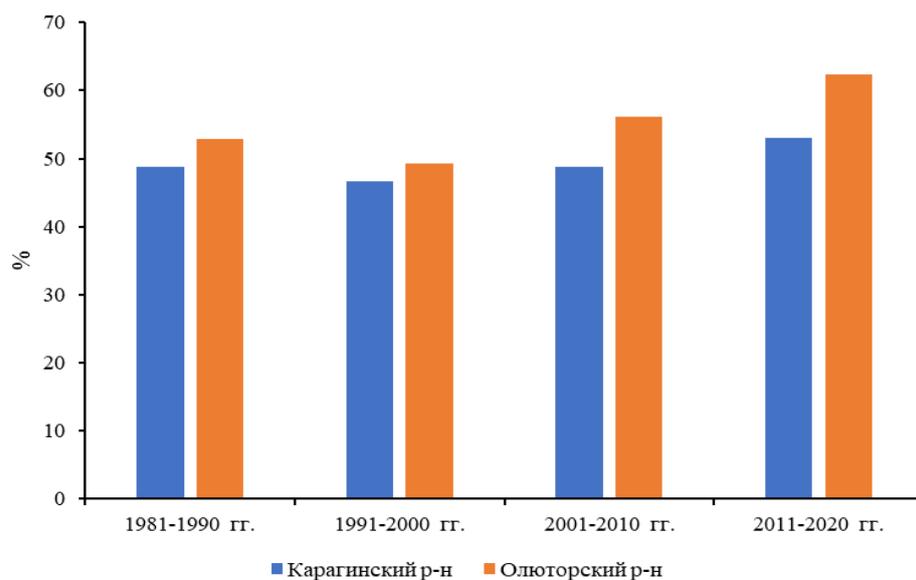


Рисунок 4.4.10 — Доля самок нерки в 1981–2020 гг. по десятилетиям

Таблица 4.4.2 — Возраст самок нерки в подходах к побережью Карагинского района за исследуемый период лет по десятилетиям

Период	Возраст, %														Кол-во, рыб
	0.2	0.3	0.4	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	4.3	
1979–1990 гг.	-	7,3	1,4	-	5,2	71,4	8,7	-	0,8	4,5	0,7	-	-	-	714
1991–2000 гг.	0,4	5,6	2,4	-	7,1	52,8	18,8	-	2,7	8,3	0,6	0,3	0,7	0,1	695
2001–2010 гг.	-	0,1	10,4	-	1,2	66,7	8,2	-	1,4	4,9	0,4	-	0,1	-	1561
2011–2021 гг.	0,1	8,5	1,1	0,1	8,0	67,6	4,3	0,1	2,7	7,1	0,5	0,1	-	-	1431

Таблица 4.4.3 — Возраст самок нерки в подходах к побережью Олюторского района за исследуемый период лет по десятилетиям

Период	Возраст, %														Кол-во, рыб
	0.3	0.4	1.2	1.3	1.4	1.5	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	3.4	4.2	4.3	
1979–1990 гг.	-	-	-	75,8	12,6	0,5	-	11,0	-	-	-	-	-	-	182
1991–2000 гг.	-	-	2,9	23,3	0,6	-	7,0	64,0	0,6	-	1,7	-	-	-	172
2001–2010 гг.	1,2	0,2	3,3	35,0	0,8	-	12,5	42,3	1,1	0,8	2,4	0,1	-	0,1	2008
2011–2021 гг.	2,1	0,0	3,1	83,0	1,4	-	1,4	8,0	0,1	0,6	0,1	-	0,0	-	2001

Плодовитость. В рассматриваемом регионе по показателю абсолютной индивидуальной плодовитости у нерки обеих группировок заметных различий не обнаружено. Так, у нерки карагинской группировки плодовитость изменялась в пределах от 318 до 12695 икринок (среднее составил 4207 икринок), а у олюторской — от 413 до 9417 икринок (среднее 4206 икринок). Наиболее высокие показатели отмечены у производителей, воспроизводящихся в реках Ивашка, Тымлат, Кичига, Вывенка и Пахача (оз. Потат-Гытхын) (таблица 4.4.4).

Таблица 4.4.4 — Показатели индивидуальной абсолютной плодовитости нерки в подходах к побережью северо-восточного побережья Камчатки в 1979–2021 гг.

Район	Река	ИАП., икр.	Кол-во, рыб
Карагинский	Дранка	$\frac{4191,7 \pm 97,9}{580-8033}$	255
	Ивашка	$\frac{5029,4 \pm 137,2}{840-12357,9}$	187
	Карага	$\frac{3272,3 \pm 78,0}{750-7776}$	281
	Кичига	$\frac{4744,9 \pm 91,4}{317,7-10337,6}$	165
	Тымлат	$\frac{4822,9 \pm 46,7}{2556-6790}$	369
	Ука	$\frac{3137,7 \pm 256,7}{532-4645,5}$	17
	Хайлюля	$\frac{4124,7 \pm 30,8}{550,8-12694,8}$	2249
Олюторский	Вывенка	$\frac{4448,6 \pm 97,3}{892,5-9091,5}$	304
	Култушная	$\frac{3980,9 \pm 132,9}{1995-5414,5}$	29
	Култушная/Илир-Гытхын	$\frac{4104,0 \pm 88,2}{2370,8-6938}$	101
	Навыринваям	$\frac{3778,6 \pm 104,8}{1722-6930}$	68
	Навыринваям/Нгавыч-Гытхын	$\frac{4150,4 \pm 265,0}{412,5-8469,3}$	26
	Пахача	$\frac{3332,4 \pm 99,4}{1917-6358}$	94
	Пахача/Потат-Гутхын	$\frac{4891,6 \pm 202,5}{3335,4-9417,2}$	41
	Апука	$\frac{4326,4 \pm 29,5}{432,7-8964}$	1396
	Апука/оз. Ватыт-Гытхын	$\frac{3687,2 \pm 68,4}{1757-5486}$	123
	лагуна Анана	$\frac{3657,2 \pm 87,6}{1886-7910}$	139
Всего Карагинский район		$\frac{4207,2 \pm 24,9}{317,7-12694,8}$	3493
Всего Олюторский район		$\frac{4206,1 \pm 24,9}{412,5-9417,2}$	2321

Примечание: над чертой указано среднее значение и стандартное отклонение, под чертой предельные значения варьирования

Наибольшие показатели индивидуальной абсолютной плодовитости были у рыб в возрасте 1.3 и 1.4. Причем при относительно близких средних вариабельность значений была выше у особей карагинской группировки. Наименьшие показатели данного параметра отмечены у рыб с двумя

пресноводными годами и у младшей возрастной группы 1.2 (рисунок 4.4.11).

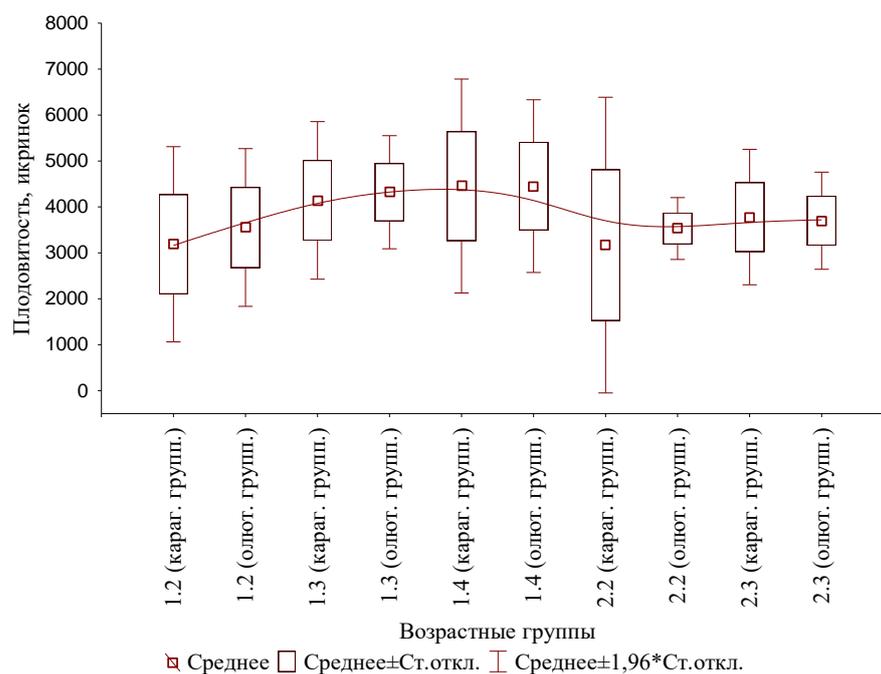


Рисунок 4.4.11 — Индивидуальная абсолютная плодовитость производителей нерки основных возрастных групп

В целом, за рассматриваемый ряд лет динамика показателей индивидуальной абсолютной плодовитости у нерки карагинской группировки проявляла меньшую тенденцию к снижению, чем у нерки олюторской популяции. Однако в межгодовом аспекте изменения имели более выраженный вид и характеризовались периодичностью снижения и увеличения данного показателя относительно среднеголетних значений. Так, до начала 1990-х годов плодовитость нерки воспроизводящихся в реках Карагинского и Олюторского районов оценивалась на уровне 4600 и 5000 икринок, соответственно. Затем последовало снижение плодовитости в среднем до 3400 и 3200 икринок, соответственно. После 2005 г. индивидуальная плодовитость производителей нерки вновь увеличилась и для обеих группировок в среднем составила порядка 4350 икринок (рисунок 4.4.12).

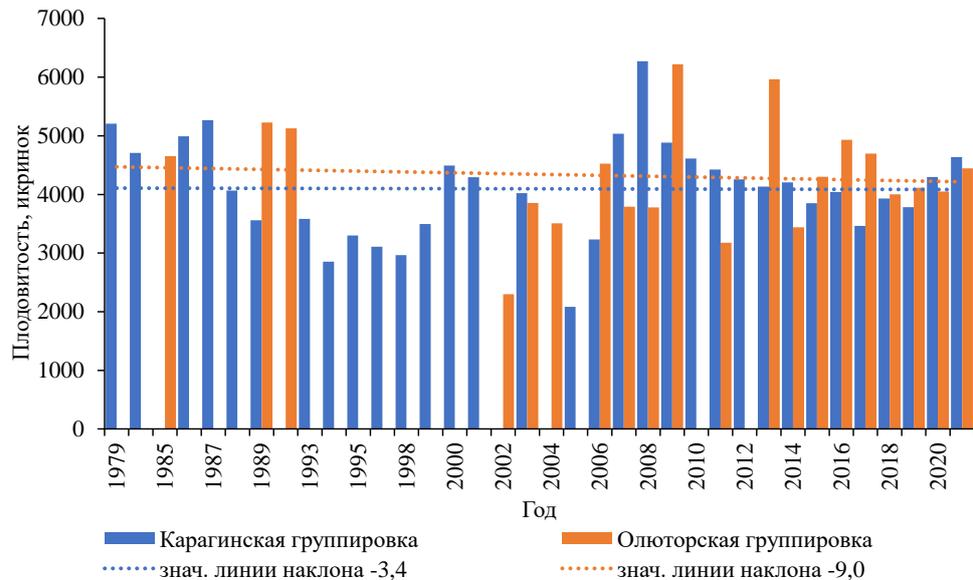


Рисунок 4.4.12 — Плодовитость производителей нерки по группировкам в 1979–2021 гг.

Очерченный круг выявленных гетерогенных комплексов нерки, определяемый особенностями географических, экологических и генетических компонент дает основания утверждать о существовании на северо-восточном побережье Камчатки двух группировок (экогеографических единиц), формирующих две единицы запаса, воспроизводящиеся в реках Олюторского и Карагинского речных районов. В составе рассматриваемых группировок различают темпоральные расы, обособленные по срокам нерестового хода, а также экологические формы, отличающиеся продолжительностью пресноводного периода жизни и, следовательно, возрастной структурой и сроками нереста.

Размерные параметры производителей нерки обеих группировок отличались незначительно и характеризовались уменьшением показателей роста, скорость снижения которых была выше у реофильных рыб старших возрастных групп. Зафиксированное снижение параметров индивидуальной абсолютной плодовитости у производителей нерки было наиболее выраженным у стад олюторской группировки.

ГЛАВА 5. НЕРЕСТОВЫЙ ФОНД

Среди всех видов тихоокеанских лососей нерка отличается значительным многообразием в выборе нерестовых стаций, что оказывает влияние на внутривидовую структуру вида, которая тем сложнее, чем неоднороднее гидрологическая система ее нерестовых водотоков и водоемов.

К концу XX столетия был сформирован и составлен кадастр нерестового фонда Камчатского края по тихоокеанским лососям (Остроумов, 1975, 1985, 1986, 1987, 1990). Работы по определению нерестовых площадей начаты в 1957 г. и продолжаются по настоящее время. Согласно имеющимся данным нерка нерестится в абсолютном большинстве речных систем Камчатского края, из которых на долю рек северо-восточного побережья приходится 5-я часть, или 17% от общего нерестового фонда вида (рис. 5.1).

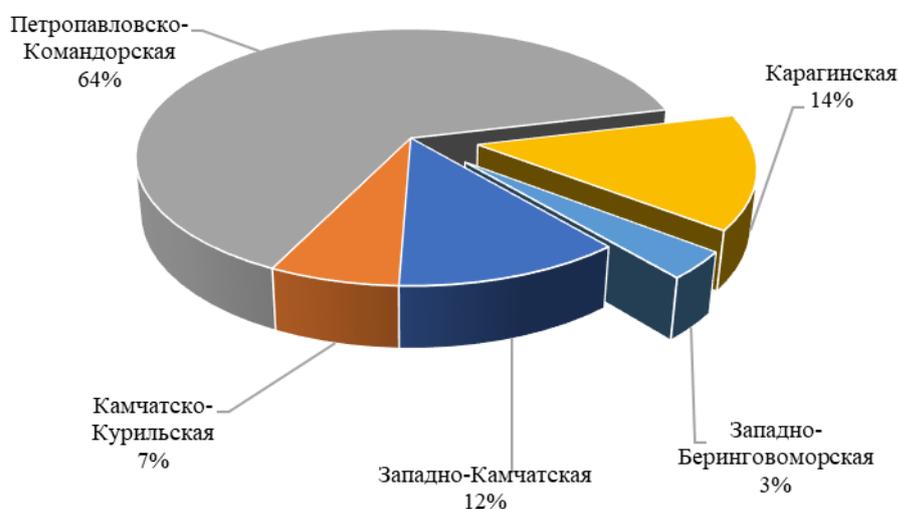


Рисунок 5.1 — Соотношение нерестовых площадей нерки по рыбопромысловым районам Камчатского края

Гидрологическая сеть Камчатского региона хорошо развита и насчитывает порядка 140 тыс. рек (Ресурсы поверхностных вод, 1973). Вместе с тем отсутствие

развитой наземной транспортно-логистической инфраструктуры опосредованно влияет на экологию речных биотопов ограничивая широкий доступ к ним. Все это создает уникальные условия для сохранения естественного нерестового фонда на большей территории края. Тем не менее антропогенное влияние на нерестилища оказывается в зоне населенных пунктов. К разряду источников техногенного воздействия на нерестовые реки относится деятельность горнорудной промышленности. В настоящее время количество разработок, осуществляемых на территории края составляет более 10 действующих объектов, из которых некоторые находятся в стадии разведочных работ, а часть (например, разработки, расположенные на территории Олюторского района) в стадии завершающих работ (вторичная переработка добытой золото- и платиносодержащей руды).

В ряду естественных причин негативно влияющих на функционирование нерестилищ указываются: паводковые явления, влекущие русловую эрозию; обмеление нерестовых участков в межень вследствие истощения грунтовых вод; вулканическая активность и тектонические сдвиги, способные повлиять на перестройку речного русла и сопутствующие этому изменения гидрологического и гидрохимического режимов (Леман, 2003; Пинегина, Константинова, 2006).

5.1 Нерестовая емкость рек

Критерием оценки воспроизводственного потенциала лососей является нерестовая емкость водного объекта, определяемая площадью нерестилищ. В этой связи определение размеров нерестового фонда лососей имеет важное значение.

Нерестовая емкость речного бассейна указывает на потенциальные возможности нереста вида пригодной для его воспроизводства. Освоение нерестовых площадей ежегодно меняется в зависимости от численности производителей лососей и гидрологических условий, сложившихся в конкретный год. Поэтому, зачастую, нерестовое пространство не используется в полной мере производителями. Однако данный показатель служит в качестве индикаторной величины являясь важнейшим инструментом определения потенциала

регионального воспроизводства тихоокеанских лососей (Шубкин, Бугаев, 2022).

В северо-восточном бассейне ключевые центры воспроизводства вида расположены в водотоках включающие крупные озерные комплексы. К разряду таких рек относятся: Столбовая (Усть-Камчатский район), Вывенка, Култушная, Пахача, Апука, Ананापильген (Олюторский район). Суммарная площадь нерестилищ, в указанных водных объектах, оценивается в 2617 тыс. м², что составляет 52,9% от регионального нерестового фонда нерки (рисунок 5.1.1, таблица 5.1.1).

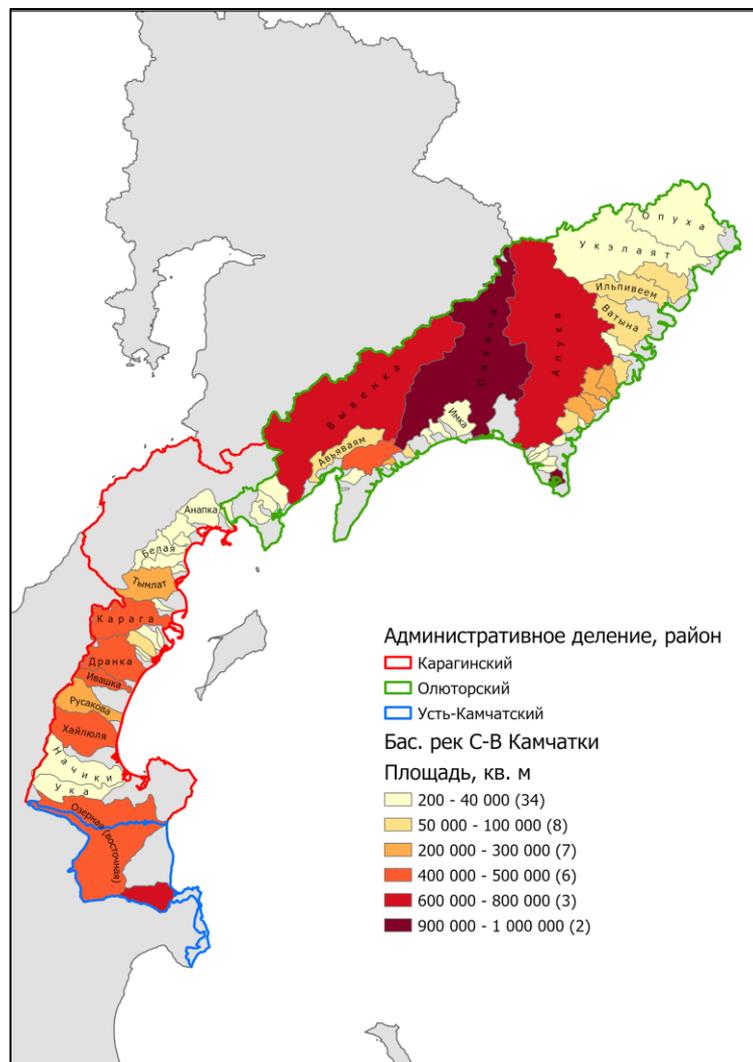


Рисунок 5.1.1 — Нерестовый фонд нерки Северо-Восточной Камчатки
(в скобках указано количество рек на кластер)

Таблица 5.1.1 — Площадь нерестилищ нерки в основных и второстепенных реках северо-восточного побережья Камчатки

Водоток	Площадь нерестилищ, м ²
Вывенка	407525
Пахача	694770
Апука	423605
Анана	440880
Култушная	333485
Столбовая	316430
Второстепенные реки	2325480
Общая площадь нерестилищ	4942175

Особенности геоморфологии речных районов определяют условия формирования нерестовых стадий нерки, достигающие наибольшего развития в гидросети Олюторского района. По занимаемым биотопам нерестилища нерки подразделяют на две большие группы — речные и озерные, последние из которых играют важнейшую роль для размножения вида.

Жизненный цикл нерки в значительной мере зависит от озерных экосистем, где ее молодь нагуливается в первый годы жизни. Известно, что наиболее высокочисленные стада нерки воспроизводятся в речных системах, где расположены крупные водоемы (Крогиус, Крохин, 1956; Burgner, 1991; Бугаев, 1995; Куренков, 2005). Следовательно выделение в составе нерестового фонда доли озерных нерестилищ имеет практическое значение в понимании возможностей воспроизводственного потенциала и условий пресноводного нагула нерки в рассматриваемых реках.

В составе речной системы северо-восточного бассейна реки Олюторского района характеризуются обилием озер и лимнокренов, что формирует благоприятные условия для размножения вида. При этом изученность района оставалась крайне слабая. Данное обстоятельство сподвигло провести исследования на крупнейших озерах Корякского нагорья с целью уточнения нерестового потенциала водоемов и оценки фоновых условий нагула, от которых зависят качественные показатели и выживаемость поклатной молоди нерки (Ruggles, 1965, Burgner, 1964). Ниже приводим краткую характеристику водоемов, где проводили исследования.

Озера Корякского нагорья. Первые рекогносцировочные лимнологические исследования двух крупнейших озер Корякского нагорья: Илир-Гытхын и Потат-Гытхын проведены в 1964 г. (Крохин, 1964), и в 1965 г. (Крохин, Куренков, 1965), соответственно.

Полноформатному изучению условий формирования рыбпродуктивности водоемов были посвящены последующие исследования, проводимые в рамках ежегодных экспедиционных работ (2002–2010 гг.) на озерах: Илир-Гытхын (р. Култушная), Потат-Гытхын (р. Пахача), Нгавыч-Гытхын (р. Навыринваям), Ватыт-Гытхын (р. Апука) и лаг. Анана (р. Анананыльген) (Бугаев и др., 2004; Шубкин, 2006, Шубкин, 2009; Генкал, Лепская, 2014). Формат проводимых работ включал гидрологическую (температура воды, абсолютное и относительное содержание кислорода, рН, концентрация хлорофилла "а", минерализация и солёность воды), гидрохимическую (фосфор, азот, железо и кремний) и гидробиологическую (фито-, зоопланктон) съемки.

Континентальные озера Корякского нагорья, к которым относятся Илир-Гытхын, Потат-Гытхын, Нгавыч-Гытхын, Ватыт-Гытхын лежат в глубоких троговых долинах и морфологически схожи. Водоемы имеют ледниковое происхождение образовавшись вследствие перегораживания долин конечными моренами, что вызвало подпруживание долин (Мороз, 1965, Остроумов, 1975). Озеро Лагуна Анана по происхождению относится к водоемам лагунно-лиманного типа (рисунок 5.1.2).

Оз. Илир-Гытхын. Глубокое озеро. Котловина озера имеет сложную морфологию, с максимальной глубиной 66 м. Выделяют два больших плеса: западный (глубина 66 м), восточный (глубина 50 м) и обособленный малый плес (глубина 15 м), соединяющийся с западным плесом узким проливом. Длина озера составляет 7,5 км, максимальная ширина — 1,45 км. Площадь поверхности озера равна 7,66 км² (рисунок 5.1.3).

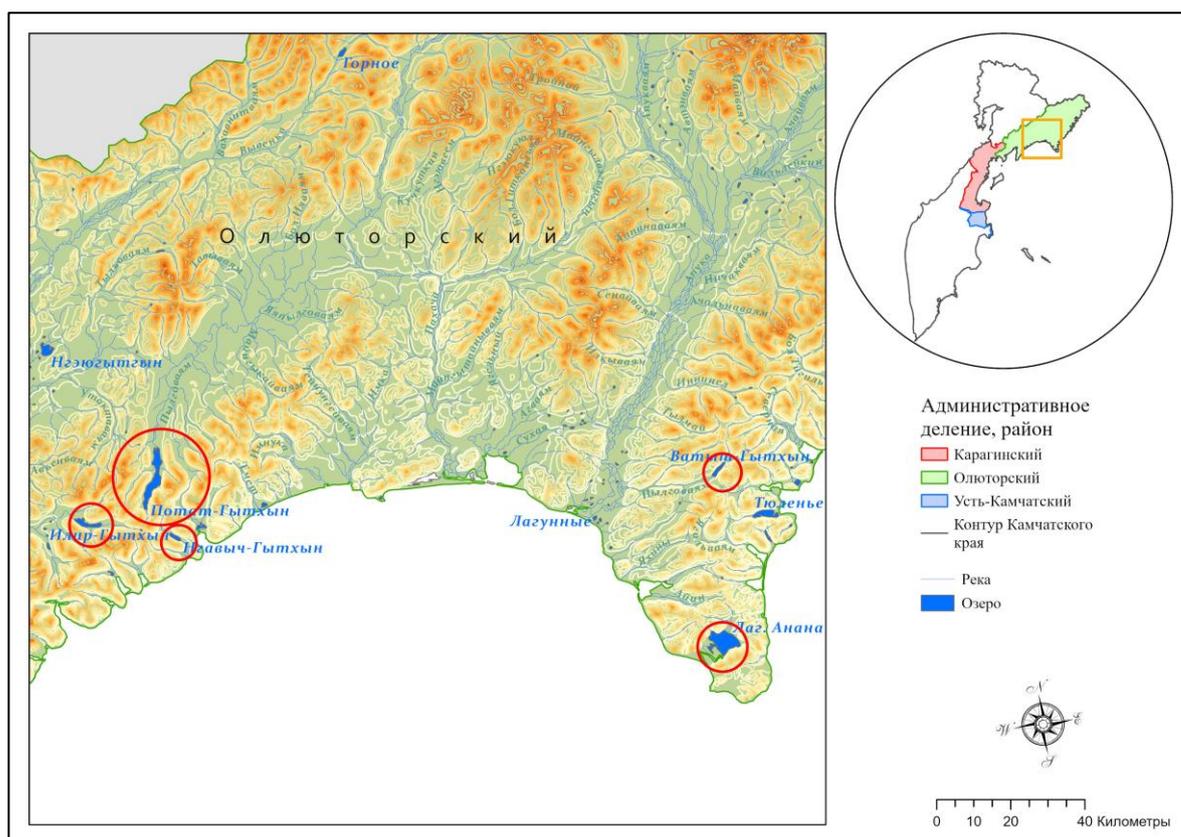


Рисунок 5.1.2 — Карта озер (выделено красным кругом) Олюторского района, где проводили исследования в 2002–2010 гг.

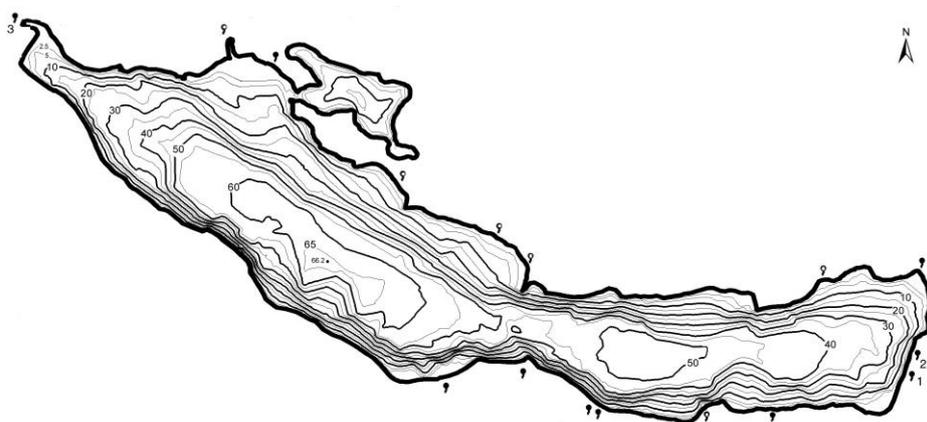


Рисунок 5.1.3 — Батиметрическая карта оз. Илир-Гытхын

Оз. Потат-Гытхын. Самое глубокое озеро среди озер Корякского нагорья. Так же, как и оз. Илир-Гытхын имеет вытянутую форму со сложной морфологией озерного ложа. В озере имеются две глубоководные котловины, разделённые узкой перемычкой: северный плёс с максимальной глубиной 63 м и южный плёс с

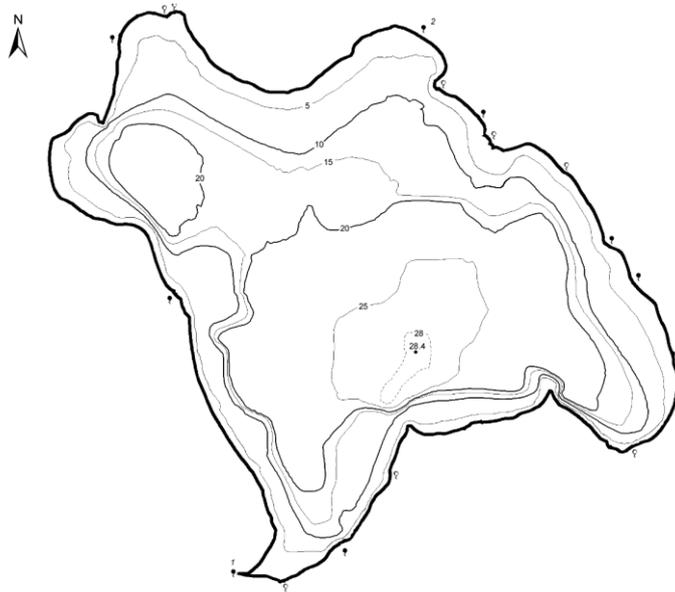


Рисунок 5.1.7 — Батиметрическая карта оз. Лагуна Анана

Представленные континентальные водоемы являются типично димиктическими холодноводными. Термический режим вод характеризуется чередованием периодов весенней и осенней циркуляции вод в следствие устанавливающейся гомотермии — летней прямой и зимней обратной стратификацией вод. Максимальный прогрев озер в поверхностных слоях не превышал 14°C. Все озёра хорошо аэрированы (насыщение вод кислородом в среднем составило 87%, при концентрации газа 10,3 мг/л) и имеют субнейтральную реакцию среды (среднее рН 7,3). В зависимости от уровня поступления биогенов со стоком и от минерализации тел отнерестовавших рыб могли прослеживаться одна или две вспышки развития фитопланктона, что прослежено по вертикальному распределению хлорофилла "а".

Среди исследованных озер Корякского нагорья Лагуна Анана является единственным солоновато-водным водоем лагунного типа, где воспроизводится и нагуливается нерка. Гидрологический режим озера формируется под влиянием речных и морских вод. Вследствие близости моря озеро подвержено влиянию приливно-отливной деятельности и имеет наиболее высокую общую минерализацию и повышенную солёность воды.

Водное питание озера осуществляется за счет осадков, поверхностного и грунтового стоков, а также поступающей через протоку во время приливов морской воды, что обуславливает наличие в озере двух слоев — опресняемого (с солёностью 2,3–2,5 ‰) и слоя с повышенной солёностью (8,1–12,5 ‰). Разность плотности двух сред препятствует полному перемешиванию озёрных вод и существенно влияет на гидрологический режим озера. Так в слое с повышенной солёностью ниже 22 м, ввиду слабого водообмена существует дефицит кислорода и значение рН опускается ниже 7. (Шубкин, 2006, 2009).

Общая площадь нерестилищ в рассматриваемых водоемах оценивается в пределах от 1180 до 1317 тыс. м². По данным Остроумова А.Г. нерестилища в литоральной зоне оз. Илир-Гытхын составляют 170 тыс. м², в оз. Нгавыч-Гытхын — 30,5 тыс. м², в оз. Потат-Гытхын — 465 тыс. м², в оз. Ватыт-Гытхын — 100 тыс. м², в оз. Лагуна Анана — 414,8 тыс. м².

По собственным данным, полученным в результате наземных исследований площадь нерестилищ в оз. Илир-Гытхын оценена в 183 тыс. м², при площади литоральной зоны глубиной 0-5 м в 811,1 тыс. м², в оз. Нгавыч-Гытхын — 36 тыс. м² (площадь литорали 0-5 м — 71,4 тыс. м²), в оз. Потат-Гытхын — 670 тыс. м² (площадь литорали 0-5 м — 4397,5 тыс. м²), в оз. Ватыт-Гытхын — 128 тыс. м² (площадь литорали 0-5 м — 531,8 тыс. м²), в оз. Лагуна Анана — 300 тыс. м² (площадь литорали 0-5 м — 7339,8 тыс. м²).

Добавим, что по результатам рекогносцировочных работ, проведенных в 1964 (Крохин, 1964) и 1965 гг. (Крохин, Куренков, 1965) площадь нереста нерки в бас. оз. Илир-Гытхын приблизительно оценена в 80–100 тыс. м², в бас. оз. Потат-Гытхын — в 550 тыс. м².

Несмотря на выявленные различия в оценке нерестовой емкости в отдельно рассматриваемых водоемах их суммарные значения схожи. Таким образом площадь оцененных озерных нерестилищ составляет почти половину от всего регионального нерестового фонда нерки.

К сравнению, в реках Карагинского и Олюторского районов площади речных и озерных нерестилищ близки к пропорциональному равенству, а в северной части

Усть-Камчатского района, напротив, преобладают речные нерестилища (рисунок 5.1.8).

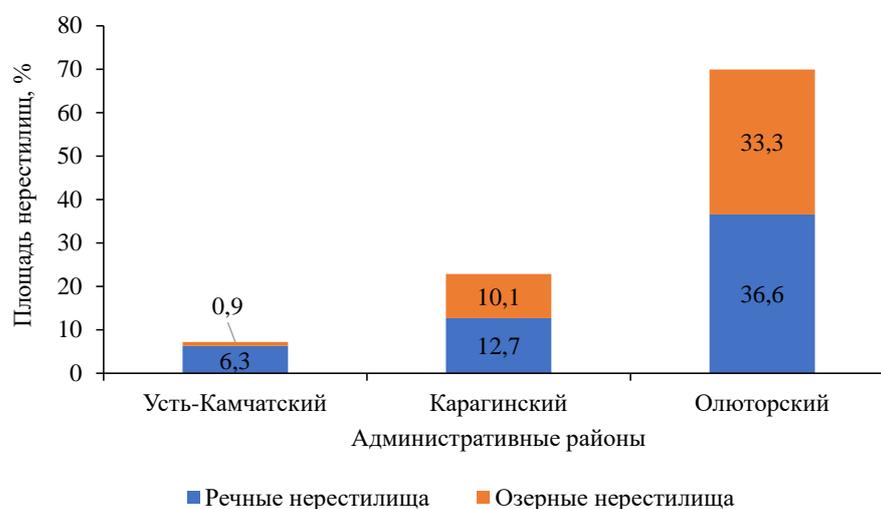


Рисунок 5.1.8 — Соотношение нерестовых площадей нерки в водных объектах административных районов Северо-Восточной Камчатки

5.2 Продуктивный потенциал нерестилищ

Одной из качественных характеристик позволяющей оценить эффективность естественного воспроизводства является их продуктивность. Вместе с тем потенциал нерестилищ указывает на предельно возможную нерестовую нагрузку, оказываемую на водный объект. Это позволяет определить максимальные целевые ориентиры пропуска производителей на нерест, ограничивающие возможность перезаполнения нерестилищ. Принимая во внимание критику о несостоятельности оперирования данными нерестового фонда как о величине отчасти гипотетической (Шевляков и др., 2019), мы все же склонны считать, что данные значения вполне корректно применять в качестве константной величины при оценке продуктивности нереста.

По имеющимся данным (Остроумова, 1975а) условный оптимум площади одного нерестового бугра нерки составляет от 0,7 до 2,0 м² (среднее 1,4 м²). Следовательно, в бассейнах рек Северо-Восточной Камчатки на площади в 4942

тыс. м² теоретически (принимая к расчету площадь нереста занимаемой одной самкой в 1,4 м²) может одновременно распределиться до 7060 тыс. производителей. Продуктивный потенциал нерки рек Карагинского района оценивается в 1614 тыс. рыб, Олюторского района — в 4937 тыс. рыб, Усть-Камчатского района (в пределах подзоны) — 509 тыс. рыб. При этом за весь период исследований максимальное количество зарегистрированных производителей нерки на нерестилищах в Карагинском районе оценено в 241 тыс. рыб, что составляет 16% от максимальной нерестовой мощности. В Олюторском районе наивысший показатель нереста оценен в 1162 тыс. рыб и равен 22% от возможной нерестовой численности. В итоге, на всем северо-восточном побережье Камчатки степень заполнения нерестилищ не превышала 29%.

Показатель продуктивности нерестилищ считали, как отношение биомассы производителей в возвратах к нерестовой площади. В результате, в период увеличения запаса вида с 1977 по 2021 гг. уровень продуктивности оценен в 156 рыб/км² (средняя биомасса 2,1 тыс. т). В годы пиковых подходов с 2009 по 2021 годы, при средней биомассе в 3,1 тыс. т, продуктивность нерестилищ составила 236 рыб/км².

В формате проводимых исследований указанный параметр, помимо экологической составляющей, отражает еще и степень промысловой эксплуатации популяции. Так, в период с 1977 по 2021 гг. в Карагинском районе продуктивность нерестилищ составила 232 рыб/км², а в Олюторском — 147 рыб/км². (рисунок 5.2.1). В годы максимальной численности запаса разрыв между основными районами воспроизводства увеличился еще больше и составил 425 рыб/км² и 149 рыб/км², соответственно.

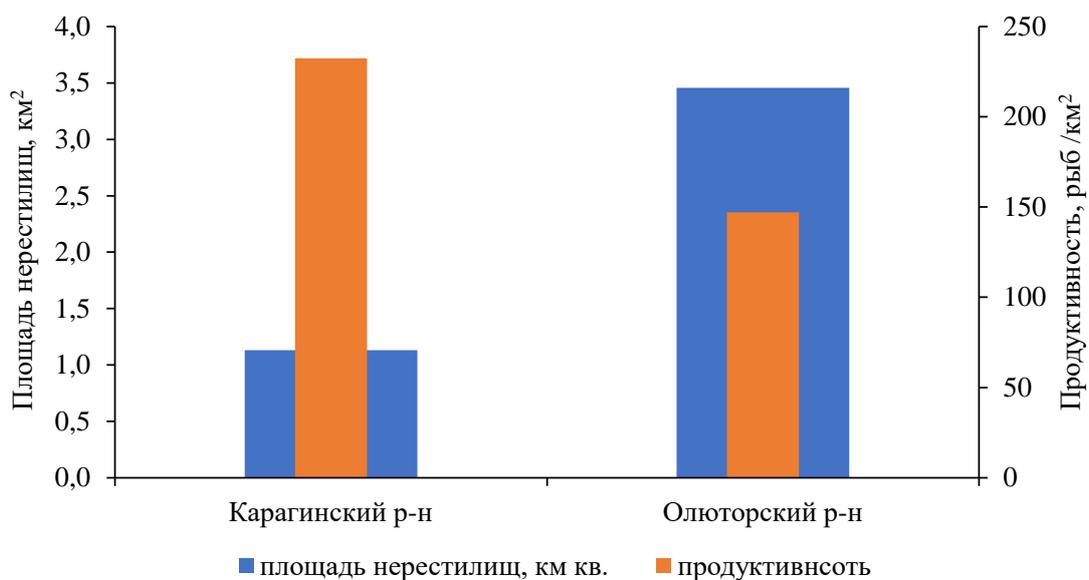


Рисунок 5.2.1 — Продуктивность нерестилищ нерки в Карагинском и Олюторском районах

Таким образом в реках Карагинского района, нерестилища которых характеризуются меньшим бонитетом и площадью относительно рек Олюторского района, уровень воспроизводства выше. Учитывая полученную диспропорцию между размерами нерестового фонда и количеством продуцируемых рыб, можно сделать вывод о дефиците производителей на нерестилищах в Олюторском районе, что, вероятно, является следствием промыслового прессинга.

ГЛАВА 6. ОЦЕНКА ЗАПАСА И ЕГО ПРОГНОЗИРОВАНИЕ

Формирование численности популяции лососей зависит от факторов среды, определяющих уровень ее функционирования (Бугаев, 1995, 2011; Крогиус и др., 1987, Коновалов, 1980; Карпенко, 1998; Шунтов, Темных, 2008, 2011; Ricker, 1954; Pacific salmon life histories, 1991; The ocean ecology..., 2018; и др.). Но если воздействие среды формирует условия в период онтогенеза, то промысел является ключевым фактором, влияющим на численность нерестового запаса, определяя стартовые условия пополнения популяции (Бугаев и др., 2022; Бугаев и др., 2023 (а); Бугаев и др., 2023 (б)).

6.1 Структура запаса

Запас нерки Северо-Восточной Камчатки складывается из стад, воспроизводящихся в реках Карагинской подзоны и Западно-Берингоморской зоны (в границах Камчатского края). Структурно нерка Карагинской подзоны формирует две экогеографические единицы запаса в соответствии с выделенными локальными группировками Олюторского и Карагинского районов.

6.1.1 Промысловая и нерестовая численность

Промысловая численность. Официальная статистика лососевого промысла ведется с 1909 г. Первые сведения по вылову нерки относятся к 1910 г. (Уловы тихоокеанских лососей..., 1989), при этом детализация данных промысловой статистики сводится к суммарному вылову по побережьям. Оперирование такого рода сведениями дает возможность проследить динамику численности и получить сравнительные количественные характеристики нерки западного и восточного побережий, но исключает анализ промысловой обстановки по районам и, тем более, по отдельным речным бассейнам.

Представление о распределении промысловой нагрузки в начале XX века

основано на данных отчета Департамента земледелия, согласно которому рыбопромысловые участки на восточном побережье располагались в районе рек Камчатка, Кроноцкая, Жупанова, Семлячик (Шемячик) и протоки оз. Калыгирь, где основными видами промысла являлись кета, нерка и кижуч (Рыбные промыслы Дальнего Востока..., 1913). Другим важным районом на востоке Камчатки считался Карагинский залив, от р. Ука до р. Кичига и отдельно — р. Вывенка. Здесь основу лососевого промысла определяли два вида — кета и горбуша. Отметим, что большинство морских промысловых участков на востоке Камчатки в тот период было сосредоточено именно в проливе Литке (Рыбные промысла Дальнего Востока..., 1913; Сергеев, 1936). Таким образом, учитывая видовую приоритетность в промысле лососей по участкам, данные вылова нерки до 1930 г. на всем восточном побережье в большей степени отражали вылов на Восточной и Юго-Восточной Камчатке (Петропавловско-Командорская подзона).

Первые зарегистрированные уловы нерки на северо-востоке Камчатки датированы 1922 г. в р. Ука, но регулярный промысел в подзоне ведется с 1931 г. С этого периода по данным вылова можно получить представление о ключевых этапах в динамике численности нерки северо-восточного побережья Камчатки. Проведенный анализ данных промысловой статистики на продолжительных временных рядах достаточно хорошо описывает синхронность изменений промыслового запаса нерки как в крупных популяционных комплексах, определяющих общую тенденцию вылова на Камчатке, так и во второстепенных стадах на северо-востоке Камчатки (рисунок 6.1.1.1). На приведенном графике видно, что период максимальной численности 1920–1930-х гг. сменил период длительной депрессии. Следующее увеличение численности нерки отмечено со второй половины 1970-х годов.

В период 1931–1990-х гг. промысел нерки на северо-востоке края велся в 2–10 реках² (в зависимости от года промысла), и достиг максимума ко второму десятилетию 2000-х гг., когда в среднем выловом осваивались ресурсы нерки из 40

² В предоставляемой промысловой статистике вылов в реках, помимо речных участков, преимущественно соотносится с морскими участками, на которых облавливаются ресурсы конкретных рек.

рек (рисунок 6.1.1.2). При этом, по мере включения в промысел новых рыболовных участков (РЛУ), на фоне активизации рыболовства в регионе, их количество к 2021 г. достигло 300 единиц. Следует отметить, что динамика вылова характеризуется существенными межгодовыми колебаниями, отчасти объясняемые изменением количества рек, вовлеченных в промысел (рисунок 6.1.1.3).

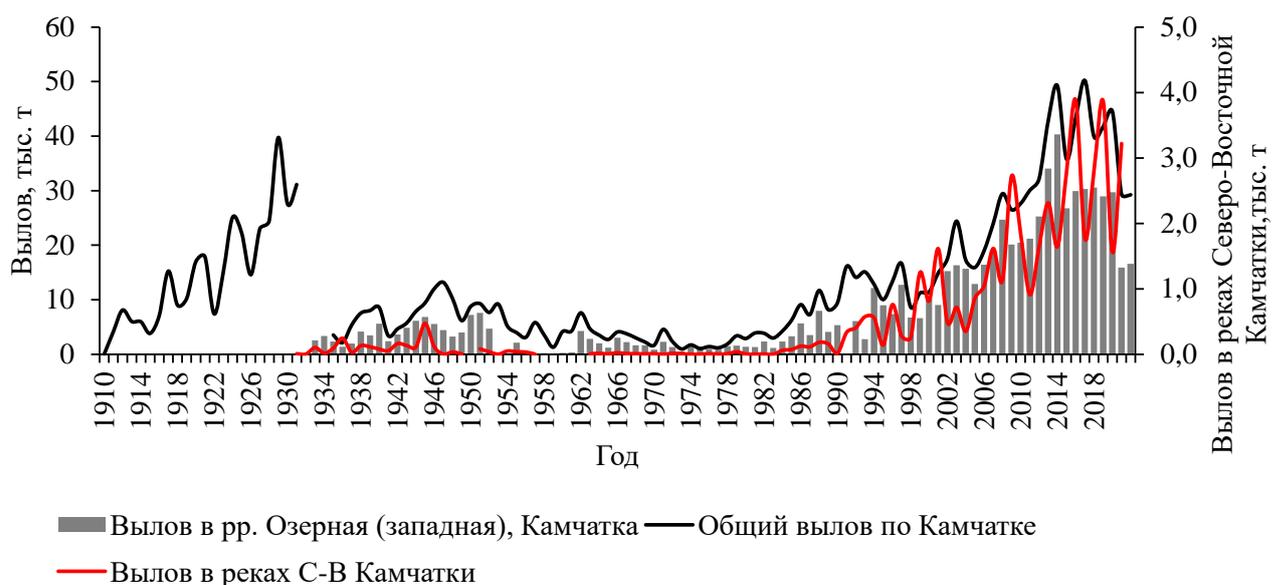


Рисунок 6.1.1.1 — Динамика общего вылова нерки основных и второстепенных стад (северо-восточного побережья) в Камчатском крае

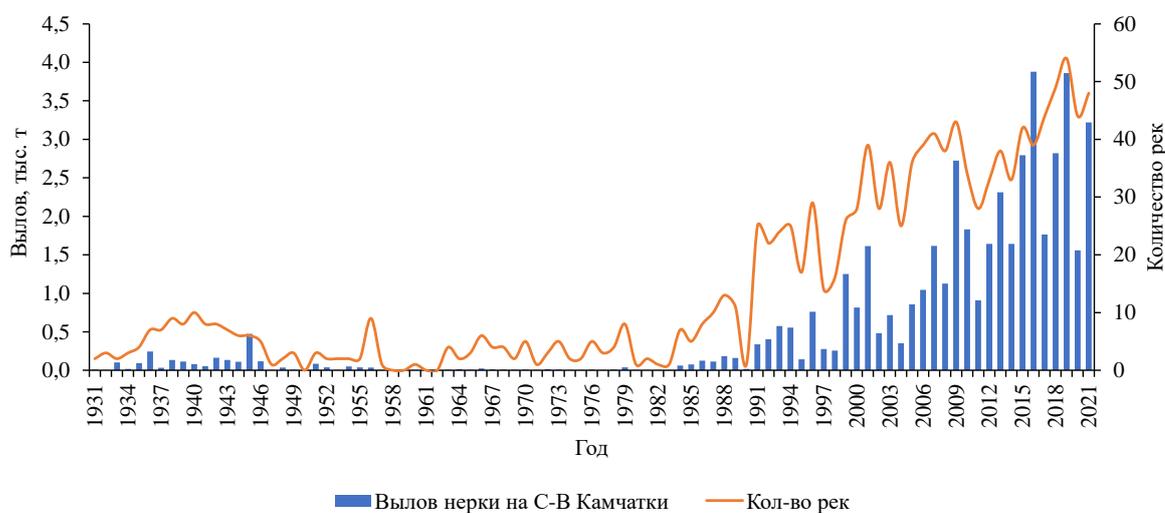


Рисунок 6.1.1.2 — Соотношение ежегодного вылова нерки к количеству рек, где осуществляли промысел нерки в 1931–2021 гг.

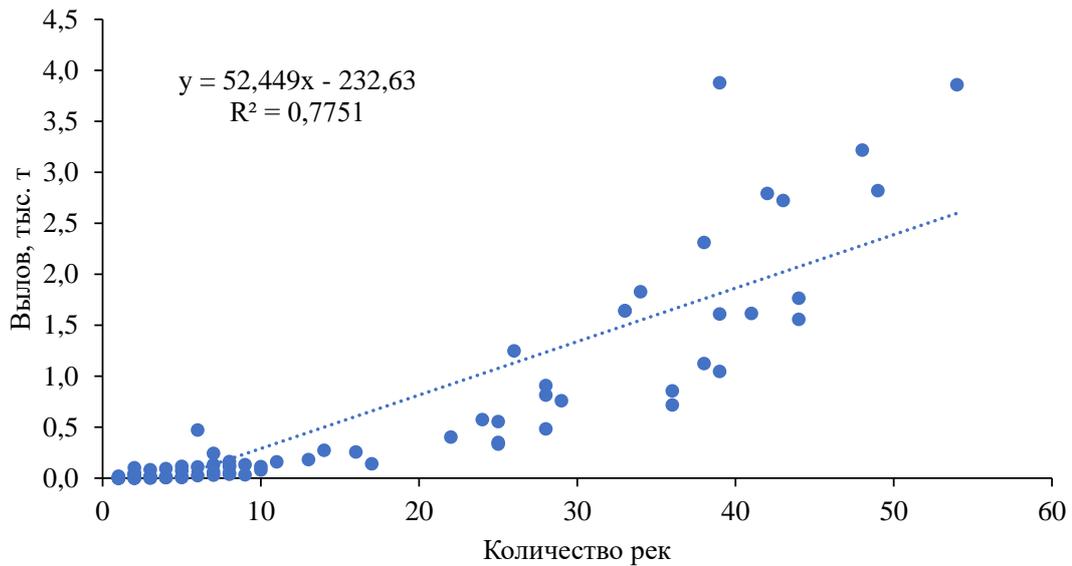


Рисунок 6.1.1.3 — Зависимость вылова нерки от количества рек, где осуществлялся промысел

В целом в динамике промысловой численности нерки Северо-Восточной Камчатки можно выделить три основных периода. Первый – с 1931 по 1946 гг., когда уловы нерки в среднем соответствовали 118 т, изменяясь в межгодовых пределах от 4,5 до 473,5 т. Второй период определен с 1947 по 1983 гг. В эти годы средние показатели вылова нерки составляли 20 т, при вариабельности значений от 0,1 до 117 т. В третий период, продолжающийся с 1984 г. по настоящее время, вылов нерки в среднем составлял 1126,2 т, в диапазоне от 62 до 3879 т (рисунок 6.1.1.2).

Распределение промысловой нагрузки на северо-восточном побережье связано с центрами воспроизводства нерки. Так, в *Карагинском районе* основную группу рек, определяющих основу промысловой численности вида, формируют 5 рек — Хайлюля, Русакова, Ивашка, Каюм, Дранка средний суммарный вылов в которых изменялся от 81,2 т (91%) (в 1931–1946 гг.) до 26,1 т (71%) (в 1947–1983 гг.), а в период максимальных подходов (в 1984–2020 гг.) составил 490,0 т (73%) (рисунок 6.1.1.4).

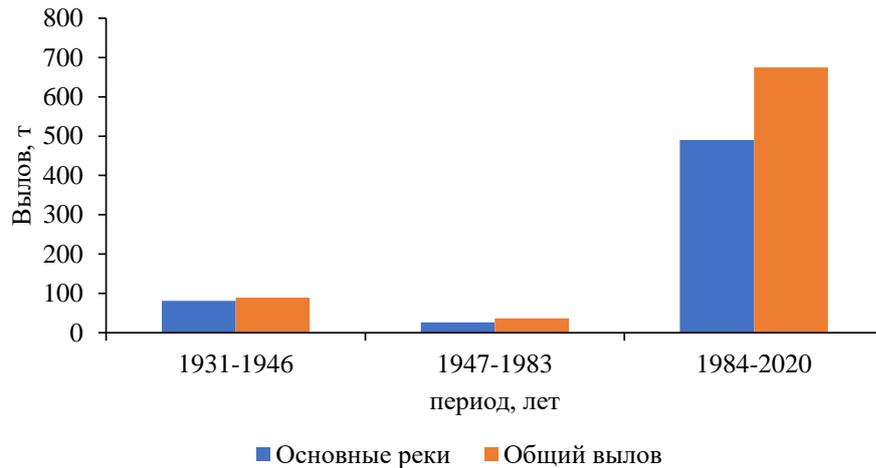


Рисунок 6.1.1.4 — Соотношение вылова нерки в основных реках к общему вылову вида в Карагинском районе

В *Олюторском районе* основу промысловой численности нерки формируют стада, воспроизводящиеся в реках: Вывенка, Пахача, Апука и Ананापильген. Суммарная доля вылова нерки в указанных водотоках, в среднем изменялась от 105,6 т (92%) (1931–1946 гг.) до 18,8 т (66%) (1947–1983 гг.). В период с 1984 по 2020 гг. вылов нерки в основных водотоках увеличился и в среднем составил 414,7 т (52%) (рисунок 6.1.1.5).

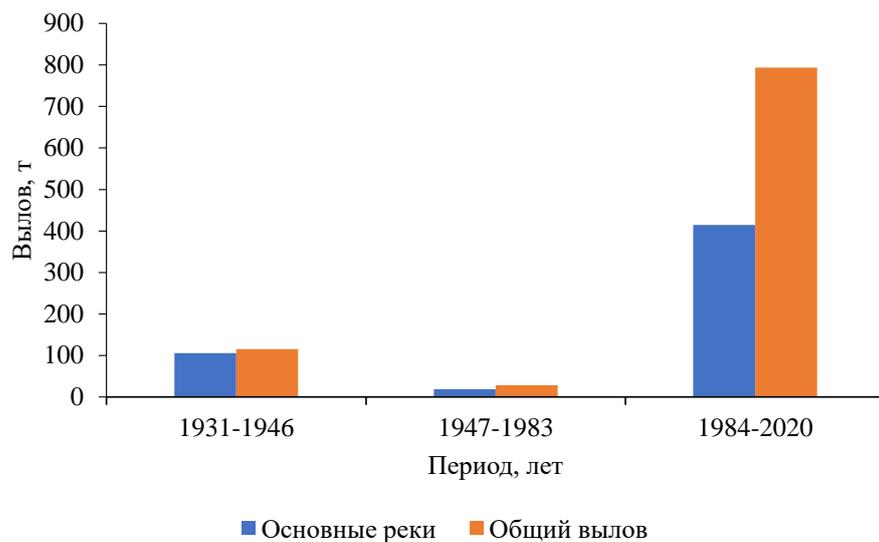


Рисунок 6.1.1.5 – Соотношение вылова нерки в основных реках к общему вылову вида в Олюторском районе

Дрифтерный промысел. По данным промысловой статистики дрифтерных уловов в период с 1929 по 1992 гг., ежегодный вылов нерки в среднем составлял порядка 10 тыс. т, при этом максимальный вылов приходился на период с 1955 по 1962 гг., когда вылавливали от 19 до 42 тыс. т нерки ежегодно. (North Pacific Anadromous Fish Commission (NPAFC), <https://npafc.org/statistics/>).

С 1992 по 2016 гг. дрифтерный промысел велся в исключительной экономической зоне Российской Федерации (ИЭЗ РФ). В указанный период лет ежегодно в морской акватории вылавливали от 3,7 до 13,2 тыс. т нерки, при средних значениях в 7,6 тыс. т. В это же время происходило интенсивное развитие российского дрифтерного промысла, доля которого в среднем составляла 41% от всего вылова нерки дрифтерным флотом в ИЭЗ РФ. Так, в период с 1995 по 2015 гг. российскими дрифтерами вылавливалось от 2,0 до 4,3 тыс. т нерки, при среднегодовом вылове в 3,1 тыс. т.

История российского лососевого дрифтерного промысла тесно связана с морскими исследованиями, в результате которых, в частности, были получены данные о пространственном распределении нерки в период преднерестовых миграций. В этой связи представляется важным, что помимо определения соотношений крупных популяционных комплексов нерки западной (р. Озерная) и восточной Камчатки (р. Камчатка) в разных промысловых районах, была оценена промысловая нагрузка на отдельные локальные стада (Селифонов, 1978; Бирман, 1985, Карпенко и др., 2013; Бугаев, 2003а, б, в, 2015). Так по данным А. В. Бугаева (2003в, 2015) доля второстепенных стад Северо-Восточной Камчатки в дрифтерных уловах в период с 1995 по 2010 гг. оценивалась в пределах от 4% до 28% (0,06–1,01 тыс. т), в среднем 13% (0,47тыс. т). Необходимо учитывать, что в приведенных оценках выделенный комплекс второстепенных стад восточной Камчатки включает и стада Чукотки, общая доля которых в региональном масштабе не превышает 3% (Бугаев, Бугаев, 2003). Соответственно, учитывая, что с 1995 по 2015 гг. прибрежным и береговым промыслом осваивалось в среднем 2,2 тыс. т нерки (0,14–2,79 тыс. т), среднемноголетняя доля морского изъятия нерки северо-восточного побережья могла достигать до 1/4 промыслового запаса вида в

этом районе. Межгодовое соотношение берегового и морского промыслов в период с 1995 по 2015 гг. (за вычетом доли стада нерки Чукотки) представлено на рисунке 6.1.1.6.

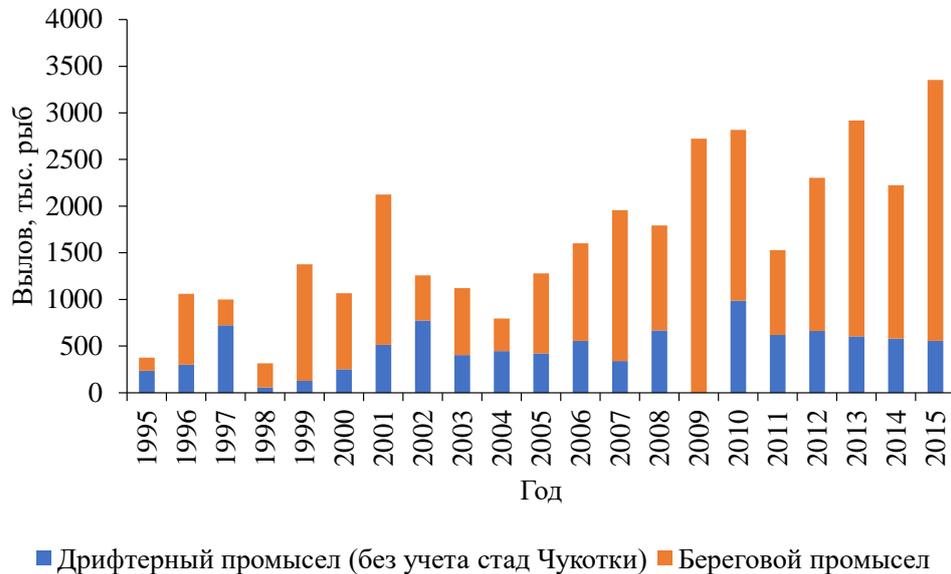


Рисунок 6.1.1.6 — Соотношение морского³ и берегового выловов нерки северо-восточного побережья Камчатки

Нерестовая численность. Определение нерестовой численности является необходимой величиной в оценке уровня функционирования популяции и оказываемой на нее промысловой нагрузки. При этом индикатором, относительно которого определяют степень эксплуатации популяции, является соответствие показателей фактического пропуска к его целевым ориентирам. Помимо этого, следует учитывать важность такого количественного показателя как нерестовая емкость — параметра определяющего приемную характеристику водного объекта, тем самым позволяющего оценить перспективы воспроизводства лососей.

По данным аэровизуальных исследований в 1957–2021 гг., нерестовая численность нерки на северо-востоке Камчатки изменялась от 39,6 до 1282,1 тыс. рыб, при среднем пропуске на нерестилища в 281,9 тыс. рыб. Динамика нерестовой

³ Доля второстепенных стад северо-восточного побережья Камчатки в дрифтерных уловах после 2010 г., ввиду отсутствия соответствующих данных, рассчитана по средней относительной величине в 13%.

численности несколько отличается от таковой в промысле. После пика пропуска производителей на нерестилища, зарегистрированного в 1961 г. (569,2 тыс. рыб), произошло снижение данного показателя в среднем до 94 тыс. рыб (51,1–207,4 тыс. рыб). Со второй половины 1970-х годов вновь наблюдается увеличение заходов производителей в реки, при этом межгодовые значения пропуска в период 1977–2021 гг. изменялись от 39,6 до 1282,1 тыс. рыб (среднее 364 тыс. рыб) (рисунок 6.1.1.7).

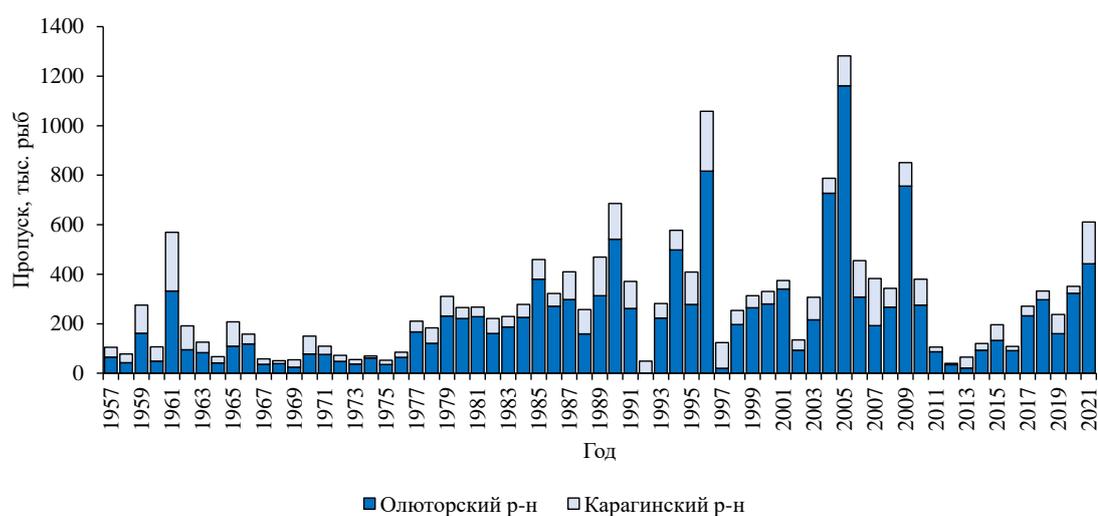


Рисунок 6.1.1.7 — Динамика пропуска производителей нерки в реки северо-восточного побережья Камчатки 1957–2021 гг.

Карагинский речной район. Анализ пространственного распределения производителей нерки в данном районе дает представление как о центрах воспроизводства вида, так и о промысловой нагрузке, оказываемой на отдельные стада нерки. За весь период авианаблюдений наиболее высокие пропуски зафиксированы в центральной и южной частях района, в реках Хайлюля, Дранка, Озерная и Столбовая (рисунок 6.1.1.8). Величина пропуска нерки в указанные водотоки в среднем составляет 58%, или 65,5 тыс. рыб от общей нерестовой численности вида в рассматриваемом районе. Однако при относительно равной величине пропуска (за исключением р. Озерная) доля в промысле указанных локальных стад неравнозначна. Если обратиться к карте-схеме на рисунок 6.1.1.9

видно, что южный кластер рек Столбовая–Озерная осваивается промыслом в значительно меньшей степени и по показателю вылова соотносится с группой рек Хайлюля, Дранка как 1:8 (рисунок 6.1.1.9). Следовательно, нерестовая численность нерки, отражаемая в данных авиаучетной статистики рек Столбовая и Озерная, по большей части соответствует величине подхода.

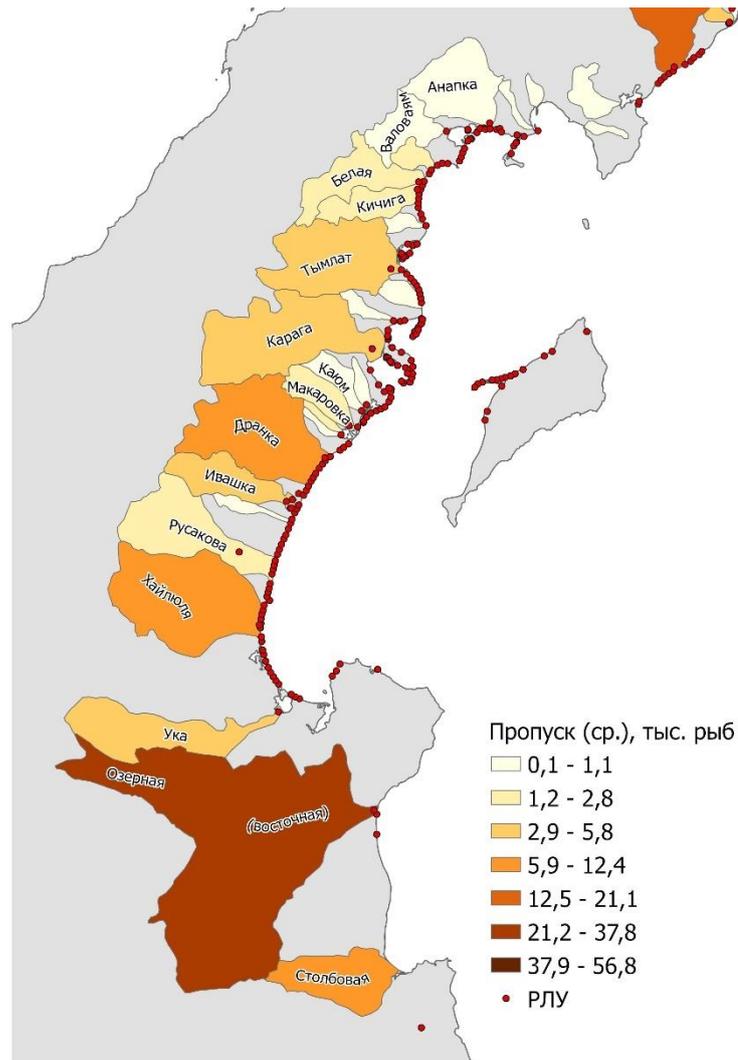


Рисунок 6.1.1.8 — Среднемноголетние значения пропуска производителей нерки в реки Карагинского речного района в 1957–2021 гг.

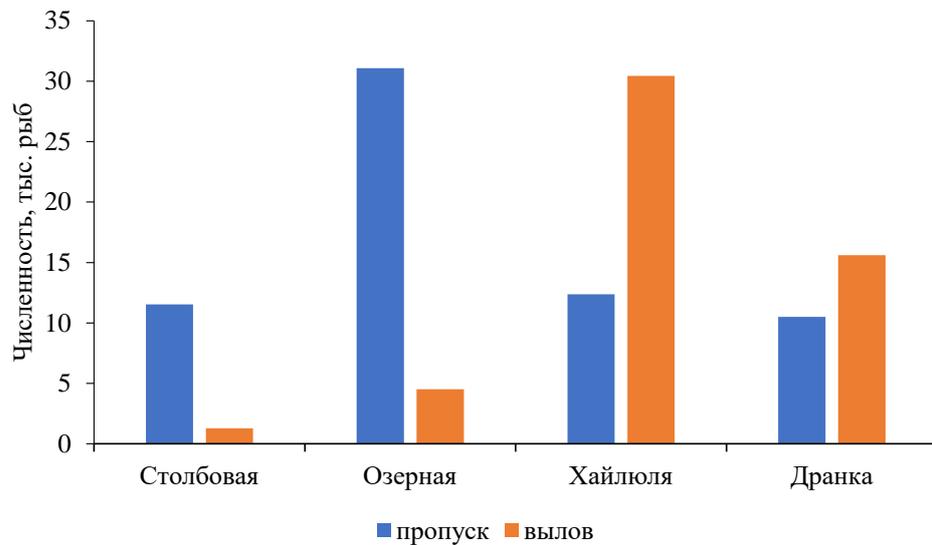


Рисунок 6.1.1.9 — Соотношение средних значений вылова и пропуска нерки основной группы рек Карагинского района в 1957–2021 гг.

Наблюдаемый дисбаланс в уловах, в рассматриваемых водотоках, объясняется отсутствием ведения промысла до 1984 г., и нерегулярным промыслом в последующие годы. Вероятной причиной этому является расхождение в сроках подхода нерки к рекам зал. Озерной (куда впадают р. Озерная и р. Столбовая) и началом промысла в Карагинской подзоне. К побережью зал. Озерной первые подходы нерки отмечают во второй–третьей декадах мая, а массовый ход — в середине июня. В то время как к побережью южной части зал. Карагинский нерка начинает подходить в конце июня–начале июля, массовый ход наблюдается с третьей декады июля. Таким образом на дату открытия промысла в Карагинском районе (15 июня) в зал. Озерной промыслом, в лучшем случае, могут облавливаться только рыбы второй половины хода.

В остальных реках Карагинского района нерестовые запасы нерки невелики и в среднем находятся в пределах от 0,1 до 5,8 тыс. рыб (рисунок 6.1.1.8). Тем не менее, определенный воспроизводственный потенциал существует для рек Ивашка, Карага, Русакова и Тымлат, нерестовая емкость которых сопоставима или близка рекам Столбовая, Озерная, Хайлюля и Дранка (рисунок 6.1.1.10).

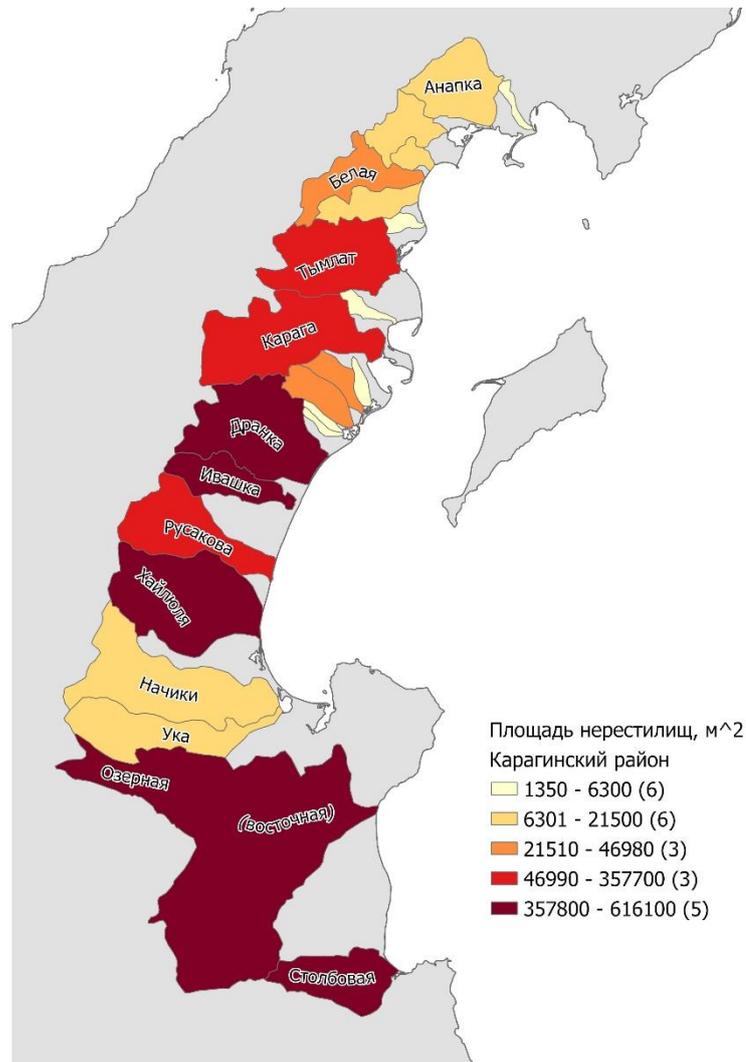


Рисунок 6.1.1.10 — Площадь нерестилищ нерки в бассейнах рек Карагинского речного района (в скобках указано количество рек на кластер)

Олюторский речной район. Основу воспроизводства формируют стада нерки рек Пахача, Апука, Вывенка, Анапыльген и Култушная (рисунок 6.1.1.11). Относительные значения нерестовой численности, в обозначенных водных объектах, в среднем составляют 76,7%, (190,6 тыс. рыб), от общей нерестовой численности олюторской группировки стад.

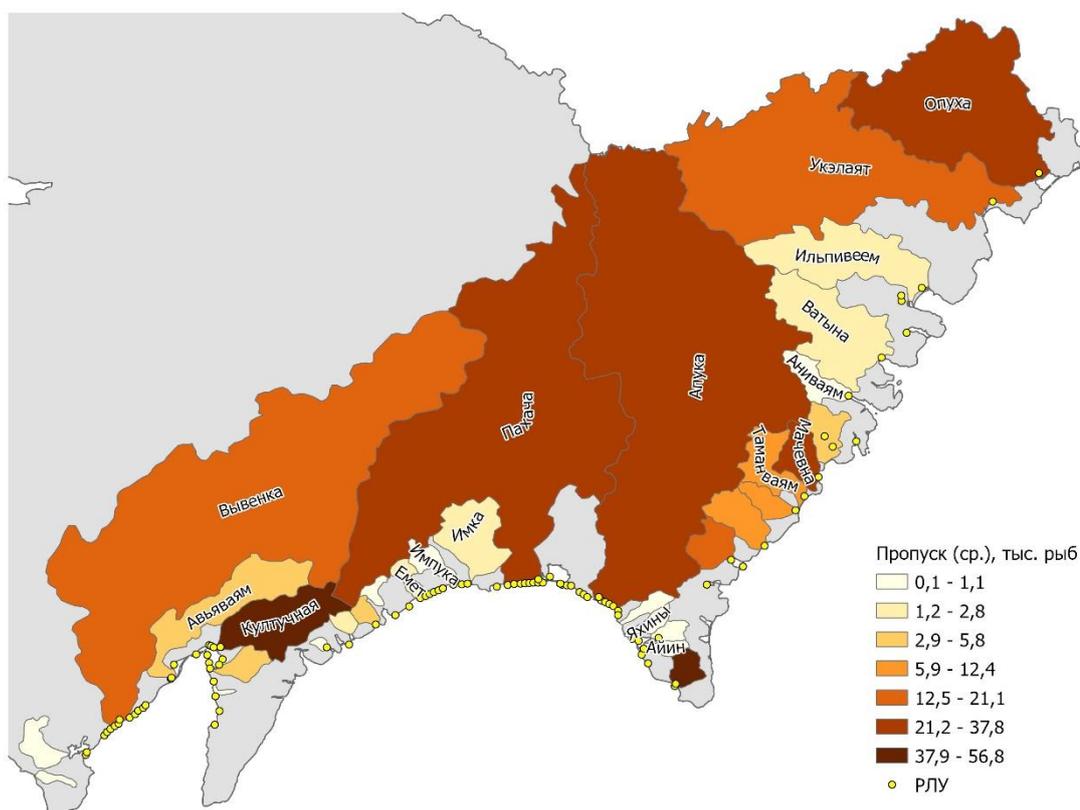


Рисунок 6.1.1.11 — Среднемноголетние значения пропуска производителей нерки в реки Олюторского речного района в 1957–2021 гг.

В период низкой численности (1962–1976 гг.), пропуск нерки в кластере основных рек: Пахача, Алука, Вывенка, Анапыльген, Култучная оценен в пределах 24–117,5 тыс. рыб (среднее 57,9 тыс. рыб). В годы высокой численности (1977–2021 гг.) величина пропуска нерки в указанных водных объектах варьировала в пределах от 20,5–988,25 тыс. рыб (среднее 214,3 тыс. рыб).

Отдельно следует упомянуть о реках, относящихся к бассейну Западно-Берингоморской зоны, но которые территориально включены в общую гидрологическую сеть Олюторского речного района. Здесь учетные работы были начаты в 1970-х годах и регулярно проводились до 2005 г. За это время ежегодно обследовалось от 4 до 19 рек. После 2005 г. работы были прекращены и вновь возобновлены, но уже в сокращенном формате в 2017 г. На протяжении 2017–2021 гг. ежегодные авиаобследования нерестилищ проводили (в зависимости от выделяемого объема финансирования) в 4–6 бассейнах рек.

Данный речной район существенно отличается от остальных рек Корякского

нагорья значительно меньшей протяженностью водотоков (длина большинства рек не превышает 60 км) и слаборазвитой речной сетью (рисунок 6.1.1.11) (Ресурсы поверхностных вод..., 1973). Тем не менее, количество воспроизводящейся здесь нерки достигало значительной величины. Так, в период 1977–2021 гг. среднемноголетние значения пропуска составили 61,9 тыс. рыб, при этом колебания численности оцениваются в пределах от 2,8 до 289,0 тыс. рыб. Очевидно, что высокочисленные пропуски в отдельные годы являлись следствием слабого промыслового освоения вида, что обусловлено удаленностью района и отсутствием перерабатывающих мощностей. А отгрузка сырца осуществлялась, как правило, на одно судно–приемщик.

6.1.2 Динамика подходов

Проследить динамику подходов нерки к рекам Северо-Восточной Камчатки возможно с момента получения статистики в формате вылов/пропуск, т. е. с 1957 г., когда были начаты регулярные работы по авиаобследованию нерестилищ.

Величина подходов производителей нерки к северо-восточному побережью Камчатки в 1957–2021 гг. изменялась в пределах от 48,5 до 1804,9 тыс. рыб (среднее 485,3 тыс. рыб). Период до 1983 г. характеризовался наименьшей численностью нерестовых подходов нерки и оценивался в пределах 48,5–569,2 тыс. рыб (среднее 154,2 тыс. рыб). Начиная с 1984 г. отмечено увеличение численности от 151,4 до 1804,9 тыс. рыб (в среднем 720,6 тыс. рыб). Максимум в подходах зафиксирован в 2009 и 2021 гг. — 1804,9 и 1617,8 тыс. рыб, соответственно (рисунок 6.1.2.1).

Соотношение в подходах к побережью нерки карагинской и олюторской группировок не равнозначно. Нерестовая площадь нерестилищ в Олюторском районе более чем в 2,5 раза выше, чем в Карагинском районе, в этом случае следовало бы ожидать, что и разница в подходах должна находиться в близких к этому пропорциях. Однако, на фоне низкой численности запаса разница в подходах была незначительной. В среднем стандартное отклонение не превышало 32 тыс.

рыб, при устойчивом доминировании нерки олюторских стад. С увеличением численности подходов разница между группировками заметно увеличилась. При сохраняющемся численном превосходстве нерки Олюторского района, в ряде лет отмечена обратная динамика (рис. 6.1.2.1). При этом четко прослеживаются значительные межгодовые флюктуации ее численности, в большей мере определяемые высокой амплитудой колебаний численности нерки Олюторского района (Шубкин, Бугаев, 2021) (рисунок 6.1.2.1).

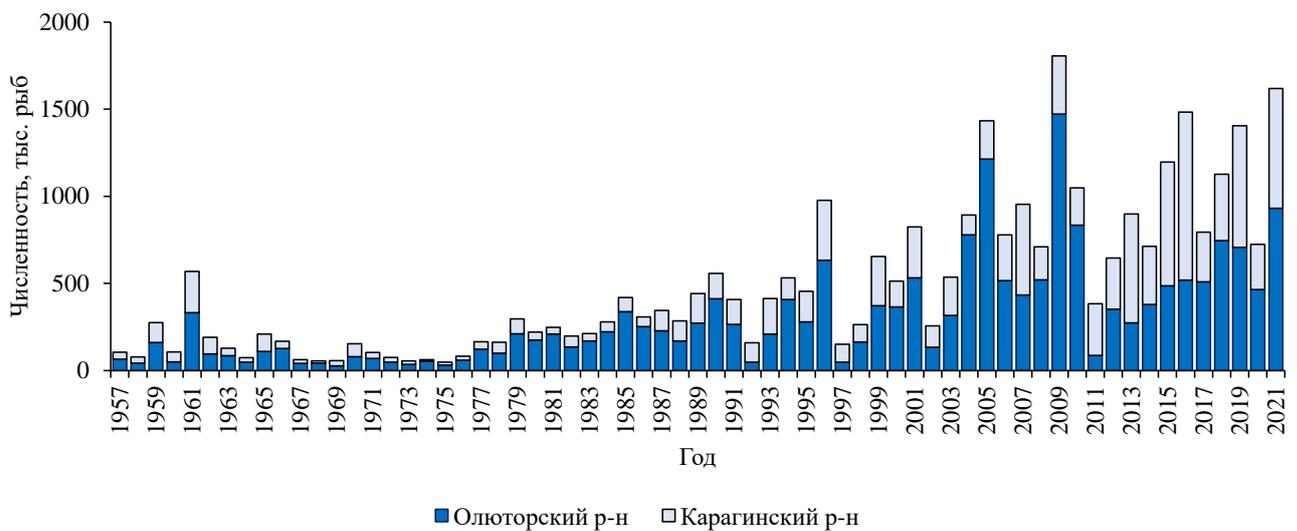


Рисунок 6.1.2.1 – Динамика подходов нерки Карагинской подзоны в 1957–2021 гг.

Выявление закономерностей цикличности посредством преобразований Фурье определило основной цикл в полные 4 года. На периодограмме (рисунок 6.1.2.2 А) наблюдается два явных пика наибольший из которых соответствует периоду в 4,7 года. Дальнейшее сглаживание периодограммы и исключение случайных флюктуаций при оценке спектральной плотности (показанное на графике зависимости спектральной плотности от периода), четко определяет наличие основной 4-летней и дополнительной 2-летней цикличности в подходах (рисунок 6.1.2.2 Б, таблица 6.1.2.1). Разложение периодограммы по группировкам нерки Карагинского и Олюторского районов определило разницу в цикличности подходов в один год. Так, для нерки карагинских стад периодичность колебаний

составила 3 года, а для нерки олюторских стад периодичность значений осталась на уровне общих подходов в 4 года (рисунок 6.1.2.3 А, Б, таблица 6.1.2.2; 6.1.2.4 А, Б, таблица 6.1.2.3). Разницу в циклах можно объяснить скоростью оборачиваемости поколений двух экологических форм нерки — лимнофильной и реофильной, что подтверждается особенностями их возрастной структуры. Обе формы отличаются сроками продолжительности жизни, для речной формы основным возрастным классом является 4+, в то время как для озерной — 5+. Вероятно, что степень функционирования двух экологических форм выраженная, в данном случае, их соотношением в подходах и обусловлена разница цикличности в один год.

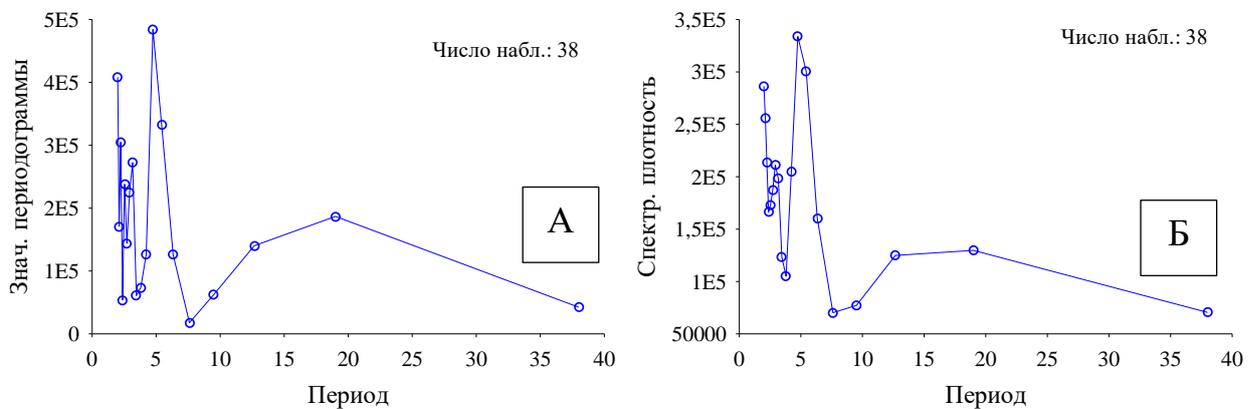


Рисунок 6.1.2.2 — Периодограмма (А) и спектральный анализ (Б) подходов производителей нерки к побережью Карагинской подзоны в 1984–2021 гг.

Таблица 6.1.2.1 — Результаты спектрального анализа по данным подходов производителей нерки к побережью Карагинской подзоны в 1984–2021 гг.

Частота	Период, лет	Периодограмма	Плотность
0,21	4,75	484116,5	333842,8
0,5	2	408253,3	286482,1
0,18	5,43	332581,0	300662,7
0,45	2,24	304946,2	213467,4
0,32	3,17	272389,1	198170,6
0,39	2,53	238164,2	173007,5
0,34	2,92	224324,2	211254,1
0,05	19	186904,4	129698,9
0,47	2,11	170995,5	256305,5
0,37	2,71	144187,3	187519,5
0,08	12,67	140205,8	124866,9
0,24	4,22	126166,8	204863,8
0,16	6,33	125854,8	160178,9

0,26	3,8	73737,3	105058,9
0,11	9,5	62496,1	77165,7
0,29	3,45	61007,4	123194,2
0,42	2,38	54018,2	166300,2
0,03	38	42426,4	70520,3
0,13	7,6	17820,7	70247,0
0		0	33805,9

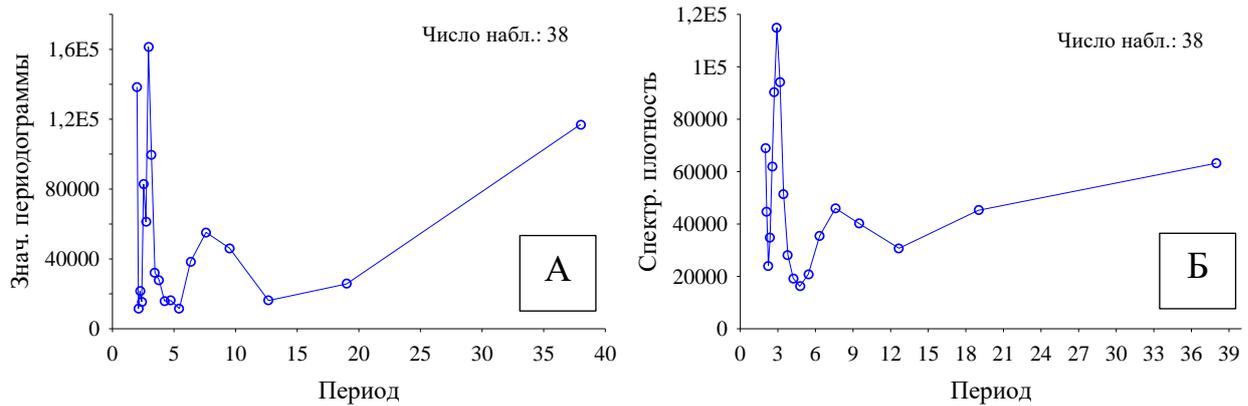


Рисунок 6.1.2.3 — Периодограмма (А) и спектральный анализ (Б) подходов производителей нерки к побережью Карагинского района в 1984–2021 гг.

Таблица 6.1.2.2 — Результаты спектрального анализа по данным подходов производителей нерки к побережью Карагинского района в 1984–2021 гг.

Частоту	Период, лет	Периодограмма	Плотность
0,34	2,92	161293,6	114869,4
0,5	2	138506	69018,8
0,03	38	117065,5	63216,3
0,32	3,17	99510,1	94263,2
0,39	2,53	82800,9	62024,4
0,37	2,71	61248,3	90299,4
0,13	7,6	55212,4	46023,3
0,11	9,5	46195,6	40128,3
0,16	6,33	38365,6	35437,4
0,29	3,45	32254,5	51420,1
0,26	3,8	27796,8	28165,1
0,05	19	25698,3	45250,6
0,45	2,24	21433	24068,1
0,08	12,67	16207,5	30719,8
0,21	4,75	16160,7	16199,4
0,24	4,22	15966,7	19287,6
0,42	2,38	15632,4	34712,9
0,47	2,11	11728,5	44769,8

0,18	5,43	11501,7	20821,5
0		0	58277,9

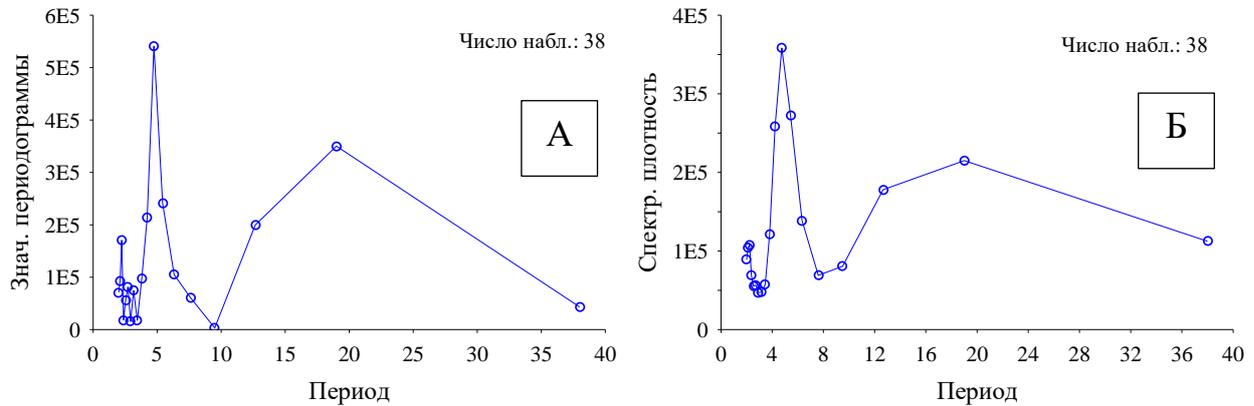


Рисунок 6.1.2.4 — Периодограмма (А) и спектральный анализ (Б) подходов производителей нерки к побережью Олюторского района в 1984–2021 гг.

Таблица 6.1.2.3 — Результаты спектрального анализа по данным подходов производителей нерки к побережью Олюторского района в 1984–2021 гг.

Частота	Период	Периодограмма	Плотность
0,21	4,75	541174,9	358350
0,05	19	350202,5	215024
0,18	5,43	240458,6	272892
0,24	4,22	213937,6	258615
0,08	12,67	199597,1	178057
0,45	2,24	170610,8	107660
0,16	6,33	104771,6	138932
0,26	3,8	97170,7	121215
0,47	2,11	93365	103964
0,37	2,71	81209,4	56664,7
0,32	3,17	74615,3	47666,6
0,5	2	71173,3	88975,5
0,13	7,6	61168	69075,4
0,39	2,53	55450,4	55440,6
0,03	38	43344	112450
0,42	2,38	18520,8	68999,9
0,29	3,45	17707,7	57509,2
0,34	2,92	15417,4	47060,4
0,11	9,5	3296,1	80583,6
0		0	45912,5

6.2 Прогнозирование запаса

В настоящее время расчет численности возвратов производителей нерки северо–восточного побережья Камчатки путем математического моделирования проводят только для Карагинской подзоны. Принимая во внимание неоднородность популяционной структуры нерки, формирующей две экогеографические единицы запаса, определение прогнозируемого вылова целесообразно проводить отдельно для каждой из группировок. Масштабность рассматриваемой территории и ее труднодоступность, вызванная неразвитой инфраструктурой, ограничивают возможности проведения регулярных исследований. Поэтому с целью понимания процессов функционирования популяций тихоокеанских лососей в указанных районах определены модельные реки, где были организованы мониторинговые работы. В Карагинском районе в качестве реперного водотока выбрана р. Хайлюля, где работы начаты в 1979 г., а в Олюторском районе — р. Апука, здесь непрерывный ряд наблюдений ведется с 2010 г. Предполагалось, что условия воспроизводства, пресноводного и раннего морского нагула в реперных реках будут отражать схожую динамику процессов и в остальных речных системах.

Заметим, что до 2015 г. прогнозирование численности подходов нерки к побережью Карагинской подзоны основывалось на величине кратности возвратов модальных возрастных групп, что соответствовало уровню экспертных оценок.

6.2.1 Численность поколений

Прогноз величины запаса лососей базируется на данных численности поколений. У нерки северо-восточного побережья Камчатки полный цикл оборачиваемости одного поколения, как правило, составляет семь лет. Первые значимые возвраты потомков отмечают в возрасте 2+, завершают цикл рыбы в возрасте 6+. Нерка с более длительным жизненным циклом (8 лет) на северо-восточном побережье Камчатки отмечена только в озерно-речной системе р. Анапильген (лаг. Анана) и в р. Хайлюля.

Численность поколений нерки р. Хайлюля рассчитана за период 1995–2015 гг., что обусловлено непрерывностью ряда наблюдений, как неперменного условия при расчетах численности поколений. В поколениях нерки р. Хайлюля модальную возрастную группу формируют рыбы возраста 3+, 4+ и 5+. Доля раносозревающих рыб незначительна и не превышает 1,5%. В некоторые годы производители возрастной группы 2+ в выборке не отмечены вовсе. Так же нерегулярно встречаются рыбы возраста 6+, доля которых не превышала 1,0%. Рыбы возраста 7+ отмечены лишь в 1999 г. Возрастная структура нерки возвратов полного цикла за предыдущее десятилетие (2006–2015 гг.) характеризовалась лабильностью модальных возрастных групп (рисунок 6.2.1.1, таблица 6.2.1.1).

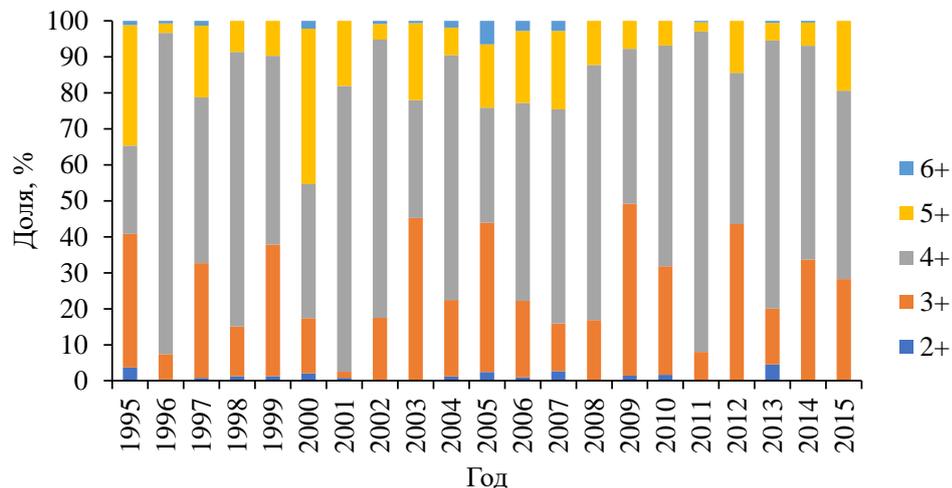


Рисунок 6.2.1.1 — Динамика возрастных групп (в поколениях) нерки р. Хайлюля 1995–2015 гг.

Таблица 6.2.1.1 — Соотношение возрастных групп нерки р. Хайлюля в поколениях 2006–2015 гг.

Возраст	Численность поколений, %										Среднее
	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	
2+	1,0	2,7	0,0	1,5	1,7	0,0	0,0	4,5	0,0	0,0	1,14
3+	21,2	13,3	16,9	47,7	30,2	8,0	43,6	15,6	33,7	28,2	25,84
4+	55,0	59,5	70,9	43,1	61,3	89,1	42,0	74,5	59,4	52,4	60,72
5+	20,1	21,7	12,2	7,7	6,8	2,6	14,4	4,9	6,5	19,4	11,63
6+	2,7	2,8	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,5	0,4	0,0	0,7

В популяции нерки р. Хайлюля численность поколений изменялась в пределах от 19 до 149 тыс. рыб, при средних значениях в 59,2 тыс. рыб. При этом величина производителей варьировала от 3,2 до 37,5 тыс. рыб, составив в среднем 10,8 тыс. рыб. В ряду рассматриваемых лет количество потомков единожды (в 1997 г.) было ниже численности продуцировавших их производителей, что свидетельствует о расширенном режиме воспроизводства вида в данном водном объекте. Однако степень прироста, выраженная через кратность возврата, указывает на имеющиеся лимитирующие факторы.

На приведенном ниже графике (рисунок 6.2.1.2) видно, что кратность возврата нерки в р. Хайлюля до 2007 г. в среднем оценена в 4,4 единицы на одного производителя, а начиная с 2008 г. данный показатель увеличился более чем в три раза, составив в среднем 16,6 единиц. Одновременно с этим фиксировали снижение численности производителей на нерестилищах. Вероятно, что изменения кратности возврата, помимо благоприятных фоновых условий, в значительной мере обусловлены плотностно-зависимыми экологическими факторами, так же влияющими на условия воспроизводства нерки в р. Хайлюля.

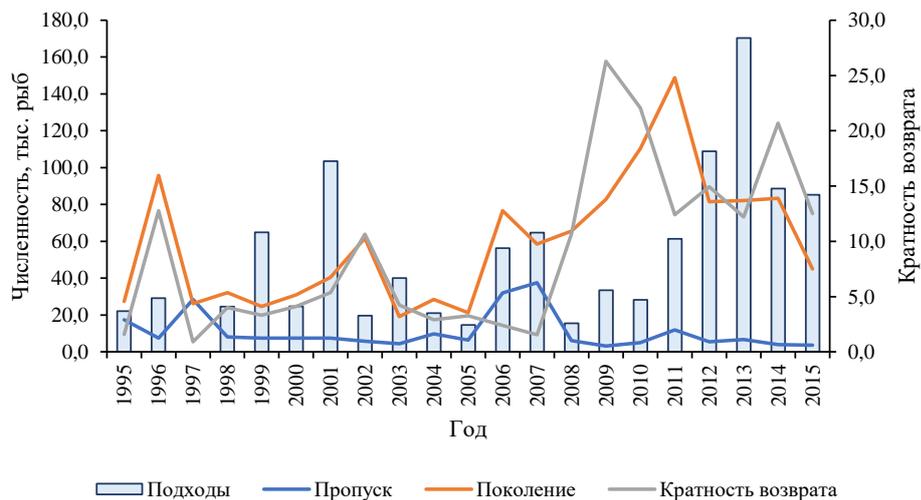


Рисунок 6.2.1.2 — Динамика численности подходов, пропуска производителей на нерест, потомков и кратности возвратов нерки в р. Хайлюля в 1995–2015 гг.

В поколениях нерки р. Апука возрастная структура характеризуется относительной стабильностью, выраженной доминированием рыб возраста 4+ (80,8%). Среди остальных возрастных групп наиболее значимые были 3+ (12,1%) и 5+ (6,7%), а общая доля рыб в возрасте 2+ и 6+ не превышала 0,5% (рисунок 6.2.1.3; таблица 6.2.1.2).

Численность поколений данной популяции с 2004 по 2015 гг. изменялась в пределах от 85,6 до 282,8 тыс. рыб и в среднем соответствовала 154,3 тыс. рыб. Величина родительского стада оценивалась в пределах от 14 до 185 тыс. рыб, что в среднем составило 46,4 тыс. рыб.

За рассматриваемый период величина кратности возврата определена в пределах от 1,5 до 9,1 (в среднем 5,2) и находилась в противофазе к показателям пропуска производителей на нерестилища (рисунок 6.2.1.4). Таким образом, динамика популяционного прироста нерки р. Апука так же в немалой степени обусловлена влиянием плотностно-зависимых факторов.

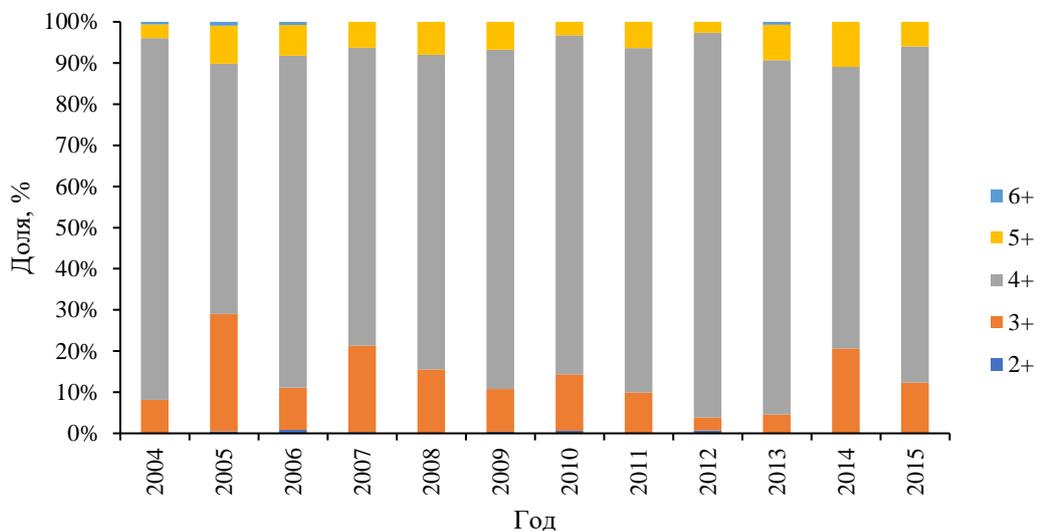


Рисунок 6.2.1.3 — Динамика возрастных групп (в поколениях) нерки р. Апука 2004–2015 гг.

Таблица 6.2.1.2 — Соотношение возрастных групп нерки р. Апука в поколениях 2006–2015 гг.

Возраст	Численность поколений, %										Среднее
	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	
2+	0,9	0,3	0,0	0,4	0,6	0,0	0,7	0,0	0,0	0,0	0,3
3+	10,2	21,0	15,6	10,4	13,8	9,9	3,1	4,5	20,6	12,3	12,1
4+	80,7	72,4	76,4	82,5	82,3	83,7	93,5	86,1	68,4	81,7	80,8
5+	7,5	6,3	8,0	6,7	3,3	6,4	2,7	8,7	11,0	6,0	6,7
6+	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0	0,1

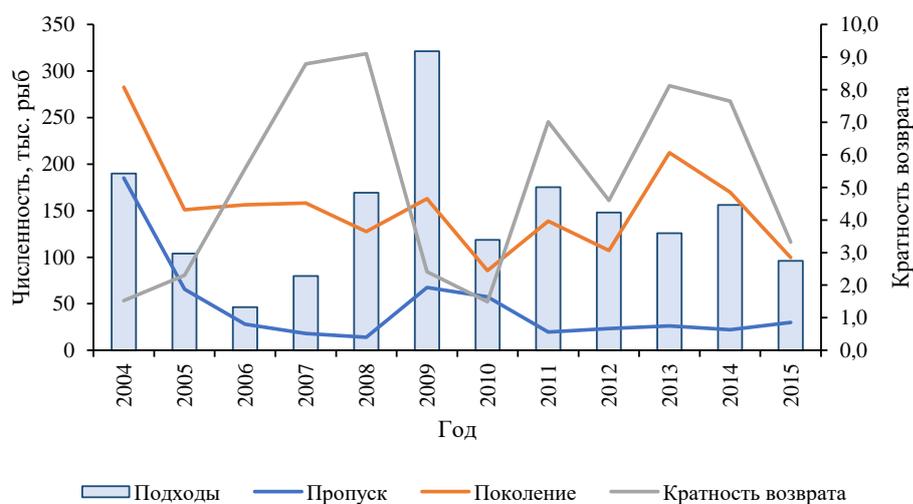


Рисунок 6.2.1.4 — Динамика численности подходов, пропуска производителей на нерест, потомков и кратности возвратов нерки в р. Апука в 2004-2015 гг.

6.2.2 Определение прогнозной величины возврата

Для определения прогнозной величины использовали данные промысловой и нерестовой численности, а также статистику биологических показателей (линейно-весовые показатели, возрастной и половой состав) нерки двух модельных водотоков — р. Хайлюля (Карагинский район) и р. Апука (Олюторский район). В отношении остальных локальных стад вида оценку численности проводили согласно долевному соотношению их вклада в общий подход.

Алгоритм расчета предполагает использование основной модели типа «запас-пополнение» и вспомогательной регрессионной модели. Прогноз численности поколений младших возрастных групп нерки (3+ и 4+) рек Хайлюля и

Апука сформирован с помощью модели «родители–потомство» У.Е. Рикера (Ricker, 1954) (далее — модель Рикера), которая описывается выражением:

$$R = aS \times e^{-bS},$$

где R — число рекрутов, S — величина родительского запаса, a и b — коэффициенты модели.

Как и любые математические функции, классические модели «родители–потомство» имеют «привязку» к конкретным точкам, и в данном случае принципиально важна точка перегиба функции, без которой в модели будет отсутствовать адекватный экстремум по максимуму и, соответственно, оценки численности поколений в области высоких пропусков родителей (рисунок 6.2.2.1, 6.2.2.2).

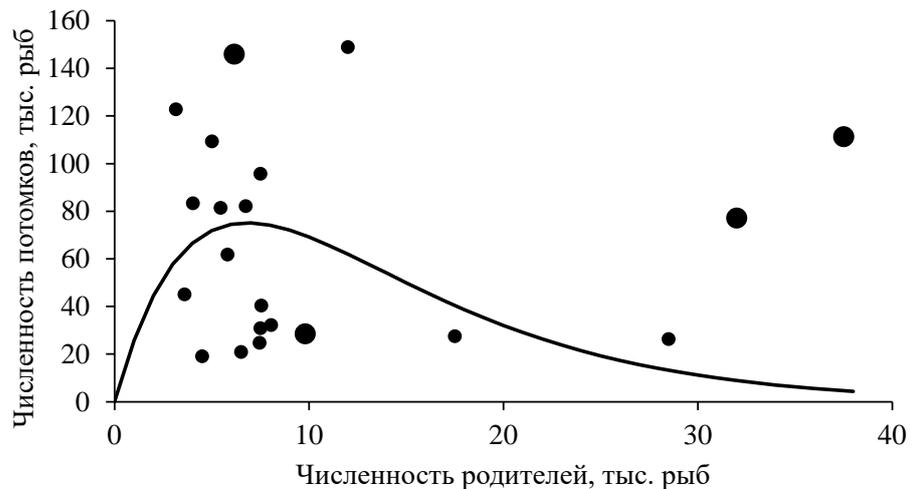


Рисунок 6.2.2.1 — Аппроксимация данных по нерке р. Хайлюля кривой пополнения (по данным 1995–2015 гг.) (точки выброса обозначены увеличенным маркером)

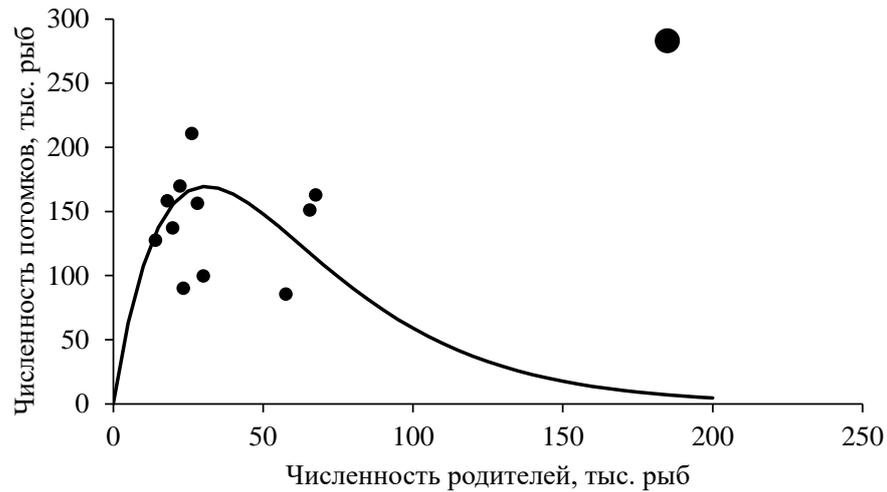


Рисунок 6.2.2.2 — Аппроксимация данных по нерке р. Апука кривой пополнения (по данным 2004–2015 гг.) (точки выброса обозначены увеличенным маркером)

При необходимости подгонки модели из рядов наблюдений исключали выбросы. Оптимизацию данных осуществляли методом стьюдентизированных удаленных остатков и диаграммы размаха (рисунок 6.2.2.3, 6.2.2.4.).

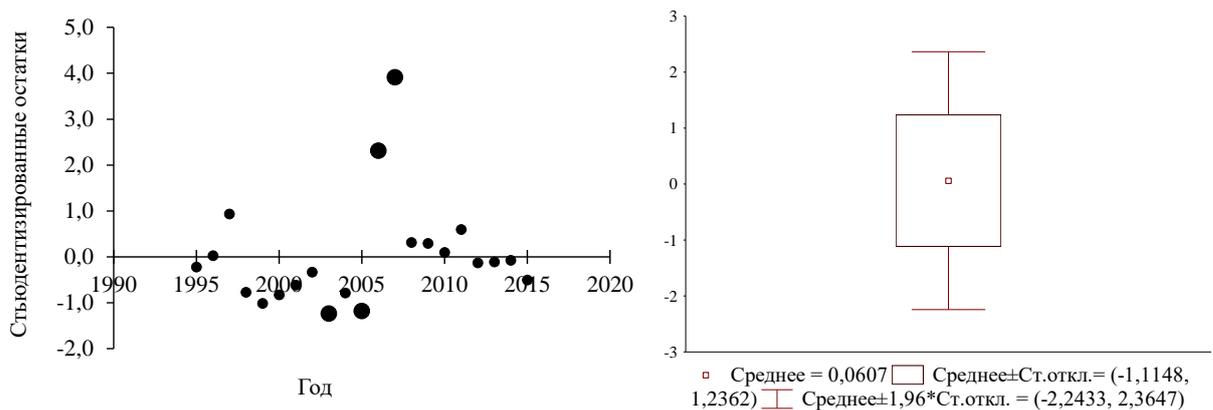


Рисунок 6.2.2.3 — р. Хайлюля: распределение (слева) и диаграмма размаха (справа) стьюдентизированных удаленных остатков (точки выброса обозначены увеличенным маркером): Mean — среднее арифметическое, SD — стандартное отклонение

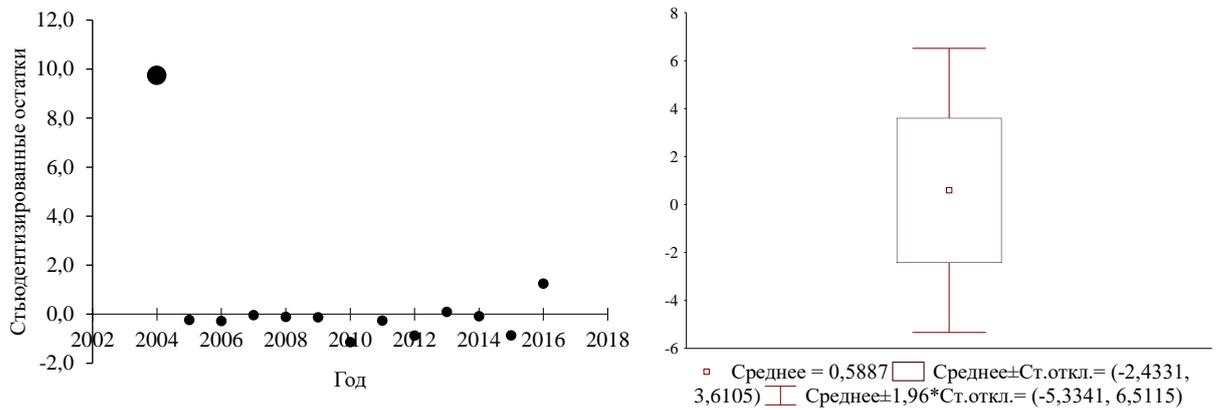


Рисунок 6.2.2.4 — р. Алука: распределение (слева) и диаграмма размаха (справа) стьюдентизированных удаленных остатков (точки выброса обозначены увеличенным маркером): Mean — среднее арифметическое, SD — стандартное отклонение

Длина ряда и распределение точек в пространстве не позволяют корректно провести через них кривую воспроизводства. Соответственно, чтобы провести регрессию по имеющимся данным, модель Рикера необходимо преобразовать в линейное уравнение. Представив уравнение в виде натурального логарифма: $\ln\left(\frac{R}{S}\right) = \ln(a) - bS$, где логарифм коэффициента воспроизводства (количества потомков на родителя) является зависимой переменной $\ln\left(\frac{R}{S}\right) = Y$, логарифм параметра a — $\ln(a) = A$, пропуск на нерестилища является независимой переменной $S = X$. В итоге получаем линейную модель (рисунок 6.2.2.5, 6.2.2.6, таблица 6.2.2.1, 6.2.2.2):

$$Y = -bX + A$$

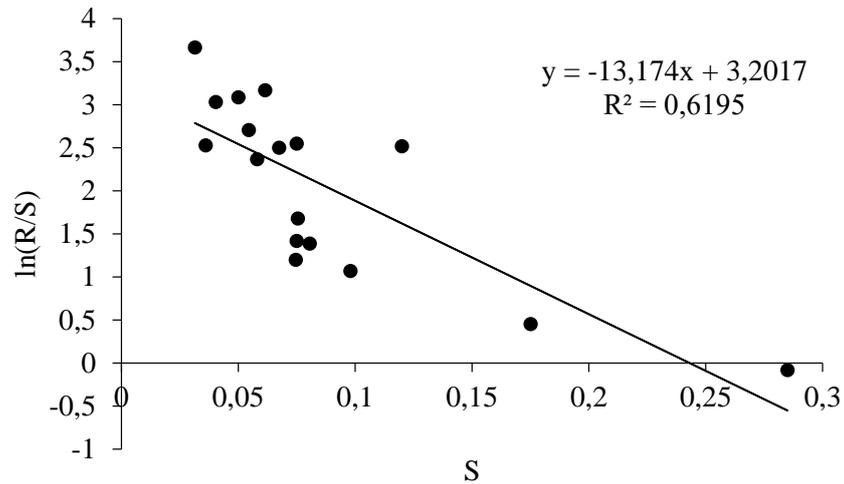


Рисунок 6.2.2.5 — Логарифм коэффициента воспроизводства (количества потомков на родителя) $\ln(R/S)$ от родителей (пропуск на нерестилища) S по нерке р. Хайлюля (по данным 1995–2015 гг.)

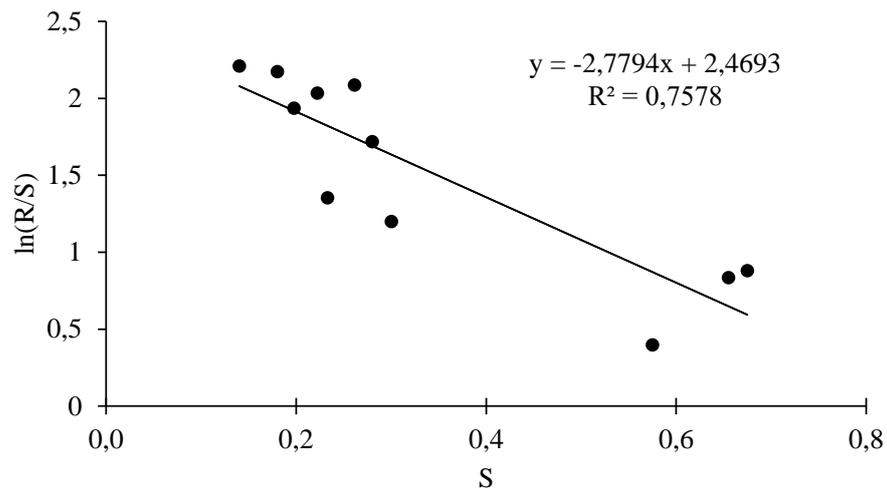


Рисунок 6.2.2.6 — Логарифм коэффициента воспроизводства (количества потомков на родителя) $\ln(R/S)$ от родителей (пропуск на нерестилища) S нерки р. Апука (по данным 2005–2015 гг.)

Таблица 6.2.2.1 — Результаты статистического анализа регрессионной линейной модели для нерки р. Хайлюля

Регрессионная статистика	
Множественный R	0,7871
R^2	0,6195
Ст. ошибка	0,6579
Наблюдения	17

Дисперсионный анализ						
	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	Значимость <i>F</i>	
Регрессия	1	10,5712	10,5712	22,4166	$p < 0,001$	
Остаток	15	6,4942	0,4329			
Итого	16	17,0654				
	Коэффициенты	Стандартная ошибка	<i>t</i> -статистика	<i>P</i> -значение	Нижние 95%	Верхние 95%
$\ln(a)$	3,202	0,2788	11,4842	$p < 0,001$	2,6075	3,7960
b	-0,132	2,6660	-4,9413	$p < 0,001$	-18,8562	-7,4912

Таблица 6.2.2.2 — Результаты статистического анализа регрессионной линейной модели для нерки р. Апука

Регрессионная статистика						
Множественный <i>R</i>	0,870					
R^2	0,758					
Ст. ошибка	0,327					
Наблюдения	11					
Дисперсионный анализ						
	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	Значимость <i>F</i>	
Регрессия	1	3,0067	3,0067	28,1524	$p < 0,001$	
Остаток	9	0,9612	0,1068			
Итого	10	3,9680				
	Коэффициенты	Стандартная ошибка	<i>t</i> -статистика	<i>P</i> -значение	Нижние 95%	Верхние 95%
$\ln(a)$	2,4693	0,2027	12,1827	$p < 0,001$	2,0108	2,9278
b	-0,0278	0,5238	-5,3059	$p < 0,001$	-3,9645	-1,5944

Численность рыб старших возрастов незначительная, так для р. Хайлюля совокупная доля возрастных групп 5+ и 6+ в период с 2006 по 2015 гг. составляла 12,3%, а для р. Апука — 6,8%. Используя модель регрессии, можно восстановить численность поколений с учетом еще не вернувшихся рыб используя в качестве предикторов известную суммарную численность младших возрастных групп (рис. 6.2.2.7, 6.2.2.8). Высокие показатели коэффициента детерминации, близкие по значению к функциональной связи, при определении возраста поколений рыб 6+ свидетельствует о их низкой доли в общих возвратах.

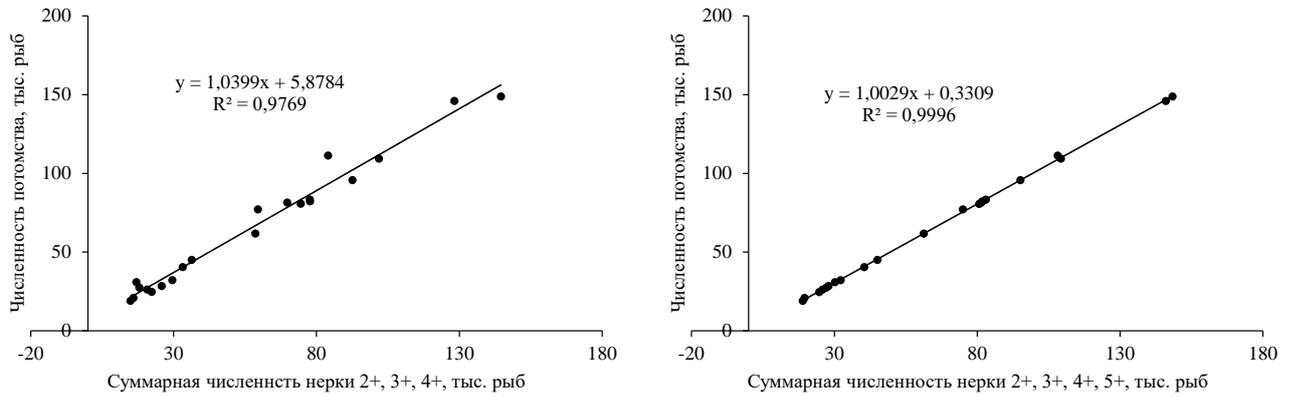


Рисунок 6.2.2.7 — Зависимость численности поколений нерки р. Хайлюля с накопленной численностью возвратов отдельных возрастных групп по данным 1995–2015 гг.

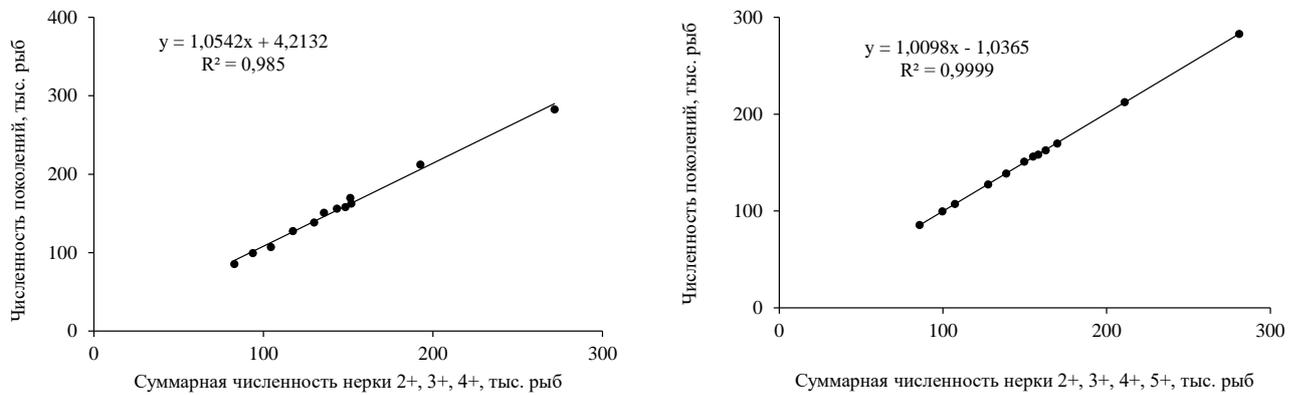


Рисунок 6.2.2.8 — Зависимость численности поколений нерки р. Апука с накопленной численностью возвратов отдельных возрастных групп по данным 2004–2015 гг.

Общая численность возврата нерки в реки Хайлюля и Апука оценена по расчетным величинам поколений неполных лет и их средней доли в возвратах полного цикла за предыдущие 10 лет. Таким образом, если мы оцениваем прогнозируемую величину нерки в 2023 г., то на год возврата неполные поколения соответствуют периоду нереста 2016–2019 гг., а средняя доля оценивается по уже вернувшимся рыбам поколений 2006–2015 гг. (таблица 6.2.2.3, 6.2.2.4, 6.2.2.5, 6.2.2.6).

Таблица 6.2.2.3 — Численность поколений 2006–2019 гг. нереста, тыс. рыб нерки р. Хайлюля (полужирным шрифтом обозначена численность неполных поколений)

Год нереста	Расчетная численность возврата поколений					Всего
	2+	3+	4+	5+	6+	
2006	0,8	16,3	42,4	14,2	2,8	76,6
2007	3,0	14,7	14,2	23,4	3,1	58,5
2008	0,0	24,4	23,4	17,8	0,0	65,6
2009	1,7	40,1	34,7	6,3	0,0	82,8
2010	2,8	33,0	67,1	7,5	0,0	110,3
2011	0,0	11,9	132,6	3,8	0,5	148,9
2012	0,0	35,5	34,2	11,7	0,0	81,4
2013	3,7	12,8	61,2	4,1	0,4	82,2
2014	0,0	28,1	49,5	5,4	0,3	83,4
2015	0,0	12,7	23,6	8,7	0,0	45,1
2016	0,3	10,9	85,2	6,9	–	103,3
2017	0,0	8,4	63,3	–	–	71,6
2018	0,3	42,6	–	–	–	42,9
2019	0,0	–	–	–	–	0,0

Таблица 6.2.2.4 — Численность поколений 2006–2019 гг. нереста, тыс. рыб нерки р. Апука (полужирным шрифтом обозначена численность неполных поколений)

Год нереста	Расчетная численность возврата поколений					Всего
	2+	3+	4+	5+	6+	
2006	1,4	15,9	126,1	11,7	1,1	156,2
2007	0,5	33,3	114,5	9,9	0,0	158,2
2008	0	19,8	97,5	10,2	0,0	127,5
2009	0,6	16,9	134,3	11	0,0	162,8
2010	0,5	11,8	70,5	2,8	0,0	85,6
2011	0,0	13,8	116	8,8	0,0	138,6
2012	0,8	3,4	100,3	2,8	0,0	107,3
2013	0,0	9,7	182,8	18,4	1,4	212,3
2014	0,0	35	116,1	18,6	0,0	169,7
2015	0,0	12,3	81,4	5,9	0,0	99,6
2016	0,0	37,7	229,8	41,4	–	308,9
2017	0,0	5,9	402,6	–	–	408,5
2018	0,0	20,7	–	–	–	20,7
2019	0,0	–	–	–	–	0,0

Таблица 6.2.2.5 — Прогноз численности возврата нерки стада р. Хайлюля в 2023 году

Год нереста	Численность, тыс. рыб		Возраст поколений	Доля в возврате, %	Численность возврата 2023 г., тыс. рыб	
	родителей	потомков			в поколениях	общая
2016	1,3	104,1	6+	0,7	0,7	68,1
2017	4,0	81,0	5+	11,6	9,4	
2018	6,6	67,9	4+	60,7	41,2	
2019	5,3	64,8	3+	25,8	16,7	

Таблица 6.2.2.6 — Прогноз численности возврата нерки стада р. Апука в 2023 году

Год нереста	Численность, тыс. рыб		Возраст поколений	Доля в возврате, %	Численность возврата 2023 году, тыс. рыб	
	родителей	потомков			в поколениях	общая
2017	13,8	434,9	5+	6,7	29,1	164,6
2018	27,1	148,0	4+	80,8	119,6	
2019	25,3	131,0	3+	12,1	15,9	

После вычисления прогнозной численности подходов производителей нерки к рекам Апука и Хайлюля необходимо провести расчет общей численности подходов к побережьям Олюторского и Карагинского районов. Предполагается, что в рассматриваемом цикле условия воспроизводства в модельных водотоках будут сходными и для других рек в зависимости от района. Численность подходов нерки в основные и второстепенные промысловые реки определяли исходя из среднееголетнего значения их вклада в общие подходы. В Карагинском районе основу возвратов формируют стада нерки рек Хайлюля, Русакова, Ивашка, Дранка и Ука–Начики, которые составляют 70,5% от общего подхода производителей к побережью района. В Олюторском районе основной вклад в численность нерки приходится на стада, воспроизводящиеся в реках Апука, Анапильген, Пахача, Вывенка и Култушная, определяющие 73% от общей численности подхода в районе (рисунок 6.2.2.9). (рисунок 6.2.2.10).

В результате общий прогнозируемый подход производителей нерки к побережью Карагинской подзоны определяется как сумма расчетной численности модельных водотоков и среднееголетней доли основных и второстепенных рек.

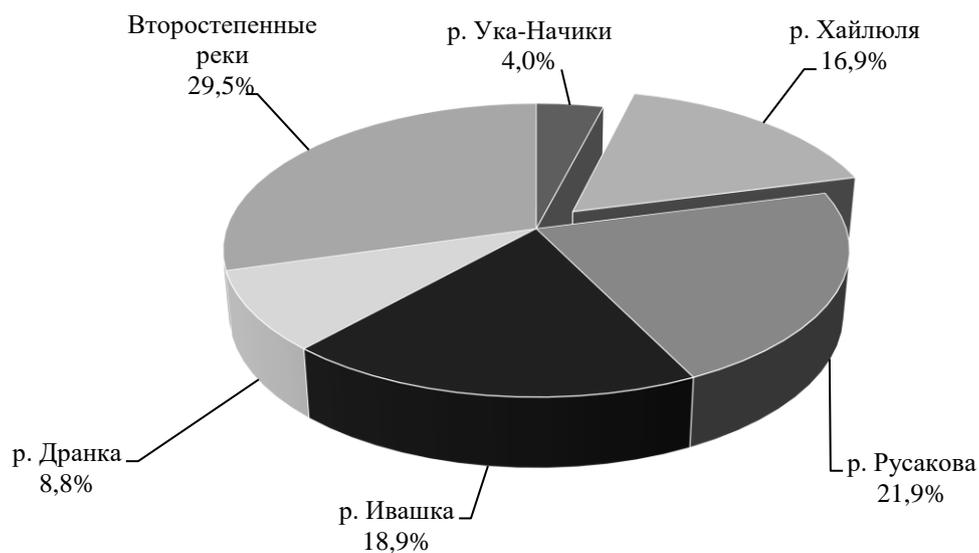


Рисунок 6.2.2.9 — Соотношение численности подходов нерки в основные и второстепенные реки Карагинского района 2013–2022 гг.

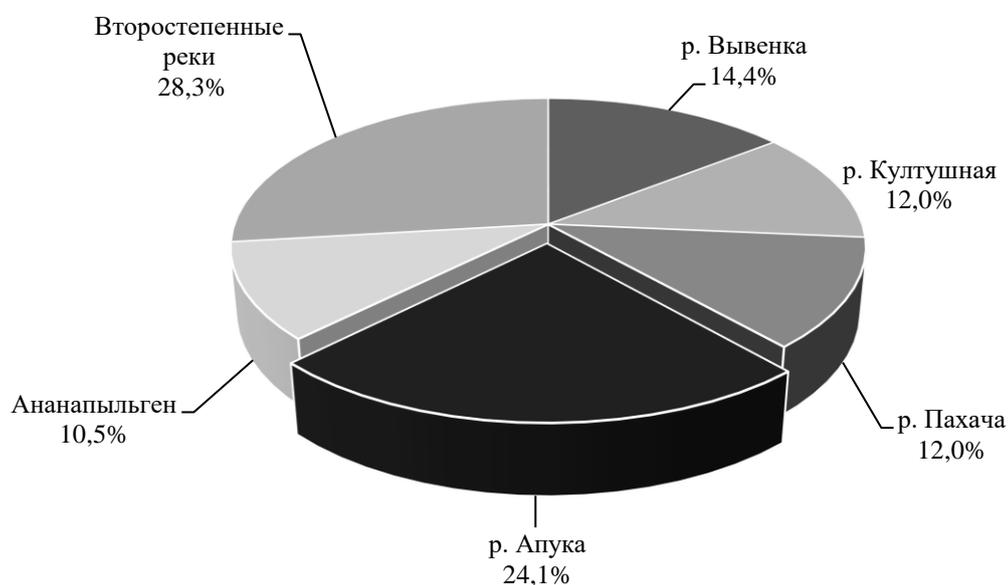


Рисунок 6.2.2.10 — Соотношение численности подходов нерки в основные и второстепенные реки Олюторского района в 2013–2022 гг.

Таким образом, ретроспективный анализ динамики региональных запасов нерки показал синхронность тенденций с крупными популяционными комплексами нерки в Камчатском крае. Поступательное нарастание темпов пополнения региональных запасов наблюдается с конца XX века вплоть до настоящего времени. При этом межгодовая динамика численности подвержена существенным колебаниям. На этом фоне выявлена закономерность в чередовании высокочисленных подходов производителей, соответствующая 4-летней цикличности для популяций нерки Олюторского района и 3-летней — для Карагинского комплекса стад.

Особенности воспроизводства, проявляющиеся в неоднородности возрастной структуры двух экогеографических единиц запасов, указывают на необходимость целевого подхода в изучении их динамики численности и промысловой эксплуатации, при разработке перспективных оценок численности нерки северо-восточного побережья Камчатки.

ГЛАВА 7. УПРАВЛЕНИЕ ПРОМЫСЛОМ

7.1 Промысловая эксплуатация популяций

Концепция рационального рыболовства обеспечивающая неистощимость запаса, базируется на анализе и исключении существующих рисков эксплуатируемых популяций. Основой для реализации данного подхода является регулярное формирование нерестового запаса, обеспечивающего максимальное прибавочное воспроизводство ресурса. Такая величина нерестового запаса, выраженная через остаток к общему запасу, и будет определять степень промысловой эксплуатации объекта. А индикатором состояния нерестового запаса служит показатель пропуска производителей относительно целевых ориентиров (Зикунова и др., 2021; Фельдман и др., 2022).

В формате экосистемного подхода к оценке запасов лососей существуют некоторые информационные пробелы, соответственно для обеспечения устойчивого функционирования популяции, при определении актуальной величины нерестового запаса, необходимо учитывать возможные риски на фоне неопределенностей, вызванных ошибками измерений, статистическими ошибками моделей и вариабельностью действия внешних факторов.

При всех неопределенностях вышеуказанного характера недостаточно оперировать только общим пропуском для популяционного комплекса, необходимо, по возможности, исключить риски на уровне конкретных рек, составляющих этот комплекс.

Данный подход заложен в основе определения необходимого оптимума заполнения нерестилиц (Фельдман и др., 2018). Таким образом, в поле значений характеристики пропуска фигурируют три страты: «граничный» ориентир (S_0), «целевой» ориентир (S_{MSY}), соответствующий максимально устойчивому вылову и «целевой» ориентир исходя из принципа предосторожного подхода (S^*_{MSY}). Желаемой целью управления является достижение пропуска производителей в диапазоне значений, соответствующих предосторожному подходу.

Для речной системы Карагинской подзоны целевые ориентиры пропускa, отвечающие концепции устойчивого развития (S_{MSY}), оценены на уровне в 164 тыс. производителей нерки. Предосторожная величина нерестового запаса (S^*_{MSY}) оценивается в 274 тыс. рыб. Граничный ориентир (S_0) определен в 80 тыс. рыб. Для расчетов использовали данные пропускa производителей и соответствующего возврата потомков за период 1987–2008 гг. Так как первичные данные по отдельно взятой реке зачастую фрагментарны, определение целевых ориентиров осуществлялось для всего северо-восточного региона с разбивкой на речные кластеры (Фельдман и др., 2018). Мы, в свою очередь, для сравнительной оценки параметров целевого пропускa с фактическим, разделили ряды в соответствии с основными этапами динамики нерестового запаса, и дополнительно выделили последние 20 лет, как период наиболее интенсивного промысла нерки. При этом стандартизировали данные пропускa в формате предложенной кластеризации при расчете целевых ориентиров пропускa. В результате полученные показатели нерестовой численности нерки соответствовали интервалу целевых значений пропускa. Снижение численности ниже граничных ориентиров зафиксировано только в р. Ананайлыген в период наименьших подходов (рисунок 7.1.1).

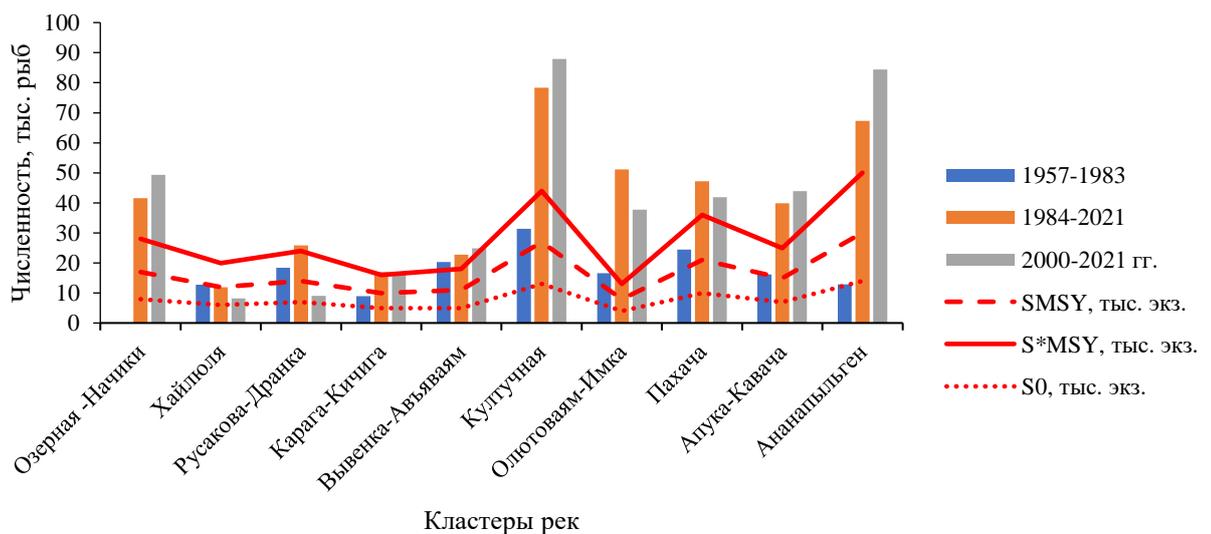


Рисунок 7.1.1 – Соотношение пропускa производителей к целевым ориентирам по периодам лет

Выявление закономерностей распределения промысловой нагрузки проводили в среде пространственного анализа посредством многофакторной кластеризации в соответствии с определенными этапами динамики подходов нерки к северо-восточному побережью Камчатки. Полученные результаты показали, что за период с 1957 по 1983 гг. промысловое изъятие характеризовалось минимальными значениями. Преимущественно вылов нерки был сконцентрирован в центральной и северной части Карагинского района, на участке от р. Карага до р. Анапка (кластер 2⁴) (рисунок 7.1.2), здесь соотношение вылов/пропуск оценивается как близкое к равнозначному. В остальных бассейнах рек, отнесенных к кластерам 1 и 3, величина вылова была существенно ниже значений пропуска, что можно было бы трактовать как недоиспользование промыслового ресурса (рисунок 7.1.2). Однако, при том режиме промысла, оцененная величина нерестового запаса относительно обозначенных целевых ориентиров пропуска, позволила сохранить воспроизводственный потенциал вида в годы его низкой численности.

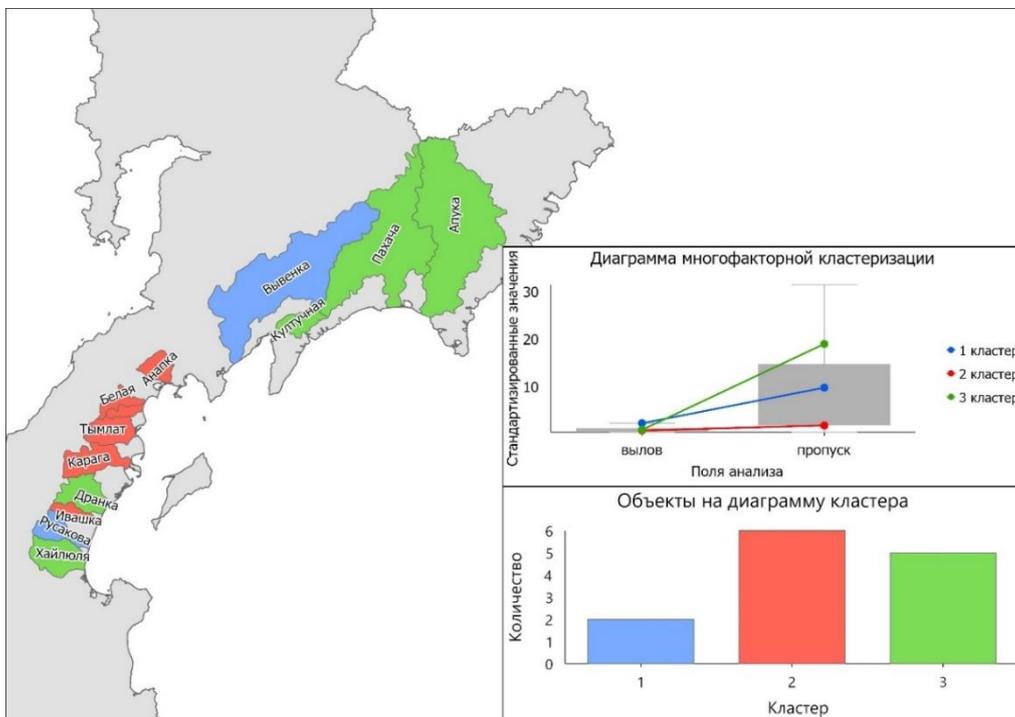


Рисунок 7.1.2 — Карта-схема соотношения вылова к пропуску нерки на северо-востоке Камчатки в период 1957–1983 гг.

⁴ Водные объекты в кластере объединены по принципу максимальной схожести, а группы разделены по принципу максимального различия по показателям вылова и пропуска.

В период с 1984 по 2000 гг. с увеличением численности нерки в подходах интенсифицировался и режим промысла вида. Во всех трех кластерах отмечается количественная стратификация, определенная в соответствии с центрами воспроизводства и промысла нерки в реках северо-восточного побережья. Наибольшей интенсивности вылов и пропуск достигал в кластере рек Ивашка, Русакова, Хайлюля (Карагинский район) и Пахача, Апука, Ананापильген, Култучная (Олюторский район). Кластеризация остальных рек в целом отвечает взаимосвязи распределения нерестового запаса от нерестовой емкости речных бассейнов (рисунок 7.1.3).

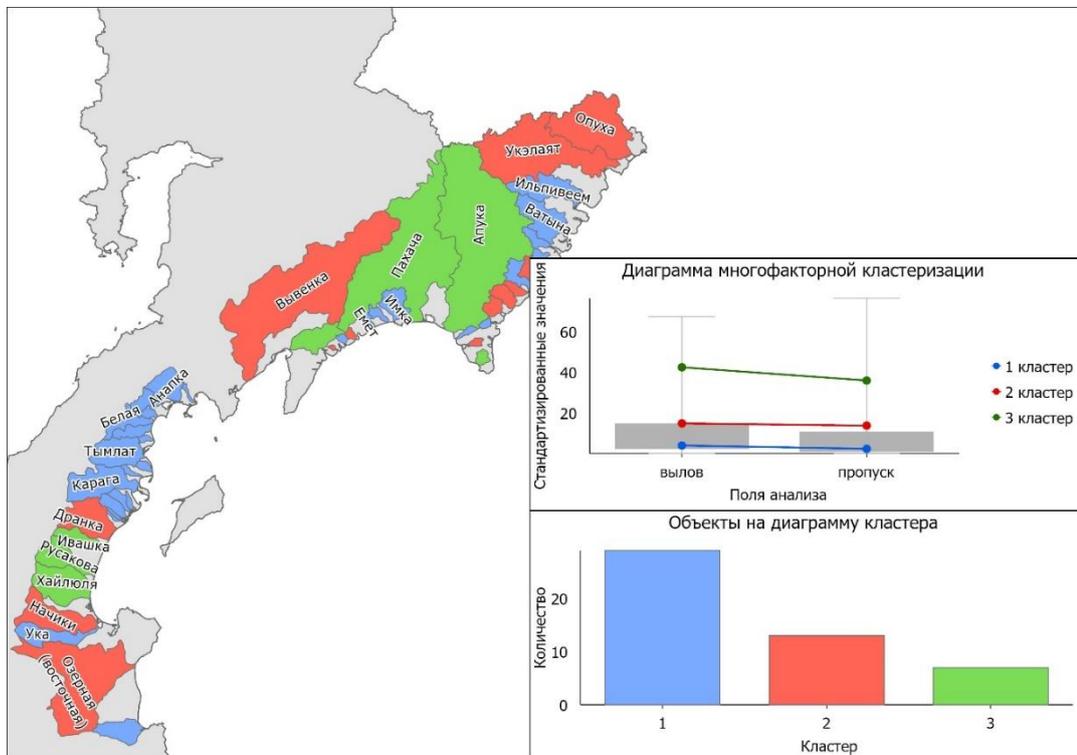


Рисунок 7.1.3 – Карта-схема соотношения вылова к пропуску нерки на северо-востоке Камчатки в период 1984–2000 гг.

По данным пространственной статистики, в годы пика промысла нерки с 2000 по 2021 гг. в режиме промысловой эксплуатации отмечена некоторая перестройка процесса. Уровень промысловой нагрузки в большинстве рек (кластер 2) по-прежнему остался близким к равнозначному с пропуском. Но в отношении относительно крупных локальных стад в промысле наблюдалась противофазность

трендов. Высокая промысловая активность отмечена в реках Апука Ивашка, Русакова, Хайлюля. А относительно низкие уловы фиксировали в реках Озерная, Култучная, Пахача и Ананापильген (рисунок 7.1.4).

Причины положительного (в пользу увеличения пропуска) дисбаланса кроются в организации промысла в указанных водотоках. В отношении промысла в прибрежной акватории рек Култучная, Озерная и Ананापильген отмечалась относительно низкая промысловая активность, объясняемая ограниченным количеством пользователей. Исключение составила р. Пахача, где отмечался один из пиковых показателей промысла тихоокеанских лососей в Олюторском заливе. По всей видимости отнесение р. Пахача к кластеру рек с невысокой интенсивностью промысла имеет инерционный эффект, вызванный высокими значениями пропуска в первом десятилетии текущего столетия. Но в период с 2011 по 2021 гг. отмечено существенное снижение нерестового запаса нерки в данном водотоке, и если рассматривать динамику запаса в период с 2010 по 2021 гг., то р. Пахача следует отнести к кластеру рек с высокой интенсивностью промысла, каковой в этом районе является р. Апука. Также нужно учитывать обстоятельства того, что во 2-м десятилетии XXI в. в отношении группы рек Олюторского района были допущены информационные потери в части оценки нерестового запаса. Причиной снижения объемов авиаучетных работ явилось значительное сокращения финансирования данного направления исследований. Поэтому в целях большей объективности из ряда анализируемых данных, относящихся к современному периоду, выделили последний 20-летний ряд с тем, чтобы несколько нивелировать допущенные пробелы в исследованиях.

Определение объемов вылова тихоокеанских лососей базируется на концепции предосторожного подхода при эксплуатации рыбных запасов, учитывающего неопределенности, связанные с влиянием среды, включая антропогенные факторы (Бабаян, 2000). Эти принципы были заложены в правила регулирования промысла (ПРП) для тихоокеанских лососей, в разработке которых принимал участие автор данной работы (Фельдман и др., 2022).

Структурно ПРП состоит из пяти блоков:

- 1) выбор целей управления;
- 2) формирование ПРП;
- 3) разработка модели;
- 4) тестирование;
- 5) обоснование ПРП для основных единиц запаса.

Стратегия управления рыбными запасами тихоокеанских лососей основывается на оптимизации соотношения вылов/пропуск, где пропуск, как стартовый показатель уровня воспроизводства, определяет условия для обеспечения максимального устойчивого вылова.

В практике управления промыслом оперируют двумя критериями: целевой ориентир пропуска, реализация которого подразумевает максимальный вылов при устойчивом функционировании популяции, и граничный ориентир, превышение которого может привести к ухудшению биологической устойчивости запаса (Бабаян, 2000; Pilling et al., 2007).

Для выбора биологических ориентиров управления запаса нерки рек Апука и Хайлюля были использованы данные численности пропуска производителей на нерест и рассчитанное количество потомков для каждого года наблюдений, представленные в виде модели типа «запас–пополнение».

Целевой ориентир S_{tr} определен через численность пропущенных на нерест производителей при максимально устойчивом вылове S_{MSY} . Для нерки р. Хайлюля данный показатель равен 16 тыс. рыб, для р. Апука — 26 тыс. рыб. Граничный ориентир (S_{lim}) определен на относительно низком уровне: для р. Хайлюля — 0,11 тыс. рыб, для р. Апука — 0,9 тыс. рыб, (пересечение кривой модели с равновесной

прямой $R = S$) (рисунок 7.2.1, 7.2.2).

Нестабильность запаса предполагает использование его предосторожной оценки, следовательно при формировании возможного вылова применялась нелинейная функция ПРП, основанная на буферных ориентирах (S_{buf}) и максимальной эксплуатации запаса (E_{buf}) (Фельдман и др.,2022).

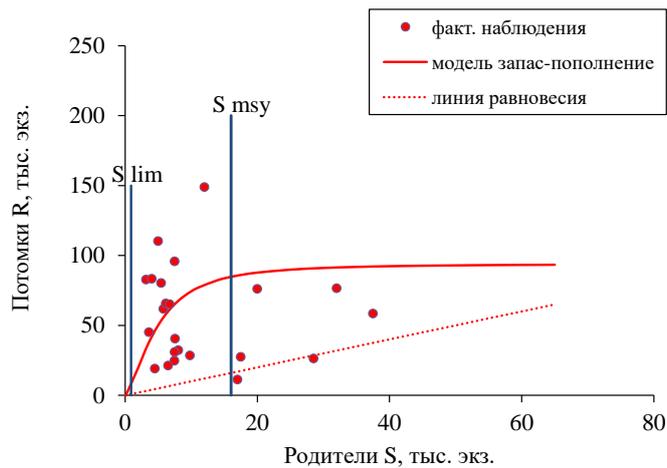


Рисунок 7.2.1 — Модель «запас–пополнение» для нерки р. Хайлюля по данным 1993–2015 гг.

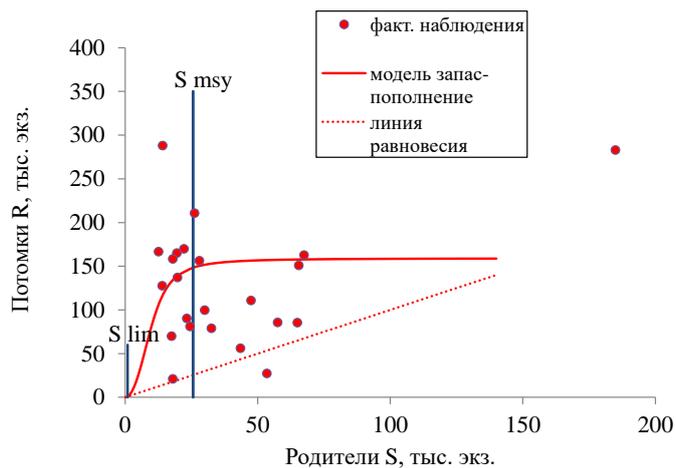


Рисунок 7.2.2 — Модель «запас–пополнение» для нерки р. Апука по данным 1991–2015 гг.

Тестирование ориентиров по эксплуатации E_{buf} и формированию нерестового запаса S_{buf} нерки выполняли по следующим критериям: для р. Хайлюля E_{buf} — 75-95 % (с шагом в 5 %), S_{buf} — 3–7 тыс. рыб, (с шагом 1 тыс. рыб); для р. Апука E_{buf} — 75–95% (с шагом в 5%), S_{buf} — 4–12 тыс. рыб (с шагом 2 тыс. рыб).

В результате тестирования выбран следующий режим управления запасами: для нерки р. Хайлюля ориентир эксплуатации (E_{buf}) на уровне 90%, ориентир пропуска (S_{buf}) — 6 тыс. рыб (рисунок 7.2.3). Среднемноголетние значения пропуска и эксплуатации (целевые ориентиры) составили, соответственно $S_{tr} = 10,5$ тыс. рыб и $E_{tr} = 78$ %.

Для нерки р. Апука ориентир эксплуатации (E_{buf}) на уровне 90%, а ориентир пропуска (S_{buf}) — 8 тыс. рыб (рисунок 7.2.4). Среднемноголетние значения пропуска и эксплуатации (целевые ориентиры) составили, соответственно $N_{tr} = 161$ тыс. рыб и $E_{tr} = 80$ %.

Практический смысл сформированного ПРП означает, что, если численность подхода (N_t) нерки будет ниже буферных значений (S_{buf}), вылов возможен только в научных целях ($E = 0,001$ %). В случаях, когда промысловый запас превышает буферный ориентир (S_{buf}), уровень эксплуатации возрастает согласно правилу:

$$E_t = E_{buf} \times \frac{(N_t - S_{buf})}{(N_t + S_{buf})},$$

Графическое представление формирования ПРП представлено на рисунках 7.2.5, 7.2.6.

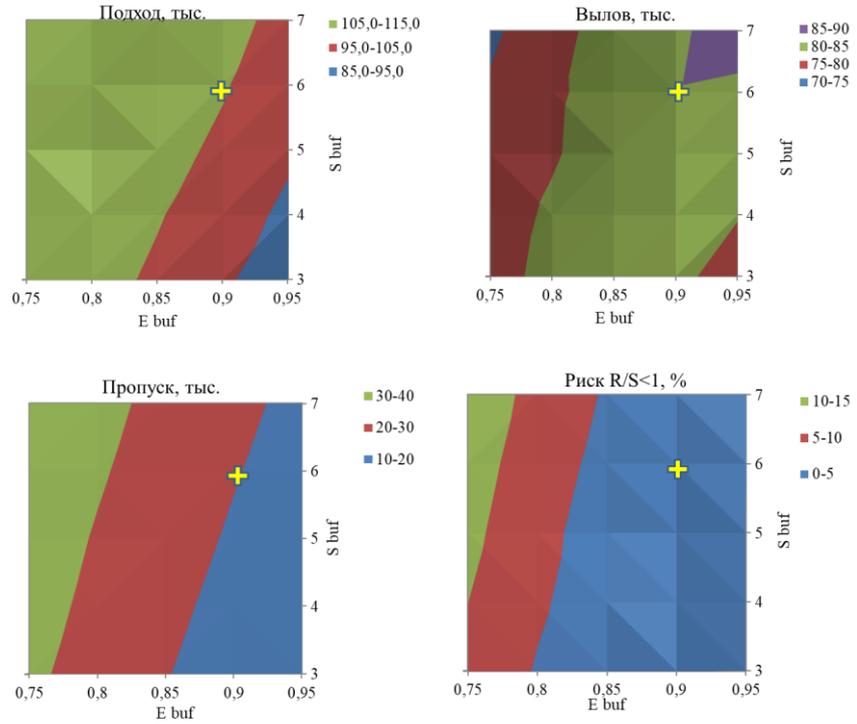


Рисунок 7.2.3 — Результаты тестирования ПРП нерки р. Хайлюля и выбор его параметров

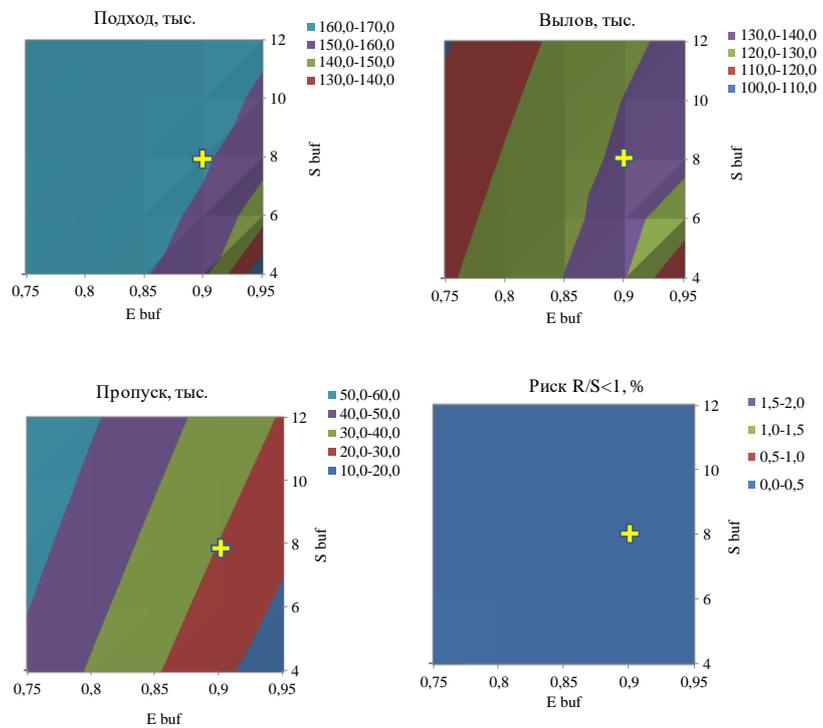


Рисунок 7.2.4 — Результаты тестирования ПРП нерки р. Апука и выбор его параметров

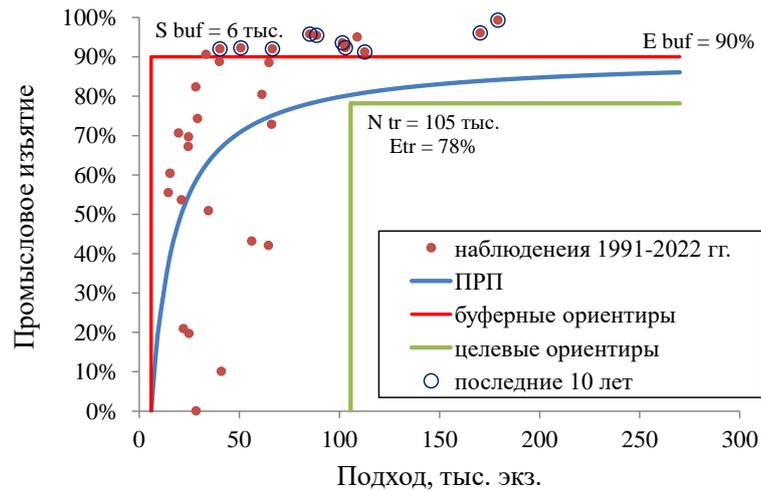


Рисунок 7.2.5 — Графическое представление ПРП и показателей численности фактических подходов нерки р. Хайлюля в 1991–2022 гг.

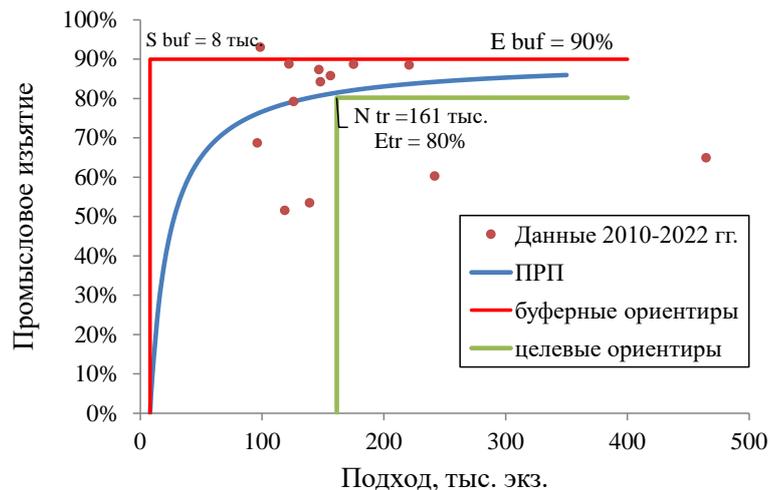


Рисунок 7.2.6 — Графическое представление ПРП и показателей численности фактических подходов нерки р. Апука в 2010–2022 гг.

Результаты тестирования долгосрочных рисков использования сформированных моделей ПРП в перспективе на 15 лет в рассматриваемых речных системах подтверждают справедливость выбранной стратегии. В обоих случаях подходы нерки в указанной долгосрочной перспективе всегда выше целевого ориентира, следовательно риск равен 0, а выбранную стратегию управления запасом можно считать приемлемой (рисунок 7.2.7, 7.2.8).

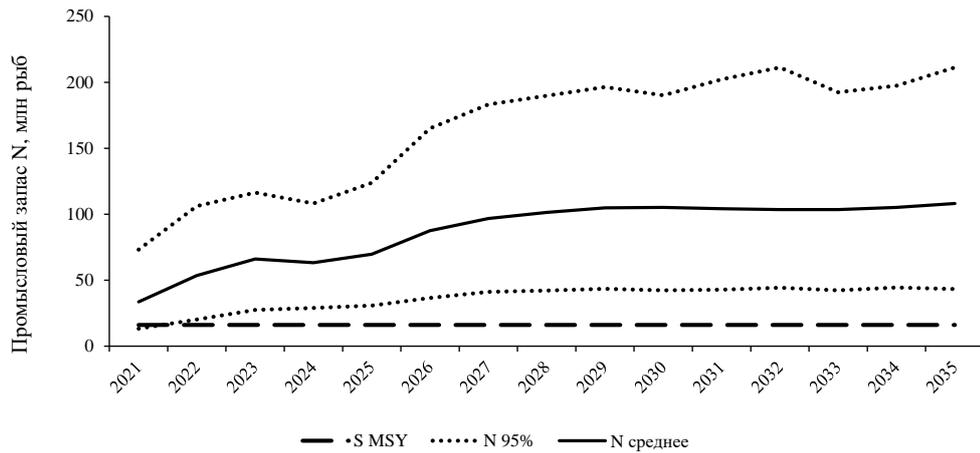


Рисунок 7.2.7 — Оценка риска понижения запаса нерки р. Хайлюля ниже уровня S_{MSU} в имитационной динамике на 15 лет вперед в 2021–2035 гг.

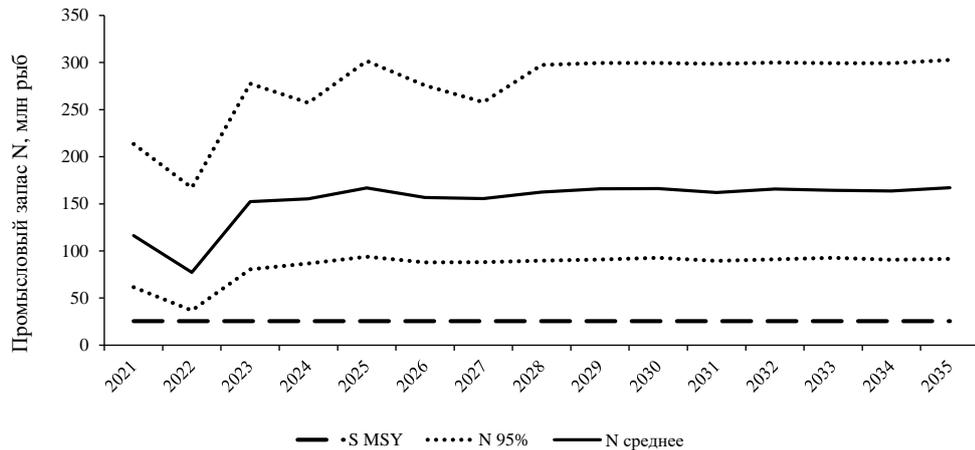


Рисунок 7.2.9 — Оценка риска понижения запаса нерки р. Апука ниже уровня S_{MSU} в имитационной динамике на 15 лет вперед в 2021–2035 гг.

Обоснование режима промысла готовится согласно ежегодно предоставляемых рекомендаций в едином своде — «Стратегия промысла тихоокеанских лососей в Камчатском крае». В стратегии представлен анализ многолетней динамики вылова и пропуска производителей на нерестилища, обзорная информация о структуре запаса. В качестве мер регулирования указываются сроки открытия и закрытия промысла, определяется режим проходных дней или периодов для пропуска производителей на нерестилища. Так же перечисляются ограничительные меры в отношении промысла отдельных видов

лососей или отдельных групп рыболовных участков. Рекомендации по организации и регулированию промысла рассматриваются и утверждаются региональной Комиссией по регулированию добычи (вылова) анадромных видов рыб в Камчатском крае.

На основании данных мониторинга лососевого промысла, включающих статистику вылова и оценку степени заполнения нерестилищ, вырабатываются меры оперативного регулирования корректирующие, при необходимости, режим проходных дней, объемы вылова; принимаются решения о временном или полном прекращении промысла.

Организация и регулирование промысла нерки северо-восточного побережья Камчатки осуществляется в соответствии с внутривидовой структурой запаса и учетом региональных особенностей миграции рыб к местам нереста. Определение объемов вылова формируют по принципу промыслового районирования, составленных по единицам запаса Олюторского и Карагинского районов.

В настоящее время лососевая путина в регионе начинается одновременно, с 15 июня. Однако до недавнего времени открытие промысла в Карагинской подзоне проходило в разные сроки. Как было указано выше, до 2020 г. в Олюторском районе ловить начинали с 1 июня и, до открытия лососевой путины в остальных районах подзоны, промысел фактически характеризовался специализированным ловом нерки, и в меньшей степени чавычи. Это впоследствии повлияло на существенное снижение запасов указанных видов лососей. Тем не менее, специализированный промысел успешно регулируется оперативными мероприятиями. В сложившихся условиях логичным было принятие решения о переносе сроков начала рыбного промысла лососей в Олюторском районе на две недели позже. Данная мера доказала свою состоятельность и в последствии привела к увеличению нерестовой численности ранней формы нерки.

В Карагинском районе нерка в значимом количестве подходит к побережью со второй половина июня и по срокам хода совпадает с кетой и горбушей, являясь неизбежным объектом прилова (Погодаев, 2013). Следовательно, меры регулирования вылова нерки в формате многовидового промысла ограничены. В

этой связи в качестве действенных мер вводится режим проходных дней, когда приостанавливается промысел с приведением сетного навесного оборудование в нерабочее состояние.

7.3 Перспективное планирование промысла

В целях восполнения нерестового запаса нерки в водотоках с высокоинтенсивным промыслом следует реализовать ряд ограничивающих промысел мероприятий, с учетом особенностей биологии и динамики нерестового хода вида. Как указано выше, в целях стабилизации запаса нерки Олюторского района, в первую очередь ранней ее формы, следует оставить сроки открытия промысла, не ранее 15 июня, как минимум до 2026 г. К этому году закончится полный цикл воспроизводства рыб поколения 2019 г. В последующем данную меру можно будет ослабить и перенести промысел на более ранние сроки, например, 6–8 июня. Это позволит сохранить воспроизводственный потенциал вида за счет пропуска производителей ранней временной формы и в то же время соблюсти интересы промышленности, увеличив объем вылова нерки — одного из наиболее ценных видов лососевого промысла.

Среди частных инициатив рассматривается перенос даты открытия промысла на еще более поздний период в отношении отдельных рек. В качестве такой меры изменены сроки начала промысла в реках залива Корфа — Вывенка и Култучная. В данных водных объектах предложено начинать лов лососей с 25 июня с целью увеличения нерестовой численности нерки. Однако подобная мера может привести к избыточному пропуску производителей и сказаться на воспроизводстве нерки под воздействием плотностно-зависимых факторов регуляции нереста, следовательно открывать промысел целесообразно раньше — в те же сроки что и для Олюторского района.

В период ведения многовидового промысла в крупных бассейнах рек Вывенка, Пахача и Апука, в долине которых расположены населенные пункты, следует ввести поэтапный режим проходных. Последовательность соблюдения

проходных дней сперва на морских, а затем на речных участках исключит перехват рыбы на путях миграции из морской среды в реку и далее к местам нереста.

В отношении южной группы рек Озерная и Столбовая, территориально относящиеся к Усть-Камчатскому району, следует рассмотреть возможность более раннего открытия промысла. Такая мера позволит включить в промысел нерку ранней формы, подходящую к побережью в одни сроки со стадом нерки Камчатского залива.

В качестве крайней ограничительной меры может рассматриваться режим приостановки промысла до достижения необходимого пропуска производителей нерки на нерестилища. Но в настоящее время уровень воспроизводства вида на северо-восточном побережье Камчатки позволяет не прибегать к данной непопулярной мере.

ВЫВОДЫ

1. Популяционная структура нерки Северо-Восточной Камчатки сформирована двумя крупными гетерогенными комплексами, определяемыми особенностями географических, экологических и генетических компонент, формирующими две экогеографические единицы запаса, которые территориально соотносятся с двумя речными районами: Карагинским (бассейны заливов Озерной и Карагинский) и Олюторским (бассейны заливов Корфа и Олюторского). В составе группировок различаются темпоральные (сезонные) расы — ранняя (весенняя) и поздняя (летняя), а также экологические формы (лимнофильная и реофильная), отличающиеся продолжительностью пресноводного периода жизни и, следовательно, возрастной структурой. Соотношение экологических форм в региональных запасах и их текущий статус в воспроизводстве формируют возрастную структуру потомков, что в наибольшей степени проявляется у олюторской группировки нерки, включающей высокую долю рыб озерной экоформы.

2. Анализ размерно-массовых показателей нерки в целом не выявил значительных отличий между олюторской (длина 60,3 см, масса 2,9 кг) и карагинской (длина 59,5 см, масса 2,8 кг) группировками. Данные показатели характеризуются общим снижением роста с наиболее выраженной динамикой у реофильных рыб старших возрастных групп (1.3, 1.4). Индивидуальная абсолютная плодовитость нерки обеих группировок в средних значениях была схожа (олюторская — 4206 икр., карагинская — 4207 икр.), но во временном аспекте имела тенденцию к снижению.

3. Проведенный геоинформационный анализ архивных и собственных данных нерестового фонда выявил ключевые центры размножения нерки на северо-восточном побережье, продуктивная эффективность которых находится в прямой зависимости от промыслового прессинга. Показано, что в реках Карагинского района, характеризующихся меньшим бонитетом и площадью нерестилищ относительно рек Олюторского района, уровень воспроизводства

выше, и в годы максимальной численности составил 425 рыб/км² против 149 рыб/км², что свидетельствует о дефиците производителей на нерестилищах в Олюторском районе, вследствие высокой промысловой эксплуатации.

4. Проявление периодичности изменения численности у нерки, характеризующееся синхронностью тенденций с крупными популяционными комплексами вида, указывает на общность воздействующих факторов среды. Максимальные темпы пополнения запаса наблюдаются с конца XX века по настоящее время, и для зрелой части стада нерки северо-восточного побережья увеличились почти в 5 раз с 154,2 тыс. рыб до 720,6 тыс. рыб. При этом межгодовая динамика численности была подвержена существенным колебаниям. В этот период выявлена закономерность в чередовании высокочисленных подходов производителей, соответствующая 4-летней цикличности для популяций нерки Олюторского района, и 3-летней — для карагинского комплекса стад, что обусловлено скоростью оборачиваемости поколений экологических форм.

5. Выявление двух экогеографических единиц запасов в регионе, с учетом неоднородной возрастной структуры слагающих их популяций, указывает на необходимость адресного подхода в изучении их динамики численности и промысловой эксплуатации. Разработанный методический алгоритм оценки прогнозируемой величины запасов нерки северо-восточного побережья Камчатки основывается на определении ключевых центров воспроизводства вида и выделении в их составе индикаторных рек Апука и Хайлюля как базовых единиц расчета в применяемых математических моделях взаимосвязи родительского и дочернего поколений при оценке перспективной региональной численности нерки.

6. Динамика нерестовой численности нерки в целом соответствовала значениям целевого попуска как на уровне общих подходов, так и на уровне локальных стад, что свидетельствует об оптимальном уровне промысловой эксплуатации, обеспечивающем условия устойчивого воспроизводства на всех уровнях функционирования вида. Однако, в современный период появились предпосылки к снижению величины запасов некоторых наиболее крупных локальных стад нерки, вызванные избыточной интенсивностью промысла.

7. Общая концепция правил регулирования промысла (ПРП) разработана для комплексов стад нерки северо-восточного побережья Камчатки. В соответствии с методическим подходом определения прогнозной величины возвратов возникла необходимость разработки частных случаев ПРП для стад нерки модельных рек Апука и Хайлюля. С учетом полученных данных сформирована региональная система организации и регулирования рыболовства, включающая обоснование объемов вылова/пропуска и выполнении регламента ограничительных мер, связанных с соблюдением установленного режима эксплуатации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Бабаян, В.К. Математические методы теории рыболовства (модели изолированных популяций): монография / В.К. Бабаян; Рыб. хоз-во. Обзоры по информационному обеспечению общесоюзных научно-технических программ. – М.: ЦНИИТЭИРХ, 1988. – 76 с.

Бабаян, В.К. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ): Анализ и рекомендации по применению: монография / В.К. Бабаян. – М.: Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 2000. – 192 с.

Базаркин, В.Н. Типология нерестилищ по элементам гидрологии, гидрохимии и геоморфологии у разных видов тихоокеанских лососей рода *oncorhynchus* / В.Н. Базаркин // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Науки о Земле. – 2008. – Т. 1. – № 1. – С. 43–55.

Баранов, Ф.И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства / Ф.И. Баранов // Изв. отдела рыбоводства и науч.-промысл. исследований. – 1918. – Т. 1 – Вып. 2. – С. 84–128.

Бердышев, Г.Д. О механизме генетически обусловленной смерти дальневосточных лососей после нереста / Г.Д. Бердышев // Обмен веществ и биохимия рыб. – 1967. – С. 30–37.

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

Бирман, И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей: монография / И.Б. Бирман. – М.: Нац. рыб. ресурсы, 2004. – 172 с.

Бугаев, А.В. Идентификация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* по чешуйным критериям в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах

Тихого океана в период преднерестовых миграций. Сообщение 1 (Формирование реперных баз данных) / А.В. Бугаев // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. – 2003а. – Т. 132. – С. 154–177.

Бугаев, А.В. Идентификация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* по чешуйным критериям в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана в период преднерестовых миграций. Сообщение 2 (Пространственное и темпоральное распределение) / А.В. Бугаев // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. – 2003б. – Т. 132. – С. 178–203.

Бугаев, А.В. Идентификация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* по чешуйным критериям в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана в период преднерестовых миграций. Сообщение 3 (Оценка промыслового изъятия) / А.В. Бугаев // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. – 2003в. – Т. 132. – С. 204–229.

Бугаев, А.В. Преднерестовые миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне Российской Федерации: монография / А.В. Бугаев. – Петропавловск-Камчатский: Камчатский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения "Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии", 2015. – 416 с.

Бугаев, А.В. Многолетние тенденции промысла и динамики численности азиатских стад нерки *Oncorhynchus nerka* / А.В. Бугаев, В.Ф. Бугаев // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. – 2003. – Т. 134. – С. 101–119.

Бугаев, А.В. Климатическая изменчивость и продуктивность тихоокеанских лососей Дальнего Востока России / А.В. Бугаев, О.Б. Тепнин, В.И. Радченко // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2018. – № 49. – С. 5–50.

Аналитический обзор итогов ло-сосевой путины-2019 (Камчатский край) / А.В. Бугаев, Н.Ю. Шпигальская, О.В. Зикунова [и др.] // Бюллетень № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке / Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»). – Владивосток: Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, 2019. – С. 23–52.

Обзор итогов лососевой путины – 2020 в Камчатском крае (сообщение 1): динамика и статистика промысла, оценка нерестового фонда / А.В. Бугаев, Н.Ю. Шпигальская, О.В. Зикунова [и др.] // Бюллетень № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке / Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»). – Владивосток: Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, 2020. – С. 17–43.

Аномалии температуры поверхности воды в западной части Северной Пацифики – потенциальный климатический предиктор прогнозирования численности тихоокеанских лососей Камчатки / А.В. Бугаев, М.Г. Фельдман, О.Б. Тепнин, М.В. Коваль // Вопросы рыболовства. – 2021. – Т. 22, № 4. – С. 46–62.

Оценка комплексного воздействия промысла и гидрологических условий Камчатского залива на формирование нерестовых запасов тихоокеанских лососей Р. Камчатки / А. В. Бугаев, О. В. Зикунова, О. Б. Тепнин [и др.] // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2022. – № 66. – С. 5–51.

Бугаев, А.В. Аналитический обзор итогов лососевых путин в Камчатском крае в 2018–2022 гг. (прогнозы, промысел, запасы). Сообщение 1 (горбуша, кета) / А.В. Бугаев, О.В. Зикунова, Н.Ю. Шпигальская [и др.] // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2023, а. – № 68. С. 5–41.

Бугаев А.В. Аналитический обзор итогов лососевых путин в Камчатском крае в 2018–2022 гг. (прогнозы, промысел, запасы). Сообщение 2 (нерка, кижуч, чавыча) / А.В. Бугаев, О.В. Зикунова, Н.Б. Артюхина, С.В. Шубкин // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2023, б. – № 68. С. 42–62.

Бугаев, В.Ф. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности): монография / В.Ф. Бугаев. – Москва: Издательство «Колос», 1995. – 464 с.

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

Некоторые особенности биологии нерки *Oncorhynchus nerka* р. Большой (западная Камчатка) и факторы, влияющие на ее биологические показатели / В.Ф. Бугаев, А.Г. Остроумов, К.Ю. Непомнящий, А.В. Маслов // Известия ТИНРО. – 2002. – Т. 130–2. – С. 758–776.

Бугаев, В.Ф. Нерка *Oncorhynchus nerka* р. Ананаваям (северо-восток Камчатки) / В.Ф. Бугаев, А.В. Бугаев, А.В. Маслов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы IV научной конференции, Петропавловск-Камчатский, 18–19 ноября 2003 года. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2003. – С. 28–30.

Исследования нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Лагуна Анана (р. Ананаваям, северо-восток Камчатки) / В.Ф. Бугаев, Т.В. Бонк, Т.Л. Введенская [и др.] // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы V научной конференции, Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 года. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2004. – С. 16–24.

Бугаев, В.Ф. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая другие водоемы ареала): монография: монография / В.Ф. Бугаев, В.Е. Кириченко. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2008. – 280 с.

Влияние биотопов размножения на генетическую дифференциацию популяций нерки (*Oncorhynchus nerka*) / В.А. Брыков, Н. Е.Полякова, А.В. Подлесных [и др.] // Генетика. – 2005. – Т. 41, № 5. – С. 635–645.

Варнавская, Н.В. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей: монография / Н.В. Варнавская; Федеральное государственное унитарное предприятие Камчатский научно-исследовательский ин-т рыбного хоз-ва и океанографии (ФГУП КамчатНИРО). – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2006. – 487 с.

Варнавская, Н.В. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей / Н.В. Варнавская. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2006. – 487 с.

Генкал, С.И. Флора диатомовых водорослей лососевых озер Корякского нагорья Камчатки / С.И. Генкал, Е.В. Лепская // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2014. – № 35. – С. 31–47.

Глубоковский, М.К. Эволюционная биология лососевых рыб: монография / М.К. Глубоковский. – Москва: Наука, 1995. – 343 с.

Голубь, Е.В. Нерка *Oncorhynchus nerka* Чукотки (биология, распространение, численность): дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Голубь Елена Владиславовна. – Анадырь, 2007. – 205 с.

Дементьева, Т.Ф. Биологическое обоснование промысловых прогнозов: монография / Т.Ф. Дементьева – М.: Пищевая пром-сть, 1976. – 240 с.

Дубынин, В.А. К методике прогнозирования численности поколений нерки *Oncorhynchus nerka* стада р. Озерной / В.А. Дубынин, Е.А. Шевляков, О.И. Ильин // Известия ТИНРО. – 2007. – Т. 149. – С. 219–225.

Егорова, Т.В. Основные закономерности определяющие динамику численности красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) бассейна р. Озерной: автореф. дис. ... канд биол. наук. – Владивосток, 1967. – 20 с.

Животовский, Л. А. Популяционная структура вида: эко-географический подход / Л. А. Животовский // Проблемы популяционной биологии : материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939-2016), Йошкар-Ола, 11–14 апреля 2017 года / ФГБОУ ВО «Марийский государственный университет». – Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. – С. 89–91.

Животовский, Л. А. Промысловое районирование и выделение районов воспроизводства дальневосточных лососей / Л. А. Животовский // Успехи современной биологии. – 2022. – Т. 142, № 5. – С. 487–497.

Тенденции изменения численности, прогноз, управление запасами нерки (*Oncorhynchus nerka*) и кеты (*Oncorhynchus keta*) в Камчатском крае / О. В. Зикунова, В. А. Дубынин, Л. О. Заварина [и др.] // Вопросы рыболовства. – 2021. – Т. 22, № 4. – С. 75–85.

Иванков, В.Н. Изменчивость и микроэволюция рыб / В.Н. Иванков. – Владивосток: Дальневосточный федеральный университет, 1997. – 124 с.

Иванков, В.Н. Репродуктивная биология рыб / В.Н. Иванков. – Владивосток: Дальневосточный федеральный университет, 2001. – 224 с.

Иванков, В.Н. Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальное сходство и видовые различия) / В.Н. Иванков, Е.В. Иванкова // Известия ТИНРО (Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра). – 2013. – Т. 173. – С. 103–118.

Иванков, В.Н. Эколого-темпоральная дифференциация, единицы запаса и сохранение популяционного разнообразия анадромных рыб / В.Н. Иванков, Е.В. Иванкова // Биология моря. – 2020. – Т. 46, № 2. – С. 85–90.

Ижевский, Г.К. Океанологические основы формирования промысловой продуктивности морей: монография / Г.К. Ижевский – М.: Пищепромиздат, 1961. – 216 с.

Ижевский, Г.К. Системная основа прогнозирования океана логических условий и воспроизводства промысловых рыб: монография / Г. К. Ижевский – М.: ВНИРО, 1964. – 165 с.

Каев, А.М. Состояние запасов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) восточного Сахалина / А.М. Каев, Н.В. Колпаков // Труды СахНИРО. Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях. – 2022. – Т. 18. – С. 3–20.

Карпенко, В.И. Величина выедания молоди лососей хищными рыбами / В. И. Карпенко // Рыб. хоз-во. – 1982. – № 4. – С. 41–42.

Карпенко, В.И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей: монография: монография / В.И. Карпенко – М.: ВНИРО, 1998. – 165 с.

Кловач, Н.В. Структура стада нерки *Oncorhynchus nerka* реки Алука (Северо-Восточная Камчатка) / Н.В. Кловач, В.И. Рой // Вопросы ихтиологии. – 2010. – Т. 50. – № 4. – С. 510–514.

Кляшторин, Л.Б. Тихоокеанские лососи: климат и динамика запасов / Л.Б. Кляшторин // Рыб. хоз-во. – 2000. — № 4. — С. 32–34.

Кляшторин, Л.Б. Долгопериодные климатические изменения и флуктуации запасов пелагических рыб в Пацифике / Л.Б. Кляшторин, Н.С. Сидоренков // Известия ТИНРО. – 1996. – Т. 119. – С. 33–54.

Кляшторин, Л.Б. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности: монография / Л.Б. Кляшторин, А.А. Любушин. – М.: Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 2005. – 235 с.

Факторы, определяющие динамику нерестового хода и современное состояние ресурсов нерки *Oncorhynchus nerka* Р. Камчатки / М.В. Коваль, О.Б. Тепнин, С.Л. Горин [и др.] // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2020. – № 57. – С. 5–66.

Коновалов, С.М. Дифференциация локальных стад: монография / С.М. Коновалов // Л.: Наука, 1971. – 220 с.

Коновалов, С. М. Популяционная биология тихоокеанских лососей: монография / С.М. Коновалов // Л.: Наука, 1980. – 237 с.

Коновалов, С.М. Факторы, лимитирующие численность и биомассу тихоокеанских лососей / С.М. Коновалов // Биологические исследования лососевых. – Владивосток, 1985. – С. 5–25.

Крогиус, Ф.В. Зависимость хода красной (нерки) по реке и ската ее молоди от суточного хода температуры воды, ее рН и содержания растворенных в воде газов / Ф.В. Крогиус // Изв. ТИНРО. – 1954. – Т.41. – С.197–229.

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

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

Крогиус, Ф.В. Результаты исследований биологии нерки (красной), состояние ее запасов и колебаний численности в водах Камчатки / Ф.М. Крогиус, Е.М. Крохин // Вопр. ихтиол. – 1956. – Т. 7, № 5. – С. 3–20.

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

Крохин, Е.М. Нерестилища красной *Oncorhynchus nerka* Walb. (Очерк геоморфологии, температурного режима и гидрохимии) / Е.М. Крохин // Вопр. ихтиологии. – 1960. – Т. 16. – С. 89–110.

Крохин, Е.М. Озеро Илир-Гытхын (Култучное, результаты рекогносцировки): Отчет НИР. № 1724. / Е. М. Крохин // Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. – 1964. – 17 с.

Крохин, Е.М. Реки Камчатки и их значение в воспроизводстве лососей / Е.М. Крохин // Вопросы географии Камчатки. вып. 3. – П.-Камчатский. – Дальневосточное книжное издательство, 1965. – С. 17–24.

Озеро Потат-Гытхын (результаты рекогносцировки): Отчет о НИР. № 1724. / Крохин Е.М, Куренков И.И. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1966. – 30 с.

Крохин, Е.М. Периодические колебания в экосистеме озера Дальнее и их связь с ритмами солнечной активности / Е.М. Крохин, Ф.В. Крогиус // Вопр. Ихтиол. – 1979. – Т. 19. – вып. 1 (114). – С. 3–9.

Куренков, И.И. Зоопланктон озер Камчатки: монография / И. И. Куренков. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2005. – 178 с.

Лакин, Г.Ф. Бометрия: монография / Г.Ф. Лакин – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.

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

Макоедов, А.Н. Кариология, биохимическая генетика и популяционная фенетика лососевидных рыб Сибири и Дальнего Востока: сравнительный аспект: дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.10 / Макоедов Анатолий Николаевич. – Москва, 1998. – 48 с.

Промысловые рыбы внутренних водоемов Чукотки: монография / А.Н. Макоедов, М.И. Куманцов, Ю.А.Коротаев, О.Б. Коротаева – М.: Психология, 2000. – 208 с.

Макоедов, А.Н. Тихоокеанские лососи: состояние запасов и перспективы промысла / А.Н. Макоедов, А.А. Макоедов // Известия ТИНРО. – 2022. – Т. 202, № 2. – С. 255–267.

Маркевич, Г.Н. Явление посленерестового выживания у озерной нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) / Г.Н. Маркевич, Е.Г. Ивашкин, Е.Д. Павлов // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2011. – № 5. – С. 619–624.

Марченко, С.Л. Тихоокеанские лососи в условиях глобального изменения климата / С.Л. Марченко // Вопросы рыболовства. – 2021. – Т. 22, № 4. – С. 63–74.

Моисеев, П. А. Рыболовство Японии: монография / П. А. Моисеев. – М.: Пищевая промышленность, 1967. – 200 с.

Мороз, И.Ф. Конечные морены Пыльгинской межгорной депрессии Корякского нагорья / И.Ф. Мороз // Вопросы географии Камчатки. – 1965. – Вып. 3. – С. 108–109.

Норинов, Е.Г. Рациональное рыболовство: монография / Е. Г. Норинов; Камчатский гос. технический ун-т, Каф. рыболовства и аквакультуры. – Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатГТУ, 2006.

Остроумов, А.Г. Опыт применения аэрометодов учета тихоокеанских лососей в реках Камчатки / А.Г. Остроумов. – Петропавловск-Камчатский: Книжная редакция «Камчатской правды», 1962. – 41 с.

Остроумов, А.Г. Опыт применения аэрометодов для заполнения нерестилищ лососями / А.Г. Остроумов // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. – 1964. – С. 90–100.

Аэрометоды учета тихоокеанских лососей, классификация и нерестовое значение водоемов Камчатского полуострова и Корякского нагорья: отчет о НИР. № 3404. / Остроумов А.Г. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1975, а. – 350 с.

Остроумов, А.Г. Нерестовый фонд и состояние запасов дальневосточных лососей в водоемах п-ова Камчатка и Корякского нагорья в 1957–1971 гг. (по материалам авиаучетов и аэрофотосъемок) / А.Г. Остроумов // Тр. ВНИРО. – 1975, б. – Т. 106. – С. 21–33.

Остроумов, А.Г. Нерестовые ключи Камчатки / А.Г. Остроумов // Рыбн. хозяйство. – 1982. – №4. – С. 38–41.

Остроумов, А.Г. Нерестовые озера Камчатки / А.Г. Остроумов // Вопр. географ. Камчатки. – 1985, а. – Вып. 9. – С. 47–56.

Нерестовый фонд лососей рек Карагинского района (от р. Столбовой до р. Гыткаткинваям): Отчет о НИР. № 4909 / Остроумов А.Г. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1985, б. – 54 с.

Нерестовый фонд лососей рек Карагинского района (от р. Ивашки до р. Каюм и реки острова Карагинского): Отчет НИР. № 4993 / Остроумов А.Г. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1986. – 74 с.

Нерестовый фонд лососей рек Карагинского района (от р. Караги до р. Анапки): Отчет НИР. № 5091 / Остроумов А. Г. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1987. – 59 с.

Нерестовый фонд лососей рек Олюторского района Камчатской области (от р. Хай-Анапка до р. Ананаваям): Отчет о НИР. № 5325 / Остроумов А.Г. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1990. – 81 с.

Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии: монография / Д.С. Павлов, К.А. Савваитова, К.В. Кузицин [и др.]; МГУ; Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. – Москва: Научный мир, 2001. – 200 с.

Пильганчук, О.А. Генетическая структура нерки, *Oncorhynchus Nerka* (Walbaum), полуострова Камчатка: дис. ... канд. Биол. наук: 03.02.07 / Пильганчук Оксана Александровна. – Владивосток, 2015. – 135 с.

Генетическая структура нерки *Oncorhynchus nerka* Восточного побережья Камчатки, Чукотки и Командорских островов / О. А. Пильганчук, У. О. Муравская, А. Д. Денисенко, В. В. Савенков // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Материалы XXIV международной научной конференции, посвященной 300-летию Российской академии наук, Петропавловск-Камчатский, 08–09 ноября 2023 года. – Петропавловск-Камчатский: ФГБУН Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, 2023. – С. 68–71.

Пинегина, Т.К. Макросейсмическое обследование последствий Олюторского землетрясения 21 апреля 2006 года / Т.К. Пинегина, Т.Г. Константинова // Вестник Камчатской региональной ассоциации Учебно-научный центр. Серия: Науки о Земле. – 2006. – № 1(7). – С. 169–173.

Генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) бассейна Р. Камчатки / О.А. Пильганчук, Н.Ю. Шпигальская, А.Д. Денисенко, В.В. Савенков // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2019. – № 53. – С. 41–56.

Погодаев, Е.Г. Пространственное распределение и динамика численности локальных стад нерки северных рыбопромысловых районов Камчатского края / Е.Г. Погодаев // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2013. – № 30. – С. 28–38.

Погодаев, Е.Г. К вопросу о биологии нерки (*ONCORCHYNCHUS NERKA*) некоторых озер Корякского нагорья / Е.Г. Погодаев, С.В. Шубкин // Экологическое состояние континентальных водоемов арктической зоны в связи с промышленным освоением северных территорий. Тез. докл. на международной конференции (Архангельск, 21–25 июня 2005 г.), 2005. С. 88

Погодаев, Е.Г. Интродукция кокани *oncorhynchus nerka kennealyi* (suckley) в озера камчатки / Е. Г. Погодаев, С. И. Куренков // Вопросы рыболовства. – 2007. – Т. 8, № 3(31). – С. 394–406.

Правдин, И.Ф. Руководство по изучению рыб: монография / И.Ф. Правдин. – М.: Пищевая промышленность, 1966. – 376 с.

Пустовойт С.П. Генетический мониторинг популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, кеты *O. keta* и нерки *O. nerka* реки Пахача // Вопр. ихтиол. – 1994. – Т. 34. - №3 – С. 366–373.

Пустовойт, С.П. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*, *Salmoniformes*), выявленная по изменчивости микросателлитных локусов / С.П. Пустовойт // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2013. – № 30. – С. 51–63.

О нахождении чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* в бассейне Чукотского моря / К.А. Савваитова, В. А.Максимов, М.А Груздева., Л.В. Дерябина // Вопр. ихтиол. – 1989. – Т. 29. – вып. 6. – С. 1034–1035.

Салменкова, Е.А. Механизмы хоминга лососевых рыб / Е.А. Салменкова // Успехи современной биологии. – 2016. – Т. 136, № 6. – С. 593–607.

Селифонов, М.М. О вылове в море неполовозрелой озерновской нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) / М.М. Селифонов // Вопр. Ихтиол., 1978. – Т. 5. – Вып. 5. – С. 943–948.

Селифонов, М.М. Причины снижения численности стада озерновской нерки / М.М. Селифонов // Всесоюзн. конф. по теор. формиров. числ. и рац. исполъз. стад промысл. рыб: Тез. докл. – М.: ВНИРО, 1982. – С 279–280.

Сергеев, М.А. Народное хозяйство Камчатского края: монография / М.А. Сергеев. – М.–Л.: Академия наук СССР, 1936. – 816 с.

Синяков, С.А. Значение, проблемы и перспективы сохранения величины и биоразнообразия естественного воспроизводства лососей на Камчатке и Дальнем Востоке / С.А. Синяков // Сохранения Биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы V науч. конф. – Петропавловск-Камчатский, 2004. – С. 112–122.

Сметанин, А.Н. Возникновение Камчатки и ее природа.: монография / А.Н. Сметанин, Н.Т. Демидов. – Ростов-на-Дону.: Донской издательский дом, 2007. – 465 с.

Смирнов, А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей: монография / А.И. Смирнов – М.: МГУ, 1975. – 335 с.

Темных, О.С. Дальневосточная лососевая путина-2019 / О.С. Темных, Е.А. Шевляков, А.Н. Канзепарова // Бюллетень № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке / Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»). – Владивосток: Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, 2019. – С. 3–22.

Титов, В.А. Общие черты геологического строения и полезные ископаемые Корякского нагорья. Задачи дальнейших исследовательских работ / В.А. Титов // Сырьевые ресурсы Камчатской области / материалы выездной сессии комиссии по проблемам севера в 1957 г. – М.: Изд-во Академ. Наук СССР, 1961. – с. 35–42.

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

Обоснование правил регулирования лососевого промысла Камчатки с учетом концепции предосторожного подхода и обеспечения максимального устойчивого вылова / М.Г. Фельдман, А.В. Бугаев, О.В. Зикунова [и др.] // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2022, а. – № 64. – С. 5–34.

Фельдман, М.Г. Результаты использования климато-океанологических предикторов для модели случайного леса (Random Forest) в целях прогнозирования динамики численности подходов горбуши Западной Камчатки / М.Г. Фельдман, А.В. Бугаев, О.Б. Тепнин // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2022, б. – № 65. – С. 42–51.

Хен, Г.В. Основные климатические индексы для северной части Тихого океана: природа и история (литературный обзор) / Г.В. Хен, Е.И. Устинова, Ю.Д. Сорокин // Известия ТИНРО. – 2019. – Т. 197. – С. 166–181.

Хилборн, Р. Количественные методы оценки рыбных запасов. Выбор, динамика неопределенность (избранные главы) / Р. Хилборн, К. Уолтерс. – СПб.: Политехника, 2001. – 228 с.

Хрусталева, А.М. Комплексный метод дифференциации нерки (*Oncorhynchus nerka*) азиатских стад: монография / А.М. Хрусталева. – Москва:

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 2007. – 165 с.

Хрусталева, А.М. О морфологической и генетической гетерогенности нерки *Oncorhynchus nerka* (Salmonidae) крупных озёрно-речных систем Восточной и Западной Камчатки / А.М. Хрусталева, Н.В. Кловач // Вопросы ихтиологии. – 2019. – Т. 59. – № 6. – С. 640–650.

Техногенные изменения русла малой лососевой реки и их влияние на сообщество макрозообентоса и лососевых рыб (юго-восточные отроги Корякского нагорья) / С.Р. Чалов, В.В. Чебанова, В.Н. Леман, К.А. Песков // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2005. – № 3. – С. 36–48.

Лососевидные рыбы северо-востока России: монография / И.А. Черешнев, В.В. Волобуев, А.В. Шестаков, С.В. Фролов. – Владивосток: Дальнаука, 2002. – 496 с.

Шевляков, Е.А. Реки, определяющие воспроизводство тихоокеанских лососей на Камчатке, как реперы для оценки заполнения нерестового фонда / Е.А. Шевляков, А.В. Маслов // Известия ТИНРО. – 2011. – Т. 164. – С. 114–139.

Характеристика прибрежного промысла тихоокеанских лососей в Камчатском крае в 2015 г / Е.А. Шевляков, В.А. Дубынин, В.Ф. Бугаев [и др.] // Бюллетень №10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – Владивосток: Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, 2015. – С. 16–34.

Характеристика прибрежного промысла тихоокеанских лососей в Камчатском крае в 2016 г / Е.А. Шевляков, В.А. Дубынин, В.Ф. Бугаев [и др.] // Бюллетень №11 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – Владивосток: Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, 2016. – С. 14–24.

Предварительные итоги лососевой путины по основным запасам в Камчатском регионе в 2017 г.: проблемы прогнозирования и регулирования промысла / Е.А. Шевляков, В.А. Дубынин, С.В. Шубкин, Н.Б. Артюхина //

Бюллетень №12 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Том 12. – Владивосток: ТИНРО, 2017. – С. 15–24.

Ориентиры и оперативная оценка пропуски производителей на нерестилища как инструменты перспективного и краткосрочного управления запасами тихоокеанских лососей в реках дальневосточного рыбохозяйственного бассейна / Е. А. Шевляков, М. Г. Фельдман, В. И. Островский [и др.] // Известия ТИНРО. – 2019. – Т. 196. – С. 23–62.

Шубкин, С.В. Характеристика абиотических и биотических условий нерковых нерестово-выростных водоемов Корякского нагорья / С. В. Шубкин // IX Съезд Гидробиологического общества РАН : тезисы докладов, Тольятти, 18–22 сентября 2006 года. Том 1. – Тольятти: Институт экологии Волжского бассейна РАН, 2006. – С. 245.

Шубкин, С.В. Динамика запасов нерки *Oncorhynchus nerka* Северо-Восточной Камчатки в XX и начале XXI века / С.В. Шубкин, А.В. Бугаев // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2021. – № 62. – С. 5–25.

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

Шунтов, В.П. Об упрощенных трактовках лимитирующих факторов и динамики численности некоторых промысловых рыб дальневосточных вод / В.П. Шунтов // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 189. – С. 35–51.

Шунтов, В.П. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах: монография / В.П. Шунтов, О.С. Темных; Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр (ТИНРО-центр). Том 1. – Владивосток: ТИНРО-центр, 2008. – 481 с.

Шунтов, В.П. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах: монография / В.П. Шунтов, О.С. Темных; Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр. Том 2. – Владивосток:

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, 2011. – 473 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Камчатка. / Под ред. М.Г. Васьковского Том 20. // Л.: Гидрометиздат, 1973. – 367 с.

Рыбные промыслы Дальнего Востока в 1912 г. Материалы по изучению Приамурского края: отчет заведующего рыбным промыслом П.А. Пушкиова по материалам Приамурского Управления Государственных Имуществ (Под ред. Помощника Управления Б.А. Генемана). – Хабаровск: типография канцелярии приамурского генерал губернатора, 1913. – Вып. XIV. – 185 с.

Северо-Восточное территориальное управление Федерального Агентства по рыболовству [электронный ресурс] // Официальный интернет-портал СВТУ ФАР. – Режим доступа: <https://xn--b1a3aee.xn--p1ai/organizatsiya-rybolovstva.html>.

Augerot X. Atlas of Pacific salmon: the first map-based status assessment of salmon in the North Pacific. / X. Augerot, D. Foley // California: University of California Press, 2005. – 161 p.

Regional and seasonal differences in temperature and salinity limitations of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) / T. Azumaya, T. Nagawawa, O. S. Temnykh, G. V. Khen. // North Pacific Anadromous Fish Commission Bulletin. – 2007. – No 4. – P. 179–187.

Beamish, R.J. Pacific salmon production trends in relation to climate / R.J. Beamish, D.R. Bouillon // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1993. – Vol. 50, № 5. – P. 1002–1016.

The ocean ecology of Pacific salmon and trout / R. Beamish (ed.) // American Fisheries Society. – Bethesda, Maryland, 2018. – 1160 p.

Beverton, R.J.H. On the Dynamics of Exploited Fish Populations / R.J.H. Beverton, S.J. Holt // Fishery Investigations, Series II, Marine Fisheries, Great Britain Ministry of Agriculture, Fisheries and Food. – 1957. – No 19. Vol. 1. – 533 p.

Population structure of sockeye salmon from Russia determined with microsatellite DNA variation / T.D. Beacham, B. Mcintosh, C. Macconnachie, N.V. Varnavskaya // Transactions of the American Fisheries Society. – 2006. – Vol. 135, No. 1. – P. 97-109.

Burgner, R.L. Factors influencing production of sockeye salmon (*O. nerka*) in Lakes of southwestern Alaska / R.L. Burgner // *Verhandl. Internat. Verein. Theoret. And angew. Limnol.* – 1964 – vol. 15 – pt. 1 – p. 504-513.

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

Clutter, R.I. Collection and interpretation of sockeye salmon scales / R.I. Clutter, L.E. Whitesel // *Intern. Pac. Salmon Fish. Comm.*, 1956. – Bull. 9. – 159 p.

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

Glacier retreat creating new Pacific salmon habitat in western North America / K.J. Pitman, J.W. Moore, M. Huss, et al. // *Nature Communications.* – 2021. – T. 12. – №1 – C. 6816.

Pacific salmon life histories. / C. Groot, L. Margolis ed. – Vancouver, Canada: UBC Press, 1991. – 564 p.

MacLellan, S. E. Guide for sampling structures used in age determination of Pacific salmon / S. E. MacLellan // *Department of Fisheries and Oceans, Fisheries Research Branch, Pacific Biological Station Nanaimo.* – 1987. – 27 p.

Mosher, K.H. Photographic atlas of sockeye salmon scales / K.H. Mosher // *Fish. Bull.* – 1969. – V. 67. – № 2. – P. 243-280

Mosher, K.H. Scale features of sockeye salmon from Asian and North American coastal regions / K.H. Mosher // *U.S. Fish. Bull.* – 1972. – Vol. 70. – № 1. – P. 141–183.

Peterman, R.M. Model of salmon age structure and its use in pre-season forecasting and studies of marine survival / R.M. Peterman // *Can. J. of Fish. and Aquat. Sci.* – 1982. – No. 39. – P. 1444–1452.

Overview of current best world practice in fish stock assessment and management, with specific reference to Caspian Sea fisheries / G.M. Pilling, J. van der Kooij, G.M. Daskalov, A.J.R. Cotter [et al.] // *Sci. Ser. Tech. Rep.: Cefas Lowestoft*, 2007. – № 141. – 158 p.

Quinn, T.P. Homing and straying in Pacific salmon // Mechanisms of migration in fishes / Eds J.D. McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson, W.H. Neill. N.Y.: Plenum Press – 1984. – P. 357-362

Quinn, T.P. The behavior and ecology of Pacific Salmon and Trout / T.P. Quinn; Fish. Soc. Bethesda, Maryland. – Univ. of Washington Press, 2005. — 378 p.

Quinn, T.P. The Behavior and Ecology of Pacific Salmon and Trout / T.P. Quinn ; 2nd ed., Fish. Soc. Bethesda, Maryland. – Univ. of Washington Press, 2018. – 562 p.

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

Ricker, W.E. Stock and recruitment / W.E. Ricker //j. of the fisheries research board of Canada. – 1954. – Vol. 11. – № 5. – P. 559-623.

Ricker, W.E. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations / W.E. Ricker // Bull. Fish. Res. Board Can. – 1975. – No 191 – P. 1–382.

Ruggles, C.P. Juvenile sockeye studies in Owikeno Lake, British Columbia / C.P. Ruggles // Canad. Fish. Culturist. – 1965. – № 36 – P. 3-21.

Shepherd, J.G. A versatile new stock–recruitment relationship for fisheries, and the construction of sustainable yield curves / J.G. Shepherd // J. Cons. Int. Explor. Mer. – 1982. – No 40. – P. 67–75.

Smith, Gerald R. The Classification and Scientific Names of Rainbow and Cutthroat Trout / Gerald R. Smith, Ralph F. Stearley // Fisheries. – 1989. – Vol.14. – № 1. P. 4-10.

Wood, C.C. 1995. Life history variation and population structure in Sockeye Salmon / C.C. Wood // Evolution and the aquatic ecosystem: defining unique units in population conservation: American Fisheries Society, Symposium 17. / J.L. Nielsen (ed.). – Bethesda, Maryland. – 1995. – P. 195–216.

FAO. Code of Conduct for Responsible Fisheries. FAO, Rome., 1995. – 41 p.

North Pacific Anadromous Fish Commission (NPAFC) [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://npafc.org/statistics/>.

ArcGIS Pro [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.esri.com/en-us/home>.