

КРН 300

ISSN 1606-9919

ИЗВЕСТИЯ ТИПРО

2005

Сборник научных трудов

Том 140

IZVESTIYA TINRO



Государственный комитет Российской Федерации
по рыболовству

KR#300
pp. 3-17

ИЗВЕСТИЯ ТИНРО

2005

Сборник научных трудов

Том 140

IZVESTIYA TINRO

Издательский центр
ФГУП "Тихоокеанский научно-исследовательский
рыбохозяйственный центр"

Адрес: 690950, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4
Телефон: (4232) 400-509
Факс: (4232) 300751
e-mail: tinro@tinro.ru; samoylova@tinro.ru

Редакционная коллегия:

- д.т.н. Л.Н.Бочаров (*председатель*)
д.б.н., проф. В.П.Шунтов (*заместитель председателя*)
к.б.н. В.Н.Акулин
д.б.н. А.Ф.Волков
д.б.н. Е.П.Дулупова
д.б.н. В.В.Евдокимов
д.б.н. С.Е.Поздняков
д.т.н., проф. Т.Н.Слуцкая
д.б.н., проф. Н.С.Фадеев
д.б.н., проф. Л.М.Эпштейн
д.б.н., проф. Т.А.Валуева (Ин-т биохимии им. Баха РАН)
д.б.н., проф. О.Ф.Гриценко (ВНИРО)
д.т.н., проф. А.И.Жаринов (Московский ун-т прикладной биотехнологии)
д.б.н., проф. В.Н.Иванков (ДВГУ)
д.б.н., акад. РАН В.Л.Касьянов (ИБМ ДВО РАН)
д.б.н. В.Г.Левин (ТИБОХ ДВО РАН)
д.г.н., проф. В.В.Плотников (ТОИ ДВО РАН)
д.б.н. В.В.Суханов (ИБМ ДВО РАН)
д.б.н. В.Г.Тарасов (ИБМ ДВО РАН)
д.б.н., проф. Ю.С.Хотимченко (ИБМ ДВО РАН)
д.б.н., проф. Н.К.Христофорова (ДВГУ)
Н.С.Самойлова (*секретарь*)

Главный редактор — д.б.н., проф. В.П.Шунтов

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ

УДК 597.553.2(282.257.21)

В.Е.Рикер¹, Е.Г.Погодаев², Р.Дж.Бимиш¹, В.И.Карпенко²
(¹ Тихоокеанская биологическая станция Нанаймо, Канада;
² КамчатНИРО, Россия, г. Петропавловск-Камчатский)

**ПРИЧИНЫ БЫСТРЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ТЕМПА
ПРЕСНОВОДНОГО РОСТА, ВОЗРАСТА СМОЛТИФИКАЦИИ
И СОЗРЕВАНИЯ НЕРКИ В НЕБОЛЬШОМ
КАМЧАТСКОМ ОЗЕРЕ***

Смолты нерки оз. Дальнего возраста 1 позднее проводят в морских водах 4 календарных года (возраст созревания 1/4) и в течение двух из них подвергаются воздействию рыболовства. Таким образом, они быстро извлекались из взрослой части стада, когда рыболовство интенсифицировалось. Численность взрослых особей возраста 1/3 также снижалась таким образом, что основными нерестующими рыбами-производителями становились те, которые скатывались смолтами в возрасте 2 и 3 года (возраст производителей 2/3 и 3/3). Так как смолты возраста 1 включали рыб каждого годового класса с наиболее быстрой скоростью роста, то их исчезновение из стада приводило к тому, что темп роста всех возрастных групп рыб в озере снижался даже тогда, когда численность стада уменьшалась значительно и отмечалось большое количество пищи для каждой нагуливающейся в озере особи. Генетическое влияние на возраст, в котором рыба скатывается в море или возвращается на нерест, является, вероятно, в большей степени многофакторным, чем изменения отдельных аллелей, которые специфичны для каждого возраста. Это позволяет легче определить влияние темпа роста, пола и внешних факторов среды как изменения наследственности при определении возраста покатной и анадромной миграции. Тенденции численности нерки за длительный период совпали с тенденциями изменений численности лососей по всей Северной Пацифике, отражающими основную закономерность высокой их численности до конца 1940-х гг., за которым последовало ее снижение до конца 1970-х гг. Позднее численность возрастала на протяжении 1980-х до начала 1990-х гг. и затем сократилась. Поскольку численность возрастала в конце 1980-х гг., то смолты-двулетки вновь доминировали в возврате взрослых рыб.

* Данная работа В.Е.Рикера была завершена после его смерти в возрасте 93 лет 8 сентября 2001 г. Согласно просьбе автора, Р.Дж.Бимиш завершил работу совместно с коллегами из России. Большая часть текста и анализа была оставлена без изменений. Добавлены и включены в анализ последние данные по численности и определению возраста, в частности данные о заходе нерки в последние годы добавлены в табл. 4. Также, согласно просьбе В.Е.Рикера, добавлены климатические данные.

Ricker W.E., Pogodaev E.G., Beamish R.J., Karpenko V.I. Causes of rapid changes in rate of freshwater growth and in ages of smolting and maturation among sockeye salmon of a small Kamchatka lake // *Izv. TINRO.* — 2005. — Vol. 140. — P. 3–17.

At Lake Dalnee, sockeye smolts of age 1 mostly lived at sea during 4 calendar years (age 1/4 at maturity) and were subjected to 2 years of attack from a pelagic fishery. Thus they quickly disappeared from the adult stock when that fishery was intensified. Adults of age 1/3 also decreased, so that spawners soon came mainly from smolts of age 2 or 3 (adult ages 2/3 and 3/3). Because the age 1 smolts had included most of the faster growing members of each year-class, their disappearance meant that growth rate in the Lake decreased at all ages even though when the stock decreased greatly in numbers and there was much more food available for each fish. Genetic influence upon the age at which either seaward or return migration occurs is probably multifactorial rather than by way of alleles that are specific for each age. This makes it easier to include rate of growth, sex, and environmental conditions as modifiers of heredity in determining the age of downstream or upstream migration.

The long-term trends in abundance were consistent with trends throughout the North Pacific, reflecting the general pattern of high abundances up to the late 1940s, followed by declines to the late 1970s. Abundances increased in the 1980s through to the early 1990s when abundances declined. As abundances increased in the late 1980s, one year old smolts again dominated in the adult returns.

Р. Паратунка впадает в Авачинскую губу недалеко от г. Петропавловск-Камчатский. В ее бассейне находятся два небольших озера, которые называются очень просто: одно ближе к губе — Ближнее, а второе дальше — Дальнее. В оба озера на нерест заходит нерка. На оз. Дальнем с 1932 г. проводятся регулярные исследования, первоначально организованные семейной четой Фаиной Владимировной Крогиус и Евгением Михайловичем Крохиным. Г. Васильева (1980) описала их как городских жителей, сумевших быстро приспособиться к жизни в тяжелых походных условиях и вскоре в диком месте организовать разного рода исследования. Позднее было несколько попыток закрыть исследования, сделанных некоторыми сбитыми с толку администраторами, которые не верили, что можно проводить столь продолжительные работы и делать столь значительные открытия на небольшом озере в таком глухом месте. Но постоянное стремление продолжать начатые исследования, помощь из различных институтов позволили этим двум ученым получить академические степени кандидатов, а потом и докторов наук. Критицизм был посрамлен, когда работа получила Государственную премию СССР, впервые на Камчатке. Позднее другие ученые продолжили работу в этом месте, были проведены разнообразные исследования. Биографии этих и других исследователей азиатской нерки были включены в монографию В.Ф. Бугаева (1995).

После смерти мужа Ф.В. Крогиус почти не изменила свой стиль жизни, продолжая исследования, а позже с большой неохотой переехала в Ленинград, где завершила заключительную экологическую работу об озере (Крогиус и др., 1987). Данные этой работы сходны с результатами многолетних исследований на озерах Курильское, Карлук, Илиamna, Култус, Бабин, Шусвэп и других озерах Азии и Северной Америки, хотя сами озера, их фауна и экология нерки в них очень различаются.

Оз. Дальнее — одно из наиболее маленьких в мире озер, где хорошо изучена биология нерки, — имеет площадь только 1,36 км². Его средняя глубина 31,5 м, а максимальная — 61,0 м. Расположено оно на 52,5° с.ш., вблизи холодного побережья, и около половины года покрыто льдом, с 1 декабря до 1 июня (рис. 1). Летом развивается термоклин, который в конце августа располагается на глубине 5–15 м. В это время температура воды в эпилимнионе достигает 14 °С (рис. 2), но его расположение и температура значительно варьируют в межгодовом и сезонном аспектах. Иногда сильные ветры приводят к

его ра-
ности

Р
вскры-
льда
Р
meltin;

0

11

Глубина, м 21
31

4

1

верх

люи

лиш

изм

ном

всё

да

лы

40-

не

бо.

3).

да

—

(1

его расположению вдоль побережья, и холодные воды поднимаются к поверхности повсеместно.

Рис. 1 (1.3.5*). Сроки вскрытия оз. Дальнего ото льда
Fig. 1 (1.3.5*). Data of melting ice at Lake Dalnee

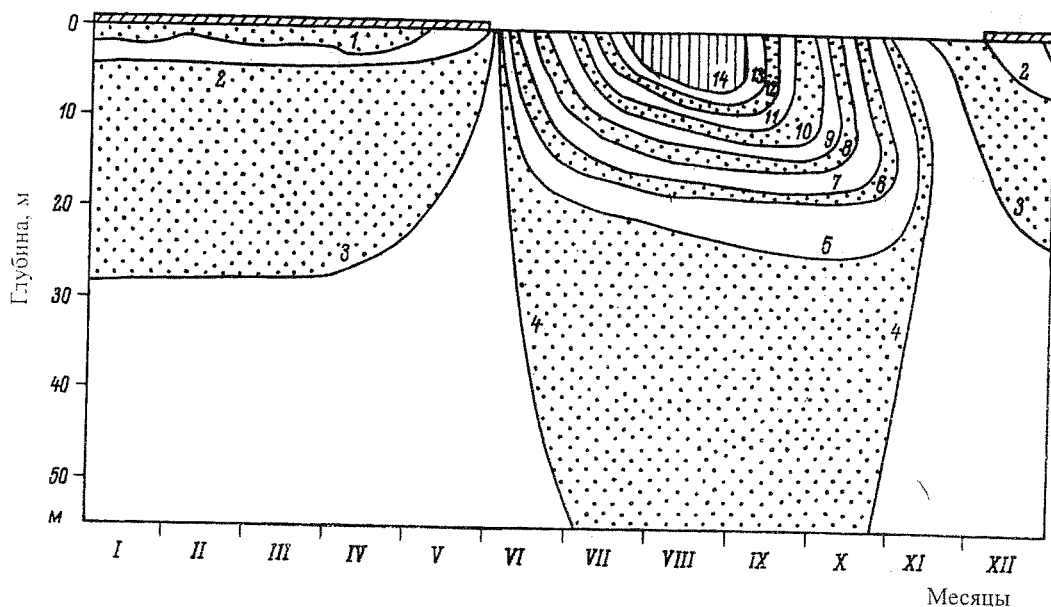
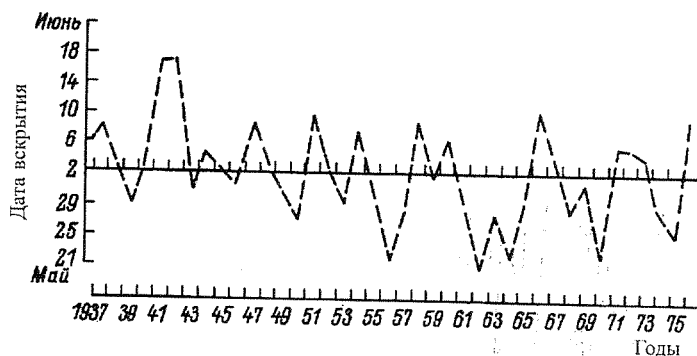


Рис. 2 (1.3.1). Изотермы в оз. Дальнем (средние с 1937 по 1974 г.). Штриховка в верхней части диаграммы — ледяной покров

Fig. 2 (1.3.1). Isotherms at Lake Dalnee (average 1937-1974). Up shading — ice cover

Среди рыб, кроме нерки (*Oncorhynchus nerka*), в озере обитают трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus*) и гольцы (*Salvelinus*) группы *Alpinus*, озерного типа.

Эта статья — не обзор всех исследований, проведенных на оз. Дальнем, а лишь попытка описать и прокомментировать очень интересные исторические изменения, которые наблюдались в динамике численности, размерах и жизненном цикле нерки озера, и соотношении их с таковыми, прослеживающимися повсеместно.

Самое замечательное в исследованиях на оз. Дальнем то, что получены данные о численности, размерах и возрастном составе как смолтов, так и взрослых рыб, которые были собраны непрерывно в течение длительного периода — 40-50 лет. Правда, возрастной состав рыб, вычисленный по сборам образцов нерки, был получен со значительной долей случайности. Например, присутствие более 40 % рыб-родителей 8-летнего возраста в 1964 г. едва ли достоверно (рис. 3). И, кроме того, имеются признаки спешки в подготовке или представлении данных, например: в 1957 г. представители 4 родительских групп составляют

* В скобках нумерация рисунков и таблиц из книги Ф.В.Крогиус с соавторами (1987).

более 100 % (рис. 3). С другой стороны, представленные данные содержат тренды по годам, последовательно отражающие реальность больших изменений, которые были определены.

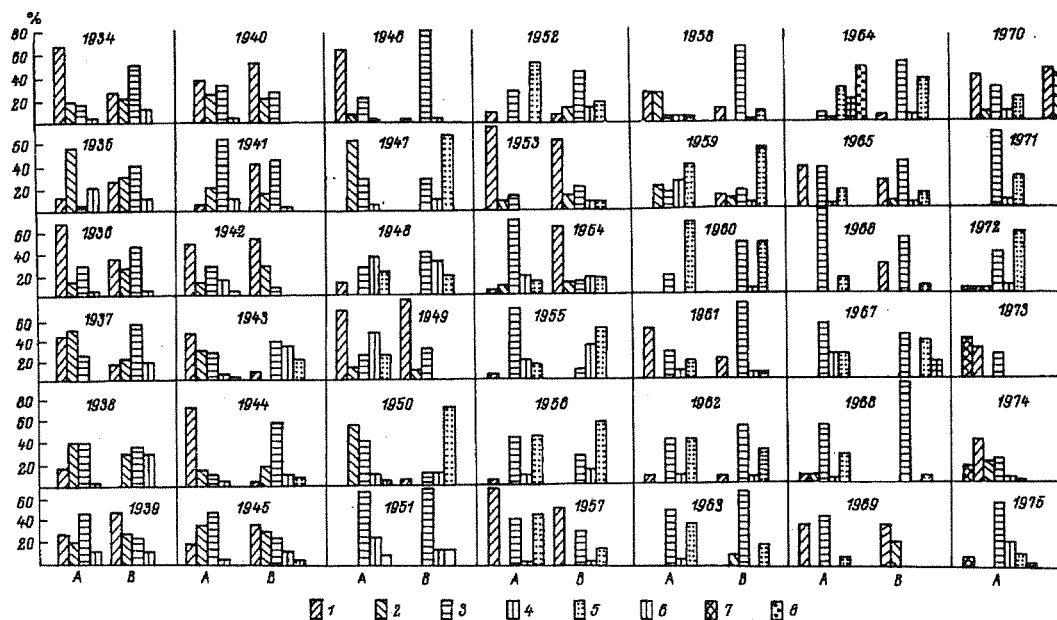


Рис. 3 (2.6.3). Возрастной состав рыб-родителей (A) и половозрелых рыб-потомков (B), % от общего числа. Возрастные группы: 1 — 3₁+, 2 — 4₁+, 3 — 4₂+, 4 — 5₂+, 5 — 5₃+, 6 — 6₃+

Fig. 3 (2.6.3). Age composition of parent fish (A) and of their sexually mature progeny (B), as percentage of the total number of each. Age groups: 1 — 3₁+, 2 — 4₁+, 3 — 4₂+, 4 — 5₂+, 5 — 5₃+, 6 — 6₃+

Нерка оз. Дальнего

Нерка оз. Дальнего по размерам самая мелкая для вида: самцы — средняя масса 2,3 кг, самки — 1,7 кг (табл. 1). Имеются две сезонные популяции: весенняя, которая нерестится на глубине около 10 м, и летняя, в два раза более многочисленная и состоящая из более крупных рыб, которая нерестится на мелководьях. В течение 1936–1945 гг. популяция нерки была многочисленной, средне-многолетняя около 67 тыс. шт. производителей, в 1936 г. она достигла 142 тыс. шт. (рис. 4). Средний заход в этот период — 49 тыс. шт./км². Для сравнения — средний заход в оз. Култус в 1920-е гг. составил около 4 тыс. шт./км². В течение 10-летнего упомянутого периода местное рыболовство в реке ниже оз. Дальнего изымало 24 % подходящих рыб (табл. 2). В 1980-х гг. сокращение численности нерки оз. Дальнего прекратилось, и численность стада вновь начала увеличиваться (примерно с 1979 г.). Максимальный возврат отмечен в 1988 г. — 83,7 тыс. шт. Позднее наблюдалось сокращение численности в 1990-е гг., но оно было ниже уровня конца 1960-х — начала 1970-х гг.

Основная экология оз. Дальнего и нерки была описана в серии статей Ф.В.Крогиус, Е.М.Крохина с соавторами (Крогиус, 1978; Крогиус и др., 1987), многие из которых переведены на английский язык. В 1936–1946 гг. численность нерки в озере была наиболее высокой (рис. 4). Она подверглась значительному снижению в 1948 г. и в последующие годы отличалась изменчивостью. Ф.В.Крогиус с соавторами (1987) описали различные возможные причины этого в пресных водах в разные годы, но эти изменения, очевидно, вызваны тем, что с 1948 г. Япония начала и быстро развила пелагическое рыболовство дрефтерными сетями в открытых водах. Это позволило нерке

оз. Дальнего внести свой вклад (хотя, в соответствии с ее численностью, и небольшой) в вылов лососей в морских водах. Позднее промысел увеличивался в течение 1950–1960-х гг., а затем постепенно сократился. После 1950 г. уровень выживаемости молоди нерки оз. Дальнего возрос, хотя выживаемость в море уменьшалась более быстро, чем ранее (табл. 3). В 1980-е гг. сокращение численности нерки оз. Дальнего прекратилось, и стадо стало увеличиваться вновь (табл. 4).

Таблица 1 (2.3.2)
Средние длина и масса красной оз. Дальнего за 1935–1975 гг.
Table 1 (2.3.2)
Average length and weight of sockeye salmon at Lake Dalnee, 1935–1975

Пол	Возраст	Масса, кг	Длина, см
Самцы	3 ₁ +	2,04	54,4
	4 ₁ +	2,40	58,1
	4 ₂ +	2,18	55,5
	5 ₂ +	2,37	57,8
Самки	3 ₁ +	1,63	51,0
	4 ₁ +	1,90	54,1
	4 ₂ +	1,62	51,7
	5 ₂ +	1,88	54,0

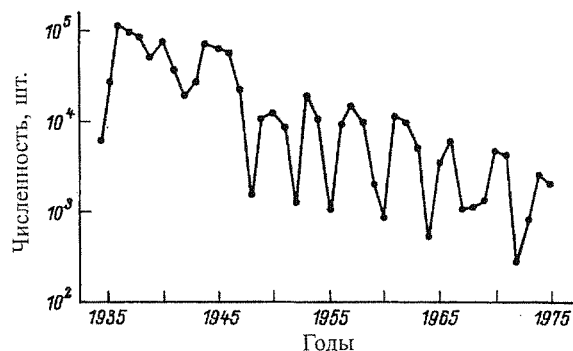


Рис. 4 (2.6.1). Численность красной, нерестовавшей в оз. Дальнем с 1934 по 1975 г.

Fig. 4 (2.6.1). Number of anadromous sockeye salmon that spawned at Lake Dalnee, 1934–1975

Анадромная нерка оз. Дальнего отличается разнообразием жизненного цикла (табл. 5). Символы в первой колонке табл. 5, наиболее удобные и в то же время спорные, использованы в этой статье. Они были разработаны для ручьевой форели Великих озер и впервые применены для нерки В.Е.Рикером (Ricker, 1982). Например, возраст 2/3 свидетельствует, что нерка провела два полных года в пресной воде и затем росла в океане (часть стада или все особи полностью) 3 календарных года. Если рыба появилась из икры, которая была оплодотворена и начала развиваться летом или осенью 1951 г., то она вылупилась в 1952 г. и начала расти в том же году, а затем продолжила рост и в 1953 г. Она мигрировала в океан весной или ранним летом 1954 г. или оставалась жить в реке в течение этого года и полного следующего 1955 г. В 1956 г. она возвратилась из моря после некоторого дополнительного роста, варьируя по времени миграции возврата. Затем она созревала и нерестилась в конце лета или осенью того же года. В сумме двойная нумерация 2/3 показывает возраст созревания, начинающийся от оплодотворения икры (с небольшими вариациями: так, некоторые особи могут иметь некоторое превышение пресноводного роста в 1954 г. перед миграцией в море).

Табл. 5 включена главным образом для облегчения сравнений между символами этой статьи и употребляемыми в работе Ф.В.Крогиус с соавторами (1987). Два других кода здесь включают: систему Гильберта, применяемую в Северной Америке, и “европейскую” систему, которая недавно появилась и использована для азиатской нерки В.Ф.Бугаевым (1995).

Дальнеозерская нерка мигрирует в море в середине одного года и возвращается в середине следующего. Эти два половинных периода считаются как 1 год морской жизни по Ф.В.Крогиус с соавторами (1987), так что их “2 года морской жизни” понимаются так: рыба была в море в течение части каждого из трех календарных лет. Таким образом, рыба растет в океане в течение 3 разных календарных лет, или имеет океанский возраст 3.

Таблица 2 (2.1.1)
 Пропуск на нерест и вылов красной в р. Дальней, шт.
 Table 2 (2.1.1)
 Escapement and catch of sockeye salmon at Dalnee river

Год	Весенняя красная		Летняя красная		Всего	
	Вылов	Пропуск	Вылов	Пропуск	Вылов	Пропуск
1934	1110	450	14460	5550	15570	6000
1935	270	1000	9230	15500	9500	26500
1936	800	11200	7755	130745	8555	141945
1937	950	8000	17250	92000	18200	100000
1938	2957	6443	21292	78508	24249	84951
1939	4018	3982	17880	44679	21898	48661
1940	2355	3711	14083	66973	16438	70684
1941	2600	1600	19000	35240	21600	36800
1942	1391	1190	12240	19089	13631	20279
1943	2359	1500	34572	25296	36931	26796
1944	2555	1505	41145	74038	43700	73543
1945	2057	3355	21171	60226	23228	63581
1946	2044	2890	19676	51901	21720	54791
1947	1459	1457	9804	21546	11263	23003
1948	91	135	897	1477	988	1612
1949	111	74	4561	10840	4672	10914
1950	33	1002	4177	12140	4210	13142
1951	10	343	597	7131	607	7474
1952	9	119	193	1357	202	1476
1953	29	524	449	19968	478	20492
1954	19	333	493	10186	512	10519
1955	5	84	26	95	31	1079
1956	12	292	123	8748	135	9040
1957	22	240	240	16361	262	16601
1958	2	257	256	10060	258	10317
1959	12	128	121	1951	133	2079
1960	16	196	73	818	99	1014
1961	13	358	178	11619	191	11977
1962	14	389	182	10103	196	10492
1963	6	231	211	5059	217	5290
1964	3	15	69	1267	72	1282
1965	23	1339	114	2328	137	3667
1966	12	588	170	5647	182	6235
1967	12	148	13	1034	25	1182
1968	—	91	38	1093	38	1184
1969	—	19	19	1741	19	1760
1970	11	2391	28	2892	39	5283
1971	4	1944	13	2134	17	4078
1972	4	—	16	—	20	—
1973	15	141	36	1179	51	1320
1974	18	1817	27	1023	45	2840

Таблица 3 (2.6.2)
 Выживание красной в разные периоды жизни, %
 Table 3 (2.6.2)
 Survival of sockeye salmon during successive periods of life, %

Период жизни	1934—1947 гг.	1948—1960 гг.	1961—1970 гг.
Возврат от нереста рыб-родителей	150,00	140,00	80,00
Скат молоди от выжившей икры	0,23	0,42	0,51
Возврат от скатившейся молоди	30,00	24,00	8,00

Таблица 4 (2.6.3 с дополнениями)
 Порядок смены лет нереста разной мощности
 (в скобках — количество рыб, тыс. шт.)

Table 4 (2.6.3 update)

The sequence of changes of years of spawning of different intensities,
 in 4-year cycles (in bracket — the number of sockeye, thousands fishes)

4-летние циклы	Поколения			
	Доминантные	Субдоминантные	Депрессивные 1	Депрессивные 2
1-й	1936 (142)	1937 (100)	1938 (85)	1939 (49)
2-й	1940 (71)	1941 (37)	1942 (20)	1943 (27)
3-й	1944* (76)	1945*	1946*	1947*
4-й	1945 (63,7)	1946 (55,0)	1947 (23,0)	1948 (1,7)
5-й	1949 (11,0)	1950 (13,0)	1951 (7,6)	1952 (1,5)
6-й	1953 (20,3)	1954 (10,4)	1955 (1,0)	1956 (9,2)
7-й	1957 (17,0)	1958 (10,4)	1959 (2,1)	1960 (1,1)
8-й	1961 (12,0)	1962 (10,4)	1963 (5,5)	1964 (1,3)
9-й	1965* (3,8)	1966*	1967*	1968*
10-й	1966 (6,4)	1967 (1,2)	1968 (1,2)	1969 (1,8)
11-й	1970 (5,4)	1971 (4,0)	1972 (0,9)	1973 (1,5)
12-й	1974 (2,9)	1975 (2,3)	1976 (0,41)	1977 (0,72)
13-й	1978 (0,76)	1979 (4,39)	1980 (1,91)	1981 (0,64)
14-й	1982 (4,23)	1983 (8,50)	1984 (42,0)	1985 (23,5)
15-й	1986 (4,20)	1987 (60,2)	1988 (83,7)	1989 (60,0)
16-й	1990 (39,0)	1991 (5,58)	1992 (14,33)	1993 (8,47)
17-й	1994 (5,58)	1995 (4,34)	1996 (3,95)	1997 (5,32)
18-й	1998 (19,5)			

* Описанная в тексте смена фаз происходила с 1944 по 1945 г. и с 1965 по 1966 г.

Таблица 5
 Список типов жизненного цикла нерки, представленный комбинациями
 1–4 лет пресноводного роста и последующего морского роста
 в течение 2–5 календарных лет, выраженных в 4 различных кодах

Table 5

List of life history types permitted by combinations
 of 1 to 4 years of freshwater growth, followed by ocean growth
 during 2 to 5 calendar years, expressed in 4 different codes

По Рикеру (1982)	Коды		
	По Ф.В.Крогиус с соавторами (1987)	По Гильберту	Европейский
1/2	2 ₁ +	3 ₂	1.1
2/2	3 ₂ +	4 ₃	2.1
3/2	4 ₃ +	5 ₄	3.1
1/3	3 ₁ +	4 ₂	1.2
2/3	4 ₂ +	5 ₃	2.2
3/3	5 ₃ +	6 ₄	3.2
4/3	6 ₄ +	7 ₅	4.2
1/4	4 ₁ +	5 ₂	1.3
2/4	5 ₂ +	6 ₃	2.3
3/4	6 ₃ +	7 ₄	3.3
4/4	7 ₄ +	8 ₅	4.3
1/5	5 ₁ +	6 ₂	1.4
2/5	6 ₂ +	7 ₃	2.4
3/5	7 ₃ +	8 ₄	3.4

Не все возрастные группы, показанные в табл. 5, встречаются в оз. Дальнем. Некоторые из них попадаются редко или отсутствуют: 3/2, 4/3, 4/4, 1/5, 2/5 и 3/5. С другой стороны, табл. 5 не содержит полный список возможных

возрастных групп для анадромной нерки. Возрастная группа старше 8 лет может встречаться на севере, и находятся популяции, молодь которых мигрирует в море, не задерживаясь в пресных водах для роста, и возвращается в возрасте 0/3 или 0/4, обычно старше. В.Е.Рикер (Ricker, 1997) также отмечал, что в нерестовом стаде в притоке Спизум в речном каньоне р. Фрезер имеются два примера рыб в возрасте 1/1 длиной 12–15 см; они не мигрируют далеко от эстуария реки перед возвратом в пресную воду.

Наследуемость периодов морской и анадромной миграций

Перед обсуждением генетического контроля миграций и созревания лососей нам необходимо быть уверенными, что различия в таких характеристиках действительно закреплены генетически, по крайней мере частично. В.Е.Рикер (Ricker, 1972) собрал много данных до 1970 г. и обнаружил, что на различия между популяциями и между годовыми классами в этом отношении влияют как наследственные факторы, так и факторы внешней среды.

Возможной генетической основой для дальнеозерской популяции Ф.В.Крогиус (1978) считала существование двух генетических локусов, каждого с тремя аллелями. Аллели **A**, **a** и **a'** определяли миграцию смолтов в возрасте соответственно 1, 2 или 3. В этой серии **A** является доминантным, а **a'** — рецессивным, хотя существуют и рецессивный **A**, и доминантный **a'**. Другой локус, **C**, **c** и **c'**, определяет продолжительность жизни в океане, когда продолжительность частично или полностью составляет 3, 4 или 5 календарных лет, с соответствующим доминированием образцов. Комбинируя эти 6 аллелей в 4 группы (по 2 для каждой группы), Ф.В.Крогиус воспроизводит 36 возможных генотипов жизненного цикла, но доминирующими типами считает только 9 фенотипов жизненного цикла. Большинство доминирующих аллелей для каждого локуса определяют, что вклад локусов выражается в фенотипе. По этому пути воспроизводится 9 примеров возрастной группы 1/3, 6 — 1/4 и 2/3, 4 — 2/4, 3 — 1/5 и 3/3, 2 — 2/5 и 3/4, 1 — 3/5.

Ф.В.Крогиус перечислила все эти фенотипы (два возможных генотипа были неумышленно не включены). На рис. 3 показаны 8 отмеченных фенотипов, причем не включены возрастные группы 1/5 или 2/5, но включены 3/5 (или 4/4). Смолты с пресноводным возрастом 4 встречаются, хотя они и необычны и ранее не упоминались.

Эта схема не включает нерку, которая растет в море только 2 календарных года (первые 3 типа показаны в табл. 5). В Америке такие особи называются джеками, а на Камчатке — каюрками (ед. ч. каюрка). Хотя они обычны в Британской Колумбии, но были почти неизвестны в оз. Дальнем до 1970-х гг., когда появилось некоторое количество таких рыб (представлены символом 7 на рис. 3). Но Ф.В.Крогиус не дала их генетическую структуру, считая их “резидентами” или “карликом”-неркой, которая созревает, не скатываясь в море, в возрасте 3/0, 4/0 и реже 5/0. Они всегда имели заметные черты дальнеозерского стада.

Схема Ф.В.Крогиус оказалась оригинальной и точной, независимо от пропущенных групп, но очень необычной, благодаря отсутствию в ней морской миграции или тому, что возраст созревания нерки определялся единственным генным локусом. Действительно, сама Ф.В.Крогиус считала свое заключение “первым шагом” в комплексном анализе ситуации.

Возрастной состав в связи с темпом роста

Альтернативная система генетического влияния на морскую миграцию и возврат предполагает, что наследственные аспекты жизненного цикла лососей схожи с таковыми роста человека и многих других животных последовательно варьируемыми характеристиками. Это означает, что они определяются аллелями нескольких из многочисленных локусов, которые вместе формируют более или

менее последовательно вариации генетической структуры. Фишер (Fisher, 1930) показал, что данное обстоятельство совместимо с фенотипическим выражением характера только нескольких интегральных оценок, в нашем случае — лет. Благоприятной особенностью такого типа наследования является то, что в большинстве случаев нет необходимости знать, как много локусов или сколько аллелей в каждом локусе участвуют в процессе или какой из них доминирует.

Более того, серии соответствующих наблюдений подтвердили, что данный аспект не был рассмотрен в исследованиях Ф.В.Крогиус. Время морской миграции и продолжительность морского периода жизни определяют возраст, темп роста и половые различия, определяющие их поведение. Неизвестно, каковы причинные отношения среди этих показателей. Например, более поздняя морская миграция является результатом низкого темпа роста, или рост и время миграции являются генетически обусловленными, или некоторой комбинацией обоих параметров.

Что касается причинности, то из полученных результатов наблюдений на обоих побережьях Тихого океана можно сделать следующие выводы.

1. Сила или влияние генетических факторов, которые определяют миграцию среди молодежи нерки, увеличивается с возрастом. Например, когда молодежь двух возрастов присутствует в озере весной одного года, то большая часть старших рыб покинет озеро в том же году.

2. В отношении любого пресноводного возраста факторы, благоприятствующие миграции, сильнее среди рыб, которые крупнее, чем средние размеры для того же пола и возраста. Например, для нерки определенного годового класса расчисленная длина рыб возраста 1 проявляется больше среди особей, которые мигрируют в море в возрасте 1, чем среди тех, что мигрируют в возрасте 2.

3. У нерки, которая мигрирует в море, факторы, определяющие созревание и возврат в пресные воды, сильнее среди самцов, чем среди самок того же возраста, и сильнее у рыб, растущих более быстро, чем средние показатели для их пола и возраста. Например, джеками являются в основном самцы, и в среднем они имеют более быстрый морской рост, чем самцы, которые созревают в более старшем возрасте.

4. Среди нерки, которая никогда не выходит в море, особи, растущие быстрее, созревают раньше (Ricker, 1937).

5. Факторы, благоприятствующие созреванию в течение текущего года, проявляются у самцов любого возраста сильнее, чем у самок. Это наблюдается как для тех рыб, которые мигрируют в море, так и для остающихся в озере.

Циклы динамики численности

В период 1936–1947 гг. сильный годовой класс $1/4$ встречался среди производителей нерки оз. Дальнего во все четные годы, за исключением 1938 г. (см. рис. 3). Это обеспечивалось численностью смолтов возраста 1, которые становились многочисленными половозрелыми в возрасте $1/3$ и $1/4$. Ситуация изменилась после 1948 г., что определило флюктуации численности, имеющие “псевдопериодический” характер, интервал между пиками которых изменяется (рис. 4). В попытке определить регулярность этого Ф.В.Крогиус с соавторами (1987) использовали 4-летние циклы численности, наблюдаемые у нерки оз. Шусвэп и некоторых других озер Британской Колумбии. В этих озерах высокочисленная, или “доминантная”, линия отделялась от следующей менее многочисленной “субдоминантной”, затем следовали две “слабые” линии, которых численность могла отличаться не более чем на 1 % от таковой доминантной линии. Нерка оз. Шусвэп созревала в основном в возрасте 4 (обычно $1/3$), таким образом, созданный 4-летний цикл продолжался недолго. Однако это отмечалось не во всех озерах, где возраст $1/3$ был основным возрастом созревания, и в некото-

рых случаях наблюдались изменения в доминировании (Ricker, 1997). Тем не менее цикл рыб оз. Шусвэп подходил к нерке оз. Дальнего довольно хорошо (см. табл. 4), но с двумя исключениями. Обычно большинство доминантных лет встречалось в интервале 4 лет, когда производители возраста 1/3 доминировали (рис. 3). Однако было два пятилетних интервала между пиками: 1944–1949 (хотя 1950 г. был несколько выше, чем 1949 г.) и 1961–1966 гг. Более поздние наблюдения показали два новых 5-летних периода: 1974–1979 и 1979–1984 гг. (табл. 4).

Ф.В.Крогиус с соавторами (1987) назвали это явление фазовым смещением, или сменой фаз (с 1944 по 1945 г. и с 1965 по 1966 г.). В каждом случае это считалось началом нового цикла доминирование—субдоминирование—депрессивный 1—депрессивный 2, но 3 года, которые включались в новый цикл, всегда перечислялись в предыдущем цикле! Например, в 10-м цикле табл. 4 1966 г. являлся доминантным, тогда как в 9-м цикле он субдоминантный; пик 1967 г. в 9-м цикле повышался до субдоминантного в 10-м цикле.

Ф.В.Крогиус с соавторами (1987) также описали 5-летнее чередование возвратов, которое всегда значительнее, чем тренды средних. Они начались в 1936 г. и продолжались до 1971 г. Это отражало главным образом численность нерки возраста 2/3 (рис. 5). Вторая серия с пятилетними периодами наблюдалась в 1974–1979 и 1979–1984 гг. (табл. 4).

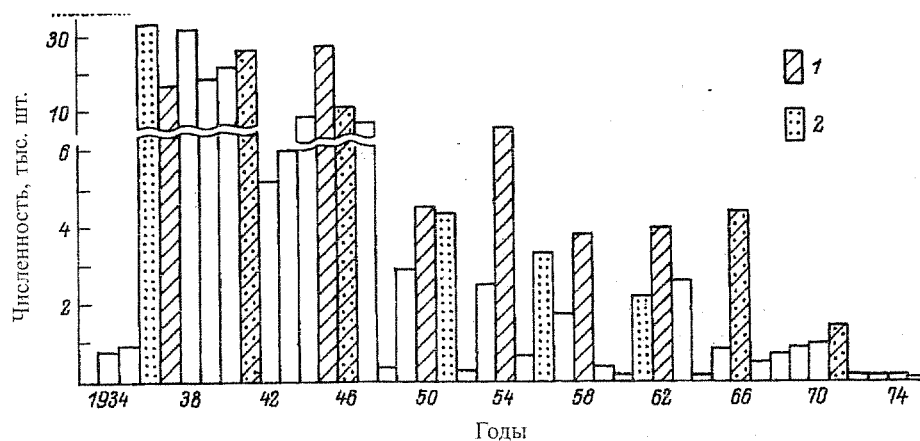


Рис. 5 (2.6.2). Численность рыб возрастной группы 4_2+ с 1934 по 1974 г.: 1 — годы субдоминантного нереста, 2 — годы с пятилетней периодичностью

Fig. 5 (2.6.2). Number of sockeye salmon of age-group 4_2+ , 1934–1975: 1 — years of subdominant spawning, 2 — years of the 5-year periodicity

Отмечен 21-летний период между 1944–1945 и 1965–1966 гг. фазами чередования, которые Ф.В.Крогиус связывала с пятилетними изменениями цикла наследования, описанного выше, и 4-летнего цикла 5-летних рыб, которые являются потомками от 4-летних родителей доминантного годового класса (рис. 5). Это, несомненно, сделано для большого вклада в год совпадения процессов, но неясно, как была инициирована смена фаз. В любом случае недавние пятилетние периоды наблюдались без такого совпадения и без начала новой фазы.

Слабейшим аспектом вышеотмеченной картины смены фаз является наложение годовых классов, когда чередование случается. Естественно, если рыбы данного годового класса могут иметь две разные позиции в цикле, то крайне трудно определить причинные механизмы этих циклов.

Ф.В.Крогиус с соавторами (1987) не пытались описать экологические основы для дальнеозерских циклов. Не существует сравнительного Вард-Ларкиного отношения между неркой и хищниками, которое имеется в оз. Шусвэп (Ricker, 1997). Любое сходство в деталях между циклом в оз. Шусвэп и изменениями численности в оз. Дальнем является случайным. Тем не менее вполне возмож-

но, даже явно, что в оз. Дальнем существует некоторый вид отношений между неркой и гольцом, вероятно также влияние колюшки, и что это играет роль в генерировании изменений численности (см. рис. 4).

Сейчас мы знаем, что сокращение вылова нерки оз. Дальнего в 1948 г. было связано с уменьшением вылова по всему ареалу распространения тихоокеанских лососей (Beamish, Bouillon, 1993). Увеличение вылова лосося оз. Дальнего в 1980-х гг. также сходно с тенденцией общего вылова всех тихоокеанских лососей (рис. 6).

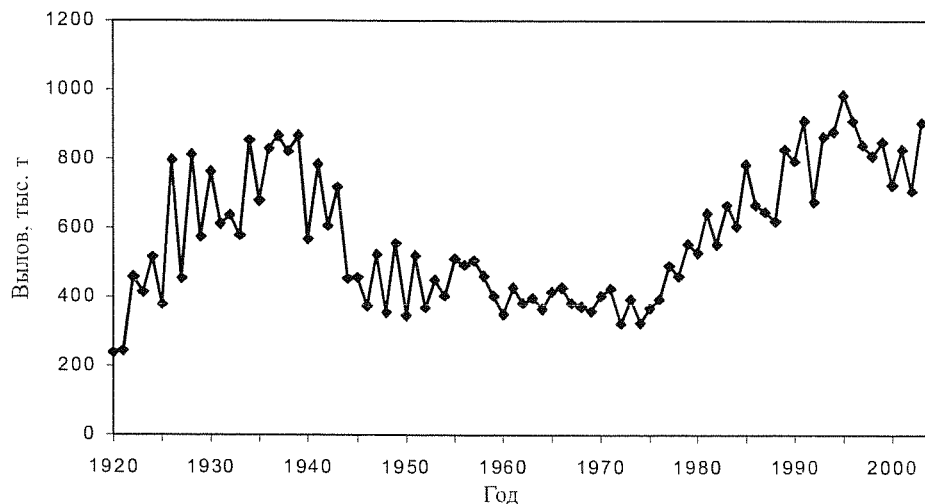


Рис. 6. Изменение вылова тихоокеанских лососей в Северной Пацифике
Fig. 6. Catches of Pacific salmon in North Pacific

В настоящее время принято считать, что продуктивность тихоокеанских лососей связана с трендами океанической экологической емкости, которая в свою очередь тесно связана с климатическими трендами (Beamish, Bouillon, 1993; Francis, Nare, 1994; Mantua et al., 1997). В своем недавнем исследовании Бимиш с соавторами (Beamish et al., 2004) показали, что связь родителей и потомства комплекса стад красной р. Фрейзер была существенно поправлена, когда сроки были подразделены скорее по режимам, чем рассматривались как одна общая продолженная серия. Режим, начавшийся в конце 1970-х и закончившийся в начале 1990-х гг., был в основном очень продуктивным для нерки по сравнению с периодом с конца 1940-х до середины 1970-х гг. Кроме того, в этот период очень высоким был пресс японского дрефтерного промысла, который ощущался и на маленьком стаде оз. Дальнего. Возможно, что основные тенденции численности нерки в оз. Дальнем находились под влиянием климатических изменений 10-летнего цикла, которые отрицательно повлияли на океаническую продуктивность.

Изменения размеров и типа жизненного цикла

В течение периода изучения оз. Дальнего отмечено значительное снижение численности производителей нерки, что связано с возобновлением японского пелагического промысла лососей. В 1950–1960 гг. он достиг максимума, затем постепенно снижался (Kasahara, 1963; Shepard et al., 1985). В то же время отмечались большие изменения в относительной частоте различных типов жизненного цикла рыб в популяции оз. Дальнего и темпе роста молоди нерки.

В первый год морского роста нерка крайне редко может быть выловлена сетями, используемыми при пелагическом промысле. Ближе к концу второго года жизни в море некоторые рыбы могут быть изъяты промыслом, но большая часть все же возвратится на нерест. На третий год морской жизни рыбы становятся в значительной мере подверженными вылову дрефтерными сетями.

ми или пелагическим ярусом, и это продолжается, если они выживают, год за годом.

Когда рыболовство в открытом море сделало океан опасным, то стало естественным и неизбежным, что лососи проводят в океане такой незначительный период, какой только может быть физиологически возможным. Как отмечала Ф.В.Крогиус (1961, 1978), дальнеозерская нерка, которая проводила в океане 3 календарных года (главным образом возрастов 1/3 и 2/3), выживала в океане при действии морского промысла лучше, чем та, что оставалась здесь на более продолжительный период (главным образом возрастов 1/4 и 2/4), потому что эти первые возрастные группы полностью подвергались воздействию промысла только однажды, но не на 2-й или 3-й последующие годы. Например, если в океане рыболовство изымало 70 % стада ежегодно, то рыб, проживших в море 3 года, выживало 30 %, а 4 года — только 9 %.

В настоящее время основная часть смолтов возраста 1 года остается в море в течение 4 календарных лет, причем в последние 2 года они полностью подвергаются воздействию морского промысла, тогда как смолты возраста 2 лет остаются в море только на 3 года. Конечно, для отдельных рыб не может представлять опасность продолжительное пребывание в море, но лучше выживают для нереста главным образом особи 3- годового морского типа, чем 4- годового морского типа и старше. К 1960 г. рыбы возраста 1/4 и 2/4 были редки на нерестилищах. Но особенно интересно, что джеки (возрастов 1/2 и 2/2), которые были крайне редки в оз. Дальнем, появились в небольшом количестве в 1972 г. и стали обычными в 1973 и 1974 гг. (см. рис. 3). Они оставались незащищенными от морского вылова только в течение 1 календарного года и были так редки, потому что оказывались полностью недоступны для вылова.

Когда нерка возраста 1/4 исчезает, то это касается главным образом смолтов возраста 1, потому что они остаются в океане (частично или полностью) в течение 4 календарных лет. Однако имеется также значительное количество нерки возраста 1/3, и число этих рыб также уменьшается. Те же рыбы, которые выживают, становятся доминирующим годовым классом в 4-летнем цикле с 1949 по 1973 г. (рис. 3). Снижение количества рыб возрастов 1/4 и 1/3 означало, что преобладающими возрастными группами становятся 2/3 и 3/3 (рис. 3). Возраст 1/4 (или 1.3) был все еще редок, но возраст 1/3 (или 1.2) снова стал встречаться в качестве доминирующей возрастной группы с 1987 г. В соответствии с объяснением доктора В.Е.Рикера, это быстро растущие рыбы, которые проводят 3 календарных года в океане, но вылавливаются главным образом в течение их последнего года перед возвратом на нерест.

В соответствии с приведенными выше изменениями истории жизни нерки средний темп роста молоди оз. Дальнего снизился у рыб всех возрастов. Средняя длина смолтов двух основных возрастных групп по десятилетиям приведена в табл. 6. Это изменение особенно загадочно, потому что оно противоположно

тому, что можно было ожидать, а также тому, что наблюдалось повсеместно. Когда численность популяции снижается, это приводит к большему количеству пищи для каждой рыбы, таким образом, увеличивается темп роста. И в оз. Култус, и в оз. Шусвэп в Британской Колумбии в годы снижения численности нагуливающейся молоди нерки их темп роста был выше, чем в годы, когда численность была высокой (Ricker, 1937; Ward, 1957; Foerster, 1978). Не так было в оз. Дальнем после 1960 г.: любое сни-

Таблица 6 (2.7.2)
Средняя длина смолтов возраста 1+ и 2+ по десятилетиям, см
Table 6 (2.7.2)
Ten-year average fork lengths for the two principal ages of smolts 1+, 2+, cm

Годы	Годовые классы смолтов	
	1+	2+
1940—1949	9,35	16,20
1950—1959	8,59	16,02
1960—1969	7,40	14,32

жение средней обеспеченности нерки пищей приводило к сокращению темпа роста, хотя обеспеченность пищей значительно варьировала от года к году (табл. 7, 8).

Таблица 7 (3.1.2)

Продукция фитопланктона, зоопланктона, молоди красной и деструкция в оз. Дальнем, ккал · м⁻² · год⁻¹

Table 7 (3.1.2)

Production of phytoplankton, zooplankton, sockeye smolts, and destruction at Lake Dalnee

Год	Продукция фитопланктона по потреблению P	Продукция диатомовых по потреблению Si	Продукция зоопланктона	Продукция молоди красной	Деструкция, D
1937	3058	1353			2030
1938	2230	1080			2035
1939	—	—	200	95,0	1826
1940	1904	352	269	156,0	2508
1941	1848	594	352	102,0	2567
1942	2600	845	286	191,0	2113
1943	2620	824	249	109,0	1608
1944	2015	995	115	71,0	995
1945	2195	1258	171	450,0	1887
1946	2573	606	408	312,0	2148
1947	2173	845	469	225,0	2317
1948	1672	1102	553	20,7	2370
1949	2142	563	435	12,9	2063
1950	2532	435	520	90,5	1857
1951	2269	774	555	51,1	2307
1952	2272	591	466	36,0	1936
1953	1958	1261	405	17,2	1738
1954	2453	1050	501	79,3	1634
1955	1955	769	502	43,8	1572
1956	2967	432	285	11,3	1213
1957	1176	1270	746	60,0	1128
1958	1491	1087	772	133,3	1643
1959	2758	1114	403	42,1	1638
1960	1607	664	243	21,4	1632
1961	1245	765	241	11,1	1627
1962	1613	802	396	84,0	—
1963	1347	1797	510	59,0	1376
1964	1575	931	422	27,6	1270
1965	1272	1132	472	17,6	1430
1966	1248	505	316	34,6	1760
1967	1303	776	244	45,8	1580
1968	1530	337	235	12,2	1194
1969	1260	1445	121*		1282
1970	1340	1736	140*		1348
1971	1542	1699	295*		1200
1972	2165	505	285*		—
1973	1219	1286	386*		—
1974	1122	1209	571*		—
1975	—	—	457*		—
1976	1169	1763			

* Суммарная продукция популяций зоопланктона.

Ключ к разгадке в том, что происходило в течение 1960-х гг., когда численность популяции нерки была всегда не более 10 % от многочисленной, наблюдавшейся в 1940-е гг., а размеры смолтов обеих возрастных групп продолжали уменьшаться. Для объяснения мы должны вновь учитывать селективность оке-

Таблица 8 (3.2.1)
 Продукция (P), биомасса (B) и коэффициент P/B *Cyclops scutifer*
 в оз. Дальнем в 1965–1976 гг., г/м³

Table 8 (3.2.1)
 Production (P), biomass (B), and P/B coefficient *Cyclops scutifer*
 at Lake Dalnee, 1965–1976, g/m³

Месяц	P	B	P/B	P	B	P/B	P	B	P/B
	1965 г.			1966 г.			1967 г.		
I	0,158	0,420	0,38	0,103	0,290	0,36	0,086	0,280	0,31
II	0,203	0,530	0,38	0,157	0,360	0,44	0,083	0,320	0,26
III	0,220	0,570	0,39	0,222	0,630	0,36	0,142	0,560	0,26
IV	0,181	0,490	0,43	0,306	0,870	0,35	0,168	0,680	0,25
V	0,142	0,420	0,34	0,340	0,960	0,35	0,161	0,680	0,24
VI	0,169	0,390	0,43	0,391	0,960	0,41	0,120	0,540	0,22
VII	0,888	1,440	0,62	0,831	0,890	0,41	0,441	0,680	0,50
VIII	0,258	0,570	0,46	0,300	0,340	0,88	0,240	0,410	0,58
IX	0,119	0,187	0,64	0,317	0,360	0,88	0,082	0,140	0,56
X	0,129	0,225	0,50	0,143	0,270	0,53	0,043	0,120	0,36
XI	0,800	0,175	0,46	0,084	0,250	0,34	0,530	0,120	0,41
XII	0,810	0,216	0,37	0,049	0,160	0,31	0,107	0,170	0,62
За год	2,628	0,474	5,55	3,244	0,530	6,12	1,726	0,400	4,32
	1968 г.			1969 г.			1970 г.		
I	0,113	0,220	0,51	0,208	0,870	0,31	0,198	0,414	0,48
II	0,137	0,380	0,36	0,102	0,330	0,31	0,202	0,441	0,46
III	0,131	0,350	0,37	0,095	0,270	0,35	0,226	0,448	0,51
IV	0,108	0,300	0,36	0,087	0,030	0,29	0,200	0,480	0,42
V	0,097	0,200	0,48	0,104	0,310	0,33	0,153	0,249	0,61
VI	0,171	0,350	0,51	0,077	0,250	0,31	0,265	0,771	0,34
VII	0,268	0,560	0,48	0,096	0,320	0,30	0,241	0,595	0,40
VIII	0,039	0,944	0,41	0,027	0,050	0,54	0,114	0,119	0,96
IX	0,027	0,040	0,66	0,056	0,070	0,80	0,170	0,175	0,97
X	0,036	0,050	0,48	0,132	0,140	0,95	0,149	0,153	0,97
XI	0,095	0,210	0,45	0,107	0,160	0,66	0,142	0,145	0,98
XII	0,207	0,620	0,33	0,221	0,500	0,45	0,213	0,552	0,41
За год	1,428	0,280	5,11	1,312	0,280	4,69	2,273	0,376	6,10
	1971 г.			1972 г.			1973 г.		
I	0,225	0,578	0,39	0,120	0,415	0,30	0,082	0,189	0,44
II	0,214	0,542	0,39	0,133	0,424	0,30	0,133	0,252	0,53
III	0,260	0,657	0,39	0,189	0,481	0,40	0,143	0,229	0,62
IV	0,248	0,639	0,39	0,066	0,372	0,20	0,160	0,027	0,60
V	0,463	1,087	0,42	0,062	0,251	0,20	0,184	0,314	0,60
VI	0,166	0,459	0,36	0,084	0,323	0,25	0,540	1,681	0,32
VII	0,281	0,717	0,39	0,473	0,533	0,70	0,423	0,842	0,50
VIII	0,114	0,171	0,66	0,995	0,147	0,60	0,040	0,148	0,28
IX	0,106	0,109	0,96	0,093	0,089	1,00	0,084	0,087	0,95
X	0,078	0,123	0,63	0,023	0,067	0,40	0,132	0,163	0,81
XI	0,049	0,106	0,42	0,074	0,095	0,77	0,098	0,084	1,16
XII	0,069	0,172	0,39	0,071	0,258	0,28	0,073	0,344	0,21
За год	2,273	0,446	5,10	1,483	0,284	5,22	1,931	0,410	4,71
	1974 г.			1975 г.			1976 г.		
I	0,049	0,604	0,08	0,033	0,248	0,13	0,146	0,401	0,36
II	0,310	1,003	0,31	0,185	0,360	0,51	0,414	0,500	0,83
III	0,223	0,969	0,23	0,349	0,483	0,72	0,371	0,700	0,53
IV	0,231	0,878	0,26	0,142	0,463	0,31	0,327	0,990	0,33
V	0,156	0,617	0,25	0,198	0,687	0,29	0,242	0,800	0,30
VI	0,331	0,345	0,39	0,269	0,359	0,82	0,168	1,552	0,30
VII	0,133	0,345	0,39	0,269	0,359	0,82	0,168	0,552	0,30
VIII	0,044	0,186	0,24	0,046	0,105	0,43	0,233	0,328	0,70
IX	0,117	0,085	1,38	0,143	0,141	1,00	0,197	0,200	0,895
X	0,078	0,126	0,62	0,368	0,350	1,05	0,421	0,398	1,06
XI	0,068	0,115	0,59	0,215	0,763	0,28	0,198	0,318	0,63
XII	0,059	0,106	0,56	0,108	0,790	0,06	0,090	0,207	0,43
За год	1,800	0,479	3,76	2,520	0,535	4,71	3,019	0,509	5,93

2.1) анического рыболовства. Относительно высокая элиминация нерки возрастной группы 1/4 — это также элиминация наиболее быстро растущих рыб каждой генерации — тех, что стали смолтами в возрасте 1 года. Таким образом, производителями становились рыбы, которые имели менее высокий темп роста в озере, так что они и их потомство имели геном, который отражал наиболее низкий темп роста. Это сопровождалось тенденцией, когда смолтами становились рыбы 2 лет и старше, а также смолты мелких размеров обоих возрастов 1- и 2-го года.

Литература

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

Васильева Г. Хозяйка озера Дальнего. — Петропавловск-Камчатский: Норд-ост, 1980.

Крогиус Ф.В. О значении генетических и экологических факторов в динамике популяции нерки *Oncorhynchus nerka* Walb. озера Дальнего // *Вопр. ихтиол.* — 1978. — Вып. 18(2). — С. 211–221.

Крогиус Ф.В. Японский лососевый промысел в открытом море и его влияние на запасы красной // *Рыб. хоз-во.* — 1961. — № 2. — С. 33–36.

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. Тихоокеанский лосось — нерка в экосистеме озера Дальнего (Камчатка). — Л.: Наука, 1987. — 199 с.

Beamish R.J., Bouillon D.R. Pacific salmon production trends in relation to climate // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1993. — Vol. 50. — P. 1002–1016.

Beamish R.J., Schnute J.T., Cass A.J. et al. The influence of climate on the stock and recruitment of pink and sockeye salmon from the Fraser River, British Columbia, Canada // *Transactions of the Amer. Fish. Soc.* — 2004. — Vol. 133. — P. 1396–1412.

Fisher R.A. The genetic theory of natural selection. — Oxford: Clarendon Press, 1930. — 272 p.

Foerster R.E. The sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* // *Fish. Res. Bd. of Canada.* — 1978. — Bull. 168. — 422 p.

Francis R., Hare S.R. Decadal-scale regime shifts in the large marine ecosystem of the Northeast Pacific: a case for historical science // *Fish. Oceanography.* — 1994. — Vol. 3. — P. 249–291.

Kasahara H. Salmon of the North Pacific Ocean. Part I. Catch statistics for North Pacific salmon // *INPFC.* — 1963. — Bull. 12. — P. 7–82.

Mantua N.J., Hare S.R., Zhang Y. et al. A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production // *Bull. Amer. Meteorological Soc.* — 1997. — Vol. 78. — P. 1069–1079.

Ricker W.E. The food and the food supply of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) in Cultus Lake, British Columbia // *J. Biol. Bd. of Canada.* — 1937. — Vol. 3. — P. 450–468.

Ricker W.E. Hereditary and environmental factors affecting certain salmon populations // *The stock concept in Pacific salmon* / Ed. R.Simon and P.A.Larkin. — Vancouver, B.C.: University of British Columbia, 1972. — P. 19–160.

Ricker W.E. Size and age of British Columbia sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to environmental factors and the fishery: *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* — 1982. — № 1115. — 117 p.

Ricker W.E. Cycles of abundance among Fraser River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1997. — Vol. 54. — P. 950–968.

Shepard M.P., Shepard C.D., Argue A.W. Historic statistics of salmon production around the Pacific rim // *Can. Manuscript report of Fish. Aquat. Sci.* — 1985. — № 1819. — 297 p.

Ward F.J. Seasonal and annual changes in the availability of the adult crustacean plankters of Shuswap Lake: *Int. Pac. Salmon Fish. Comm.* — 1957. — *Progr. Rep.* 3. — 56 p.

Поступила в редакцию 26.01.05 г.