УДК 597.553.2 DOI: 10.15853/2072-8212.2018.50.5-26

ХАРАКТЕРИСТИКА ЗАПАСОВ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ В РЕКАХ НАЛЫЧЕВА, ОСТРОВНАЯ И ВАХИЛЬ (ЮГО-ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА) В 1980–2017 ГГ.

О.М. Запорожец, Г.В. Запорожец

Вед. н. с., д. б. н.; вед. н. с., к. б. н.; Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18. Тел.: (4152) 41-27-07
E-mail: zaporozhets.o.m@kamniro.ru; zaporozhets.g.v@kamniro.ru

ПРОИЗВОДИТЕЛИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ, ВЫЛОВ, ПРОПУСК НА НЕРЕСТ, ДИНАМИКА ЗАПАСОВ, БИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ, ЮГО-ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА

Исследована динамика запасов нерки, горбуши, кеты и кижуча рек Налычева, Островная и Вахиль за последние 37 лет. Проанализированы биологические характеристики производителей, заходящих на нерест в р. Налычева (включая чавычу) и выполнено их сравнение с впервые полученными в 2017 г. аналогичными данными для р. Островной. Для всех видов лососей (кроме чавычи), обитающих в р. Налычева, выделены темпоральные группировки и показаны, где имеются, биологические различия. Выполнена оценка пространственно-временного разнообразия лососей в каждой из трех рек и сделан вывод о необходимости принятия мер по охране лососевых ресурсов рек Налычева и Островная.

THE STATUS OF THE PACIFIC SALMON STOCKS IN THE RIVERS NALYCHEVO, OSTROVNAYA AND VAKHIL (SOUTH-EAST KAMCHATKA) IN 1980–2017

Oleg M. Zaporozhets, Galina V. Zaporozhets

Leading Scientist, D. Sc. (in Biology); Leading Scientist, Ph. D. (in Biology); Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya, 18. Tel.: (4152) 41-27-07
E-mail: zaporozhets.o.m@kamniro.ru; zaporozhets.g.v@kamniro.ru

ADULT PACIFIC SALMON, CATCH, ESCAPEMENT, STOCK ABUNDANCE DYNAMICS, BIOLOGICAL CHARACTERISTICS, SOUTH-EAST KAMCHATKA

Stock abundance dynamics of sockeye salmon, pink salmon, chum salmon and coho salmon for the last 37 years was analyzed in the rivers Nalycheva, Ostrovnaya and Vakhil. Biological characteristics of spawners (including Chinook salmon) were analyzed in Nalycheva River, and a comparison to Ostrovnaya River was made for the first time (on the data about Nalycheva for 2017). Temporal groups were revealed for all salmon species (in exception of Chinook salmon) in the Nalycheva, and biological differences are demonstrated in case of occurence. Spatial and temporal diversity of Pacific salmon in each of the rivers mentioned was evaluated, and it is concluded, that urgent measures are required to protect salmon stocks in the rivers Nalycheva and Ostrovnaya were made.

Реки Налычева, Островная и Вахиль — одни из важных водотоков на юго-востоке Камчатки в бассейне Авачинского залива (рис. 1). Они берут начало на склонах вулканов — Корякского, Авачинского, Козельского, Ааг, Дзензур и Жупановского, а также хребтов, прилегающих к ним. Длина реки Налычева ~80 км, а Островной и Вахиль — чуть меньше, ~ по 70 км (Ресурсы.., 1973).

Значительная часть этих относительно труднодоступных и потому слабоизученных в научном отношении водных бассейнов относится к территории природного парка «Вулканы Камчатки», являющегося особо охраняемой территорией регионального значения и включенного в Список всемирного природного наследия ЮНЕСКО. Ввиду уникальности природных комплексов и объектов, исходя из научной, экологической, природоохранной, эстетической и рекреационной ценностей, территория природного парка «Вулканы Камчатки» должна подлежать всяческой защите и тщательному изучению.

В течение многих лет этот район, как и другие территории Камчатки, обследовал с воздуха известный ученый и авианаблюдатель А.Г. Остроумов (1981, 1998, 2005 и др.), а в бассейне реки Налычева авторы данной статьи проводили работы по изучению динамики хода, структуры стад и биологических показателей тихоокеанских лососей, а также по оценке их незаконного изъятия (Запорожец, Запорожец, 2006, 2010, 2011а, б; Запорожец и др., 2016). В 2017 г. были впервые собраны данные и в р. Островной.

По структуре рельефа эти реки, между устьями которых менее 30 км, во многом похожи и име-

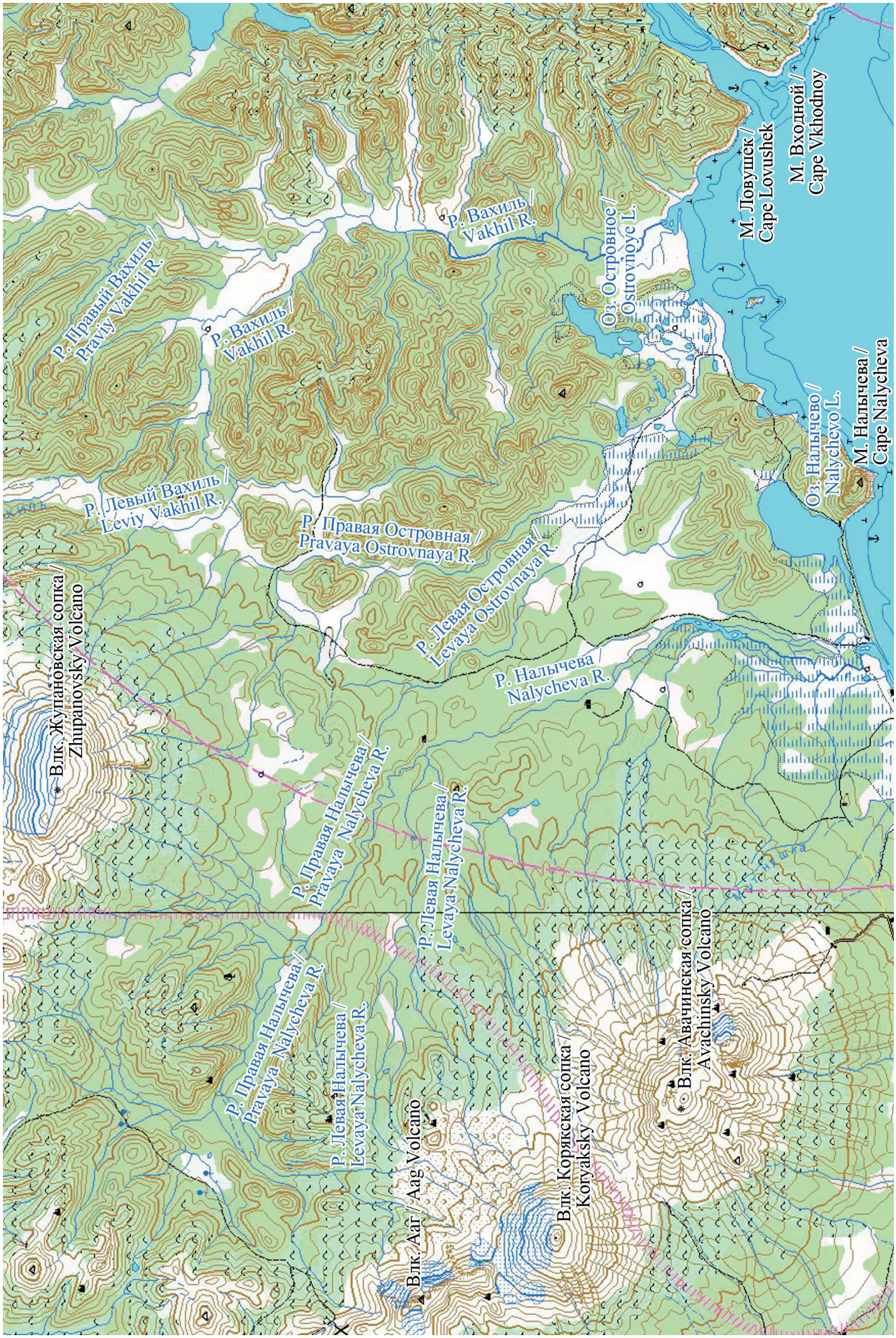


Рис. 1. Бассейны рек Налычева, Островная и Вахиль
Fig. 1. The basins of the rivers Nalycheva, Ostrovnaya and Vakhil

ют, в основном, горно-предгорный характер. Однако р. Вахиль в большей степени горная, а р. Островная — равнинно-предгорная; р. Налычева гармонично сочетает все стации и наиболее разнообразна в этом плане.

Одними из важнейших звеньев экосистемы этих рек (как и множества других подобных в Северной Пацифике) являются популяции тихоокеанских лососей, которые служат пищей для множества других ее компонентов. Эти рыбы после нескольких лет жизни в океане заходят в устья рек и поднимаются на нерест вверх по течению в притоки и озера. Самое «узкое» и опасное место на их пути — приустьевой район, где лососей отлавливают промысловики.

Хотя в 2010-е гг., в связи с резким сокращением финансирования авиаучетных исследований КамчатНИРО, прервалось пополнение соответствующих рядов, тем не менее остались данные об уловах лососей и пропусках их на нерестилища этих рек за достаточно большой промежуток времени, чтобы можно было провести анализ такой информации и попытаться понять влияние антропогенных факторов на динамику лососевых ресурсов.

В связи с вышеизложенным, цель настоящей работы — характеристика состояния запасов тихоокеанских лососей в реках Налычева, Островная и Вахиль в 1980–2017 гг. Для этого понадобилось решить следующие задачи: 1) провести анализ динамики численности уловов лососей и пропуска их на нерест; 2) представить статистические данные по имеющимся биологическим показателям производителей; 3) оценить и сравнить их видовое разнообразие в пространственно-временном аспекте.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для оценки динамики запасов использовали данные авиаучетных работ КамчатНИРО и материалы промысловой статистики Северо-Восточного территориального управления (СВТУ) ФАР РФ за период 1980–2017 гг. В случае отсутствия данных по пропуску производителей в реки использовали материалы наших устьевых контрольных ихтиологических съемок, обсчитывая их с помощью математических моделей (Запорожец, Запорожец, 2015); получали оценку суммарных подходов производителей каждого вида к устью реки и, за вычетом промышленных уловов, пропуск на нерестилища.

В работе использованы материалы биологического анализа лососей, собранные преимущественно авторами (часть данных передана сотрудниками Севвострыбвода) в бассейнах рек Налычева в 1998, 2001–2017 гг. и р. Островной за 2017 г.

На первую из рек заезжали на машинах повышенной проходимости, как в устье, так и в среднюю и верхнюю части бассейна; на вторую — на надувной моторной лодке по Авачинскому заливу, вдоль океанского побережья к ее устью напротив о. Крашенинникова (рис. 2).

Рис. 2. Заброска в бассейн р. Налычева (вверху) и к р. Островной (внизу)
Fig. 2. Delivery to the basin of the Nalycheva River (above) and to the Ostrovnaya River (below)

В ходе ихтиологических съемок проводили контрольный лов плавной сетью. Описывали видовой состав уловов, рыб измеряли, взвешивали, определяли пол, массу гонад, среднюю массу икринок, отбирали пробы чешуи и рассчитывали плодовитость самок. Возраст рыб определяли сотрудники КамчатНИРО: нерки и кеты — О.М. Запорожец, кижуча — Ж.Х. Зорбиди, О.М. Запорожец, чавычи — О.В. Зикунова. Обозначение возраста приведено по европейской системе (Koo, 1962).

Для получения информационных показателей видового разнообразия (Плохинский, 1980) рассчитывали энтропию (*Ex*) видовой структуры для каждой реки и каждого биотопа за отдельный год по формуле Шеннона (Shannon, 1948):

$$E_x = -\sum_{i=1}^{m} (p_i \times \log_2 p_i),$$

где: p_i — доля i-го вида в биотопе, а m — число видов.

Результаты исследований математически обработаны с помощью программ EXCEL и STATISTICA. Фото авторов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Нерка

На юго-востоке Камчатки из тихоокеанских лососей нерка заходит в реки в числе первых (наряду с чавычей). В бассейне р. Налычева этот вид нерестует преимущественно в оз. Налычево (рис. 3) и его притоках, а также в озерной протоке, и лишь небольшая часть — в каменистых протоках по всей реке (Остроумов, 1998; Запорожец, Запорожец, 2011б, Запорожец и др., 2016).

В бассейне р. Островной нерка нерестится тоже в основном в озерах — Большом и Малом Островных, а также в среднем течении реки (Отчет экспедиции.., 1966); в бассейне р. Вахиль — исключительно в реке и ее притоках (Остроумов, 1998).

Судя по имеющимся данным уловов и пропуска на нерестилища (рис. 4), численность запасов нерки в бассейне р. Налычева в период 1991–2010 гг. была в среднем примерно втрое выше (около 10 тыс. экз.), чем в бассейнах р. Островной и р. Вахиль (2,9 и 3,3 тыс. экз. соответственно). К сожалению, данные по уловам до 1991 г. в последних двух реках отсутствуют, а после 2010 г. в этих местах не проводили авиаучетов (в 2017 г. по р. Островной — это наши наземные расчетные данные — см. Материал и методика). В среднем доля нерки в общих подходах тихоокеанских лососей к первой из рек ~19%, ко второй — ~9%, а к третьей — ~2%.

Однако, если судить по данным авиаучетов 1958–1980 гг., заходы нерки на нерест в бассейн р. Налычева были ниже и в среднем составляли ~3 тыс. экз. (против 6 тыс. экз. в 1981–2010 гг.), а в бассейн р. Островной — 0,7 тыс. экз. (против 3,3 тыс. экз. в 1981–2010 гг.).

Конечно, нельзя не отметить, что в 1990-е и 2000-е гг. браконьерский вылов лососей на р. Налычева, по нашей оценке, составлял от 40 до 95% от подходов, а в рр. Островная и Вахиль — ~10–30% (Запорожец, Запорожец, 2011а). Поэтому реальные запасы были гораздо больше; например, нерки в р. Налычева — в среднем ~40 тыс. экз.

В результате незаконного вылова численность нерки в бассейнах всех трех рек уменьшилась весьма значительно. Для примера приведем динамику вылова производителей этого вида в рассматриваемых реках в 2000 и в 2017 гг. (рис. 5).

Во-первых, обратим внимание, что на рис. 5 масштаб шкалы Z (вылов) в 2017 г. в 10 раз меньше, чем в 2000 г. Во-вторых, суммарный вылов нерки в 2017 г. (1,5 т) в ~15 раз меньше, чем в 2000 г. (21,6 т). В частности, вылов нерки в р. Налычева уменьшился с 17,4 т до 0,006 т (в 2902 раза). При этом контрольный лов, проведенный в период массового хода нерки — в середине июля 2017 г., позволил отловить в устье реки всего 5 экз. рыб этого вида.

Учитывая, что в 2017 г. были получены первые данные по производителям тихоокеанских лососей

Рис. 3. Озеро Налычево
Fig. 3. Nalychevo Lake

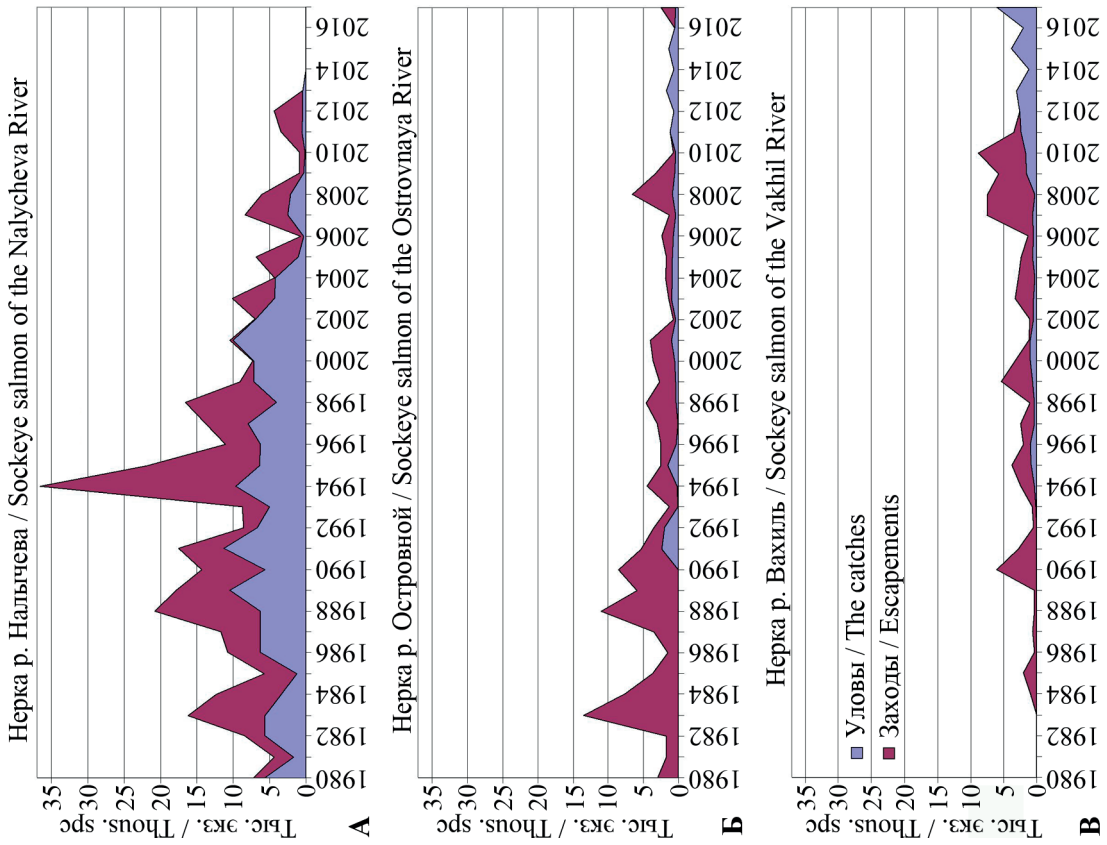


Рис. 4. Динамика запасов нерки в реках Налычева, Островная и Вахиль в 1980–2017 гг.
Fig. 4. The dynamics of sockeye salmon stock abundance in the rivers Nalycheva, Ostrovnaya and Vakhil in 1980–2017

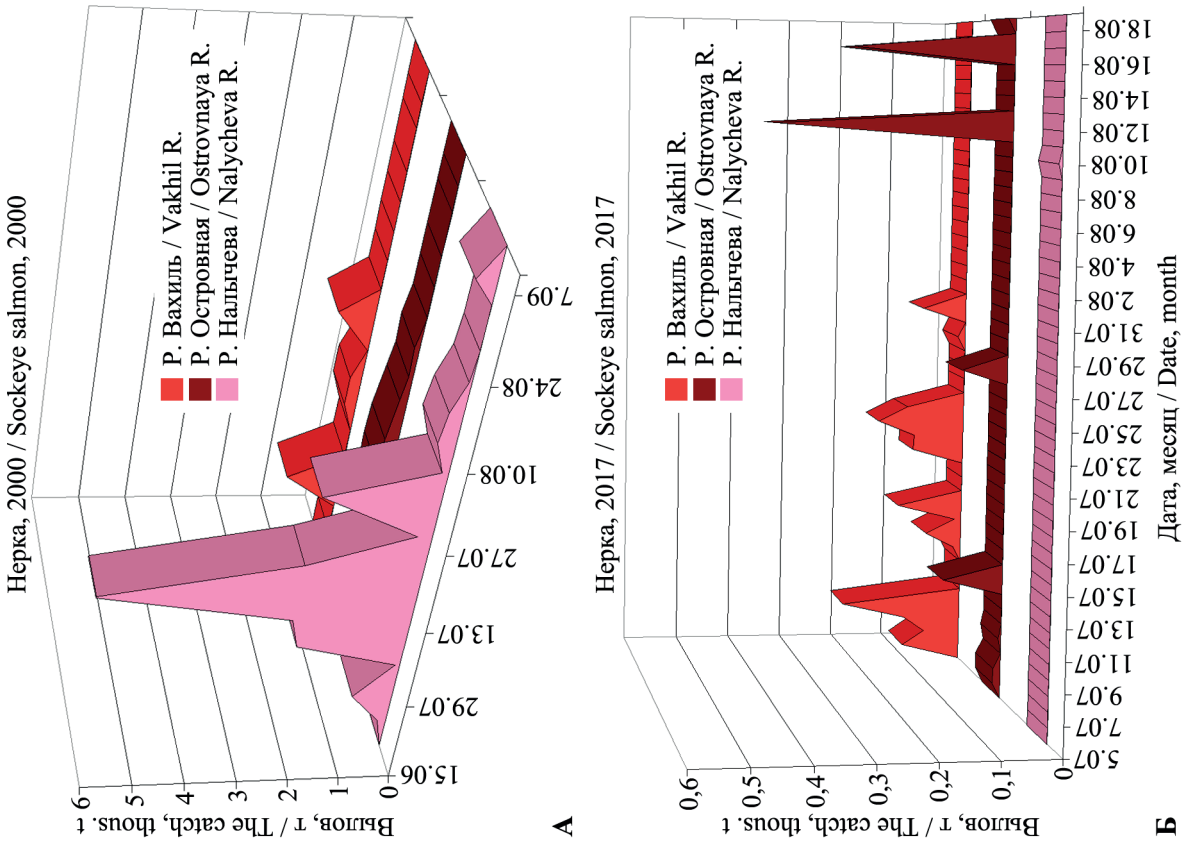


Рис. 5. Динамика лова нерки в реках Налычева, Островная и Вахиль в 2000 и 2017 гг.
Fig. 5. The dynamics of the sockeye salmon catches in the rivers Nalycheva, Ostrovnaya and Vakhil in 2000 and 2017

из р. Островной, мы сравнили характеристики — длину, массу и плодовитость — нерки из этой реки с аналогичными данными особей этого вида из р. Налычева (рис. 6, 7).

Как видно на рисунках, *статистические* различия по приведенным показателям недостоверны (из-за малого количества данных по р. Островной).

Возрастная структура налычевского стада нерки, представленная нами ранее (Запорожец и др., 2016), была частично пересмотрена и дополнена новыми данными, а нерки р. Островной — приведена впервые (табл. 1).

Как видим, у нерки в бассейне р. Налычева зафиксировано 14 возрастных классов, а в р. Островной — пока только 3 (с модой 2.2). Причем, если в оз. Налычево и его притоках практически три четверти рыб были возраста 1.3, то в самой реке Налычева выше устья таких особей примерно одна треть, а еще треть речной нерки скатывается двухгодовиками. Отметим, что нерка возраста 2.4 и старше обнаружена только в бассейне оз. Налычева, что вполне естественно, поскольку озерные формы лососей обычно живут в пресной воде дольше, чем речные (Крогиус, Крохин, 1956; Бугаев, 1995; Запорожец и др., 2013).

С другой стороны, в устьевых уловах более 60% рыб имеют пресноводный возраст 2+ и 3+, а в реке, озере и его притоках таких рыб немного (20–30%), что свидетельствует о недостатке знаний о структуре локальных популяций в дистальных частях бассейна р. Налычева. Подтверждает это и анализ возрастной структуры устьевых уловов. Так, 85% рыб, пойманных у левого берега в устье Озерной протоки, скатились двух- и

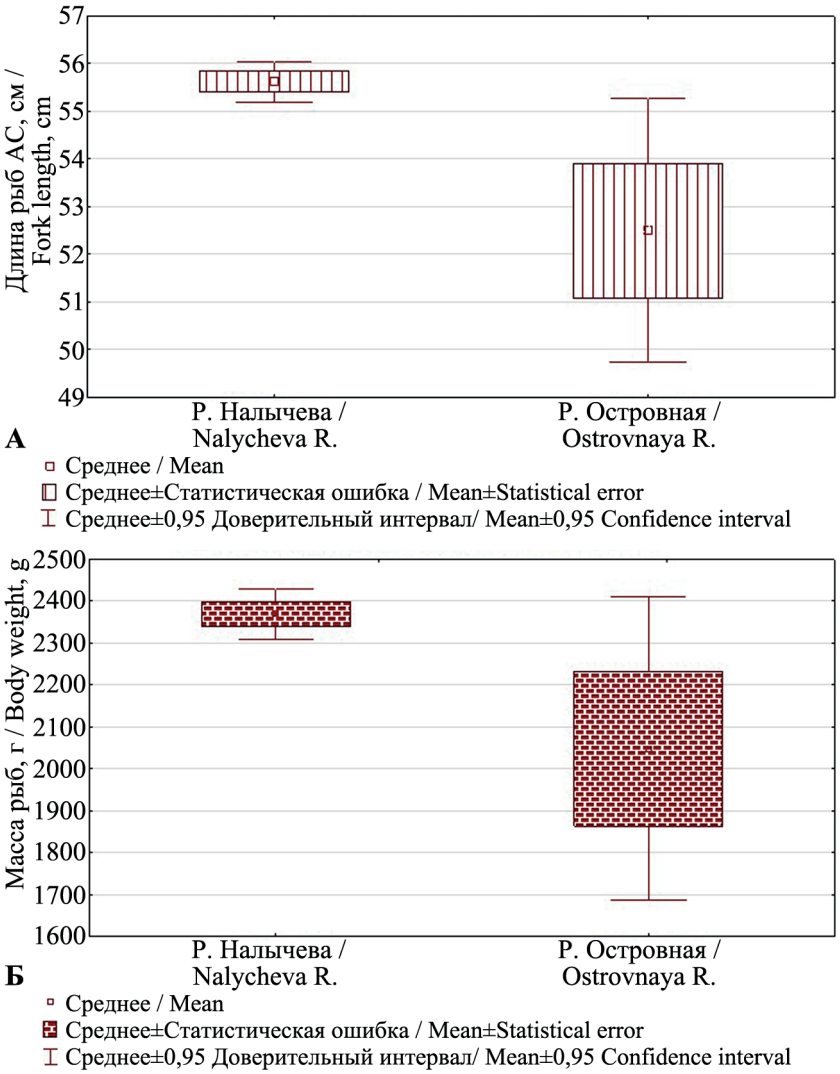


Рис. 6. Длина и масса производителей нерки рек Налычева и Островная
Fig. 6. The body length and weight of adult sockeye salmon in the rivers Nalycheva and Ostrovnaya

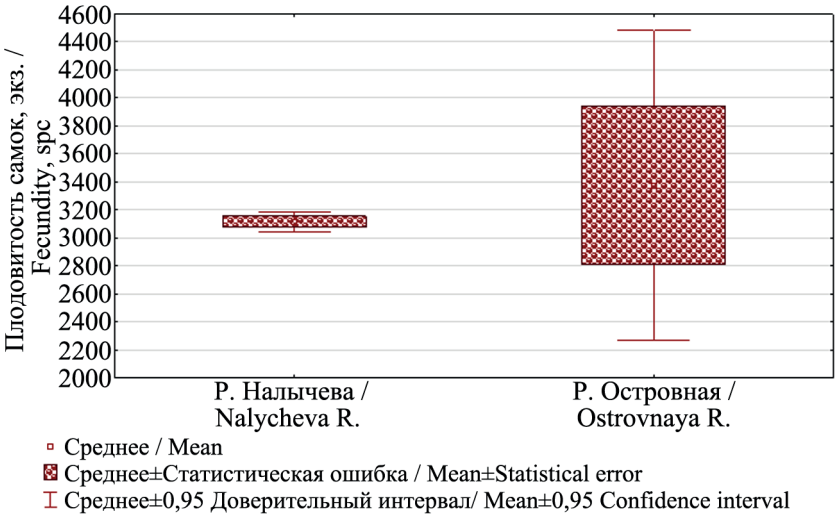


Рис. 7. Плодовитость производителей нерки рек Налычева и Островная
Fig. 7. Fecundity of adult sockeye salmon in the rivers Nalycheva and Ostrovnaya

трехгодовиками, а у правого берега устья, где большая часть рыб идет вверх по реке, 67% особей скатились годовиками.

Развивая тему эколого-темпоральных группировок у камчатской нерки (Кузнецов, 1928; Семко, 1935; Крохин, Крогиус, 1937; Бугаев и др., 2002; Запорожец и др., 2016), рассмотрим динамику встречаемости производителей этого вида в устьевых уловах в р. Налычева. На рис. 8 хорошо видны три пика хода, как у самцов, так и у самок (с небольшими различиями).

Если построить статистические графики встречаемости в уловах налычевской нерки по двум локусам (под правым берегом основного устья реки и под левым — в устье Озерной протоки) (рис. 9), то оказывается, что в оз. Налычево производители идут преимущественно в первые две декады июля (ранняя летняя), а вверх по реке — в большей степени в конце июля – начале августа (летняя), и достоверность различий высока — $p < 0{,}0061$.

Естественно, возникает вопрос: различаются ли выделенные в устье темпоральные группировки, условно соответствующие озерной и речной формам, по основным биологическим характеристикам? Отчасти ответ дает таблица 2, из которой следует, что самцы нерки, нерестующей в бассейне озера Налычево и относящиеся преимущественно к ранней летней расе, *достоверно* меньше по размерам, массе, и их морской возраст короче, а пресноводный длиннее, чем у речной (преимущественно поздней) формы; «речные» самки плодовитее «озерных», и пресноводный возраст их также короче, как и у «речных» самцов.

Доля самок в бассейне р. Налычева 63% (62% — у речной нерки, 65% — у озерной), а в р. Островной — 83%.

Таблица 1. Возрастная структура нерки (возраст: пресноводный.морской, лет), отловленной в разных местах бассейна р. Налычева и в устье р. Островной (в % по стациям). Цветом отмечены модальные классы в каждой группе
Table 1. The age structure of sockeye salmon (the age: freshwater.marine, years), caught in different sites of the basin of the Nalycheva River and in the mouth of the Ostrovnaya River (% by the sites). The colors denote the modal classes in each group

Возраст по Коо The age by Koo	Р. Налычева выше устья Nalycheva R., up the mouth	Оз. Налычево Nalychevo L.	Притоки оз. Налычево Nalychevo L., the tributaries	Устье р. Налычева Nalycheva R., the mouth	Устье р. Островной Ostrovnaya R., the mouth
0.3	7,7				
0.4	3,8				
1.1	3,8			0,2	
1.2	19,2	9,1	2,6	8,5	16,7
1.3	34,6	72,7	75,6	23,3	33,3
1.4				5,6	
2.1		9,1		1,0	
2.2	3,8	9,1	5,1	14,9	50,0
2.3	26,9		14,1	33,1	
2.4			1,3	2,9	
3.2				1,7	
3.3			1,3	8,3	
3.4				0,4	
3.6				0,2	
Всего The total, %	4,3	1,8	12,9	80,0	1,0

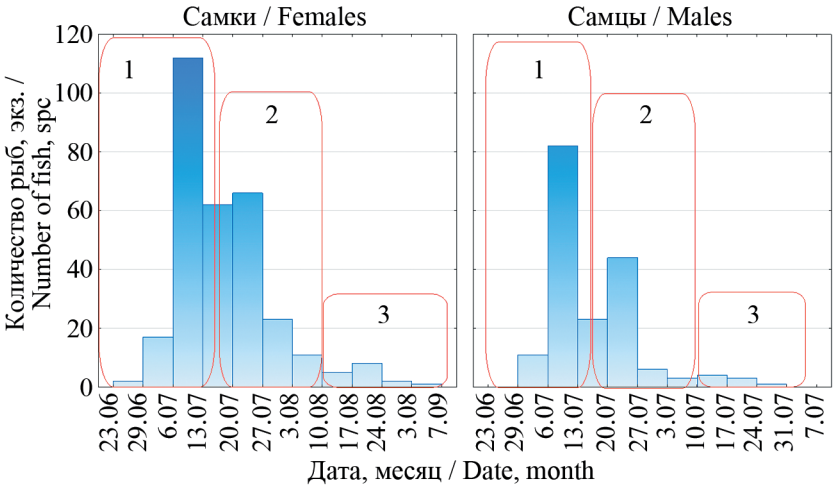


Рис. 8. Динамика встречаемости производителей налычевской нерки в устьевых исследовательских уловах 2006–2017 гг. и выделение темпоральных группировок: 1 — ранняя летняя, 2 — летняя, 3 — поздняя летняя
Fig. 8. The dynamics of the frequency of adult sockeye salmon of the Nalycheva River in the scientific control catches in the mouth of the river in 2006–2017 and figuring out the temporal groups: 1 – Summer early, 2 – Summer, 3 – Summer late

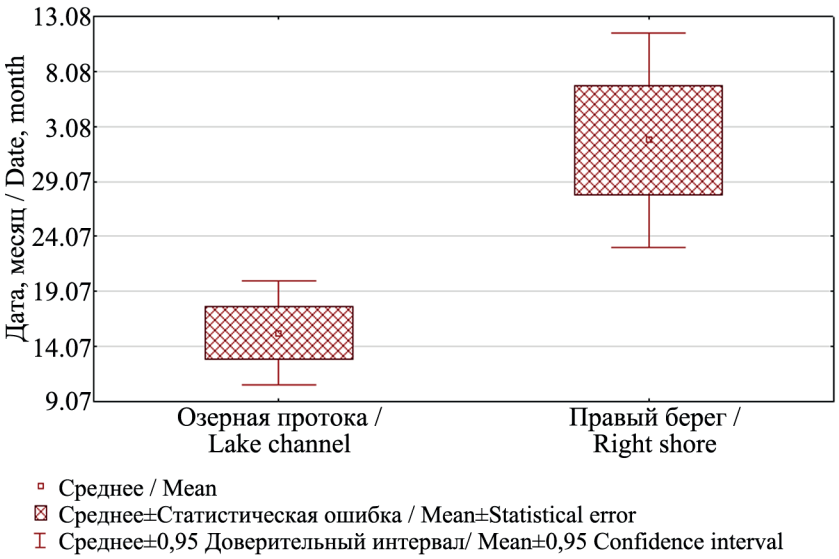


Рис. 9. Динамика встречаемости производителей налычевской нерки в устьевых исследовательских уловах 2010–2014 гг. по локусам: в устье озерной протоки (слева) и под правым берегом основного устья (справа)
Fig. 9. The dynamics of the frequency of adult sockeye salmon of the Nalycheva River in the river mouth and scientific catches in 2010–2014 by loci in the mouth of the Lake channel (left) and along the right shore of the main mouth (right)

Таблица 2. Статистические сравнения некоторых биологических характеристик налычевской нерки из устьевых исследовательских уловов 2010–2014 гг. по локусам: у левого берега — в устье озерной протоки и под правым берегом основного устья
Table 2. Statistical comparison of some of biological characteristics of sockeye salmon of the Nalycheva River from the scientific catches in the mouth in 2010–2014 by loci: along the left shore in the mouth of the Lake channel and along the right shore of the main mouth

Параметр Characteristics	Среднее ± станд. ош. Mean ± st. error	Среднее ± станд. ош. Mean ± st. error	N_1, N_2, экз. spc	p < *
Устье Mouth	Озерная пр. Lake channel	Правый берег Right shore		
Пол / Sex	Самки / Females			
Длина АС, см / Length AC, cm	54,9 ± 0,5	57,8 ± 0,5	34, 12	0,3853
Масса, г / Weight, g	2212 ± 64	2480 ± 95	34, 12	0,6671
Плодовитость, экз. / Fecundity. spc	2894 ± 96	3425 ± 127	33, 12	**0,0172**
Пресноводный возраст, лет / Freshwater age, years	2,4 ± 0,1	1,5 ± 0,2	34, 12	**0,0103**
Морской возраст, лет / Marine age, years	3,0 ± 0,1	3,4 ± 0,1	34, 12	0,1883
Общий возраст, лет / Total age, years	5,4 ± 0,1	4,9 ± 0,2	34, 12	0,1309
Пол / Sex	Самцы / Males			
Длина АС, см / Length AC, cm	51,2 ± 1,5	63,5 ± 1,7	21, 6	**0,0033**
Масса, г / Weight, g	2074 ± 192	3363 ± 222	21, 6	**0,0015**
Пресноводный возраст, лет / Freshwater age, years	2,4 ± 0,1	1,2 ± 0,2	21, 6	**0,0093**
Морской возраст, лет / Marine age, years	2,3 ± 0,1	3,5 ± 0,2	21, 6	**0,0022**
Общий возраст, лет / Total age, years	4,8 ± 0,2	4,7 ± 0,2	21, 6	**0,9590**

* Достоверность различий, жирным шрифтом обозначены **достоверные** различия (более, чем на 95%-м уровне — p<0,05)
Reliability of differences, **reliable** (over the 95% level – p<0.05) differences are in the bold

Чавыча

Как сообщалось выше, чавыча обычно заходит в реки вместе с неркой, начиная с мая–июня. Нерестует она, как правило, на быстром течении в основном русле, но численность учтенных авианаблюдателями производителей на нерестилищах в рр. Налычева, Островная и Вахиль после 1980 г. очень невелика — в среднем 60, 120 и 170 экз. соответственно. Сравнение с данными 1963–1980 гг. (380, 200 и 480 экз. соответственно) показывает, что количество рыб этого вида за последние сорок лет уменьшилось в ~2–6 раз. В легальных промысловых уловах чавыча здесь практически не встречается.

Что касается биологических характеристик чавычи из рассматриваемых рек, то на этот счет имеются только наши данные по р. Налычева за 2011–2016 гг. (15 экз.). Их основные показатели: длина АС — 79 ± 4 см, масса — 7889 ± 1055 г, плодовитость — 8184 ± 644 экз., доля самок — 27%, возрастные группы — 1.1, 1.2, 1.3, 1.4 (модальная — 1.3).

Горбуша

Доля этого вида за последние 35 лет была в среднем более половины от запасов лососей в трех рассматриваемых реках: 54% в р. Налычева (~37 тыс. экз.), 64% — в р. Островной (~48 тыс. экз.) и 68% — в р. Вахиль (~107 тыс. экз.), то есть в последней из них — втрое больше, чем в первой, причем вылов в рр. Островная и Вахиль составлял меньшую часть от подходов, а большую — пропуск на нерест (рис. 10).

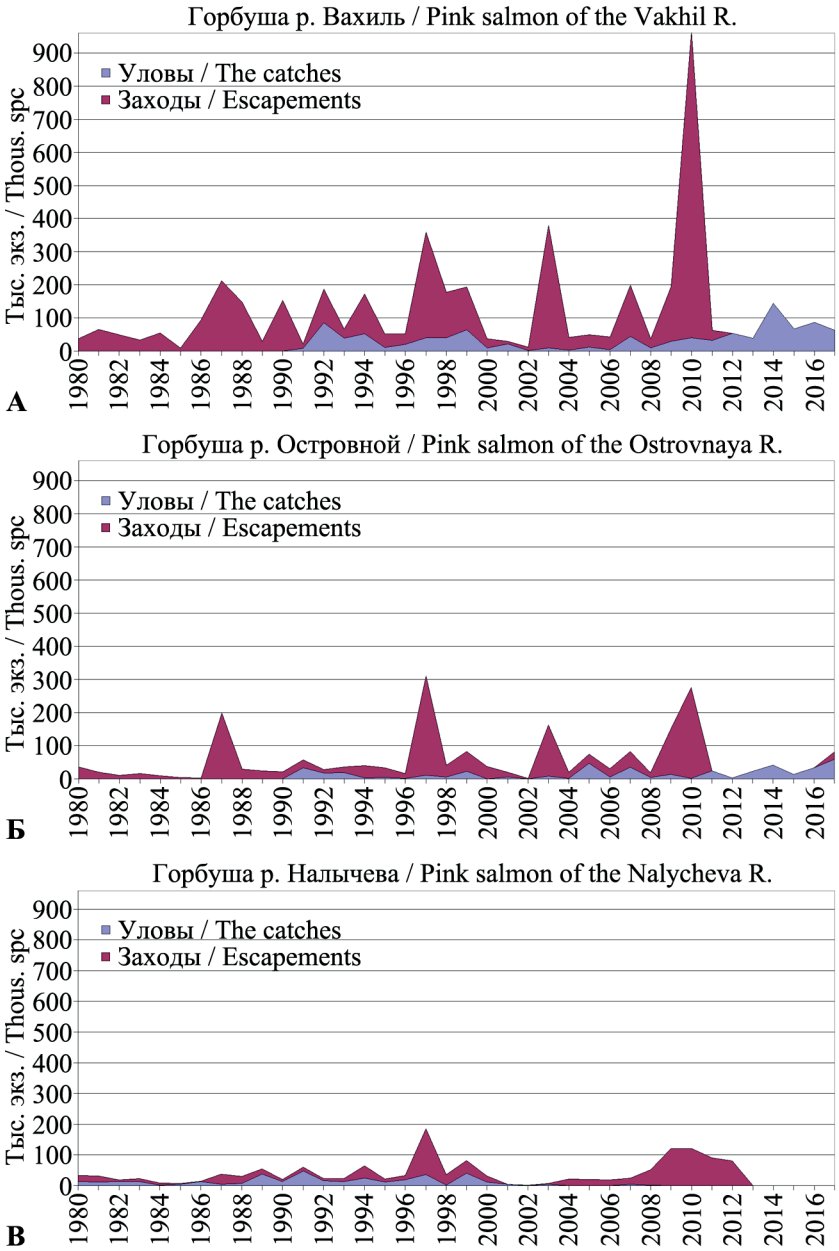


Рис. 10. Динамика запасов горбуши в реках Налычева, Островная и Вахиль в 1980–2017 гг.
Fig. 10. The dynamics of pink salmon stock abundance in the rivers Nalycheva, Ostrovnaya and Vakhil in 1980–2017

Сравнение данных авиаучетов в 1981–2010 гг. с предыдущим известным периодом (1964–1980 гг.) показывает, что заходы горбуши на нерест в бассейн р. Налычева раньше были намного ниже и в среднем составляли ~3 тыс. экз. (против последующих ~20 тыс. экз.); в бассейн р. Островной — ~10 тыс. экз. (против 55 тыс. экз. в 1981–2010 гг.), в бассейн р. Вахиль — ~23 тыс. экз. (против 116 тыс. экз. в 1981–2010 гг.).

Чередование численности четных и нечетных линий воспроизводства, в целом присущее камчатской горбуше (Семко, 1939; и др.), наблюдается в ряде поколений на рассматриваемых реках, но далеко не всегда. Отчасти это может быть связано и с неполнотой собранных данных по заходам и вылову в разные годы. Так или иначе, но достоверные отличия по численности подходов (как, впрочем, и уловов) горбуши в четные и нечетные годы отсутствуют во всех трех реках.

Графики динамики хода (встречаемости в уловах) горбуши в 2000, 2001 и в 2017 гг., приведенные на рис. 11, также свидетельствуют о нарастании ее подходов в последние годы, по крайней мере, в рр. Островная и Вахиль. Скорее всего, немало горбуши идет и в р. Налычева, просто вылов ее на лицензионных участках минимален, а данные о заходах на нерестилища в последние годы отсутствуют.

Рассматривая рис. 11, обратим внимание еще на одну характеристику динамики вылова горбуши в данном районе в начале 2000-х гг. — наличие трех пиков хода: больших — в конце июля – начале ав-

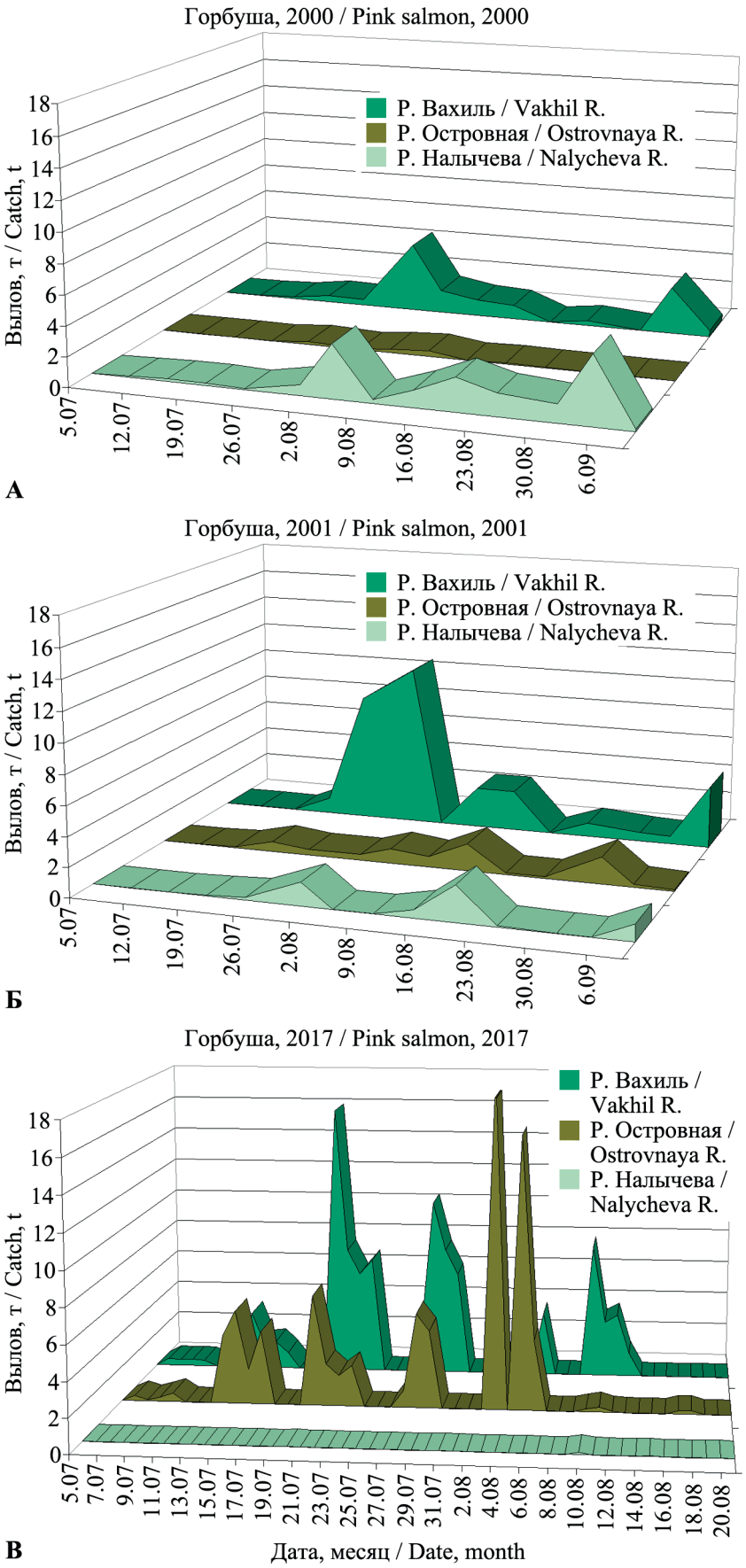


Рис. 11. Динамика вылова горбуши в реках Налычева, Островная и Вахиль в 2000 г., 2001 г. (по пятидневкам) и 2017 г. (по дням)
Fig. 11. The dynamics of the catches of pink salmon in the rivers Nalycheva, Ostrovnaya and Vakhil in 2000 and 2001 (by 5 days) and in 2017 (daily)

густа, во второй половине августа и (небольшого) в сентябре. В конце же исследуемого периода, в 2017 г. (как, впрочем, и в 2015 г.), горбуша шла раньше в рр. Островная и Вахиль, и ход ее был почти непрерывен, если учесть (интерполировать) проходные дни на графиках вылова, что также служит подтверждением массовости хода лососей этого вида.

Сравнение длины (рис. 12), массы и плодовитости горбуши, пойманной в рр. Налычева и Островная, показало, что на данном этапе достоверные различия имеются только по размерам самцов ($p < 0{,}001$). При этом у налычевской горбуши различия по массе между самцами и самками достоверны как в четные ($p = 0{,}007$), так и в нечетные годы ($p = 0{,}00001$), а по длине — только в нечетные ($p < 0{,}00002$). Средняя плодовитость самок из первой реки — 1585 ± 19 экз., из второй — 1583 ± 50 экз.

Средняя доля самок в устье р. Налычева — 49%, но различается по годам: 41% — в нечетные, 56% — в четные ($p < 0{,}008$). Сравнение плодовитости налычевской горбуши в четные и нечетные годы не выявило достоверных различий.

Анализ гистограммы встречаемости производителей налычевской горбуши в устьевых исследовательских уловах (рис. 13) позволил выделить, как и у нерки, три группы, различающиеся временем хода на нерест: раннюю летнюю (июнь–июль), позднюю летнюю (август) и осеннюю (сентябрь – начало октября).

Заметим, что поздние подходы горбуши зарегистрированы также в рр. Авача и Паратунка (Запорожец и др., 2016). Есть сведения (личное сообщение инспектора СВРВ А.К. Мальцева), что в конце 1970-х – начале 1980-х гг. в конце

сентября – начале октября горбуша в заметном количестве подходила к устью р. Кичиги (на северо-востоке Камчатки). У западно-камчатской горбуши за весь период исследований (с 1929 г.) лишь раз отмечены подходы до середины сентября — в р. Кихчик в 1934 г., когда ход ее был «исключительной силы» (Семко, 1939). Ход большерецкой горбуши обычно заканчивается не позднее начала сентября и нерестует осенняя раса в низовьях р. Большой (Семко, 1939; Запорожец и др., 2017).

Где могла нерестовать осенняя налычевская горбуша, пойманная нами в 2008 и 2010 гг., неизвестно; по нашим данным, а также инспекции природного парка «Вулканы Камчатки», горбуша нерестует по всему бассейну с июня по октябрь. Поэтому экологический статус разных темпоральных группировок не ясен.

Дисперсионный анализ биологических показателей горбуши из разных темпоральных группировок (таблица 3) показал высокую достоверность влияния темпорального фактора (времени хода на нерест) — $p < 0{,}00002$.

Кета

Средняя численность подходов кеты в рассматриваемые реки существенно ниже, чем горбуши: в р. Налычева — ~7 тыс. экз. (доля от общих подходов тихоокеанских лососей — 10%), в р. Островная — в 1,6 раза больше, чем в первой — ~11 тыс. экз. (доля — 15%), а в р. Вахиль — в 3,5 раза — ~24 тыс. экз. (доля — 15%) (рис. 14).

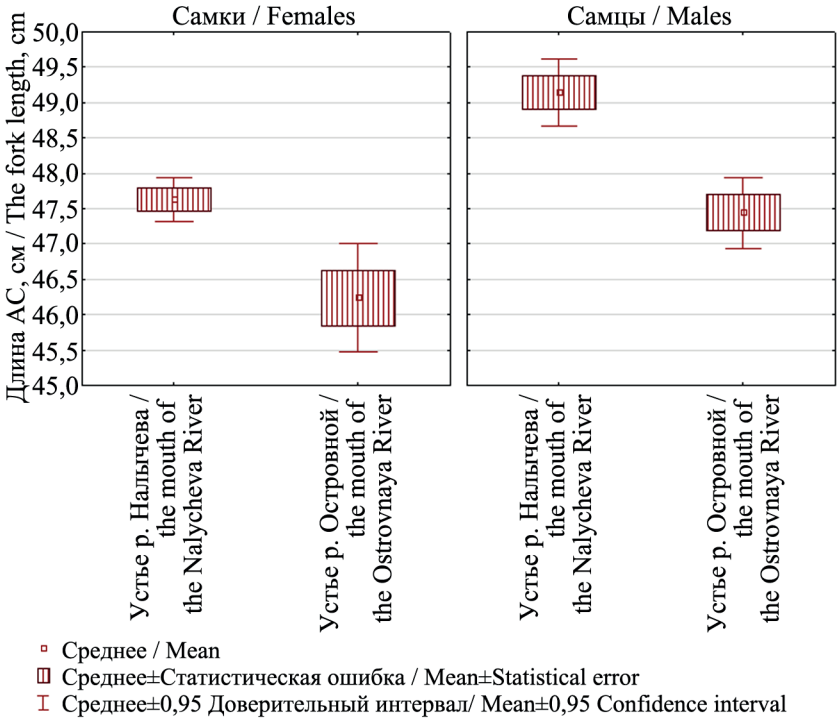


Рис. 12. Длина по Смитту производителей горбуши рек Налычева и Островная
Fig. 12. The fork length of adult pink salmon in the rivers Nalycheva and Ostrovnaya

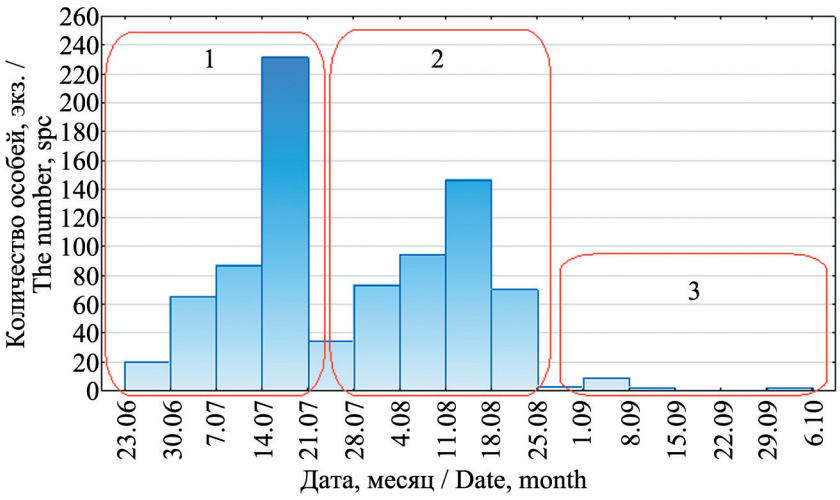


Рис. 13. Динамика встречаемости производителей налычевской горбуши в устьевых исследовательских уловах 1998, 2007–2017 гг. и выделение темпоральных группировок: 1 — ранняя летняя, 2 — поздняя летняя, 3 — осенняя
Fig. 13. The dynamics of the frequency of adult pink salmon of the Nalycheva River in the scientific catches in the mouth in 1998, 2007–2017 and figuring out the temporal groups: 1 – Summer early, 2 – Summer late, 3 – Autumn

Таблица 3. Статистика некоторых биологических характеристик горбуши из устьевых исследовательских уловов реки Налычева разного времени хода
Table 3. The statistics of some of biological characteristics of pink salmon in the scientific catches from the mouth of the Nalycheva River by different periods of run

Параметр Characteristics	Среднее ± станд. ош. Mean ± st. error, N	Среднее ± станд. ош. Mean ± st. error, N	Среднее ± станд. ош. Mean ± st. error, N
Самки Females	Ранняя летняя Summer early	Поздняя летняя Summer late	Осенняя Autumn
Длина АС, см Length AC, cm	46,1 ± 0,2; 151	48,4 ± 0,2; 203	50,6 ± 1,3; 8
Масса, г / Weight, g	1232 ± 19; 151	1372 ± 16; 202	1569 ± 157; 8
Плодовитость, экз. Fecundity, spc	1513 ± 24; 139	1646 ± 24; 129	1893 ± 72; 7
Самцы / Males			
Длина АС, см Length AC, cm	48,0 ± 0,3; 285	49,7 ± 0,3; 183	52,7 ± 2,4; 6
Масса, г / Weight, g	1448 ± 26; 270	1534 ± 28; 182	1852 ± 329; 5

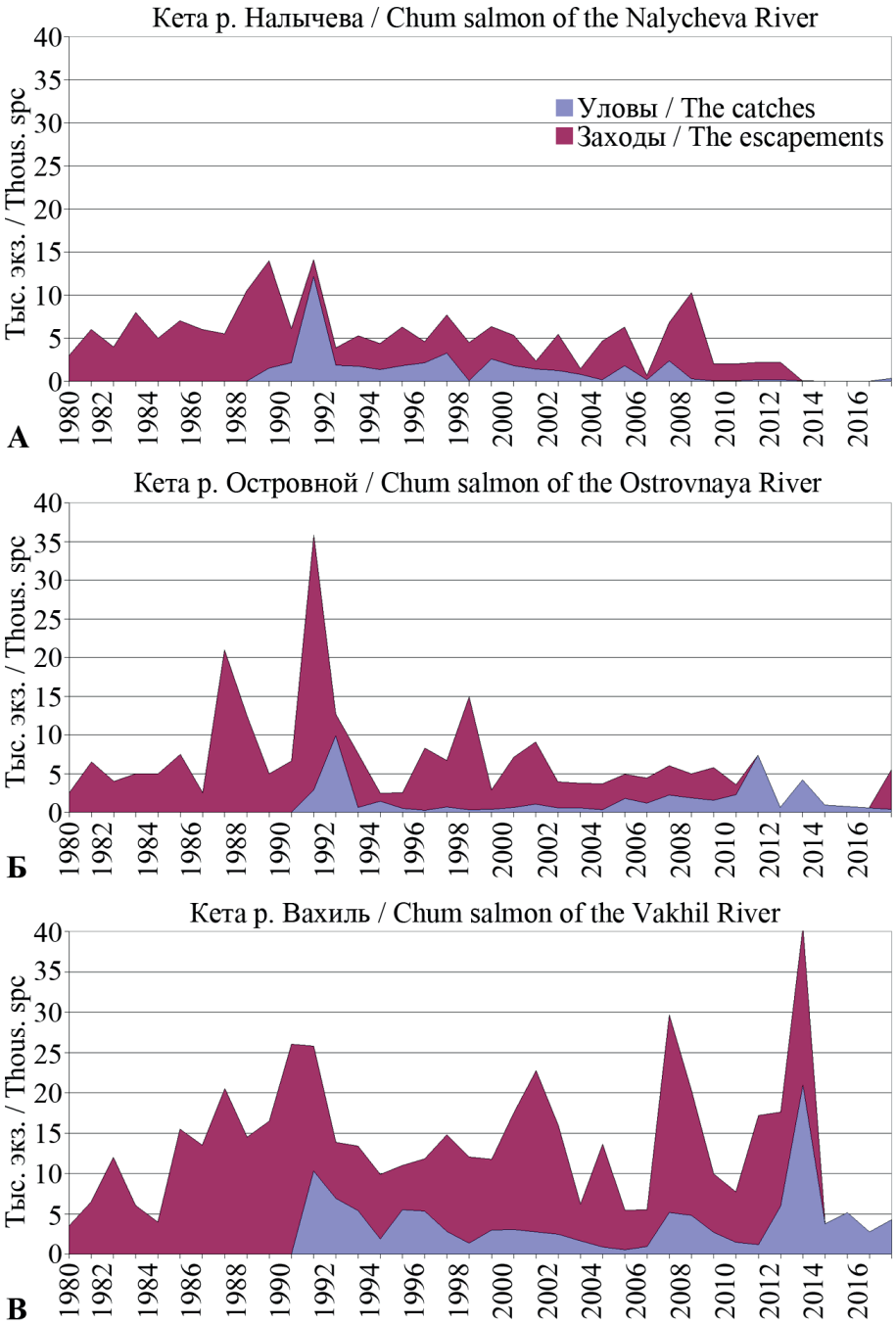


Рис. 14. Динамика запасов кеты в реках Налычева, Островная и Вахиль в 1980–2017 гг.
Fig. 14. The dynamics of chum salmon stock abundance in the rivers Nalycheva, Ostrovnaya and Vakhil in 1980–2017

Если же сравнить только данные авиаучетов за 1981–2010 гг. с предыдущим известным периодом (1964–1980 гг.), то увидим, что заходы кеты на нерест в бассейн р. Налычева раньше были немного ниже и в среднем составляли ~3 тыс. экз. (против последующих ~4,5 тыс. экз.); в бассейн р. Островной — ~2 тыс. экз. (против ~7 тыс. экз. в 1981–2010 гг.); в бассейн р. Вахиль — ~ 4 тыс. экз. (против 11 тыс. экз. в 1981–2010 гг.). В то же время судить о запасах кеты после 2010 г. достаточно сложно, т. к. известны в основном только уловы (рис. 14). Но если на р. Вахиль в среднем уловы кеты в 2011–2017 гг. в 1,5 раза превышали среднемноголетнюю величину, то на р. Островной были близки к средней, а на р. Налычева — в 5 раз меньше средней.

Сравнение длины, массы и плодовитости кеты, пойманной в реках Налычева и Островная, показало, что достоверные различия между ними отсутствуют не только в целом (таблица 4), но и по отдельным половым и возрастным группировкам, а также по возрасту возврата. При этом у налычевской кеты самцы по длине и массе достоверно больше самок ($p < 0{,}00001$).

Сравнивать наши многолетние данные по динамике хода кеты в р. Налычева с немногочисленной выборкой производителей того же вида из р. Островной нет смысла, но попытаться понять, имеются ли какие-то эколого-темпоральные группировки у налычевской кеты, как и в других реках (Заварина, 1995; Шунтов, Темных, 2008; Иванков и др., 2013; Запорожец, Запорожец, 2017; Запорожец и др., 2017), вполне логично.

Нерестовый ход кеты в р. Налычева обычно происходит с начала июля по конец сентября, и, построив гистограмму распределения рыб в устьевых исследовательских уловах, мы смогли выделить три темпоральных группы: раннюю летнюю, летнюю и осеннюю (рис. 15).

Сравнение биологических характеристик выделенных групп показало, что размеры, масса (рис. 16, вверху) и возраст самцов летней кеты достоверно больше, чем осенней ($p < 0{,}026$; $p < 0{,}0001$; $p < 0{,}038$ соответственно). Абсолютная плодови-

Таблица 4. Статистические сравнения некоторых биологических характеристик кеты из исследовательских уловов рек Налычева и Островная
Table 4. Statistical comparison of some of biological characteristics of chum salmon in the scientific catches from the rivers Nalycheva and Ostrovnaya

Параметр / Characteristics	Среднее ± станд. ош. Mean ± st. error	Среднее ± станд. ош. Mean ± st. error	N_1, N_2	p < *
Самки Females	Р. Налычева Nalycheva R.	Р. Островная Ostrovnaya R.		
Длина АС, см / Length AC, cm	60,8 ± 0,3	59,6 ± 0,8	109, 12	0,8492
Масса, г / Weight, g	2796 ± 48	2770 ± 92	109, 12	0,9997
Плодовитость, экз. / Fecundity, spc	2452 ± 40	2391 ± 124	105, 12	0,7199
Возраст, лет / Age, years	4,0 ± 0,1	3,5 ± 0,2	106, 12	0,1639
Самцы / Males	Р. Налычева Nalycheva R.	Р. Островная Ostrovnaya R.		
Длина АС, см / Length AC, cm	65,4 ± 0,4	64,3 ± 1,2	121, 7	0,9408
Масса, г / Weight, g	3575 ± 78	3446 ± 323	120, 7	0,9858
Возраст, лет / Age, years	4,0 ± 0,1	3,9 ± 0,3	117, 7	0,9603

* p — достоверность различий (вероятность их отсутствия)
* p – reliability of the differences (absence likelihood)

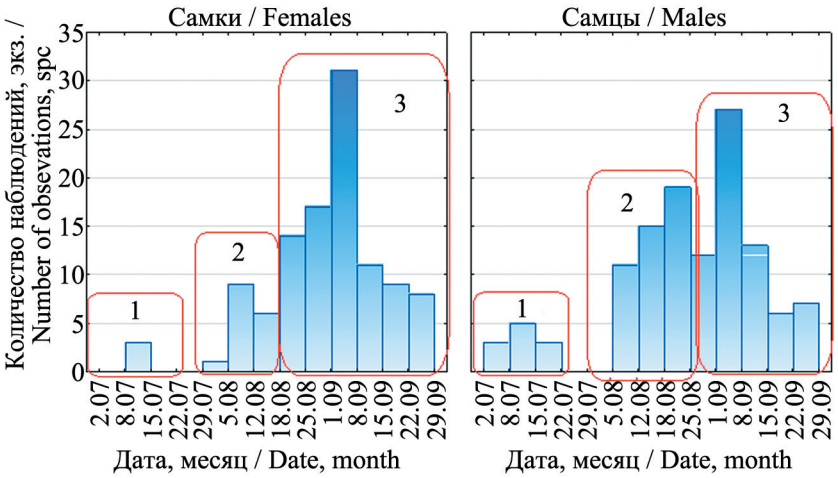


Рис. 15. Динамика встречаемости производителей налычевской кеты в устьевых исследовательских уловах 2006–2017 гг. и выделение темпоральных группировок: 1 — ранняя летняя, 2 — летняя, 3 — осенняя
Fig. 15. The dynamics of the frequency of adult chum salmon of the Nalycheva River in the scientific catches in the mouth in 2006–2017, and figuring out the temporal groups: 1 – Summer early, 2 – Summer, 3 – Autumn

тость ранней летней кеты — 2118 ± 126 экз., летней — 2442 ± 89 экз., осенней — 2470 ± 45 экз., — они не различаются, но относительная плодовитость осенней кеты достоверно выше, чем летней (рис. 16, внизу) ($p < 0,05$).

К сожалению, мест нереста отдельных темпоральных групп мы не знаем, что дает поле для дальнейших исследований.

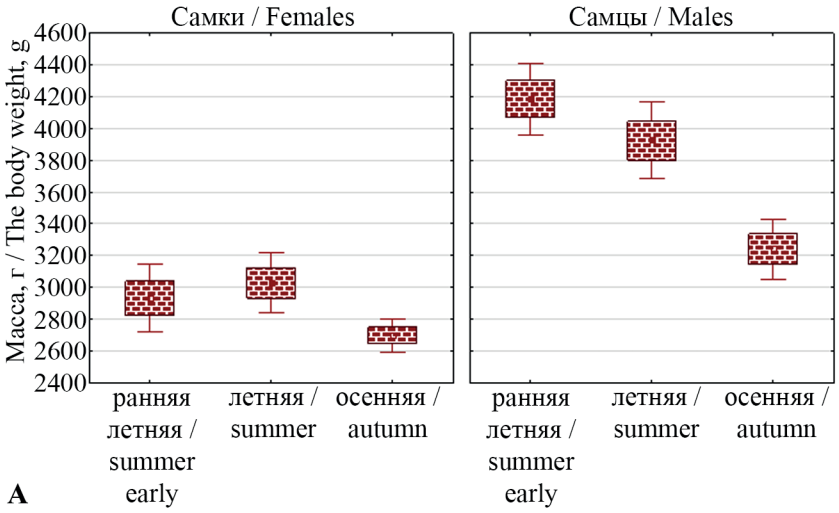
Кижуч

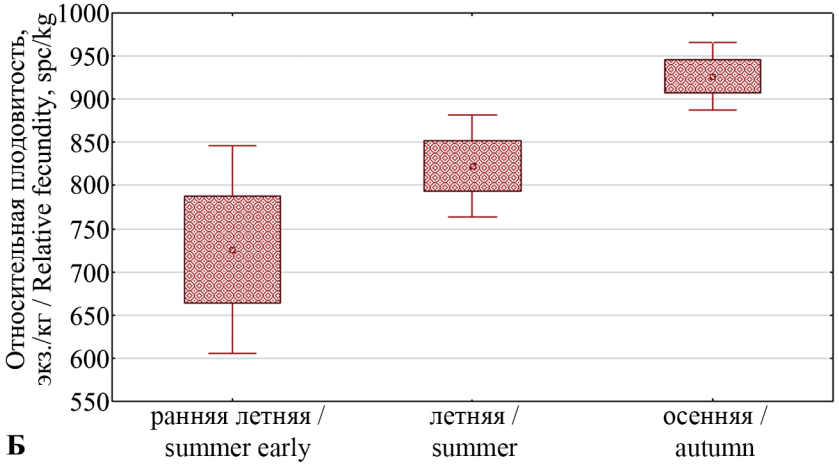
Это третий по численности вид в данном районе. В среднем его доля в *подходах* к рекам: Налычева — 16% (~11 тыс. экз.), Островная — 14% (~10 тыс. экз.), Вахиль — 13% (~21 тыс. экз.) (рис. 17). При этом средние доли в *вылове* за период 1980–2012 гг. там сильно отличаются: 30, 20 и 9% соответственно.

Сравнение данных авиаучетов за 1981–2010 гг. с периодом 1974–1980 гг. показывает, что заходы кижуча на нерест в бассейны рр. Налычева, Островная и Вахиль изменились весьма незначительно и в среднем составляли: ~2,6 тыс. экз. (против последующих ~2,9 тыс. экз.), ~4,1 тыс. экз. (против 4,7 тыс. экз.), ~9 тыс. экз. (против 12 тыс. экз.) соответственно.

Различия показателей длины, массы, и плодовитости кижуча, пойманного в реках Налычева и Островная, в целом недостоверны. Однако морской возраст у самцов и самок из р. Налычева меньше, чем из р. Островной ($p < 0,00001$), и возраст возврата (суммарный) самок также ($p < 0,035$) (таблица 5). При этом налычевские самцы по длине и массе достоверно больше самок ($p < 0,00001$). В обеих реках самцы преобладают по численности.

Как уже ясно из таблицы, возрастная структура у кижуча рек Налычева и Островная несколько различается: в первой из рек имеются классы 1.1,





Среднее / Mean
Среднее±Статистическая ошибка / Mean±Statistical error
Среднее±0,95 Доверительный интервал/ Mean±0,95 Confidence interval

Рис. 16. Сравнение массы (вверху) и относительной плодовитости (внизу) кеты р. Налычева из разных темпоральных группировок в устьевых исследовательских уловах 2006–2017 гг.
Fig. 16. The comparison of the bost weight (above) and the relative fecundity (below) of chum salmon of the Nalycheva River from different temporal groups in the scientific catches in the mouth in 2006–2017

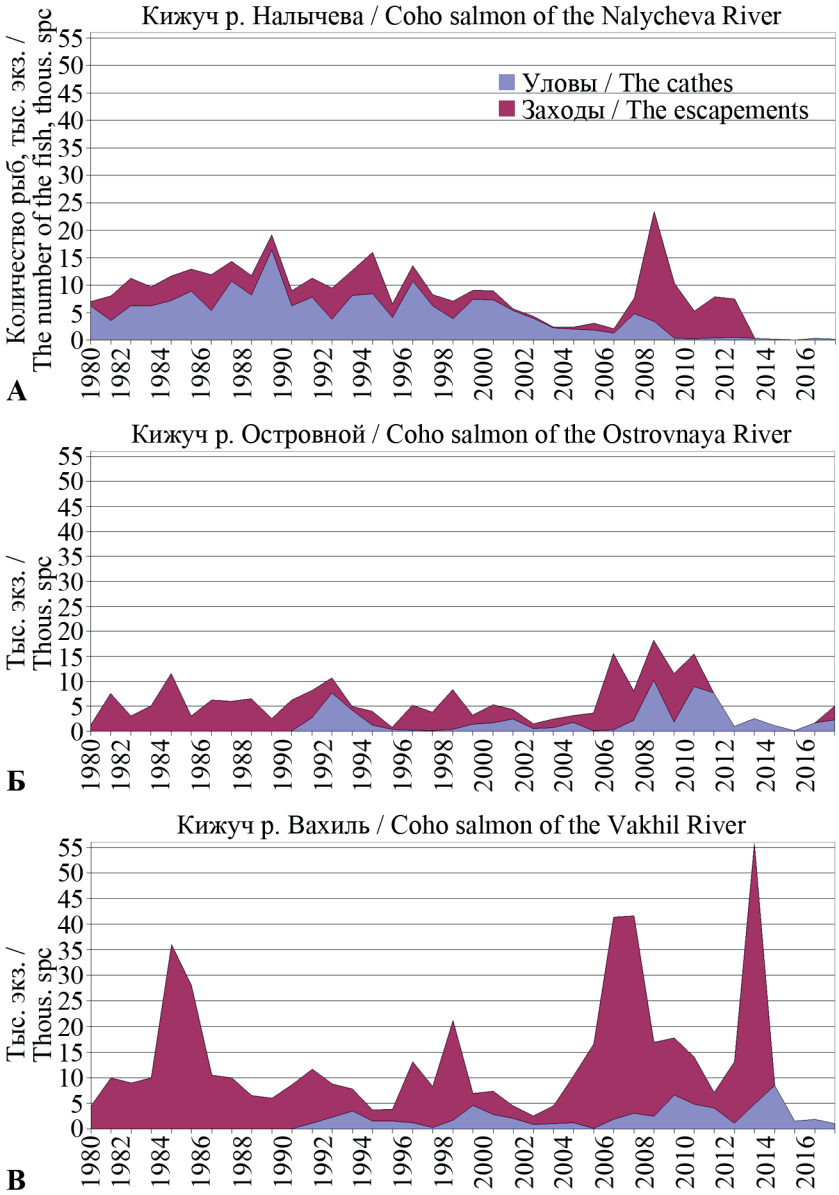


Рис. 17. Динамика запасов кеты в реках Налычева, Островная и Вахиль в 1980–2017 гг.
Fig. 17. The dynamics of chum salmon stock abundance in the rivers Nalycheva, Ostrovnaya and Vakhil in 1980–2017

Таблица 5. Статистические сравнения некоторых биологических характеристик кижуча из исследовательских уловов рек Налычева и Островная
Table 5. Statistical comparison of some of biological characteristics of coho salmon in the scientific catches from the rivers Nalycheva and Ostrovnaya

Параметр Characteristics	Среднее ± станд. ош. Mean ± st. error	Среднее ± станд. ош. Mean ± st. error	N_1, N_2	p <*
Самки / Females	Р. Налычева Nalycheva R.	Р. Островная Ostrovnaya R.		
Длина АС, см / Length AC, cm	59,8 ± 0,2	59,5 ± 0,8	747, 10	0,9989
Масса, г / Weight, g	2979 ± 26	3135 ± 153	732, 10	0,9726
Возраст пресноводный, лет / Freshwater age, years	1,91 ± 0,02	2,30 ± 0,21	727, 10	0,4035
Возраст морской, лет / Marine age, years	1,007 ± 0,004	1,300 ± 0,153	727, 10	**0,00001**
Возраст возврата, лет / Return age, years	2,92 ± 0,02	3,60 ± 0,22	727, 10	**0,0035**
Плодовитость, экз. / Fecundity, spc	4112 ± 36	4634 ± 322	705, 9	0,2422
Самцы / Males	Р. Налычева Nalycheva R.	Р. Островная Ostrovnaya R.		
Длина АС, см / Length AC, cm	58,2 ± 0,2	55,6 ± 1,3	877, 16	0,5376
Масса, г / Weight, g	2721 ± 3030	2590 ± 190	856, 16	0,9677
Возраст пресноводный, лет / Freshwater age, years	1,87 ± 0,02	2,13 ± 0,13	854, 16	0,5819
Возраст морской, лет / Marine age, years	0,998 ± 0,004	1,250 ± 0,112	854, 16	**0,00001**
Возраст возврата, лет / Return age, years	2,87 ± 0,02	3,38 ± 0,18	854, 16	0,0559

* Достоверность различий. Жирным шрифтом обозначены **достоверные** различия (более чем на 95%-м уровне — p < 0,05)
Reliability of the differences. **Reliable** differences (over 95% level — p < 0,05) are in bold

2.0, 2.1, 2.2, 3.0, 3.1, а во второй — 1.1, 2.1, 2.2, 3.1, 3.2, но и там, и там модальные классы — 2.1.

Известно, что налычевский кижуч нерестится не только в самой реке и ее притоках, но и в притоках оз. Налычево (Остроумов, 1981) — в основном в ручье Юртовском, где пресноводный нагул самцов продолжается в среднем на год дольше, чем в главной реке бассейна, но эти различия из-за малого числа проб не достигают достоверного уровня.

Поскольку данных по р. Островной для анализа динамики хода кижуча слишком мало, обратимся к р. Налычева. Ход кижуча на нерест мы наблюдали там с августа по октябрь (рис. 18). Обычно у этого вида до сентября идет ранняя раса, а с сентября — поздняя (Грибанов, 1948; Зорбиди, 2010). При этом конец хода первой и начало хода второй рас могут значительно перекрываться (Запорожец и др., 2017).

На рис. 18А мы видим, что ранняя раса явно неоднородна и состоит как минимум из двух заметно выделяющихся групп — летней и ранней осенней, а позднюю расу (позднюю осеннюю), сменяет зимняя (Смирнов, 1975; Зорбиди, 2010). Предпосылки к этому можно увидеть на рис. 18Б, где идет явное снижение степени зрелости гонад самок, обычно обозначающее подход следующей, возвращающейся после океанского нагула группировки. Наличие зимнего нереста кижуча в ключе Юртовском подтверждают и сотрудники природного парка «Вулканы Камчатки» (старший инспектор С.К. Данилов, личное сообщение).

Оценка пространственно-временного биоразнообразия лососей

Основываясь на имеющихся данных по вылову тихоокеанских лососей и заполнении их нерестилищ в реках Островная, Налычева и Вахиль в период 1980–2017 гг., мы оценили долю рыб разных видов в уловах в устье реки и в заходах на нерестилища, а затем рассчитали информационные показатели видового разнообразия (Плохинский, 1980) через энтропию (E_x) видовой структуры для каждой реки и каждого биотопа за отдельный год по формуле Шеннона (Shennon, 1948)

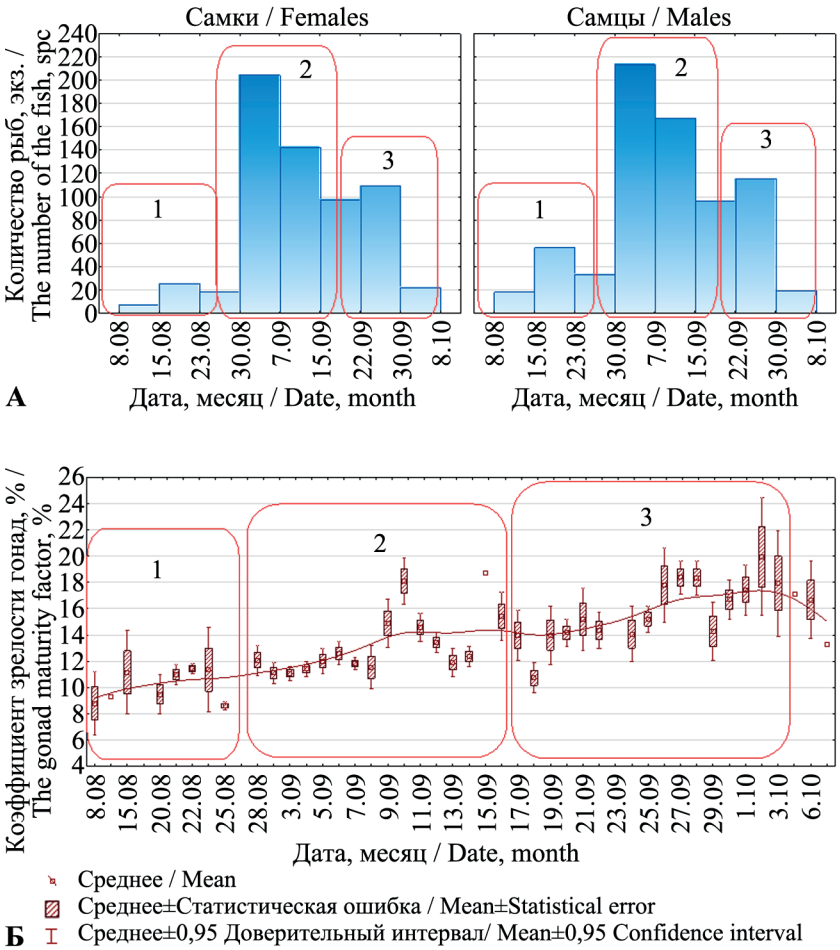


Рис. 18. Динамика встречаемости самцов и самок налычевского кижуча в устьевых исследовательских уловах 2001–2017 гг. (вверху) и коэффициента зрелости самок (внизу). Выделение темпоральных группировок: 1 — летняя, 2 — ранняя осенняя, 3 — поздняя осенняя. Аппроксимация — методом наименьших квадратов

Fig. 18. The dynamics of the frequency of males and females of coho salmon of the Nalycheva River in the scientific cactehs in the mouth in 2001–2017 (above) and the maturity factor of females (below). Figuring out the temporal groups: 1 – Summer, 2 – Autumn early, 3 – Autumn late. The approximation by the method of the least squares

(см. раздел «Материал и методика»). Итоги этой работы для бассейнов трех рек показаны на рис. 19.

Результаты расчетов по этим трем рекам заметно различаются. За прошедшие с 1980 г. 37 лет разнообразие видов упало практически в два раза: с ~1,6 до ~0,8 (коэффициенты при аргументах в уравнениях линейной регрессии равны –0,0201 и –0,0213 соответственно (рис. 19). Максимально падение разнообразия видов в верхних биотопах р. Налычева с ~2 единиц в начале 1980-х гг. до 0,8 в 2012 г. (в ~2,5 раза), а минимально — в верхних биотопах р. Вахиль: линия тренда практически параллельна оси абсцисс (X), правда, на отметке ~1,1. В первом случае коэффициент при аргументе в уравнении линейной регрессии равен –0,0336, а во втором — –0,0004, то есть скорость падения разнообразия в верховьях р. Вахиль была до 2012 г. меньше, чем в таких же биотопах р. Налычева: в 84 раза! С другой стороны, различия в трендах по уловам не столь драматичны: соответствующие коэффициенты (–0,0096 и –0,0019) различаются уже только в 5 раз.

Более подробное изучение графиков, представленных на рис. 19, показывает, что резкое падение видового разнообразия, прежде всего, в уловах на всех трех реках, произошло в последнее десятилетие, что, по-видимому, связано с увеличением доли в подходах самого массового вида — горбуши. Однако несмотря на то, что устья этих рек расположены совсем рядом друг с другом и морфология речных долин имеет много сходства, процессы уменьшения биоразнообразия идут по-

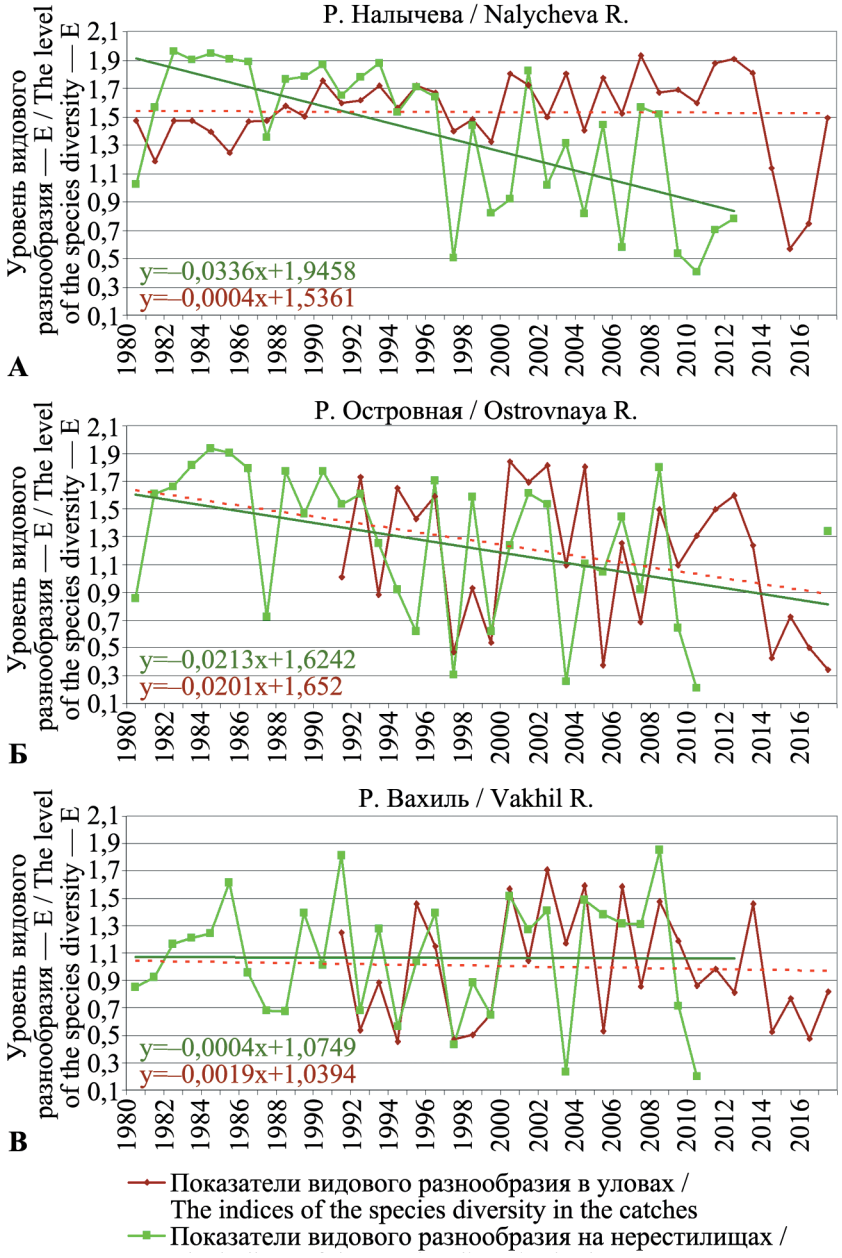


Рис. 19. Изменение информационных показателей видового разнообразия (E_x) тихоокеанских лососей в устьевых уловах и на нерестилищах в бассейнах рек Налычева, Островная и Вахиль в период с 1980 по 2017 гг.
Fig. 19. The changes of the informative values of the species diversity (E_x) of Pacific salmon in the mouth catches and on spawning grounds in the basins of the rivers Nalycheva, Ostrovnaya and Vakhil for the period from 1980 to 2017

разному. А это, скорее всего, связано с различиями в эксплуатации лососевых ресурсов в каждом из водоемов.

Так, в устьях всех трех перечисленных рек десятки лет с разной степенью интенсивности функционировали рыбопромысловые участки. Однако, хотя на р. Налычева сетной лов был ликвидирован к концу 2000-х гг., и, благодаря хорошей работе инспекторов Налычевского природного парка, значительно уменьшился браконьерский вылов, а отчасти поэтому и лицензионный, который подпитывал первый (Запорожец, Запорожец, 2007), запасы нерки пока не восстановились до прежнего уровня. Вместе с тем и сведения о вылове лососей в реке Налычева стали отрывочными. Одновременно из-за сокращения финансирования авианаблюдатели КамчатНИРО перестали учитывать заполнение нерестилищ в этом районе. Несколько лет мы, по-возможности, осуществляли наземные наблюдения (Запорожец, Запорожец, 2010, 2011а, 2011б), а потом и их пришлось прекратить (преимущественно, из-за значительного объема других исследований).

На р. Вахиль рыбопромышленники ведут в течение ряда лет достаточно умеренную эксплуатацию лососевых ресурсов, перерабатывая их на месте добычи, поэтому и средний уровень видового разнообразия меняется мало (рис. 19). А на р. Островной рыбаки (в последние годы — ОАО «Согжой», ООО «АМТО» и ООО «Кротон»), не имея собственных мощностей для переработки сырца, частично вывозили его в Петропавловск-Камчатский морским путем. Только в 2017 г. они стали сдавать рыбу для переработки в цех на р. Вахиль, и отчетность о вылове резко пошла вверх.

Характерно, что тренды изменения показателей видового разнообразия в р. Островной близки для обоих биотопов (устья и нерестилища), что может свидетельствовать о глубине и значительности экосистемных изменений, о длительной депрессии относительно малочисленных там видов (кеты и нерки) вследствие их нерациональной эксплуатации.

В связи с вышеизложенным, руководству природного парка «Вулканы Камчатки» было рекомендовано обратиться к Камчатской краевой комиссии по оперативному регулированию промысла с целью перевода рыбопромысловых участков, расположенных в бассейне р. Островной (являющейся частью природного парка «Вулканы Камчатки»), в режим «ручного управления», ограничить там промышленный лов, а любительское и спортивное рыболовство разрешить только с использованием удебных орудий лова, а также организовать дополнительные кордоны в устье реки Островной и у верхнего брода через р. Налычева, с целью контроля над ситуацией на участках промышленного и удебного лова.

В случае непринятия неотложных и действенных мер, запасы малочисленных, но ценных лососевых этой уникальной территории, занесенной в Список всемирного культурного и природного наследия ЮНЕСКО, могут быть утрачены.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В бассейнах трех самых северных рек Авачинского залива в период 1980–2017 гг. наибольшими суммарными запасами тихоокеанских лососей характеризовалась река Вахиль — в среднем ~160 тыс. производителей в год. За ней следуют р. Островная ~75 тыс. экз. и р. Налычева ~70 тыс. особей в год. Во всех трех реках значительная доля ресурсов приходилась на горбушу (68, 64 и 54% соответственно). Следующий по значимости вид в рр. Вахиль и Островная — кета (по 15%), а в р. Налычева — нерка (19%). Третий по среднегодовым запасам в этих реках — кижуч (13, 14 и 16% соответственно).

Исследование динамики запасов нерки, горбуши, кеты и кижуча рек Налычева, Островная и Вахиль за последние 37 лет показало, что среднегодовой объем лососевых ресурсов имеет в целом положительные тренды только в р. Вахиль, а в двух других — по большинству видов (кроме горбуши) отрицательные.

Были проанализированы биологические характеристики производителей, заходящих на нерест в р. Налычева (включая чавычу) и выполнено их сравнение с впервые полученными в 2017 г. аналогичными данными для р. Островной. Для всех видов лососей (кроме чавычи), обитающих в р. Налычева, выделены темпоральные группировки и показаны, где имеются, биологические различия.

Выполненная оценка пространственно-временного разнообразия лососей в каждой из трех рек продемонстрировала резкое падение в последнее десятилетие индекса Шеннона, прежде всего в уловах. Это, в основном, связано с увеличением доли в подходах самого массового вида — горбу-

ши. Однако процессы уменьшения биоразнообразия в каждом из водоемов идут по-разному, что, скорее всего, вызвано различиями в эксплуатации рыбных ресурсов. Необходимо принятие неотложных мер по охране лососевых запасов рек Налычева и Островная.

БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь в полевой работе благодарим сотрудников КамчатНИРО В.С. Волохова, Е.Н. Орлову, А.Ф. Власова и инспектора парка «Вулканы Камчатки» С.К. Данилова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 464 с.

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

Грибанов В.И. 1948. Кижуч (*Oncorhynchus kisutch*, Walb.) (биологический очерк) // Изв. ТИНРО. Т. 28. С. 45–101.

Заварина Л.О. 1995. Морфобиологическое описание «весенней» формы кеты *Oncorhynchus кета* (Walbaum) бассейна реки Камчатки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Вып. 3. С. 120–124.

Запорожец Г.В., Запорожец О.М. 2006. Состояние запасов тихоокеанских лососей в водоемах Авачинского залива (Восточная Камчатка) в 2006 г. // Бюллетень реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». № 1. С. 181–183.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. 2007. Браконьерский промысел лососей в водоемах Камчатки: учет и экологические последствия. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 60 с.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. 2010. Биологические характеристики производителей тихоокеанских лососей р. Налычева и пространственно-временное разнообразие их видов / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. XI Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 258–261.

Запорожец Г.В., Запорожец О.М. 2011а. Динамика запасов тихоокеанских лососей в бассейнах рек Авачинского залива (Восточная Камчатка) в конце XX – начале XXI вв. // Изв. ТИНРО. Т. 166. С. 3–38.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. 2011б. Динамика пространственно-временного разнообразия видов тихоокеанских лососей в бассейнах рек Авачинского залива / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. XII Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 45–47.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. 2015. Оценка численности лососей, зашедших в реку на нерест, методом контрольной ихтиологической съемки / Сб. матер. I Всерос. науч. конф. «Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов», посвящ. 100-летию со дня рожд. И.И. Куренкова (7–9 октября 2015 г., Петропавловск-Камчатский). Научное электронное издание сетевого распространения (http://www.kamniro.ru/files/2017.pdf). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 19–22.

Запорожец Г.В., Запорожец О.М. 2017. Структура возврата, численность и биологические характеристики заводской и дикой кеты в бассейне реки Паратунки (Юго-Восточная Камчатка) в 2010–2015 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 190. С. 49–61.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Зорбиди Ж.Х. 2013. Динамика численности и биологические характеристики тихоокеанских лососей реки Большой (Западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 174. С. 38–67.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Зорбиди Ж.Х. 2016. Динамика биологических характеристик производителей тихоокеанских лососей, возвратившихся в реки Авачинского залива (Юго-Восточная Камчатка) в 1989–2014 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 184. С. 23–40.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Зорбиди Ж.Х. 2017. Темпоральные группировки у производителей тихоокеанских лососей реки Большой (Западная Камчатка) / Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление. Сб. матер. Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 85-летию КамчатНИРО (3–6 октября 2017 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 183–190.

Зорбиди Ж.Х. 2010. Кижуч азиатских стад: Монография. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 306 с.

Иванков В.Н., Иванкова Е.В. 2013. Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальное сход-

ство и видовые различия) // Изв. ТИНРО. Т. 173. С. 103−118.
Крогиус Ф.В., Крохин Е.М. 1956. Результаты исследований биологии нерки – красной, состояние ее запасов и колебаний численности в водах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Вып. 7. С. 3–20.
Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем (из работ Камчатского отделения ТИНРО) // Изв. ТИНРО. Т. 9. 157 с.
Кузнецов И.И. 1928. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей // Изв. ТИНПС. Т. 2. Вып. 3. 195 с.
Остроумов А.Г. 1981. Нерестовый фонд лососей Юго-Восточной Камчатки (от р. Горбуша до р. Авача). Петропавловск-Камчатский. Архив КоТИНРО. Рег. № 4298. 80 с.
Остроумов А.Г. 1998. Нерестовое значение рек и озер Камчатской области и Корякского автономного округа (восточное побережье). Петропавловск-Камчатский. Архив КоТИНРО. Рег. № 01880073029. 137 с.
Остроумов А.Г. 2005. Максимальная промысловая и общая рыбопродуктивность внутренних водоемов Камчатской области // Вопросы географии Камчатки. Вып. 11. С. 40–43.
Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Авачинского и Кроноцкого заливов в 1965 г. 1966. Петропавловск-Камчатский. Архив Камчатрыбвода. Камчатское отд. Гидрометслужбы, 20.08.1968, № 19. 153 с.
Плохинский Н.А. 1980. Алгоритмы биометрии. М.: Изд-во Моск. ун-та. 150 с.
Ресурсы поверхностных вод СССР. 1973. Т. 20. Камчатка. Л.: Гидрометеоиздат. 366 с.
Семко Р.С. 1935. Расовый состав красной Начикинского озера (бассейн р. Большой). Петропавловск-Камчатский: КоТИРХ. 100 с.
Семко Р.С. 1939. Камчатская горбуша. Изв. ТИНРО. Т. 16. Владивосток. 111 с.
Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: МГУ. 335 с.
Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах: Монография. Владивосток: ТИНРО-Центр. Т. 1. 481 с.
Koo T.S.Y. 1962. Age and growth studies of red salmon scales by graphical means // Studies of Alaska red salmon. Seattle: Univ. of Wash. Press. P. 53–121.
Shannon C.E. 1948. A Mathematical Theory of Communication // Bell System Technical Journal. Vol. 27. P. 379–423.

REFERENCES

Bugaev V.F. *Aziatskaya nerka (presnovodnyi period zhizni, struktura lokal'nykh stad, dinamika chislennosti)* [Asian Sockeye Salmon (Freshwater Period, Structure of Local Stocks and Abundance Dynamics)]. Moscow: Kolos, 1995, 464 p.
Bugaev V.F., Ostroumov A.G., Nepomnyashchy K.U., Maslov A.V. Some features of biology of Sockeye Salmon *Oncorhynchus nerka* R. Big (Western Kamchatka) and factors affecting its biological indicators. *Izvestiya TINRO*, 2002, vol. 130, No. 2, pp. 758–776. (In Russian)
Gribanov V.I. The coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*, Walb.) (A biological sketch). *Izvestiya TINRO*, 1948, vol. 28, pp. 45–101. (In Russian)
Zavarina L.O. Morphological description of spring form of chum salmon (Walbaum) from the Kamchatka River. *Issledovaniya biologii i dinamiki chislennosti promyslovykh ryb kamchatskogo shelfa*, 1995, vol. 3, pp. 120–124. (In Russian)
Zaporozhets G.V., Zaporozhets O.M. The state of the Pacific salmon stock in Avachinsky Gulf (East Kamchatka) in 2006. *Bulleten Koncepcii Dal'nevostochnoj bassejnovoj programmy izuchenija tihookeanskih lososej* – Bulletin of Pacific salmon studies in Far East, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006, vol. 1, pp. 181–183. (In Russian)
Zaporozhets G.V., Zaporozhets O.M. *Brakon'yerskiy promysel lososey v vodoyemakh Kamchatki: uchet i ekologicheskiye posledstviya* [Illegal salmon fishing in the waters of Kamchatka: survey and ecological consequences]. Petropavlovsk-Kamchatskiy: Kamchatpress, 2007, 60 p.
Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Biological characteristics of the pacific salmon adults in Nalycheva River (Eastern Kamchatka) and space-time diversity of their species. *Materialy XI nauchnoj konferencii "Sohranenie bioraznoobrazija Kamchatki i prilegajushhih morej"* [Materials of XI scientific conference "Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters"]. Petopavlovsk-Kamchatskiy, 2010, pp. 258–261. (In Russian)
Zaporozhets G.V., Zaporozhets O.M. Dynamics of pacific salmons stocks in the river systems of the Avachinsky Bay (East Kamchatka) in the late XX –

early XXI Centuries. *Izvestiya TINRO*, 2011a, vol. 166, pp. 3–38. (In Russian)

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Dynamic of pacific salmon species spatio-temporal diversity in the pools of the Avacha Gulf rivers (Eastern Kamchatka). *Materialy XII nauchnoj konferencii "Sohranenie bioraznoobrazija Kamchatki i prilegajushhih morej"* [Materials of XII scientific conference "Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters"]. Petopavlovsk-Kamchatskiy, 2011б, pp. 45–47. (In Russian)

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. An assessment of salmon escapement in the river by the method of control ichthyological survey. Sb. mater. I Vseros. nauch. konf. "Sovremennoye sostoyaniye i metody izucheniya ekosistem vnutrennikh vodoyemov" [Materials of scientific conference "The current state and methods of studying inland ecosystems"]. Scientific Electronic Publishing Combined Distribution. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2015, pp. 19–22. (In Russian). Available at: http://www.kamniro.ru/files/KamchatNIRO2015.pdf.

Zaporozhets G.V., Zaporozhets O.M. Structure of run, abundance and biological characteristics of hatchery and wild chum salmon in the basin of the Paratunka River (Southeastern Kamchatka) in 2010–2015. *Izvestiya TINRO*, 2017, vol. 190, pp. 49–61. (In Russian)

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V., Zorbidi Zh.Kh. Stock dynamics and biological parameters of pacific salmons in the Bolshaya River (West Kamchatka). *Izvestiya TINRO*, 2013, vol. 174, pp. 38–67. (In Russian)

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V., Zorbidi Zh.Kh. Dynamics of biological parameters of spawners of pacific salmons returned to the rivers of the Avachinsky Bay (South-Eastern Kamchatka) in 1989–2014. *Izvestiya TINRO*, 2016, vol. 184, pp. 23–40. (In Russian)

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V., Zorbidi Zh.Kh. Temporal groups of spawning pacific salmon in the Bolshaya River, West Kamchatka. *Vodnyye biologicheskiye resursy Rossii: sostoyaniye, monitoring, upravleniye. Sb. mater. Vseros. nauch. konf. s mezhdunar. uchastiyem, posvyashch. 85-letiyu KamchatNIRO* [Materials of scientific conference "Russia's aquatic biological resources: state, monitoring, management"]. Scientific electronic edition of the network distribution. Petropavlovsk-Kamchatskiy: KamchatNIRO, 2017, pp. 19–22. (In Russian). Available at: http://www.kamniro.ru/files/2017.pdf.

Zorbidi Zh.Kh. *Kizhuch aziatskikh stad* [Silver salmon of Asian stocks]. Petropavlovsk-Kamchatskiy: KamchatNIRO, 2010, 306 p.

Ivankov V.N., Ivankova E.V. Intraspecific reproductive strategies of pacific salmons gen. *Oncorhynchus* (fundamental similarity and species differences). *Izvestiya TINRO*, 2013, vol. 173, pp. 103−118. (In Russian)

Krogius F.V., Krokhin E.M. Results of a study of the biology of sockeye salmon, the conditions of the stocks and the fluctuations in numbers in Kamchatka waters. *Voprosy Ikhtiologii*, 1956, vol. 7, pp. 3–20.

Krokhin E.M., Krogius F.V. A survey of the Bolshaya River system and the salmon- spawning grounds located in it. *Izvestiya TINRO*, 1937, vol. 9, pp. 1–157. (In Russian)

Kuznetsov I.I. Some observations on the spawning of Amur and Kamchatka salmon. *Izvestiya TINRO*, 1928, vol. 2 (3), pp. 1–195. (In Russian)

Ostroumov A.G. *Nerestovyy fond lososey Yugo-Vostochnoy Kamchatki (ot r. Gorbusha do r. Avacha)* [The fond of salmon spawning grounds of Southeast Kamchatka (from the Gorbusha River to the Avacha River)]. Petropavlovsk-Kamchatskiy: Arhiv KamchatNIRO, 1981, № 4298, 80 p.

Ostroumov A.G. *Nerestovoye znacheniye rek i ozer Kamchatskoy oblasti i Koryakskogo avtonomnogo okruga (vostochnoye poberezhye)* [The spawning value of the rivers and lakes of Kamchatka region and Koryak autonomous region (the east coast)]. Petropavlovsk-Kamchatskiy: Arhiv KamchatNIRO, 1998, the state registration number 01880073029, 137 p.

Ostroumov A.G. The maximum commercial and total fish production of inland water bodies of Kamchatka region. *Voprosi geografii Kamchatki*, 2005, vol. 11, pp. 40–43. (In Russian)

The report of the expedition of Kamchatrybvod on the fisheries examination of the rivers of Avachinsky and Kronotsky gulfs in 1965. Petropavlovsk-Kamchatskiy: Arhive of Kamchatrybvod, 1966, Kamchatka branch of Hydrometeorological service, 20.08.1968, № 19. 153 p. (In Russian)

Plokhinskiy N.A. *Algoritmy biometrii* [Algorithms of biometrics]. Moscow: MGU, 1980, 107 p.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Kamchatka [USSR Surface Water Resources. Kamchatka]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1973, vol. 20, 366 p.

Semko R.S. *Rasovyy sostav krasnoy Nachikinskogo ozera (basseyn r. Bolshoy)* [The race composition of sockeye salmon in Nachikinskoye Lake (the basin of

the Bolshaya River)]. Petropavlovsk-Kamchatskiy: Arhiv KamchatNIRO, 1935, № 194, 100 p.
Semko R.S. Kamchatka pink salmon. *Izvestiya TINRO*, 1939, vol. 16, pp. 1–111. (In Russian)
Smirnov A.I. *Biologiya, razmnozheniye i razvitiye tikhookeanskikh lososey* [The biology, reproduction and development of Pacific salmon]. Moscow: MGU, 1975, 335 p.
Shuntov V.P., Temnykh O.S. *Tikhookeanskiye lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* [Pacific salmon in the sea and ocean ecosystems]. Vladivostok: TINRO-Tsenter, 2008, vol. 1, 481 p.
Koo T.S.Y. Age and growth studies of red salmon scales by graphical means. *Studies of Alaska red salmon*. Seattle: Univ. of Wash. Press., 1962, pp. 53–121.
Shannon C.E. A Mathematical Theory of Communication. *Bell System Technical Journal*, 1948, vol. 27, pp. 379–423.

Поступила в редакцию: 18.04.2018
Принята после рецензии: 17.08.2018