

**В.Ф.Бугаев, А.Г.Остроумов,
К.Ю.Непомнящий, А.В.Маслов
(КамчатНИРО, г. Петропавловск-Камчатский)**

**НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ НЕРКИ
ONCORHYNCHUS NERKA Р. БОЛЬШОЙ
(ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА) И ФАКТОРЫ,
ВЛИЯЮЩИЕ НА ЕЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ**

Река Большая – вторая по протяженности (после р. Камчатка) река Камчатского полуострова, где наряду с другими видами лососей рода *Oncorhynchus* воспроизводится нерка *O. nerka* (Walbaum).

Стадо нерки р. Большой относится к второстепенным в связи с отсутствием в бассейне реки достаточно крупных и глубоких озер, наиболее пригодных для воспроизводства этого вида (Бугаев, 1995). Ежегодная величина уловов нерки по приближенным оценкам колеблется от десятков до нескольких сотен тонн (Бугаев, 1995).

Впервые общая картина воспроизводства лососей в бассейне р. Большой, в том числе и нерки, была дана в работе Е.М.Крохина и Ф.В.Крогиус (1937), показавших, что воспроизводство нерки в бассейне р. Большой осуществляется как в оз. Начикинском, так и в протоках и притоках р. Большой. В дальнейшем изучение нерки этой реки было продолжено Р.С.Семко (1954), который исследовал динамику численности, биологические показатели производителей и сезонный рост молоди в ключе Карымайском, расположенном в нижней части бассейна реки.

В 1970–1980-х гг. динамику численности и биологических показателей нерки р. Большой изучала Т.В.Егорова (архив КамчатНИРО), но никаких публикаций в открытой печати по этому вопросу она не сделала.

В последнее время интерес к биологии и динамике численности нерки р. Большой заметно возрос (Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2001б), что связано со значительным увеличением интенсивности использования запасов всех видов лососей на Камчатке, наблюдающимся в последнее десятилетие.

Сейчас можно уверенно говорить о влиянии общего фактора на динамику численности нерки рек Озерная, Камчатка и других второстепенных азиатских стад этого вида – изменения колебаний численности горбуши *O. gorbuscha* (Walbaum) на Камчатке. Сдвиг доминантных поколений горбуши западной Камчатки с нечетных лет на четные и в целом совпадающее с этим увеличение численности нерки на азиатском побережье привели к необходимости изучения поколений нерки по отдельным периодам: нагуливавшихся в море по 1984 г. и начиная с 1985 г. по настоящее время (Bugaev, Dubynin, 2000; Bugaev, 2001; Бугаев, Дубынин, наст. сб.).

Использованные нами материалы по нерке р. Большой относятся ко второму периоду (1986–1999 гг.). В работе рассмотрены факторы, влияющие на биологические показатели половозрелых особей нерки этой реки, а также затронуты некоторые вопросы динамики ее численности.

Материалом для исследований послужили данные биологических анализов половозрелой нерки р. Большой из промысловых уловов, выполненных сотрудниками КамчатНИРО и Камчатрыбвода в 1986–1999 гг., а также результаты многолетних авиаучетных работ производителей нерки в бассейне реки, ежегодно проводимых сотрудниками КамчатНИРО (ранее КоТИНРО) А.Г.Остроумовым, К.Ю.Непомнящим, А.В.Масловым в 1957–2000 гг.

Сбор чешуи, определение возраста половозрелых особей нерки выполнено по известным методикам (Clutter, Whitesel, 1956; Бугаев, 1995).

Статистический анализ и обработка данных проведены на персональном компьютере “Pentium-3” в программе “Statistica” в среде Windows (Боровиков, Боровиков, 1998).

При проведении регрессионного анализа нами (Бугаев, 1995) уже многие годы в основном используется коэффициент корреляции рангов Спирмена, который, в отличие от коэффициента корреляции, можно применять независимо от закона распределения признаков (Лакин, 1990). Этот показатель использован и в данной работе.

Многофакторный регрессионный анализ совокупного воздействия рассматриваемых факторов предполагает между зависимыми переменными линейную зависимость. Чтобы получить более устойчивые оценки параметров моделей и снизить стандартную ошибку оценки, в статистике применяют логарифмирование переменных (Боровиков, Боровиков, 1998). Мы провели преобразование всех исходных показателей в натуральные логарифмы.

В табл. 1 приведены некоторые факторы, влияющие на биологические показатели и динамику численности нерки рек Озерной и Камчатка (Бугаев, Дубынин, наст. сборник) и, как это будет показано ниже в настоящем исследовании, р. Большой.

В качестве показателя межгодовой изменчивости климатических условий на Камчатке при изучении биологических показателей стад нерки в данной работе нами взята средняя температура воздуха в июне–августе в пос. Усть-Камчатск (расположенном на берегу северо-западной части Тихого океана, где происходит нагул азиатских стад нерки). Этот показатель хорошо зарекомендовал себя в предыдущих исследованиях (Бугаев, Остроумов, 1986; Bugayev, 1987; Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, наст. сб.).

В программе “Statistica” пошаговым регрессионным методом включения (Forward stepwise) на материалах 1985–1998 гг. (в период расчетов за 1999 г. еще не поступили некоторые необходимые для анализа материалы) нами были рассчитаны коэффициенты множественной корреляции и уравнений регрессии (Боровиков, Боровиков, 1998): между средней длиной и массой тела половозрелой нерки р. Большой (объединенные данные по всем возрастным группам) и факторами среды и численности рыб; между средними коэффициентами зрелости самцов и самок половозрелой нерки р. Большой ранней и поздней сезонных рас (объединенные данные по всем возрастным группам) и факторами среды и численности рыб; между средней абсолютной плодовитостью самок нерки р. Большой ранней и поздней сезонных рас (объединенные данные по всем возрастным группам) и факторами среды и численности рыб.

Таблица 1

Некоторые факторы, влияющие на биологические показатели
и динамику численности нерки рек Озерная и Камчатка
(Бугаев, Дубынин, наст. сб.)

Table 1

Factors of influence on biological rates and dynamics of abundance of Ozernaya
and Kamchatka Rivers sockeye salmon (Бугаев, Дубынин, present volum)

Код фактора	Фактор влияния
	Средняя температура воздуха, °С
TVOZ	В июне–августе в пос. Усть-Камчатск в исследуемый год
TVOZBF	То же в предыдущий год
	Нерка р. Озерной
LSMKU	Длина тела смолтов нерки оз. Курильского возраста 2+, от которых происходил возврат в исследуемый год, мм
LSMKUBF	То же в предыдущий год, мм
WSMKU	Масса тела смолтов нерки оз. Курильского возраста 2+, от которых происходил возврат нерки р. Озерной в исследуемый год, г
WSMKUBF	То же в предыдущий год, г
OZZR	Численность зрелой части стада нерки р. Озерной в море до начала дрефтерного промысла в исследуемый год, тыс. шт.
OZZRBF	То же в предыдущий год, тыс. шт.
OZRUN	Численность подходов нерки к устью р. Озерной в исследуемый год, тыс. шт.
OZRUNBF	То же в предыдущий год, тыс. шт.
	Нерка р. Камчатка, тыс. шт.
ZRKAM	Численность зрелой части стада нерки р. Камчатка в море до начала дрефтерного промысла в исследуемый год
ZRKAMBF	То же в предыдущий год
RUNKAM	Численность подходов нерки к устью р. Камчатка в исследуемый год
RUNKAMBF	То же в предыдущий год
	Численность горбуши, млн шт.
PINW	Численность зрелой горбуши западной Камчатки в море после прохождения зоны дрефтерного промысла в исследуемый год
PINWBF	То же в предыдущий год
PINE	Численность зрелой горбуши северо-восточной Камчатки в море после прохождения зоны дрефтерного промысла в исследуемый год
PINEBF	То же в предыдущий год
PINWE	Суммарная численность зрелой горбуши западной и северо-восточной Камчатки в море после прохождения зоны дрефтерного промысла в исследуемый год
PINWEBF	То же в предыдущий год

Без всякого сомнения, сочетание факторов, влияющих на формирование длины и массы тела, коэффициентов зрелости особей и плодовитости самок отдельных возрастных групп нерки р. Большой, может быть различным, но анализ их влияния на отдельные возрастные группы не входил в задачу настоящих исследований.

При статистическом анализе в настоящей работе приняты следующие условные обозначения: r_s – коэффициент корреляции рангов Спирмена, R – коэффициент множественной корреляции, P – вероятность события, n – число лет наблюдений.

Пространственная структура популяций. Исследователи (Бугаев и др., 2001б), рассматривая популяционную структуру стада нерки р. Большой, на основании представлений о популяционной структуре

этого вида (Бугаев, 1983, 1995) считают, что в ней – в бассейне оз. Начикинского – воспроизводится озерное локальное стадо 2-го порядка (стадо “БН”), а в притоках и протоках реки – речные локальные стада нерки, образующие группировку стада 2-го порядка (группировка “БР”). Стадо “БН” и группировка “БР” состоят из ранней и поздней сезонных рас нерки, которые мы рассматриваем как структурные компоненты локальных стад 2-го порядка.

Данных о том, что молодь нерки группировки “БР” из притоков р. Большой мигрирует на нагул в оз. Начикинское, не отмечено, что, вероятно, связано как со значительной протяженностью р. Плотникова, вытекающей из озера, так и с большими скоростями течения воды в ней.

К сведению, помимо оз. Начикинского, в бассейне р. Большой расположено довольно крупное оз. Толмачева, в котором из-за водопадов на р. Толмачевой проходная форма нерки отсутствует. В 1985 г. в оз. Толмачева была произведена интродукция 80 производителей кокани (жилой формы нерки *Oncorhynchus nerka kennerlyi* (Suckley)) из оз. Кроноцкого, а в 1988 г. было выпущено 800 сеголеток кокани из того же озера. В последние годы кокани оз. Толмачева стала иметь местное промысловое значение (Куренков, 1999).

Нерестовый ход. По нашим наблюдениям, нерестовый ход нерки р. Большой длится с первых чисел мая и до конца августа, но в промысловых количествах рыба встречается с конца мая до середины августа, о чем свидетельствуют ежегодные биостатистические материалы, собираемые сотрудниками Камчатрыбвода и КамчатНИРО.

В конце июня – начале июля в нижнем течении р. Большой ежегодно отмечается явно выраженное уменьшение (в некоторые годы даже полное отсутствие в течение нескольких дней) уловов нерки, что связано с раздельным ходом ранней и поздней сезонных рас этого вида.

В.Ф.Бугаев (1995) по срокам вылова производит разделение нерки р. Большой на рыбу раннего (май–июнь) и позднего (июль–август) хода. Нерка раннего хода состоит только из рыб ранней сезонной расы, а позднего – практически полностью из рыб поздней сезонной расы (в исследуемых нами выборках максимально до 5–10 % случаев могут присутствовать и особи ранней нерки).

Возрастная структура. Половозрелые особи нерки р. Большой в основном имеют возраст 1.3, реже встречаются 2.3 (Семко, 1954; Бугаев, 1995). Причем в данных Р.С.Семко (1954) за 1935–1947 гг. не указано, к какой сезонной расе (ранней или поздней) относятся его материалы, а В.Ф.Бугаев (1995) на объединенных материалах 1957–1971 гг. определил возраст только у ранней нерки.

Ряд наших наблюдений возрастной структуры ранней и поздней рас нерки р. Большой был начат только в 1986 г. и продолжается до настоящего времени. В связи с тем что имеющиеся в архиве КамчатНИРО определения возраста нерки р. Большой за 1973–1985 гг. выполнены другими исследователями, эти материалы в своей работе мы не использовали. О правильности такого подхода к имеющимся архивным данным свидетельствует то, что при использовании материалов других исследователей по возрасту нерки возможны значительные ошибки в определении пресноводного возраста рыб. Это подтверждают результаты тестирования по определению возраста нерки (Myers, 1998).

Как видно из данных табл. 2, у нерки р. Большой (объединенные материалы по самцам и самкам), как ранней, так и поздней сезонных рас, в среднем преобладают особи возраста 1.3, но если у ранней нерки они в 1986–1999 гг. составляли 46,3 %, то у поздней – 68,4 %. У ранней

Таблица 2

Возрастной состав половозрелой нерки р. Большой из промысловых уловов в 1986–1999 гг., %

Table 2

Age composition of mature Bolshaya river sockeye salmon from catches in 1986–1999, %

Год	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	2.5	3.2	3.3	3.4	Всего, экз.
1986	-	4,3	-	-	-	7,4	74,3	5,3	-	-	0,9	6,2	1,8	-	-	-	-	229
1987	-	0,4	-	-	-	6,2	58,0	11,0	-	-	0,4	23,5	0,4	-	-	-	-	226
1988	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1989	-	23,7	0,6	-	-	-	53,7	15,2	-	-	-	3,5	1,5	-	-	-	-	343
1990	-	-	1,9	-	-	1,9	27,8	25,9	-	-	-	31,5	11,1	-	-	-	-	54
1991	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1992	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1993	-	3,0	-	-	-	1,0	69,4	12,2	-	-	-	12,2	2,0	-	-	-	-	98
1994	-	8,1	-	-	-	-	50,0	6,2	-	-	0,7	29,5	5,4	-	-	-	-	146
1995	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1996	-	-	-	-	-	3,2	35,5	9,7	-	-	6,5	41,9	3,2	-	-	-	-	31
1997	-	1,0	-	-	-	1,0	31,7	3,9	-	-	2,9	53,9	4,8	-	-	1,0	-	104
1998	-	11,2	0,9	-	2,8	0,9	35,5	19,7	-	-	-	24,4	4,6	-	-	-	-	107
1999	-	-	5,8	-	-	9,3	26,8	17,5	-	-	-	31,3	8,1	-	-	1,2	-	86
<i>Среднее</i>	-	<i>5,1</i>	<i>0,9</i>	-	<i>0,3</i>	<i>3,1</i>	<i>46,3</i>	<i>12,8</i>	Ранний ход		<i>1,1</i>	<i>25,8</i>	<i>4,4</i>	-	-	<i>0,2</i>	-	-
1986	-	0,5	-	-	-	2,7	87,8	4,3	Поздний ход		0,5	3,2	0,5	-	-	0,5	-	188
1987	-	2,0	0,6	-	-	5,4	74,8	7,1	-	0,3	0,3	9,4	-	-	-	-	-	310
1988	-	1,1	1,1	-	-	-	74,1	16,8	-	-	-	5,7	1,1	-	-	-	-	89
1989	-	10,6	1,5	-	-	1,5	71,2	6,0	-	-	-	9,1	-	-	-	-	-	66
1990	-	4,5	-	-	-	1,0	66,5	15,5	0,5	-	1,0	8,5	1,5	0,5	-	0,5	-	200
1991	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1992	-	2,1	-	-	-	4,2	83,9	6,3	-	-	-	3,5	-	-	-	-	-	143
1993	0,8	9,0	1,6	0,8	-	0,8	70,8	4,9	-	-	-	11,4	-	-	-	-	-	123
1994	-	5,3	-	-	-	-	89,4	5,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	94
1995	-	7,0	4,2	-	-	7,0	63,9	11,1	1,4	-	1,4	4,2	-	-	-	-	-	72
1996	-	22,9	-	-	-	1,6	58,7	3,3	-	-	-	13,6	-	-	-	-	-	244
1997	0,8	9,3	3,7	-	0,4	8,5	48,6	15,9	-	-	3,3	8,9	0,4	-	-	-	0,4	270
1998	10,3	8,9	1,5	-	0,7	12,6	61,8	0,7	-	-	2,2	0,7	-	-	0,7	-	-	136
1999	4,8	22,6	4,1	-	1,0	21,1	40,3	4,5	-	-	1,3	0,3	-	-	-	-	-	291
<i>Среднее</i>	<i>1,3</i>	<i>8,2</i>	<i>1,4</i>	<i>0,1</i>	<i>0,2</i>	<i>5,1</i>	<i>68,4</i>	<i>7,9</i>	<i>0,1</i>	+	<i>0,8</i>	<i>6,0</i>	<i>0,3</i>	+	<i>0,1</i>	<i>0,1</i>	+	-

Примечание. Здесь и далее (+) – менее 0,1 %.

расы нерки р. Большой особи возраста 2.3 составляют 25,8 %, а у поздней – только 6,0 %. Следует отметить, что среди рыб ранней сезонной расы в некоторые годы особи возраста 2.3 по численности преобладают над рыбами возраста 1.3.

По данным табл. 3, в имеющихся выборках за 1986–1999 гг. среди ранней расы самки в среднем составили 49,0 % (минимум – 25,8 %, максимум – 61,5 %, $n = 10$ лет), поздней – 54,3 % (минимум – 39,4 %, максимум – 62,5 %, $n = 13$ лет).

Анализ возрастного состава самцов и самок свидетельствует (табл. 3), что в среднем в 1986–1999 гг. среди особей ранней расы все рыбы, имеющие продолжительность морского периода 1 или 2 года, – самцы. Среди особей поздней расы все рыбы, имеющие продолжительность морского периода жизни 1 год, являются самцами, а среди рыб, проживших 2 года в море, иногда встречаются и самки.

Самцы и самки нерки среди особей возраста 1.3 у ранней расы встречаются приблизительно в равной мере – соответственно 23,6 и 22,7 %, у поздней встречаемость самцов несколько ниже, чем самок, – соответственно 31,7 и 36,7 % (табл. 3).

Среди особей как ранней, так и поздней расы с 4 морскими годами встречаются самцы, и самки, но последние чаще. Среди рыб, проживших 5 лет в море, в обеих расах встречались исключительно самки.

Анализ среднего возраста самцов и самок нерки р. Большой на материалах 1986–1999 гг. показал, что нерка ранней сезонной расы имеет несколько большую продолжительность как пресноводного, так и морского периода жизни по сравнению с особями поздней. Так, средняя продолжительность пресноводного периода жизни у ранней нерки (оба пола) составила 1.255, поздней – 0.966; морского у ранней – 3.133, поздней – 3.024 лет.

На материалах 1986–1999 гг. мы провели изучение взаимосвязи между средней продолжительностью пресноводного и морского периодов жизни нерки р. Большой (с подразделением на раннюю и позднюю расу).

У нерки ранней сезонной расы у самцов и самок (и на объединенных данных) наблюдаются очень низкие и недостоверные коэффициенты корреляции рангов ($r_s = -0,115-0,067$, $P > 0,05$, $n = 10$). У нерки поздней сезонной расы можно только предполагать наличие слабой положительной связи между рассматриваемыми признаками (у самцов – $r_s = 0,509$, у самок – $r_s = 0,465$, у обоих полов – $r_s = 0,396$, $P > 0,05$, $n = 13$), так как на имеющихся материалах она была недостоверна. Во всех случаях линии регрессии имели хорошо выраженный положительный тренд между признаками.

Длина и масса тела. В табл. 4, 5 представлены длина и масса тела самцов и самок ранней и поздней нерки р. Большой в 1986–1999 гг. по отдельным наиболее многочисленным возрастным группам. До настоящего времени материалы по длине и массе тела нерки р. Большой в 1973–1990 гг. были опубликованы без деления по возрастным группам (Бугаев, 1995).

Ранее было сделано предположение (Бугаев, 1995), что на длину тела половозрелой нерки р. Большой, так же как и нерки р. Озерной, влияет численность горбуши западной Камчатки. Вопрос о влиянии численности горбуши северо-восточной Камчатки из-за отсутствия данных за отдельные годы оставался открытым (Бугаев, 1995).

По нашим данным (Бугаев, 1995), в 1973–1989 гг. (за 1984 г. материалы отсутствуют) средняя длина тела самцов (самок) ранней расы состав-

Таблица 3
 Возрастной состав самцов и самок половозрелой нерки р. Большой из промысловых уловов в 1986–1999 гг., %
 Table 3
 Age composition of mature Bolshaya river sockeye salmon males and females from catches in 1986–1999, %

Год	0.2		0.3		0.4		0.5		1.1		1.2		1.3		1.4		1.5		2.1		
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	
1986	-	-	0,4	3,9	-	-	-	-	-	-	-	-	29,3	45,0	1,8	3,5	-	-	-	-	
1987	-	-	-	0,4	-	-	-	-	-	7,4	-	-	26,1	31,9	3,5	7,5	-	-	-	-	
1988	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1989	-	-	8,5	15,2	0,3	-	-	-	-	-	-	-	23,9	29,8	4,1	13,1	-	-	-	-	
1990	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,7	24,1	14,8	11,1	-	-	-	-	
1991	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1992	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1993	-	-	1,0	2,0	-	-	-	-	-	1,0	-	-	35,7	33,7	2,0	10,2	-	-	-	-	
1994	-	-	4,1	4,1	-	-	-	-	-	-	-	-	28,1	21,9	1,4	4,8	-	-	-	-	
1995	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1996	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,2	-	-	32,3	3,2	3,2	6,5	-	-	-	-	
1997	-	-	1,0	-	-	-	-	-	-	1,0	-	-	17,3	14,4	3,9	-	-	-	-	-	
1998	-	-	7,5	3,7	-	-	-	-	2,8	0,9	-	-	19,6	15,9	4,7	15,0	-	-	-	-	
1999	-	-	-	2,3	3,5	0,4	-	-	-	9,3	-	-	19,8	7,0	4,7	12,8	-	-	-	-	
<i>Среднее</i>	-	-	2,2	2,9	0,4	0,5	-	-	0,3	3,1	-	-	23,6	22,7	4,4	8,4	-	-	-	-	
Всего, %																					
Год	2.2		2.3		2.4		2.5		3.2		3.3		3.4		Всего, %		Всего, экз.		Оба пола		
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	
1986	0,9	-	3,1	3,1	0,9	0,9	-	-	-	-	-	-	-	-	43,7	56,3	100	129	229	-	
1987	0,4	-	11,5	12,0	0,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	48,2	51,8	109	117	226	-	
1988	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1989	-	-	1,2	2,3	0,6	0,9	-	-	-	-	-	-	-	-	38,5	61,5	132	211	343	-	
1990	-	-	14,8	16,7	3,7	7,4	-	-	-	-	-	-	-	-	38,9	61,1	21	33	54	-	
1991	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1992	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1993	-	-	5,1	7,1	1,0	1,0	-	-	-	-	-	-	-	-	45,9	54,1	45	53	98	-	
1994	0,7	-	9,6	19,9	2,7	2,7	-	-	-	-	-	-	-	-	46,6	53,4	68	78	146	-	
1995	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1996	6,5	-	25,8	16,1	3,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	74,2	25,8	23	8	31	-	
1997	2,9	-	32,7	21,2	1,9	2,9	-	-	-	-	-	-	-	-	60,6	39,4	63	41	104	-	
1998	-	-	12,2	12,2	3,7	0,9	-	-	-	-	-	-	-	-	51,4	48,6	55	52	107	-	
1999	-	-	22,0	9,3	2,3	5,8	-	-	-	-	-	-	-	-	61,6	38,4	53	33	86	-	
<i>Среднее</i>	1,1	-	13,8	12,0	2,1	2,3	-	-	-	-	-	-	-	-	51,0	49,0	-	-	-	-	

Окончание табл. 3
Table 3 finished

Год	0.2		0.3		0.4		0.5		1.1		1.2		1.3		1.4		1.5		2.1		
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	
1986	-	-	0,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	42,0	45,8	1,1	3,2	-	-	-	-	
1987	-	-	1,0	0,3	-	-	-	-	-	-	0,6	-	31,9	42,9	1,9	5,2	-	-	-	-	
1988	-	-	1,1	1,1	-	-	-	-	-	-	-	-	34,8	39,3	11,2	5,6	-	-	-	0,3	
1989	-	-	1,5	1,5	-	-	-	-	-	-	-	-	34,9	36,3	1,5	4,5	-	-	-	-	
1990	-	-	2,5	2,0	-	-	-	-	-	-	0,5	-	29,5	37,0	4,5	11,0	-	-	-	-	
1991	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	
1992	-	-	0,7	1,4	-	-	-	-	-	-	2,1	-	38,5	45,4	2,1	4,2	-	-	-	-	
1993	0,8	-	4,9	4,1	0,8	-	-	0,8	-	-	-	-	35,0	35,8	0,8	4,1	-	-	-	-	
1994	-	-	2,1	3,2	-	-	-	-	-	-	-	-	54,3	35,1	4,3	1,1	-	-	-	-	
1995	-	-	2,8	4,2	1,4	2,8	-	-	-	-	-	-	26,4	37,5	1,4	9,7	-	-	-	1,4	
1996	-	-	9,0	13,9	-	-	-	-	-	-	0,4	0,4	27,1	31,6	0,8	2,5	-	-	-	-	
1997	0,4	0,4	3,7	5,6	-	3,7	-	-	0,4	4,1	4,4	4,4	23,0	25,6	3,7	12,2	-	-	-	-	
1998	8,8	1,5	1,5	7,4	-	1,5	-	-	0,7	7,4	5,2	22,1	39,7	22,1	0,7	0,7	-	-	-	-	
1999	4,5	0,3	8,2	14,4	-	4,1	-	-	1,0	18,7	2,4	13,7	26,6	13,7	1,4	3,1	-	-	-	-	
Среднее	1,1	0,2	3,0	5,2	0,3	1,1	-	0,1	0,2	3,8	1,3	31,7	36,7	31,7	2,7	5,2	-	-	-	0,1	
Всего, экз.																					
Год	2.2		2.3		2.4		2.5		3.2		3.3		3.4		Всего, %		Самцы		Оба пола		
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	
1986	0,5	-	1,6	1,6	0,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	49,5	50,5	93	95	188	188	
1987	-	0,3	5,5	3,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	45,8	54,2	142	168	310	310	
1988	-	-	3,4	2,3	-	1,1	-	-	-	-	-	-	-	-	49,4	50,6	44	45	89	89	
1989	-	-	1,5	7,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	42,4	57,6	28	38	66	66	
1990	1,0	-	3,5	5,0	1,0	0,5	-	0,5	-	-	-	-	-	-	42,5	57,5	85	115	200	200	
1991	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1992	-	-	-	3,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	43,4	56,6	62	81	143	143	
1993	-	-	-	5,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	48,8	51,2	60	63	123	123	
1994	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	60,6	39,4	57	37	94	94	
1995	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37,5	62,5	27	45	72	72	
1996	-	-	1,4	4,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	44,7	55,3	109	135	244	244	
1997	0,7	2,6	6,6	7,0	-	0,4	-	-	-	-	-	-	-	-	39,3	60,7	106	164	270	270	
1998	0,7	1,5	3,3	5,6	-	-	-	-	0,7	-	-	-	0,4	-	41,2	58,8	56	80	136	136	
1999	1,0	0,3	0,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	48,8	51,2	142	149	291	291	
Среднее	0,3	0,5	2,4	3,6	0,1	0,2	-	+	0,1	0,1	-	-	+	45,7	54,3	142	149	291	291	291	

Таблица 4

Длина тела самцов и самок половозрелой нерки р. Большой наиболее многочисленных возрастных групп из промысловых уловов в 1986–1999 гг., см

Table 4

Body length of males and females from the most numerous age groups of mature Bolshaya river sockeye salmon from catches in 1986–1999, cm

Год	0.3		1.2		1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		Среднее*	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1986	63,00	57,11	45,88	—	61,15	57,01	66,00	—	—	—	61,29	58,14	65,50	57,50	58,54	57,25
1987	—	56,00	46,79	—	61,41	56,64	65,00	—	—	—	62,58	56,59	69,00	—	60,00	57,15
1988	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1989	62,97	57,71	—	—	62,13	58,16	64,71	61,13	—	—	61,75	57,75	63,50	62,33	62,61	58,71
1990	—	—	43,00	—	52,00	54,15	65,94	58,50	—	—	59,87	55,22	62,00	59,00	60,83	55,91
1991	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1992	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1993	52,00	58,00	44,00	—	60,40	55,67	64,50	58,10	—	—	62,20	56,57	63,00	60,00	60,29	56,41
1994	58,83	55,33	—	—	60,10	56,75	65,00	59,86	47,00	—	61,36	56,86	66,50	60,25	60,57	57,14
1995	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1996	—	—	47,00	—	58,10	57,00	64,00	58,50	45,00	—	60,25	56,80	63,00	—	57,69	57,25
1997	51,00	—	48,00	—	60,67	56,20	65,50	—	45,67	—	62,29	56,59	64,00	45,00	60,89	55,59
1998	59,37	55,25	44,00	—	59,05	54,59	61,20	56,50	—	—	60,54	56,15	61,50	58,00	58,25	55,75
1999	—	—	46,69	—	57,24	54,50	64,63	56,73	—	—	60,11	55,06	61,00	58,30	57,66	56,38
<i>Среднее</i>	<i>57,86</i>	<i>56,57</i>	<i>45,67</i>	—	<i>59,23</i>	<i>56,07</i>	<i>64,65</i>	<i>58,81</i>	<i>45,73</i>	—	<i>61,22</i>	<i>56,57</i>	<i>63,90</i>	<i>57,55</i>	<i>59,73</i>	<i>56,75</i>
1986	76,00	—	50,80	—	69,63	64,49	71,50	66,83	—	—	69,33	64,33	72,00	—	68,54	64,63
1987	68,00	62,67	50,40	50,00	66,20	63,64	69,50	65,44	—	55,00	65,65	61,50	—	—	64,49	63,65
1988	—	64,00	—	—	66,26	63,09	70,20	64,60	—	—	58,00	61,50	—	67,00	66,59	63,33
1989	65,00	64,17	56,00	—	67,74	62,21	69,00	63,33	—	—	60,00	63,80	—	—	67,14	62,81
1990	68,40	66,25	55,00	56,00	68,05	63,55	70,22	66,68	58,00	—	67,71	61,70	73,00	65,00	67,95	63,87
1991	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1992	56,00	62,50	53,00	56,33	65,65	62,43	67,33	64,00	—	—	61,80	61,80	—	—	64,97	62,28
1993	65,67	62,00	50,00	—	66,91	62,57	72,00	62,00	—	—	65,00	60,43	—	—	66,00	62,27
1994	68,50	61,67	—	—	66,86	62,12	67,75	66,00	—	—	—	—	—	—	66,98	62,19
1995	65,50	62,33	53,00	57,00	67,68	62,44	74,00	64,14	—	55,00	—	62,00	—	—	65,78	62,67
1996	68,50	63,97	54,00	58,00	67,36	63,18	66,00	64,67	—	—	66,87	63,71	—	—	67,13	63,47
1997	65,30	61,00	51,82	53,83	65,55	61,77	67,40	63,48	52,00	51,86	65,78	61,87	—	69,00	63,70	61,29
1998	64,50	60,90	53,10	55,29	66,50	60,24	—	60,00	58,00	56,50	—	60,00	—	—	59,77	59,76
1999	63,13	60,55	50,85	54,43	65,08	69,45	68,00	63,11	48,67	56,00	67,00	—	—	—	57,19	60,46
<i>Среднее</i>	<i>66,21</i>	<i>62,67</i>	<i>52,54</i>	<i>55,11</i>	<i>66,88</i>	<i>63,17</i>	<i>69,41</i>	<i>64,18</i>	<i>54,73</i>	<i>54,87</i>	<i>65,04</i>	<i>62,06</i>	<i>72,50</i>	<i>67,00</i>	<i>65,09</i>	<i>62,51</i>

* Здесь и далее среднее значение по всем возрастным группам, отмеченным в табл. 2.

Таблица 5

Масса тела самцов и самок половозрелой нерки р. Большой наиболее многочисленных возрастных групп из промысловых уловов в 1986–1999 гг., кг

Table 5
Body weight of males and females from the most numerous age groups of mature Bolshaya river sockeye salmon from catches in 1986–1999, kg

Год	0.3		1.2		1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		Среднее	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1986	3,00	2,14	1,11	—	2,60	2,14	2,99	2,45	—	—	2,55	2,28	3,26	2,20	2,35	2,17
1987	—	1,70	1,36	—	2,55	2,03	3,11	2,39	1,09	—	2,69	1,98	3,52	—	2,47	2,07
1988	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1989	2,85	2,14	—	—	2,70	2,21	3,15	2,58	—	—	2,38	2,21	3,01	2,76	2,78	2,28
1990	—	—	1,00	—	1,82	2,05	1,60	2,64	—	—	2,81	2,09	3,31	2,56	2,97	2,23
1991	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1992	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1993	1,49	2,07	0,91	—	2,49	1,96	2,87	2,20	—	—	2,84	2,02	2,94	2,45	2,50	2,01
1994	2,40	1,78	—	—	2,33	2,00	2,92	2,35	1,04	—	2,54	2,00	3,30	2,32	2,43	2,03
1995	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1996	—	—	1,12	—	2,31	2,08	3,20	2,31	0,97	—	2,59	2,10	3,04	—	2,31	2,15
1997	1,56	—	1,21	—	2,67	2,11	3,48	—	1,10	—	2,79	2,16	2,86	1,37	2,68	2,08
1998	2,52	2,00	0,93	—	2,45	1,92	2,62	2,11	—	—	2,55	2,02	2,49	1,94	2,37	2,02
1999	—	—	1,26	—	2,34	1,90	3,11	2,17	—	—	2,59	1,98	2,83	2,48	2,37	2,15
<i>Среднее</i>	<i>2,30</i>	<i>1,97</i>	<i>1,11</i>	—	<i>2,43</i>	<i>2,04</i>	<i>2,91</i>	<i>2,36</i>	<i>1,05</i>	—	<i>2,63</i>	<i>2,08</i>	<i>3,06</i>	<i>2,26</i>	<i>2,52</i>	<i>2,12</i>
1986	5,71	—	1,46	—	3,95	3,14	4,64	3,70	1,85	—	3,67	3,06	3,84	—	3,80	3,17
1987	3,64	2,79	1,41	1,52	3,46	2,99	4,01	2,72	—	1,82	3,27	2,62	—	—	3,55	2,96
1988	—	2,88	—	—	3,41	2,93	4,21	3,22	—	—	2,36	2,67	—	3,74	3,52	2,98
1989	3,13	3,03	1,87	—	3,64	2,87	3,73	2,94	—	—	2,43	3,11	—	—	3,54	2,93
1990	3,80	2,53	1,85	1,82	3,91	3,10	4,34	3,51	2,90	—	3,81	2,68	4,81	3,39	3,90	3,12
1991	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1992	2,06	3,01	1,75	2,13	3,47	2,93	3,88	3,10	—	—	—	2,87	—	—	3,38	2,91
1993	3,35	2,86	1,16	—	3,64	2,97	4,84	2,98	—	—	3,28	2,59	—	—	3,50	2,92
1994	3,85	2,89	—	—	3,60	2,85	3,80	3,45	—	—	—	—	—	—	3,62	2,87
1995	3,18	2,66	1,52	2,21	3,46	2,75	4,40	2,86	—	1,74	—	2,75	—	—	3,21	2,77
1996	3,79	3,08	1,84	2,31	3,62	2,98	3,43	3,28	—	—	3,50	3,03	—	—	3,59	3,02
1997	3,43	2,73	1,59	1,76	3,26	2,80	3,31	3,01	1,25	1,68	3,32	2,81	—	3,94	3,03	2,73
1998	3,38	2,56	1,78	1,92	3,39	2,51	—	2,76	1,98	1,94	—	2,61	—	—	2,59	2,45
1999	3,16	2,73	1,64	1,99	3,47	2,74	3,85	3,13	1,37	2,05	4,13	—	—	—	2,47	2,75
<i>Среднее</i>	<i>3,54</i>	<i>2,81</i>	<i>1,62</i>	<i>1,96</i>	<i>3,56</i>	<i>2,89</i>	<i>4,04</i>	<i>3,13</i>	<i>1,87</i>	<i>1,85</i>	<i>3,31</i>	<i>2,80</i>	<i>4,33</i>	<i>3,69</i>	<i>3,36</i>	<i>2,89</i>

ляла 56,43 (56,22) см, поздней – 63,65 (61,19) см; средняя масса тела самцов (самок) ранней расы – 2,239 (2,138) кг, поздней – 3,257 (2,845) кг.

Как видно из данных табл. 4, 5, в 1986–1999 гг. средняя длина и масса тела особей ранней расы нерки р. Большой были ниже, чем поздней. Так, средняя длина тела самцов (самок) ранней нерки составляла 59,73 (56,75) см, поздней – 65,09 (62,51) см; средняя масса тела самцов (самок) ранней расы – 2,52 (2,12) кг, поздней – 3,36 (2,89) кг.

Из проведенного сравнения следует, что в 1973–1983 гг. длина и масса тела самцов и самок нерки р. Большой (за исключением одного случая по массе тела у поздней нерки), была несколько меньше, чем в 1986–1999 гг.

Как и в случае с неркой рек Озерная и Камчатка (Бугаев, Дубынин, наст. сб.), без всякого сомнения, на длину и массу тела нерки р. Большой влияет комплекс факторов.

Анализ показал, что на длину самцов ранней нерки р. Большой (BOLMEA) влияли следующие факторы (см. табл. 1):

$$\text{LnBOLMEA} = 3,0991 + 0,0241 \cdot \text{LnPINE} - 0,0745 \cdot \text{LnRUNKAM} - 0,0281 \cdot \text{LnOZZR} + 0,0719 \cdot \text{LnRUNKAMBF} + 0,3004 \cdot \text{LnLSMKUBF} - 0,0820 \cdot \text{LnTVOZ} - 0,0011 \cdot \text{LnPINEBF}; R = 1,000, P < 0,01, n = 9;$$

самок (BOLFEA):

$$\text{LnBOLFEA} = 4,1217 + 0,0516 \cdot \text{LnWSMKUBF} - 0,0802 \cdot \text{LnTVOZBF}; R = 0,713, P > 0,05, n = 9.$$

На массу тела самцов ранней нерки р. Большой (BOLWMEA) влияли факторы:

$$\text{LnBOLWMEA} = 2,3927 - 0,1725 \cdot \text{LnRUNKAM} + 0,0511 \cdot \text{LnPINE} - 0,1438 \cdot \text{LnWSMKU} - 0,1323 \cdot \text{LnWSMKUBF} + 0,1148 \cdot \text{LnTVOZBF} - 0,0137 \cdot \text{LnPINWEBF} - 0,0050 \cdot \text{LnPINWE}; R = 1,000, P < 0,05, n = 9;$$

самок (BOLWFEA):

$$\text{LnBOLWFEA} = 1,2040 - 0,0620 \cdot \text{LnRUNKAM}; R = 0,720, P < 0,05.$$

На длину тела самцов поздней нерки р. Большой (BOLMLT) влияли факторы:

$$\text{LnBOLMLT} = 3,1443 + 0,1116 \cdot \text{LnOZRUNBF} + 0,0444 \cdot \text{LnOZRUN} - 0,1670 \cdot \text{LnTVOZBF} + 0,0297 \cdot \text{LnPINWE}; R = 0,962, P < 0,05, n = 9;$$

самок (BOLFLT):

$$\text{LnBOLFLT} = 3,5607 - 0,0453 \cdot \text{LnPINWE} - 0,0121 \cdot \text{LnPINWEBF} - 0,0168 \cdot \text{LnPINEBF} + 0,0444 \cdot \text{LnPINWEBF} - 0,1167 \cdot \text{LnTVOZBF} + 0,0194 \cdot \text{LnOZRUNBF} + 0,1709 \cdot \text{LnLSMKU}; R = 1,000, P > 0,05, n = 9.$$

На массу тела самцов поздней нерки р. Большой (BOLWML) влияли факторы:

$$\text{LnBOLWML} = -0,0894 + 0,2389 \cdot \text{LnWSMKUBF} + 0,2713 \cdot \text{LnOZRUNBF} - 0,0488 \cdot \text{LnPINWBF} - 0,5190 \cdot \text{LnTVOZBF} + 0,1348 \cdot \text{LnPINWEBF} - 0,0744 \cdot \text{LnPINEBF} - 0,0541 \cdot \text{LnZRKAMBF}; R = 1,000, P < 0,01, n = 9;$$

самок (BOLWFL):

$$\text{LnBOLWFL} = -2,9709 - 0,0009 \cdot \text{LnPINWE} - 0,0465 \cdot \text{LnPINWBF} + 0,2233 \cdot \text{LnOZRUNBF} - 0,1132 \cdot \text{LnPINEBF} + 1,0080 \cdot \text{LnTVOZ} + 0,0395 \cdot \text{LnPINWEBF} + 0,0091 \cdot \text{LnRUNKANBF}; R = 1,000, P < 0,01, n = 9.$$

Проведенные в последнее время исследования показали (Бугаев и др., 2001а, в печати; Бугаев, Дубынин, наст. сб.), что у нерки из ряда рек западной Камчатки (Палана, Хайрюзова, Ича, Крутогорова, Воровская, Кихчик и Озерная) в некоторых случаях наблюдается наличие высоких и достоверных корреляций между длиной и массой тела, а в некоторых – нет. Сделано предположение (Бугаев и др., в печати), что данная ситуация связана прежде всего с влиянием численности горбуши западной

Камчатки на рост западнокамчатской нерки, так как в морской период жизни эти виды являются пищевыми конкурентами (Андриевская, 1975; Бирман, 1985; Карпенко, 1998; и др.).

Наличие или отсутствие высокой корреляции между длиной и массой тела у половозрелой нерки из разных рек западной Камчатки представляется необычайно интересным и важным в изучении морского периода жизни нерки. Возможно, отмеченные факты (Бугаев и др., в печати) являются фрагментами более широких закономерностей, которые будут выявлены в дальнейшем.

В связи с вышеизложенным для накопления необходимых материалов (прежде всего по западнокамчатской нерке) в настоящей работе (по данным табл. 4, 5) мы провели анализ взаимосвязи между длиной и массой тела половозрелой рыбы р. Большой в 1986–1999 гг.

Так, у ранней нерки в 1986–1999 гг. у самцов (самок) без подразделения на возрастные группы значения коэффициентов корреляции рангов Спирмена между средними ежегодными показателями (табл. 4, 5) длины и массы тела составляли: $r_s = 0,857$, $P < 0,01$, $n = 10$ ($r_s = 0,412$, $P > 0,05$, $n = 10$); а у поздней нерки – $r_s = 0,874$, $P < 0,001$, $n = 13$ ($r_s = 0,940$, $P < 0,001$, $n = 13$).

У самцов (самок) ранней нерки возраста 1.3 значения коэффициентов корреляции рангов Спирмена между показателями длины и массы тела в 1986–1999 гг. составляли: $r_s = 0,891$, $P < 0,001$, $n = 10$ ($r_s = 0,709$, $P < 0,05$, $n = 10$); а у поздней нерки – $r_s = 0,720$, $P < 0,01$, $n = 13$ ($r_s = 0,564$, $P < 0,05$, $n = 13$).

Используя данные В.Ф.Бугаева (1995) по нерке р. Большой, у самцов (самок) без подразделения на возрастные группы, мы рассчитали коэффициенты корреляции рангов Спирмена для периода 1973–1983 гг. между показателями длины и массы тела у нерки раннего хода: $r_s = 0,850$, $P < 0,01$, $n = 9$ ($r_s = -0,218$, $P > 0,05$, $n = 9$); а у нерки позднего хода $r_s = 0,900$, $P < 0,001$, $n = 11$ ($r_s = 0,456$, $P > 0,05$, $n = 11$).

Наблюдающиеся различия в соотношении длины и массы тела самцов и самок ранней и поздней сезонных рас половозрелой нерки р. Большой в 1973–1983 и 1986–1999 гг. мы связываем с межгодовыми различиями в условиях жизни рыб в морской период жизни (Bugayev, Dibunin, 2000; Bugayev, 2001; Бугаев, Дубынин, наст. сб.).

Коэффициенты зрелости. Материалы по коэффициентам зрелости по ранней и поздней нерке р. Большой (объединенные данные по всем возрастным группам) за 1973–1989 гг. были опубликованы ранее (Бугаев, 1995); при этом стоит отметить, что в некоторые годы материалы отсутствовали. В табл. 6 представлены коэффициенты зрелости самцов и самок ранней и поздней нерки р. Большой за 1986–1999 гг.

На коэффициенты зрелости самцов ранней нерки р. Большой (BOLGDMEA) влияли следующие факторы (см. табл. 1):

$$\text{LnBOLGDMEA} = 7,7664 + 0,1002 \cdot \text{LnPINW} - 2,2565 \cdot \text{LnTVOZ} + 0,0295 \cdot \text{LnPINWE} - 0,0437 \cdot \text{LnPINWEBF} + 0,0480 \cdot \text{LnPINWEBF} - 0,9783 \cdot \text{LnLSMKUBF} + 0,3384 \cdot \text{LnOZZR}; R = 1,000, P < 0,01, n = 9;$$

самок (BOLGDFEA):

$$\text{LnBOLGDFEA} = -17,1367 + 3,2747 \cdot \text{LnLSMKU} + 0,4292 \cdot \text{LnPINWE} + 0,2033 \cdot \text{LnTVOZBF} + 0,4611 \cdot \text{LnOZZRBF} - 0,2178 \cdot \text{LnRUNKAM} - 0,6426 \cdot \text{LnWSMKUBF} + 0,0854 \cdot \text{LnOZRUN}; R = 1,000, P < 0,05, n = 9.$$

На коэффициенты зрелости самцов поздней нерки р. Большой (BOLGDMLT) влияли факторы:

Таблица 6
 Коэффициенты зрелости самцов и самок половозрелой нерки р. Большой наиболее многочисленных возрастных групп
 из промысловых уловов в 1986–1999 гг., %

Table 6
 Coefficients of maturity of males and females from the most numerous age groups of mature Bolshaya river sockeye salmon
 from catches in 1986–1999, %

Год	0.3		1.2		1.3		1.4		2.2		2.3		2.4		Среднее		
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	
1986	2,33	6,62	4,97	—	2,87	6,92	2,24	2,24	7,22	5,75	—	2,74	6,22	2,46	6,36	3,24	6,87
1987	—	7,64	5,29	—	3,22	7,75	3,30	3,30	7,34	5,82	—	2,98	7,52	1,70	—	3,44	7,64
1988	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1989	2,55	7,31	—	—	2,64	7,12	2,61	2,61	7,00	—	—	3,25	6,29	1,77	5,05	2,63	7,07
1990	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1991	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1992	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1993	6,71	6,66	3,29	—	2,88	7,11	2,24	2,24	7,30	—	—	2,58	7,03	2,04	5,31	2,89	7,09
1994	3,73	8,52	—	—	3,59	7,78	2,58	2,58	8,82	4,23	—	3,41	7,96	2,78	7,42	3,50	7,98
1995	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1996	—	—	6,25	—	3,18	4,81	2,94	2,94	5,95	4,60	—	3,24	5,23	2,63	—	3,42	5,36
1997	4,75	—	4,47	—	3,02	6,78	3,63	3,63	—	5,67	—	2,83	7,09	2,75	8,22	3,12	7,07
1998	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1999	—	—	4,14	—	2,42	6,35	2,88	2,88	6,10	—	—	2,35	6,41	1,97	6,39	2,64	6,35
<i>Среднее</i>	<i>4,01</i>	<i>7,35</i>	<i>4,74</i>	—	<i>2,98</i>	<i>6,83</i>	<i>2,80</i>	<i>2,80</i>	<i>7,10</i>	<i>5,21</i>	—	<i>2,92</i>	<i>6,72</i>	<i>2,26</i>	<i>6,46</i>	<i>3,11</i>	<i>6,93</i>
1986	6,13	—	6,76	—	2,85	9,60	4,09	4,09	7,81	7,57	—	2,99	10,01	1,56	—	3,17	9,50
1987	3,79	10,80	6,29	15,14	3,51	10,15	3,21	3,21	9,15	—	10,99	3,56	6,45	—	—	3,82	9,85
1988	—	10,42	—	—	2,98	8,92	2,71	2,71	8,78	—	—	3,42	11,02	—	7,89	2,95	9,12
1989	2,55	11,24	4,27	—	3,17	9,59	3,48	3,48	8,98	—	—	2,47	8,24	—	—	3,18	9,62
1990	2,55	11,73	4,80	5,49	2,94	8,90	2,84	2,84	8,33	4,60	—	2,62	8,25	3,32	8,65	2,94	8,84
1991	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1992	2,91	8,16	5,70	6,58	3,43	9,08	3,00	3,00	9,00	—	—	—	8,33	—	—	3,51	8,91
1993	3,20	10,34	5,17	—	3,03	8,22	3,30	3,30	8,08	—	—	2,23	6,12	—	—	3,03	8,18
1994	2,75	7,75	—	—	3,90	9,23	4,02	4,02	9,57	—	—	—	—	—	—	3,86	9,12
1995	6,18	10,06	5,43	9,50	3,55	8,81	3,64	3,64	7,76	—	5,75	—	12,36	—	—	4,02	8,79
1996	3,10	9,16	4,57	8,66	2,95	8,55	2,89	2,89	9,48	—	—	2,98	10,11	—	—	3,03	8,94
1997	3,02	10,36	4,51	9,81	3,01	9,73	3,15	3,15	10,39	3,84	8,60	2,44	11,21	—	6,40	3,13	10,31
1998	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1999	3,15	9,83	4,99	8,60	3,16	9,41	3,59	3,59	9,11	5,30	4,87	2,38	—	—	—	4,14	9,38
<i>Среднее</i>	<i>3,58</i>	<i>9,99</i>	<i>5,25</i>	<i>9,11</i>	<i>3,21</i>	<i>9,18</i>	<i>3,33</i>	<i>3,33</i>	<i>8,87</i>	<i>5,33</i>	<i>7,55</i>	<i>2,79</i>	<i>9,21</i>	<i>2,44</i>	<i>7,65</i>	<i>3,40</i>	<i>9,21</i>

$\text{LnBOLGDMLT} = -6,5348 + 0,6689 \cdot \text{LnWSMKU} + 0,2174 \cdot \text{LnPINWE} + 0,3467 \cdot \text{LnOZZR} + 0,1689 \cdot \text{LnOZZRBF} + 0,4468 \cdot \text{LnWSMKUBF} + 0,0568 \cdot \text{LnRUNKAM} + 0,0609 \cdot \text{LnRUNKAMBF}$; $R = 1,000$, $P < 0,05$, $n = 9$;

самок (BOLGDFLT):

$\text{LnBOLGDFLT} = 0,6238 + 0,0430 \cdot \text{LnPINWBF} + 0,0435 \cdot \text{LnPINW} + 0,1815 \cdot \text{LnPINWEBF} - 0,0717 \cdot \text{LnPINEBF} + 0,0350 \cdot \text{LnOZRUNBF} - 0,2456 \cdot \text{LnTVOZBF} + 0,2646 \cdot \text{LnLSMKUBF}$; $R = 0,999$, $P > 0,05$, $n = 9$.

Плодовитость. Данные о плодовитости самок ранней и поздней нерки р. Большой по объединенным материалам за 1986–1990 гг. по отдельным возрастным группам были опубликованы ранее (Бугаев, 1995). В табл. 7 представлены полные материалы о ежегодной плодовитости ранней и поздней сезонных рас в 1986–1999 гг.

Таблица 7

Абсолютная плодовитость самок нерки р. Большой в 1987–1999 гг., тыс. шт.

Table 7

Absolute fecundity of Bolshaya river sockeye salmon females in 1987–1999, thousands of eggs

Год	0.3	1.2	1.3	1.4	2.2	2.3	2.4	Среднее	
				Ранний ход					
1987	2241	–	3278	3713	–	3159	–	3305	
1988	–	–	–	–	–	–	–	–	
1989	4059	–	4124	4215	–	4005	3876	4118	
1990	–	–	5149	4631	–	–	–	5095	
1991	–	–	–	–	–	–	–	–	
1992	–	–	–	–	–	–	–	–	
1993	3148	–	3839	3868	–	3820	3646	3812	
1994	3057	–	3426	4223	–	3497	3953	3523	
1995	–	–	–	–	–	–	–	–	
1996	–	–	3295	3211	–	3094	–	3148	
1997	–	–	3604	–	–	3832	2856	3678	
1998	2754	–	2930	3227	–	2970	2900	3013	
1999	–	–	2848	2810	–	2738	3126	2892	
<i>Среднее</i>	<i>3052</i>	<i>–</i>	<i>3610</i>	<i>3737</i>	<i>–</i>	<i>3389</i>	<i>3393</i>	<i>3620</i>	
				Поздний ход					
1987	4317	5316	5140	5353	3310	4572	–	5093	
1988	–	–	–	–	–	–	–	–	
1989	5846	–	4345	5489	–	4097	–	4663	
1990	4009	3180	5022	5480	–	3744	5725	4984	
1991	–	–	–	–	–	–	–	–	
1992	4782	4066	4832	4918	–	4539	–	4030	
1993	4115	–	4681	4475	–	3814	–	4517	
1994	7578	–	5585	6765	–	–	–	5831	
1995	–	–	–	–	–	–	–	–	
1996	4850	4100	4807	5158	–	5177	–	4875	
1997	4174	3490	4381	4419	3698	4040	3881	4249	
1998	4041	3716	4332	3863	3817	4884	–	4217	
1999	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Среднее</i>	<i>4857</i>	<i>3978</i>	<i>4792</i>	<i>5102</i>	<i>3608</i>	<i>4358</i>	<i>4803</i>	<i>4718</i>	

Примечание. Материалы за 1986 г. отсутствуют.

На абсолютную плодовитость самок ранней нерки р. Большой (BOLEGEA) влияли следующие факторы (табл. 1):

$\text{LnBOLEGEA} = 1,3281 - 1,2591 \cdot \text{LnRUNKAM} + 0,9263 \cdot \text{ZRKAM} + 1,7356 \cdot \text{LnLSMKUBF} + 0,1349 \cdot \text{LnOZZR}$; $R = 0,993$, $P < 0,001$, $n = 9$;

поздней (BOLEGLT):

$$\text{LnBOLEGLT} = -1,6574 + 0,8988 * \text{LnLSMKUBF} - 0,3812 * \text{LnRUNKAMBF} + 1,0486 * \text{LnWSMKUBF} + 0,0772 * \text{LnPINWEBF} + 0,6185 * \text{LnZRKAMBF} + 0,1972 * \text{Ln OZRUNBF} + 0,0057 * \text{LnOZZR}; R = 1,000, P < 0,05, n = 9.$$

Нерест и сроки нереста. По материалам 1981–1990 гг. среди отнерестившихся производителей в р. Большой (объединенные данные по стаду “БН” и группировке “БР”) ранняя нерка в отдельные годы составляла 10,2–89,3 % (в среднем – 55,1 %), поздняя – 10,7–89,7 % (в среднем – 44,9 %). В 1930–1940-е гг. соотношение ранней и поздней сезонных рас для нерки р. Большой было иным и составляло соответственно 25–30 и 70–75 % (Бугаев, 1995; А.Г.Остроумов, устное сообщение).

Приведенные примеры свидетельствуют о довольно сильном межгодовом варьировании соотношения отнерестившихся ранней и поздней сезонных рас нерки р. Большой. Последнее связано как с колебаниями численности сезонных рас, так и, вероятно, с межгодовой интенсивностью промысла (его особенности для нерки р. Большой будут рассмотрены ниже).

Начало нереста ранней сезонной расы нерки р. Большой по многолетним данным приходится на начало–середину июля, а конец – на начало–конец августа; массовый нерест – с середины июля по конец первой декады августа (Бугаев, 1995; А.Г.Остроумов, устное сообщение). Начало нереста поздней расы приходится на конец июля – конец августа, окончание – на начало сентября – конец октября; массовый нерест идет с середины августа по конец второй декады сентября (Бугаев, 1995; А.Г.Остроумов, устное сообщение).

Рост и скат молоди. Современными данными о росте молоди и скате смолтов нерки в бассейне р. Большой мы не располагаем. В литературе (Семко, 1954) имеются сведения о сезонном росте массы молоди нерки из ключа Карымайского, но они далеко не охватывают всего разнообразия роста молоди нерки в бассейне р. Большой, где молодь нагуливается как в озерах, так и в реке. Часть молоди, судя по возрастному составу половозрелых рыб, скатывается в море сеголетками (Семко, 1954; Бугаев, 1995).

Динамика численности. В отличие от крупных и ряда мелких стад нерки на Камчатке, для которых не существует проблемы оценки объема прибрежного и речного вылова, что позволяет оценить общий подход половозрелых рыб к устью нерестовой реки, для нерки р. Большой достоверная оценка прибрежного и речного вылова остается открытой по настоящий день (Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2001б). Это связано с тем, что половозрелая нерка крупнейшего в Азии стада нерки р. Озерной, устье которой расположено несколько южнее р. Большой, совершает сложные миграции вдоль побережья западной Камчатки (Бирман, Коновалов, 1968; Коновалов, 1971, Бирман, 1985), и уловы, добытые ставными неводами, расположенными между устьями этих двух рек, вероятно, содержат и особей из р. Озерной. Стадо нерки р. Озерной значительно доминирует по численности (М.М.Селифонов, устное сообщение).

Идентификацию уловов нерки (по структуре чешуи) из ставных неводов, расположенных в районе устья р. Большой (участок № 160б), на принадлежность к рыбам рек Озерной и Большой впервые провели только в 2001 г., и говорить о каких-то закономерностях пока преждевременно. Тем не менее необходимо отметить, что в уловах практически 100 % составляли рыбы р. Большой (А.В.Бугаев, устное сообщение).

Высокую встречаемость особей нерки р. Большой в 2001 г. в уловах невода №160б мы объясняем тем, что он располагается достаточно

близко к устью реки, куда особи нерки р. Озерной не подходят. Мы считаем, что в последующие годы для получения достоверных выводов о соотношении численности нерки рек Озерной и Большой в уловах морских ставных неводов необходимо собрать более репрезентативные материалы из нескольких неводов, расположенных как южнее, так и севернее устья р. Большой.

Кроме этого, как и для нерки других локальных стад на Камчатке (Бугаев, 1995; Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, наст. сб.), для нерки р. Большой существует проблема оценки численности зрелой части стада этой реки в море, где в экономической зоне России ведется дрейфтерный промысел лососей.

В последние годы с появлением большого числа рыбодобывающих предприятий в бассейне р. Большой и резким увеличением браконьерского промысла говорить о реальной межгодовой оценке вылова нерки этой реки и реставрировать предыдущий период стало еще проблематичнее.

С учетом всего вышеизложенного, как и ранее (Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2001б), у нерки р. Большой мы будем оценивать только межгодовую численность отнерестившихся производителей, что позволяет все же сделать некоторые выводы о динамике численности нерки этой реки.

К сожалению, мы пока не располагаем всеми необходимыми данными о раздельной численности производителей ранней и поздней сезонных рас нерки, отнерестившихся в бассейне р. Большой. Как было указано выше, сезонные расы мы рассматриваем (Бугаев, 1983, 1995) как структурные компоненты локальных стад разной степени сложности, подобно тому, как это делал С.М. Коновалов (1980).

Как видно на рис. 1, в 1957–2000 гг. численность производителей нерки, отнерестившихся в бассейне р. Большой, претерпевала значительные изменения. Так, в 1957–1967 гг. можно говорить о высокой численности производителей, затем в 1967–1983 гг. – о периоде устойчивой низкой численности. В последующие 1984–2000 гг. в целом происходило увеличение численности пропускаемых на нерестилища рыб, но при этом наблюдались отдельные годы с очень низким пропуском особей на нерестилища.

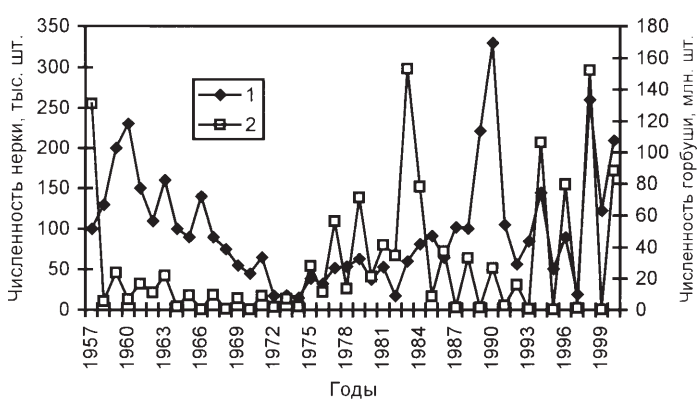


Рис. 1. Суммарная численность производителей ранней и поздней сезонных рас нерки, отнерестившихся в бассейне р. Большой (1), и суммарных подходов горбуши в море к берегам западной Камчатки после прохождения зоны дрейфтерного промысла (2) в 1957–2000 гг.

Fig. 1. Total number of early sockeye and late sockeye producers spawned in the basin of Bolshaya River (1), and total runs of pink salmon to the shores of West Kamchatka after passing the drift catch zone (2) in 1957–2000

Основной особенностью динамики численности нерки рек западной Камчатки является то, что колебание численности находится в боль-

шинстве случаев в одной фазе: одновременно численность вида почти во всех западнокамчатских реках уменьшается или увеличивается, что в полной мере относится и к рекам Большой и Озерной (Бугаев, 1995).

Так, ранее была отмечена высокая положительная достоверная корреляционная связь между численностью подходов нерки к устью р. Озерной и численностью рыбы, отнерестившейся в бассейне р. Большой, $r_s = 0,893$, $P < 0,01$ (Бугаев, 1995).

Причину однонаправленных колебаний численности нерки в большинстве рек западной Камчатки мы рассматриваем как следствие однонаправленных изменений в выживаемости особей различных стад в морской период жизни, который и определяет в целом динамику их численности на этом побережье (Бугаев, 1995).

Другой причиной, работающей синхронно с первой, может быть то, что с увеличением численности вида в р. Озерной несколько снижается общий пресс промысла на второстепенные стада нерки западной Камчатки.

Кроме того, на численность рыб, пропущенных на нерестилища, влияет и общая численность горбуши западной Камчатки: в годы ее высокой численности общий пресс промысла на нерку р. Большой (и других стад) несколько снижается. В результате на нерестилища чаще проходит несколько большее количество производителей нерки. Об этом в известной мере свидетельствуют данные рис. 1, когда в 1993–2000 гг. в четные годы (высокой численности горбуши) наблюдались локальные пики численности нерки на нерестилищах, а в нечетные (низкой численности) – локальные понижения.

Вопрос о точной цифре оптимальной численности производителей нерки р. Большой в настоящее время открыт, но, по нашему мнению, она составляет порядка 100–150 тыс. шт. То, что оптимум производителей у нерки р. Большой совершенно определенно меньше, чем 300 тыс. шт., показывают данные рис. 1, когда от 329,5 тыс. шт. производителей, отнерестившихся в 1990 г., в 1995 г. (возврат основной возрастной группы 1.3) вернулось довольно небольшое число – 50,5 тыс. шт. В свою очередь, отнерестившиеся в 1985 г. 92 тыс. шт. производителей дали исключительно высокий возврат в 1990 г. (рис. 1). Другой высокий возврат – в 1989 г. (221,0 тыс. шт.) – был обеспечен нерестом 81,5 тыс. шт. в 1984 г.

Как было показано на примере нерки р. Камчатка (Бугаев, Остроумов, 1986; Bugayev, 1987; Бугаев, 1995), озерные и речные стада имеют значительно различающуюся динамику численности и рассматривать их надо отдельно.

На рис. 2 видно, что высокий возврат нерки на нерестилища р. Большой в 1990 г. был обеспечен группировкой речных стад “БР”, а не озерным стадом “БН” (оз. Начикинское). Последнее свидетельствует в пользу необходимости отдельного изучения в бассейне р. Большой динамики численности стада “БН” и группировки “БР”. Основываясь на данных рис. 2, можно предполагать, что в структуре всего стада нерки р. Большой с конца 1980-х гг. и по настоящее время произошли принципиальные изменения, когда численность группировки “БР” начала преобладать над численностью стада “БН”.

Не исключено, что наблюдающаяся в структуре стада нерки р. Большой перестройка (рис. 2) связана с изменением численности четных и нечетных поколений горбуши западной Камчатки, отмеченным с 1985 г. (Бугаев, 1995; Bugayev, Dubynin, 2000; Bugayev, 2001; Bugayev et al., 2001).

Ранее исследователи (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, наст. сб.) на примере локальных стад нерки рек Камчатка и Озерной уже

продемонстрировали ряд примеров комплексного влияния факторов среды и численности рыб на биологические показатели и динамику численности особей этого вида, которые свидетельствовали о сложных причинно-следственных связях, существующих в природе.

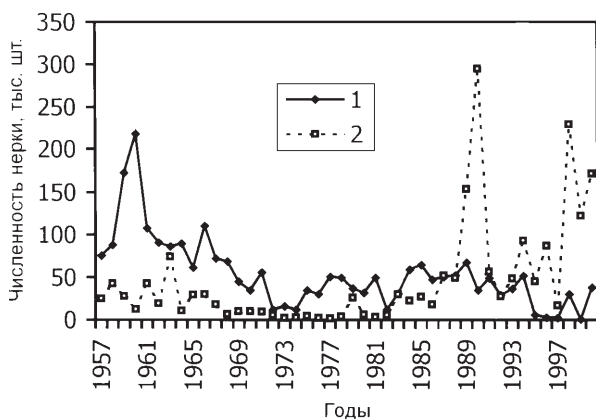


Рис. 2. Численность производителей нерки стада “БН” (1) и группировки “БР” (2), отнерестившихся в бассейне р. Большой в 1957–2000 гг. (данные по численности ранней и поздней сезонных рас нерки объединены)

Fig. 2. Number of “BN” stock (1) and “BR” group (2) sockeye producers spawned in the basin of Bolshaya River in 1957–2000 (number rates of early sockeye and late sockeye salmon are united)

Как показало настоящее исследование, на биологические показатели (длину и массу тела, коэффициенты зрелости, плодовитость) половозрелой нерки р. Большой влияли численность половозрелых особей горбуши западной и восточной Камчатки, численность крупных азиатских стад нерки, длина и масса смолтов стада нерки р. Озерной, а также межгодовые изменения климатических условий. Причем влияние вышеперечисленных факторов на различные биологические показатели было неоднозначным.

В связи с отсутствием данных о численности поколений и зрелой части стада нерки р. Большой, на настоящем этапе исследований еще нельзя судить о том, насколько сильно влияет собственная численность нерки данной реки на биологические показатели особей.

Выявленные в настоящей работе факторы, влияющие на биологические показатели половозрелой нерки р. Большой, в целом совпадают с установленными нами ранее, влияющими на биологические показатели нерки стад рек Озерной и Камчатка (Бугаев, Дубынин, наст. сб.).

Результаты работы позволяют планировать дальнейшее изучение нерки р. Большой не только в комплексе с исследованиями нерки других стад, но и других видов тихоокеанских лососей на Камчатке.

Литература

Андриевская Л.Д. Питание тихоокеанских лососей в морской период жизни: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток: ТИНРО, 1975. – 28 с.

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

Бирман И.Б., Коновалов С.М. Распределение и миграции в море локального стада красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) озера Курильского // Вопр. ихтиол. – 1968. – Т. 8, вып. 4. – С. 728–736.

Боровиков В.П., Боровиков И.П. STATISTICA. Статистический анализ и обработка данных в среде Windows. – М.: Информационно-издательский дом “Филин”, 1998. – 608 с.

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

Бугаев В.Ф. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). – М.: Колос, 1995. – 364 с.

Бугаев В.Ф., Дубынин В.А. Факторы, влияющие на биологические показатели и динамику численности нерки *Oncorhynchus nerka* рек Озерная и Камчатка // Наст. сб.

Бугаев В.Ф., Дубынин В.А., Бугаев А.В. и др. К вопросу о биологии некоторых стад нерки *Oncorhynchus nerka* рек Западной Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. – Вып. 6 (в печати).

Бугаев В.Ф., Остроумов А.Г. Сравнительная численность производителей локальных стад и группировок нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) в бассейне р. Камчатки // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. – Владивосток: ТИНРО, 1986. – С. 47–52.

Бугаев В.Ф., Остроумов А.Г., Миловская Л.В., Сиротенко И.Н. Нерка *Oncorhynchus nerka* р. Палана (Северо-Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Мат-лы 2-й науч. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камшат, 2001а. – С. 33–35.

Бугаев В.Ф., Остроумов А.Г., Непомнящий К.Ю., Маслов А.В. Нерка *Oncorhynchus nerka* р. Большая (Западная Камчатка) // Там же. – Петропавловск-Камчатский: Камшат, 2001б. – С. 36–38.

Карпенко В.И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. – М.: ВНИРО, 1998. – 166 с.

Коновалов С.М. Дифференциация локальных стад нерки. – Л.: Наука, 1971. – 229 с.

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

Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем: Изв. ТИНРО. – 1937. – Т. 9. – 80 с.

Куренков С.И. Результаты интродукции кокани в озера Камчатки // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки: Докл. науч.-практ. конф. – Петропавловск-Камчатский, 1999. – С. 30–38.

Лакин Г.Ф. Биометрия. Изд. 4-е, перераб. и доп. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.

Семко Р.С. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое значение // Изв. ТИНРО. – 1954. – Т. 41. – С. 3–109.

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

Bugayev V.F. Recommendation for rational exploitation of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from the Kamchatka River // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. – 1987. – Vol. 96. – P. 396–405.

Bugayev V.F., Dubynin V.A. Factors influencing abundance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from the Ozernaya River, Southwest Kamchatka // North Pac. Anadromous Fish Com. – Bull. № 2. – Vancouver, Canada, 2000. – P. 181–189.

Bugayev V.F., Welch D.W., Selifonov M.M. et al. Influence of the marine abundance of pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) on growth of Ozernaya River sockeye // Fish. Oceanography. – 2001 – Vol. 10, № 1. – P. 26–32.

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

Myers K.W. NPAFC sockeye scale aging test: NPAFC Doc. 361. – Seattle: Fisheries Research Institute, Univ. of Washington, 1998. – 6 p.

Поступила в редакцию 17.04.02 г.