

УДК 597.553.2

ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА КЕТЫ (*ONCORHYNCHUS KETA*) СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАМЧАТКИ

Л. О. Заварина



Представлены данные прибрежных уловов, интенсивности промысла и заполнения нерестилищ, а также возможные причины их варьирования. Рассматривается соотношение численности родителей и дочерних поколений кеты, кратность воспроизводства и определяющие ее факторы, динамика численности поколений, а также особенности воспроизводства.

L. O. Zavarina. The peculiarities of chum salmon *Oncorhynchus keta* production on the northeast coast of Kamchatka // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 11. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2008. P. 57–71.

The data on the coastal catches, the fisheries intensity and the filling up of the spawning grounds are analyzed, and the determinants of ranging are demonstrated. The analysis also has embraced in its' scope the ratio between parental and progeny generations of chum salmon, the index of year-class strength and its' determinants, the dynamics of generation stock abundance and the peculiarities of production.

За период с 1957 по 2006 гг. минимальная и максимальная величина нерестовых подходов кеты к побережьям Олюторского и Карагинского районов различалась более чем в 38 раз. В среднем, доля кеты северо-восточного побережья Камчатки (Олюторский и Карагинский районы) составляет 4,5% от общего объема вылова лососей на Камчатке. За 70 лет наблюдений, с 1934 по 2006 гг., вылов кеты этого региона составлял в среднем около 22% от вылова горбуши. Однако 7 раз за этот период уловы кеты превысили уловы горбуши.

Согласно официальным данным по вылову кеты в России, на Камчатке в целом и на северо-восточном побережье полуострова относительная численность кеты была наибольшей в послевоенные годы, вплоть до 1960 г., в период 1981–1990 гг., а также в последние 5 лет, когда доля вылова кеты этого района Камчатки возросла до 21,3% от всей добычи кеты в России и до 56,6% — на Камчатке (рис. 1).

В свете все возрастающей промысловой значимости кеты данного района Камчатки важно

выявить ее особенности воспроизводства, что и является целью настоящей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использована статистика прибрежного вылова тихоокеанских лососей с 1934 по 2006 гг., материалы авиаучетов на нерестилищах с 1957 г. и по настоящее время. Численность нерестовых подходов определяли суммированием данных статистики прибрежного вылова и авиаучета количества производителей на нерестилищах. Данные о сроках и интенсивности нерестовых подходов кеты основаны на материалах официальной промысловой статистики за 1999–2006 гг. Численность поколений оценивали по суммарной величине возврата особей данных поколений в разные годы. Долю и численность рыб разных поколений в нерестовых подходах определяли по средневзвешенному возрастному составу кеты в береговых уловах модельного водоема р. Хайлюля. Кратность воспроизводства определяли как частное от деления числен-



Рис. 1. Уловы кеты в России, на Камчатке и северо-восточном побережье Камчатки (тыс. т)

ности дочернего поколения (R) и количества отнерестившихся родителей (E):

$$\text{Крат}_{\text{воспр}} = R/E.$$

Коэффициент возврата рассчитывали для кеты бассейна р. Хайлюля, являющейся модельным водоемом северо-восточного побережья Камчатки, на котором КамчатНИРО проводит ежегодные наблюдения за покатной миграцией и нерестовым ходом производителей.

$$K_{\text{возвр}} = R/N,$$

где R — численность дочернего поколения и N — численность покатников.

Для определения возраста брали чешую по методике Клаттера и Уайтсела (1956).

Статистическая обработка проведена с использованием программы Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Уловы, интенсивность промысла и заполнение нерестилищ

В течение 1957–2006 гг. численность нерестовых подходов кеты к северо-восточному побережью Камчатки варьировала от 0,127 до 4,924 млн рыб. До 1940 г. в этом районе добывалось в среднем 2,647 тыс. т кеты (табл. 1). Увеличение отечественных уловов в 1941–1950 гг. (в среднем 7,574 тыс. т) было отчасти связано с уменьшением и прекращением японского промысла в этот период. Снижение уловов в 1951–1960 гг. (до 4,352 тыс. т) совпало с возобновлением промысла тихоокеанских лососей Японией в 1952 г., но уже в открытом море. В 1960-е гг. произошло резкое сокращение запасов кеты, и уловы снизились в среднем до 1,127 тыс. т. Этот процесс продолжился и в 1970-е гг., когда ее добыча составляла в среднем 1,209 тыс. т (Заварина, 2004). Депрессия запасов лососей во всех районах Северной Пацифики в 1960–1970 гг. была обусловлена, в первую очередь, климатическими факторами (Кляшторин, 2000; Radchenko, 1998). Но ни в одном районе воспроизводства лососей сокращение запасов не было столь большим, как на Камчатке, которое в значительной степени было связано также с изъятием неполовозрелых рыб в море.

Стабилизация и некоторый рост прибрежных уловов лососей, в том числе кеты, начался с конца 1970-х гг. В 1980-е гг. ее уловы на северо-востоке Камчатки изменялись от 1,7 до 11,3 тыс. т (средний — 6,096 тыс. т). В последнее десятилетие XX века средний вылов снизился до 2,62 тыс. т, а в первые годы текущего столетия (2001–2006 гг.) наблюдалось значительное увеличение, в среднем до 9,78 тыс. т (табл. 1).

Таблица 1. Средние уловы, интенсивность промысла, пропуск производителей на нерестилища и подходы кеты на северо-востоке Камчатки по периодам лет

Годы	Улов, тыс. т	Улов, млн экз.	Пропуск, млн экз.	Подходы, млн экз.	Изъятие, %
1934–1940	2,647	0,769	–	–	–
1941–1950	7,574	2,202	–	–	–
1951–1960	4,352	1,265	0,838	2,103	44
1961–1970	1,127	0,328	0,564	0,892	32
1971–1980	1,209	0,336	0,275	0,611	44
1981–1990	6,096	1,612	0,978	2,590	60
1991–2000	2,620	0,805	0,457	1,262	62
2001–2006	9,780	3,194	0,654	3,848	82

Помимо климатических факторов и японского промысла, на снижение запасов российской и в том числе кеты северо-востока Камчатки оказало влияние интенсивное искусственное разведение этого вида лососей на островах Хоккайдо и Хонсю. С конца 1960-х – начала 1970-х гг. постепенно увеличивалось количество молоди, выпускаемой с рыбоводных заводов Японии (далее — японская кета) (Hiroi O., 1998; Kaeriyama M., 1998; Radchenko, 1998). Уловы японской кеты быстро росли, достигнув к середине 1990-х годов величины 250 тыс. т. Такой стремительный рост уловов был связан с повышением коэффициента возврата за счет улучшения биотехники разведения и увеличения числа выпущенной подрошенной жизнестойкой молоди (Hiroi O., 1998).

С введением в 1977 г. 200-мильной экономической зоны и запрета промысла на обширной акватории северо-западной части Тихого океана, был резко сокращен морской промысел лососей. К 1983 г. он снизился до 42 тыс. т, а в последующие годы — до 15 тыс. т. В настоящее время Японии для промысла в российской экономической зоне на основе межправительственного соглашения от 12 мая 1985 г. ежегодно выделяется 11 тыс. т лососей.

Сокращению запасов кеты северо-востока в 1960-е и 1970-е годы способствовала, на фоне низкой численности, высокая интенсивность не только японского, но и отечественного промысла. Кету облавливали ставными и плавными сетями, а также ставными неводами. В 1960-е гг. средняя интенсивность промысла на северо-востоке Камчатки была на уровне 32%, в 1970-е она повысилась в среднем до 44%, достигнув в конце этого десятилетия 53–74%. В 1980-е гг. интенсивность промысла колебалась от 41 до 73% и в среднем составляла 60%. В 1990-е гг. параллельно с ростом запасов тихоокеанских лососей, в том числе и кеты, возрос уровень эксплуатации стад кеты береговым промыслом, достигнув к концу десятилетия 68–90% (табл. 1) (Заварина, 2004).

По вопросу воздействия прибрежного промысла на запасы лососей существуют разные точки зрения. Так, В.Л. Костарев (1970) считает, что при благоприятных условиях воспроизводства промысловое изъятие в 65% рыб из нерестового стада не вызывает снижения численности дочернего поколения, а при неблагоприятных — промысловое изъятие в 40% не обеспечивает поддержания численности дочернего поколения даже близкой к численности родительского стада кеты. На наш взгляд, постоянно наблюдаемая сейчас интенсивность промысла ставными неводами, с помощью которых добываются в основном лососи на Дальнем Востоке, не наносит ущерба естественному воспроизводству и не является фактором, определяющим его уровень. При ежегодном сохранении постоянного количества орудий лова, эмпирически определенного для каждого района, естественные колебания численности определяют как величину промыслового изъятия, так и заход рыб на нерестилища. Эти колебания определяются природными условиями, а количество прошедших в реки рыб изменяется в соответствии с межгодовыми колебаниями численности стада.

В связи с ростом эксплуатации стада и широкомасштабным браконьерством снизился пропуск производителей на нерестилища, который в 1990-х годах составил 54% от уровня 1957–1960 гг. Так, в 1997 и 1999 гг. на нерестилищах было учтено 0,137 и 0,182 млн производителей кеты. Настолько низкий уровень заполнения нерестилищ был отмечен лишь в начале 1970-х гг., когда наблюдался исторический минимум подходов кеты (табл. 1, рис. 2). В начале 21 столетия изъятие рыб находится в среднем на уровне 82%. При этом заполнение нерестилищ несколько повысилось и составило в среднем 0,654 млн рыб (табл. 1).

За период с 1957 по 2006 гг. (50 лет) среднемноголетнее заполнение нерестилищ производителями кеты на северо-востоке Камчатки составляло около 0,600 млн особей. В 27 случаях из 50 (больше половины) численность производителей на нерес-

тилищах была ниже среднемноголетней. Максимальная численность кеты на нерестилищах была отмечена в 1984 г. — 1,680 млн рыб. В дальнейшем она снижалась вплоть до 2005 г., и только в 2006 г. заполнение составило около 1,557 млн рыб (рис. 2). Тем не менее, в 2002–2005 гг. наблюдался рост численности подходов кеты к северо-восточному побережью Камчатки. Это лишний раз доказывает, что: во-первых, численность и биомасса лососей формируются, главным образом, в морской период жизни и, во-вторых, свидетельствует о чрезвычайно высоком уровне браконьерства в реках.

При столь высоких уловах, которые наблюдаются в последние годы, пропуск в реки при использовании пассивных орудий лова, имеющих определенную уловистость, также должен быть велик. Однако количество производителей на нерестилищах, как показывают наблюдения последних лет, не растет столь стремительно. Оно составляло в 2001–2006 гг. 0,269–1,557 млн рыб. При этом 1,557 млн особей было учтено на нерестилищах только в 2006 г., когда подходы кеты к северо-восточному побережью Камчатки были на уровне, близком к максимальному за весь период наблюдений, и составили 4,921 млн рыб.

Такое беспрецедентное промышленное по своим масштабам браконьерство в условиях, когда рано или поздно начнется снижение численности вследствие изменения условий в океане, неминуемо приведет к подрыву запасов и многолетней депрессии, такой, какая имела место в годы широкомасштабного японского морского промысла лососей.

Морской лов лососей в тех масштабах, которые есть сегодня, практически не оказывает воздействия на российский прибрежный вылов и воспроизводство тихоокеанских лососей (рис. 3). После 1977 г., с введением 200-мильной экономической зоны и запретом промысла в северо-западной части Тихого океана, когда Япония стала вылавливать менее 50 тыс. т лососей в год, уловы России



Рис. 2. Вылов и пропуск кеты (млн экз.) на нерестилища северо-восточного побережья Камчатки

неуклонно росли, колеблясь при этом независимо от японского вылова (рис. 3).

Так, в период с 1956 до 1977 гг. ежегодные колебания прибрежного российского вылова на 36,5% были обусловлены воздействием японского морского промысла. С 1978 г. и по настоящее время запасы (и прибрежный вылов) лососей, воспроизводящихся на Дальнем Востоке России, изменялись под воздействием естественных (в первую очередь климатических) факторов, а японский морской промысел практически не оказывал на них какого-либо влияния (Гриценко и др., 2004).

Соотношение численности родителей и дочерних поколений кеты северо-восточного побережья Камчатки

Изменение запасов рыб связано как с колебаниями численности родителей, так и с динамикой климатических процессов (Бирман, 2004). Характер изменения соотношения нерестового запаса и соответствующего пополнения, по мнению А.В. Засосова (1970), является главной проблемой и наиболее важной для организации рациональной эксплуатации стад промысловых рыб и обеспечения высокого уровня воспроизводства.

В.Я. Леванидов (1964) считал, что оптимальным заполнением нерестилищ можно считать такое, когда при постоянном уровне запасов достигаются наиболее высокие уловы и наибольшее заполнение нерестилищ. Б.Б. Вронский (1994) полагал, что при пропуске производителей на нерестилища ниже оптимума происходит снижение численности, а пропуск выше оптимума нерационален и может привести к ухудшению условий воспроизводства.

Для описания связи «родители–потомство» наибольшей известностью пользуются две модели: модель Риккера (1971а, б), в соответствии с кото-

рой коэффициент смертности линейно зависит от численности родительского стада, и модель Бевертон–Холта (1957), согласно которой коэффициент смертности зависит от численности в данный момент (Андреев, 1969). Эти два типа кривых нашли наибольшее применение, но они не являются единственно возможными. На самом деле, связь «родители–потомство» в ряде случаев не слишком тесная, а разброс значений очень велик. Поэтому описать эту связь можно практически любой кривой. Кроме того, кривые воспроизводства соответствуют только средним условиям, которые бывают один раз за несколько десятков лет. Поэтому они не могут точно характеризовать численность пополнения в определенный год (Риккер, 1971а, б).

У лососей между численностью производителей и потомства существует положительная связь, но плотность ее варьирует в широком диапазоне (Андреев, 1969). Довольно плотная связь между численностью производителей на нерестилищах и количеством вернувшихся рыб отмечена для южнокурильской горбуши (Чупахин, 1975), озерновской нерки (Егорова, 1967; Бугаев, Дубынин, 2002), нерки р. Камчатки (Бугаев, Дубынин, 2002), восточнокамчатского кижуча (Зорбиди, 2003).

У стад кеты из разных районов воспроизводства периодически обнаруживались довольно плотные связи между количеством нерестующих производителей и численностью потомства. Коррелятивная связь между численностью родителей и потомства кеты р. Камчатка в период 1945–1971 гг. и составляющих его подпериодов колеблется от 0,28 до 0,66, за период с 1945 по 1980 гг. эта связь положительная, на уровне 0,38 (Николаева, 1980, 1988). В последующие 1981–1990 гг. данная коррелятивная зависимость кеты р. Камчатка находится на уровне +0,40 и в 1991–1995 гг. — +0,35. Таким образом, можно заключить, что в годы низкой чис-



Рис. 3. Вылов лососей японскими судами-дрифтероловами в ИЭЗ России и уловы России в прибрежье Дальнего Востока, тыс. т (по Гриценко и др., 2004)

ленности (в пределах нашего ряда наблюдений — это годы до конца 1970-х) связь «родители–потомство» довольно тесная. С увеличением численности подходов связь эта ослабевает. Безусловно, связь эта есть, но на качественном уровне. Без производителей не было бы потомства, но не более. Иными словами, есть некая минимальная численность (биомасса, популяционная плодовитость) производителей, характерная для каждого вида и стада рыб, при которой невозможно появление урожайных поколений. Средние — возможны, но вероятнее малые по численности поколения. Напротив, отсутствие ярко выраженной связи «родители–потомство» свидетельствует о том, что численность популяции близка к средней величине или больше нее (Андреев, 1969).

У кеты северо-восточного побережья Камчатки численность отнерестившихся производителей не является определяющей численность дочерних поколений. Связь между численностью поколений производителей и потомства находится на очень низком уровне. Урожайность потомства изменчива и обусловлена не столько колебаниями численности производителей, сколько иными факторами. Так, при численности производителей на нерестилищах от 0,136 до 0,269 млн рыб численность потомства варьировала от 0,471 до 6,856 млн особей. При одинаковой численности производителей в 0,8 млн экз. в 1979 и 1996 гг. численность потомства отличалась в 20 раз (5,931 и 0,298 млн рыб) (рис. 4) (Заварина, 2008).

Следует отметить, что для кеты этого района Камчатки характерно расширенное воспроизводство. Так, численность дочерних поколений была ниже или на уровне численности родителей только в семи случаях (1984, 1986, 1988, 1990, 1994, 1996, 1998) из 25. Катастрофически низкая численность этих поколений не связана ни с дефицитом производителей на нерестилищах, ни с их переполнением: при сходном в 1979 и 1996 гг. пропуске рыб численность потомства 1979 г. достигала 5,931 млн рыб (рис. 4).

Мы исследовали связь между численностью производителей на нерестилищах и численностью дочерних поколений за период с 1976 по 2001 г. Она не была выявлена (рис. 5) как в полном ряду наблюдений, так и отдельно в четные и нечетные годы нереста. Относительно слабая корреляция на уровне 0,55 наблюдалась начиная с 1987 г. (рис. 6).

Анализ зависимости численности потомства от численности производителей (рис. 5, 6) свидетельствует о том, что при численности родителей от 0,136 до 0,5 млн рыб численность дочерних поколений при колебаниях от 0,471 до 6,856 млн экз. в среднем выше, и составляет 2,764 млн рыб. Тогда как при численности родителей более 0,5 млн экз. численность потомства в среднем достигает только 1,88 млн особей.

Аналогичный анализ, проведенный отдельно для кеты Карагинского и Олюторского районов, показал, что для этих стад характерна двух- и четырехлетняя цикличность урожайности поколений (рис. 7).

Как видно из рисунка 7, в 1990–1994 гг. в Карагинском и Олюторском районах происходило снижение урожайности поколений. Минимальное заполнение нерестилиц в Карагинском районе наблюдалось в 1997 и 1999 гг. (0,067–0,07 млн рыб), максимальное — в 1984 г. (1,172 млн рыб). За период с 1976 по 2001 г. ежегодно было пропущено около 0,384 млн производителей кеты. Численность потомства за этот же период времени колебалась от 0,077 (1988 г.) до 4,854 (1999 г.) млн рыб и в среднем составила 1,635 млн особей. Численность потомства была ниже численности отнерестившихся производителей в 1984, 1988, 1994, 1996 и 1998 гг. В то же время численность потомства от минимального количества рыб на нерестилищах в 1997 г. и 1999 г. была довольно высока — 2,315 и 4,854 млн экз. соответственно. За весь период наблюдений связь между количеством отнерестовавших производителей и численностью их потомства не выявлена.



Рис. 4. Численность производителей кеты и численность ее потомства (млн экз.) на северо-восточном побережье Камчатки



Рис. 5. Соотношение между численностью отнерестившихся производителей и потомством кеты за период наблюдений с 1976 по 2001 гг.



Рис. 6. Соотношение между численностью отнерестившихся производителей и потомством кеты за период наблюдений с 1987 по 2001 гг.

В Олюторском районе Камчатки за 1976–2001 гг. численность кеты на нерестилищах изменялась в пределах от 0,051 до 0,303, в среднем составляя 0,125 млн рыб. Минимальное количество производителей было в 1980 г., максимальное — в 1996 г. Численность потомства за этот же период в среднем составляла 0,571 млн рыб, варьируя от 0,027 в 1996 г. до 2,0 млн экз. в 1999 г. Урожайность потомства от максимального количества родителей в 0,303 млн рыб в 1996 г. была минимальна (рис. 7). Максимальное по количеству потомство в 2,0 млн рыб вернулось от нереста 0,122 млн производителей 1999 г. нереста, когда численность родителей была близка к среднемуголетнему значению (0,125 млн экз.). Численность потомства была ниже количества родителей в 3 случаях из 26 (1988,

1996 и 1998 гг.). Таким образом, в Олюторском районе также связь между численностью родителей и численностью дочерних поколений отсутствует.

Таким образом, при численности родителей от 0,136 до 0,5 млн рыб численность дочерних поколений в среднем выше (2,764 млн экз.). На формирование численности дочерних поколений кеты северо-востока Камчатки численность отнерестившихся производителей не оказывает определяющего влияния. Определяющими выживаемость и, в конечном итоге, численность поколения, как это будет показано ниже, являются другие факторы, такие как смертность (выживаемость) в морской период жизни и численность подходов горбуши.

Величина естественной смертности лососей в море очень велика и подвержена значительным межгодовым колебаниям. Об их масштабах можно судить по данным, приведенным в таблице 2. Как видно из данной таблицы, в то время как численность покатников горбуши изменялась более чем в 100 раз, численность подходов производителей — всего лишь в 15 раз. Это неопровержимо свидетельствует о масштабах смертности в море. Сама же величина общей смертности в морской период жизни (в процентах от количества скатившейся молоди) изменяется от 83,6 до 98,7% (Карпенко, 1998).

Для определения влияния условий в морской период жизни на выживаемость и численность поколений кеты северо-востока Камчатки, нами был рассчитан коэффициент возврата кеты р. Хайлюля (табл. 3).

Как видно из таблицы 3, численность скатившейся молоди и вернувшихся от нее производителей варьирует более чем в 60 раз. Максимальное количество молоди скатилось в 1990 г. от нереста родителей 1989 г. и составило 13,657 млн, минимальное — в 1997 г. — 0,227 млн покатников от нереста 1996 г. Численность вернувшихся производи-

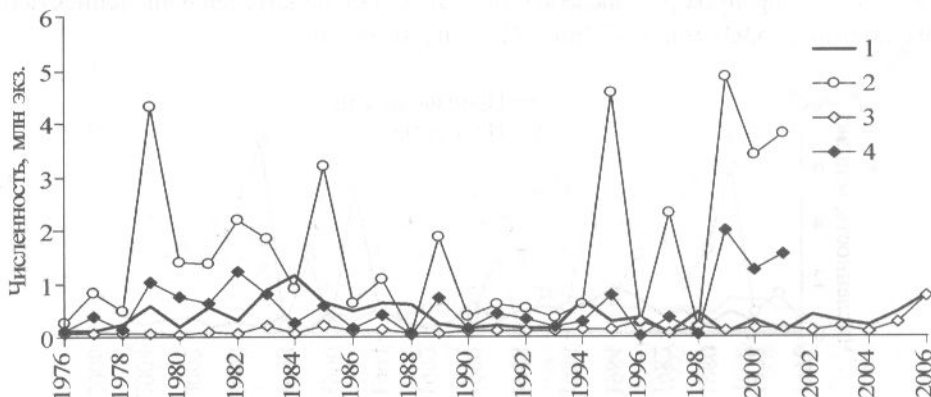


Рис. 7. Численность отнерестившейся кеты (1 — Карагинский р-н; 3 — Олюторский р-н) и численность ее потомства в Карагинском (2) и Олюторском (4) районах Камчатки

Таблица 2. Смертность горбуши Северо-Восточной Камчатки поколений 1986–1992 гг. в морской период жизни (по данным В.И. Карпенко, 1998)

Поколение	Численность, млн экз.				Смертность, %		
	производители	покатники	молодь в море после откочевки	подходы производителей	в прибрежье	в море	общая
1986	1,34	33,5	12,33	5,5	63,2	55,4	83,6
1987	28,5	4104,0	231,7	62,5	94,4	73,0	98,7
1988	1,83	295,5	99,55	21,3	66,3	78,6	92,8
1989	18,9	1631,3	—	86,7	—	—	94,7
1990	8,8	328,2	153,8	6,4	53,1	95,8	98,0
1991	29,3	2105,2	432,6	41,8	79,5	90,3	98,0
1992	1,98	—	82,51	9,4	—	88,6	—

телей была наибольшей от нереста 1979 г., достигнув 0,727 млн, наименьшей от нереста 1998 г. — 0,012 млн рыб. Значения коэффициента возврата изменялись за исследуемый период в 38 раз: от 0,009 в 1988 г. до 0,342 в 1979 г. (Заварина, 2008).

Таким образом, максимальное количество покатников не обеспечивает максимальный возврат производителей. Так, численность возврата от скатившихся в 1990 г. 13,657 млн экз. молоди составила 0,217 млн рыб, и коэффициент возврата имел

Таблица 3. Коэффициент возврата кеты из бассейна р. Хайлюля

Год нереста родителей	Численность покатников, млн экз.	Численность вернувшихся производителей, млн экз.	Коэффициент возврата
1978	1,934	0,067	0,035
1979	2,123	0,727	0,342
1980	1,100	0,263	0,239
1981	0,440	0,143	0,325
1982	0,535	0,143	0,267
1983	1,000	0,132	0,132
1984	0,430	0,098	0,228
1985	2,500	0,083	0,033
1986	0,560	0,049	0,088
1987	5,812	0,186	0,032
1988	1,742	0,015	0,009
1989	13,657	0,217	0,016
1990	3,528	0,041	0,012
1991	4,830	0,095	0,020
1992	—	0,086	—
1993	0,356	0,054	0,152
1994	3,492	0,065	0,019
1995	2,867	0,328	0,114
1996	0,227	0,037	0,163
1997	—	—	—
1998	1,227	0,012	0,010
1999	3,185	0,269	0,084
2000	2,905	0,137	0,047
2001	1,241	0,072	0,058

довольно низкое значение 0,016. От примерно одинакового количества покатников в 1,0–1,24 млн экз. (1980, 1983, 1998, 2001 гг.) вернулось 0,012–0,263 млн производителей кеты, и коэффициент возврата изменялся в пределах от 0,010 до 0,239 (табл. 3). Коэффициент корреляции между численностью полностью вернувшихся поколений кеты и коэффициентом возврата поколений, родившихся в четные годы, составил 0,67, в нечетные — 0,64 (рис. 8). С 1987 по 2001 гг. у кеты из бассейна р. Хайлюля отмечено снижение выживаемости в морской период жизни. Так, если за период 1978–1986 гг. коэффициент возврата изменялся от 0,033 до 0,342 и в среднем составлял 0,188, то в период 1987–2001 гг. — от 0,009 до 0,163, составляя в среднем 0,057, что, по-видимому, связано с уменьшением выживаемости кеты в морской период жизни в результате ухудшения условий нагула. Соответственно снизилась и численность поколений в возврате, в среднем составлявшая 0,189 млн рыб в 1978–1986 гг. и 0,115 в 1987–2001 гг. (Заварина, 2008). Подобное отмечено для кеты о. Итуруп (Каев, Чупахин, 2002).

Все это свидетельствует о том, что период жизни в море оказывает значительное влияние на



Рис. 8. Зависимость численности поколений кеты р. Хайлюля в возврате от коэффициента возврата
Примечание: черные точки, сплошная линия — четные годы нереста, уравнение 1; белые точки, штрих-пунктир — нечетные годы нереста, уравнение 2

формирование численности возвращающихся поколений кеты.

Кратность воспроизводства кеты и факторы, ее определяющие

Показатель кратности воспроизводства у кеты северо-восточного побережья Камчатки, как и в других районах (Николаева, 1988; Заварина, 2008), очень изменчив. Его минимальное (0,14) и максимальное (37,67) значения отличаются в 269 раз (рис. 9). При этом в Карагинском районе — более чем в 500 раз, в Олюторском — в 192 раза.

Такой разброс значений показателя кратности воспроизводства свидетельствует о чрезвычайно изменчивых условиях воспроизводства кеты этого региона. В то же время, судя по коэффициенту ската и амплитуде его колебаний, условия жизни кеты в пресноводный период относительно стабильны. Так, коэффициент ската для многочисленных, средних и малочисленных родительских поколений составляет, в среднем, 2,49%, 3,17% и 17,10% соответственно, т. е. варьирует в значительно меньших пределах, чем коэффициент возврата и показатель кратности воспроизводства (Заварина, 2008). Отмеченное обстоятельство свидетельствует в пользу того, что для кеты северо-восточного побережья Камчатки очень важными являются условия в морской период жизни, которые и определяют в значительной степени численность поколений.

За период наблюдений кратность воспроизводства, в среднем, составила на северо-восточном побережье 6,20, в Карагинском районе — 9,13, и в Олюторском — 5,43.

Период с 1976 по 1982 гг. можно охарактеризовать как благоприятный для воспроизводства кеты северо-востока Камчатки. Кратность воспроизводства в этот период в среднем составляла в Карагинском районе 5,09, Олюторском — 8,77 и на всем северо-восточном побережье (Карагинский и Олюторский районы) — 4,88. В период с

1983 по 1994 гг. воспроизводство было заметно менее эффективным — кратность воспроизводства в вышеупомянутых районах составляла в среднем 2,47, 2,94 и 2,22 соответственно. В период 1995–2001 гг. напротив, произошло очень значительное увеличение эффективности воспроизводства (среднее значение кратности воспроизводства составляло 24,6, 6,37 и 14,33, соответственно в Карагинском, Олюторском районах и в целом по всему северо-востоку Камчатки). Кроме того, в пределах каждого из упомянутых периодов прослеживаются двухлетние колебания кратности воспроизводства с более высокими значениями в нечетные годы. Исключение составляют периоды с 1980 по 1985 гг. и с 1992 по 1995 гг., когда эта двухлетняя цикличность нарушалась (рис. 9). Нарушение и восстановление цикличности в упомянутые выше периоды имело место по всему северо-восточному побережью Камчатки — в Карагинском и Олюторском районах. В среднем же, в нечетные годы кратность воспроизводства была выше, чем в четные.

Связь кратности воспроизводства с количеством нерестующих производителей оказалась обратной и довольно слабой, $r = -0,39 - -0,51$. В Карагинском районе и по всему северо-восточному побережью в нечетные годы модуль коэффициента корреляции выше, чем в четные ($-0,56 - -0,58$); в Олюторском районе, напротив — в четные годы он выше, чем в нечетные. Для всего периода наблюдений был построен график связи численности отнерестившихся производителей с величиной кратности воспроизводства (рис. 10), которая описывается степенной функцией с коэффициентом аппроксимации $R^2 = 0,4074$ (рис. 11). Подобная зависимость для кеты Карагинского района также описывается степенной функцией ($R^2 = 0,4278$, $P = 0,001$), для кеты Олюторского района данная связь менее выражена ($R^2 = 0,2931$, $P = 0,05$).

По периодам высоких и низких коэффициентов кратности воспроизводства наибольшая корреляция между численностью отнерестившихся произ-



Рис. 9. Кратность воспроизводства кеты в Карагинском, Олюторском районах и на северо-востоке Камчатки в целом



Рис. 10. Кратность воспроизводства поколений кеты северо-восточного побережья Камчатки и численность отнерестившихся производителей



Рис. 11. Зависимость кратности воспроизводства поколений кеты северо-восточного побережья Камчатки от численности отнерестившихся производителей

водителей и кратностью воспроизводства была в 1995–2001 гг. Для кеты Карагинского района она составляет 0,88 ($R^2=0,7042$, $P = 0,05$), Олюторского — 0,54 ($R^2=0,4339$, $P = 0,05$), а для кеты всего северо-восточного побережья Камчатки — 0,87 ($R^2=0,6986$, $P = 0,05$).

Анализ связи коэффициента кратности воспроизводства и численности производителей на нерестилищах свидетельствует о том, что наибольшая эффективность воспроизводства кеты северо-востока Камчатки имеет место при численности производителей на нерестилищах от 0,136 до 0,5 млн рыб (рис. 11).

Динамика коэффициента ската молоди кеты в бассейне р. Хайлюля обнаруживает сходную тенденцию с динамикой кратности воспроизводства кеты северо-восточного побережья Камчатки (Заварина, 2008) (рис. 12).

Для всего периода наблюдений корреляция между коэффициентом ската и кратностью воспроизводства составила 0,53. Зависимость кратности воспроизводства от коэффициента ската описывается степенной функцией (рис. 13) ($R^2 = 0,23$). Начиная с 1993 г., прослеживается более синхронное изменение коэффициента ската и кратности воспроизводства, чем для всего периода, и связь становится теснее ($R^2 = 0,86$, $P = 0,001$) (рис. 13).

С 1993 г. наблюдается и синхронное с изменениями коэффициента ската изменение численности поколений кеты северо-восточного побережья. Коэффициент корреляции между коэффициентом ската и численностью поколений кеты составлял 0,76. По-видимому, начиная с 1993 г. и по настоящее время условия в океане были относительно стабильны и благоприятны. Именно этим можно объяснить столь высокую корреляцию между коэффициентом ската и численностью поколений в возврате в рассматриваемый период.

Коэффициент ската за исследуемый период зависит от общей биомассы органических веществ, вносимых отнерестовавшими и погибшими производителями кеты и горбуши, $r = 0,71$. Начиная с 1985 г., с увеличением численности горбуши поколений нечетных лет и внесением большего, чем в предыдущие годы, количества органических веществ в водоем, коэффициент корреляции между биомассой производителей горбуши, кеты и коэффициентом ската повысился до 0,78 ($P = 0,01$). В свете этого мы проанализировали влияние общей биомассы, вносимой производителями горбуши и кеты



Рис. 12. Изменение коэффициента ската (%) и кратности воспроизводства кеты северо-восточного побережья Камчатки

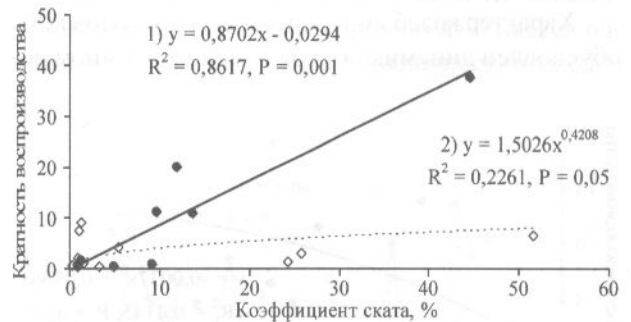


Рис. 13. Зависимость между коэффициентом ската и кратностью воспроизводства кеты северо-восточного побережья Камчатки в период 1979–2001 гг. и в период 1993–2001 гг.

Примечание: белые точки — период 1979–2001 гг., пунктирная линия, уравнение 2; черные точки — период 1993–2001 гг., сплошная линия, уравнение 1

на нерестилища данного района Камчатки, на кратность воспроизводства поколений кеты (рис. 14).

В анализе мы использовали данные за период 1988–2001 гг. Из рассмотрения были исключены данные за период 1991–1994 гг., когда имели место беспорядочные колебания численности кеты. Как видно из рисунка 14, связь кратности воспроизводства с биомассой органических веществ достаточно тесная.

Снижение эффективности воспроизводства кеты при максимальных значениях суммарной биомассы производителей на нерестилищах может быть связано с заполнением производителями горбуши всего нерестового фонда, сосредоточенного в основном в притоках, что отрицательно сказывается как на воспроизводстве самой горбуши, так и при растянутых при таких больших заходах сроках ее нереста на эффективности воспроизводства кеты, частично вытесняемой горбушей с нерестилищ (Шевляков, Заварина, 2004). Подобный эффект был отмечен и в более ранних исследованиях (Крохин, Крогиус, 1937). Кроме того, избыток органических веществ в воде обуславливает значительный расход кислорода на окислительные процессы, что может негативно сказываться на кислородном режиме в нерестовых буграх.

Таким образом, на величину кратности воспроизводства также оказывают влияние численность скатившейся молоди и общая биомасса органических веществ на нерестилищах после нереста горбуши и кеты. Наибольшую кратность воспроизводства дочерних поколений кеты можно ожидать от нереста производителей, когда их численность на нерестилищах северо-восточного побережья Камчатки составляет от 0,136 до 0,5 млн экз.

Динамика численности поколений

Характер колебаний нерестовых подходов кеты обусловлен динамикой урожайности и темпом со-

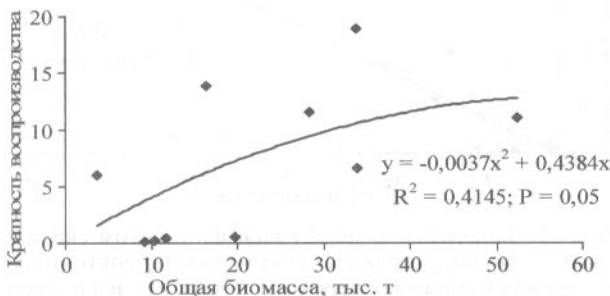


Рис. 14. Зависимость кратности воспроизводства кеты от общей биомассы производителей горбуши и кеты на нерестилищах Северо-Восточной Камчатки

зрелания поколений. Поколения как повышенной, так и пониженной численности формируются преимущественно с двухлетней периодичностью, которая нарушается лишь в отдельные годы (рис. 15).

Как видно из рисунка 15, до 1981 г. многочисленные поколения приходится на нечетные годы. Основная часть рыб в эти годы созрела в возрасте 3+. Наиболее многочисленным было поколение от нереста родителей в 1979 г., состоявшее из 5,93 млн рыб. Численность дочернего поколения от нереста родителей в 1981 г. понизилась в 3,4 раза, и в последующие 2 года при незначительном преобладании особей возраста 3+ наиболее многочисленным было поколение 1982 г. рождения.

В дальнейшем повышенной урожайностью отличались поколения от нереста родителей в нечетные годы — 1985, 1987 и 1989. При этом доминирующими стали особи возраста 4+ (рис. 15). Наряду со снижением урожайности поколений в течение 4 лет до довольно низкого уровня (не более 1 млн рыб), в 1991 г. произошла смена доминирующей в подходах возрастной группы. В поколении от нереста производителей в 1991 г. преобладали рыбы возраста 3+. В поколении 1993 г. рождения при низком уровне воспроизводства преобладала пятилетняя кета, и эта тенденция сохранялась в 1995 и 1997 гг. Численность потомства была довольно высокой — 5,28 и 2,68 млн рыб, соответственно от нереста в 1995 и 1997 гг. В поколении от нереста в 1999 г. численность потомства достигла максимальной величины в 6,86 млн экз. при доминировании особей в возрасте 3+, а численность дочернего поколения от нереста производителей в 2001 г. составила около 5,36 млн рыб. Как правило, за поколениями высокой численности по нечетным годам следуют поколения пониженной численности четных лет, а в следующие нечетные годы урожайность оказывается ниже, чем в предыдущие. Так, численность поколения 1987 г. рождения ниже, чем поколения 1985 г. рождения, чис-



Рис. 15. Численность отнерестившейся кеты, общая численность ее потомства, численность потомства в возрасте 3+ и 4+ на северо-восточном побережье Камчатки

ленность поколения 1991 г. рождения ниже, чем поколения 1989 г., а численность поколения 1997 г. рождения — ниже таковой 1995 г., и численность поколения от нереста производителей в 2001 г. ниже численности поколения 1999 г. рождения (рис. 15).

Таким образом, кете северо-восточного побережья Камчатки свойственна двухлетняя и четырехлетняя цикличность урожайности поколений.

Как было показано нами выше, на динамику численности кеты значительное влияние оказывает величина пропуска горбуши на нерестилища.

Воздействие горбуши может быть обусловлено влиянием ее смежных поколений и действием плотностно-зависимых факторов (Заварина, 2008). В пресноводный период это выражается в конкуренции за места размножения, перекопке нерестовых гнезд, изменении поведенческих реакций (Смирнов, 1975; Волобуев и др., 1988). Большое количество горбуши, заходящей в реки, осуществляет мелиорацию нерестилищ. В процессе подготовки гнезд для икры перекапывается грунт, освобождая от накопившегося ила выходы грунтовых вод и тем самым способствуя насыщению воды кислородом. Кроме того, молодь кеты, мигрируя с превосходящим количеством горбуши во время покатной миграции, оказывается менее уязвима для хищников в силу своей более малой численности. Так, по данным И.В. Тиллера (1999), в бассейне р. Хайлюля выедание горбуши в течение покатной миграции по реке достигало 53–61% генерации. Наиболее уязвимой оказывается молодь горбуши неурожайных поколений (Тиллер, 2007), однако и в этом случае ее численность выше, чем покатников кеты. В ранний морской период в формировании численности поколений лососей большое значение имеют гидрологический режим прибрежных вод, обеспеченность пищей, выедание хищниками, а также паразитарные заболевания. Основными потребителями молоди горбуши и кеты на Восточной Камчатке являются голец, корюшка, молодь кижуча, чавычи и нерки, а также некоторые птицы. В Карагинском заливе основными хищниками уничтожается 11,2–28,8% горбуши и 1,8–16,8% кеты (Карпенко, 2000). В годы нагула урожайных поколений кеты обостряется пищевая конкуренция между видами, и горбуша оказывает влияние на формирование численности и биологических показателей других лососей (Карпенко, 1998; 2000). В период дальнейшего нагула в море до созревания и нерестовой миграции влияние горбуши проявляется через пищевую конкуренцию. Так, по данным Л.Д. Андриевской (1975), рацион кеты в период преднерестовой миграции в тихоокеанских водах

Камчатки различался в четные и нечетные годы, что связано с количеством мигрирующей совместно с кетой горбуши. При низкой численности горбуши кета и горбуша питались схожими объектами питания, а при совместном преднерестовом нагуле высокочисленных поколений горбуши и кеты в рационе кеты значительное место занимали низкокалорийные организмы — медузы, гребневки и пр. Подобное наблюдалось и в Карагинском заливе (Шершнева, Коваль, 2004). Однако и в том и другом случае накормленность молоди кеты обычно ниже, чем у горбуши (Карпенко, 1998, 2000). При высокой численности других лососей происходит значительное расширение пищевого спектра кеты, а при неблагоприятных кормовых условиях в нем присутствует большое количество малокалорийных объектов, что отражается на ее темпе роста, скорости созревания и возрасте возврата на нерест (Карпенко, Volkov, Koval, 2007).

Начиная с 1957 г., численность камчатской горбуши как восточного, так и западного побережья была выше в нечетные годы. На восточном побережье Камчатки с 1984 по 1986 гг. нарушилась двухлетняя цикличность подходов горбуши и наметилась смена доминантной линии, которая, однако, так и не произошла. К 1987–1988 гг. динамика численности горбуши северо-востока Камчатки вернулась к обычному для этого вида чередованию высокоурожайных и низкоурожайных поколений. Более высокие подходы горбуши на восточном побережье Камчатки в современный период наблюдаются в нечетные годы. Динамика величины поколений кеты к этому времени также пришла в соответствие с периодическими колебаниями численности горбуши (Заварина, Шевляков, 2004; Заварина, 2007, 2008; Zavarina, Shevlyakov, 2006). Исключение составляет только 1993 г. (рис. 16).

Таким образом, можно заключить, что динамика численности у кеты и горбуши изменяется одинаково, а двухлетняя цикличность подходов

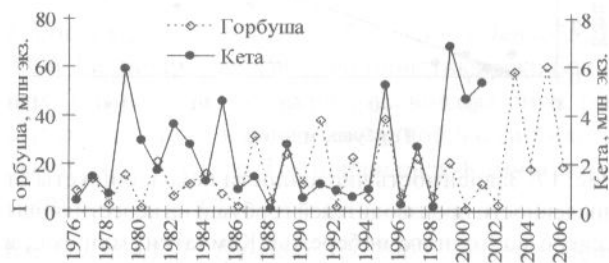


Рис. 16. Численность производителей горбуши на нерестилищах и численность поколений кеты тех же лет нереста

кеты определяется влиянием высокоурожайных и неурожайных подходов горбуши, многочисленной в нечетные годы на северо-востоке Камчатки (Заварина, Шевляков, 2004; Заварина, 2008; Zavarina, Shevlyakov, 2006).

С восстановлением цикличности повысилась теснота связи между численностью горбуши на нерестилищах и численностью поколений кеты этих же лет нереста. Так, если за весь период наблюдений коэффициент корреляции между ними был равен 0,34, то в период с 1988 по 1999 гг. он составил 0,89 (рис. 17).

Как было показано выше (рис. 14), кратность воспроизводства кеты тесно связана с биомассой отнерестившихся производителей горбуши и кеты, а значит и с численностью горбуши на нерестилищах.

Таким образом, можно говорить о влиянии горбуши на численность поколений кеты на пресноводном этапе жизни и впоследствии, в период нагула в море.

Аналогичная связь была отмечена нами и для западнокамчатских лососей (Шевляков, Заварина, 2004). Мы полагаем, что столь тесная связь обусловлена повышением продуктивности камчатских олиготрофных речных экосистем в результате внесения в трофические цепи органических соединений после разложения отнерестившейся и погибшей горбуши. Однако большое количество органических веществ само по себе не может определять величину поколений кеты, которая закладывается в период нереста последней, но косвенно, несомненно, оказывает влияние на динамику численности через пищевую обеспеченность молоди в пресноводный период жизни.

Учитывая мнение ряда исследователей (Ricker, 1937; Крохин, 1967; Nriagi, 1983) и результаты исследования на оз. Курильском, проведенные

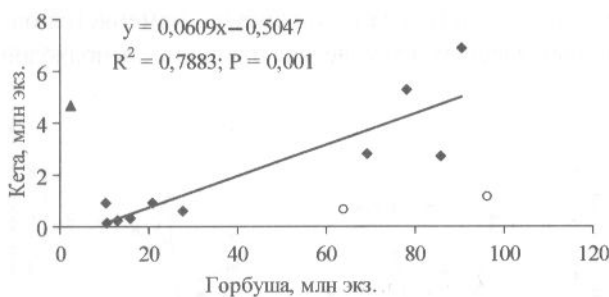


Рис. 17. Зависимость численности поколений кеты от численности производителей горбуши на нерестилищах северо-восточного побережья Камчатки, млн экз., в 1988–1999 гг.

Примечание: из анализа исключены 1991 и 1993 гг., в которые нарушена цикличность (круглые точки), и 2000 г. (треугольник) — год низкой численности горбуши

В.В. Сапожниковым в 2000 г. (Сапожников и др., 2002), Т.Л. Введенской и др. (2006) было выдвинуто предположение, что массовое разложение отнерестовавших и погибших лососей (сненки) происходит в осеннее время и частично зимой. Для реки в это время характерен меженный период — водотоки бассейна покрыты льдом, уровень воды минимальный и течение самое слабое. Биогены, поступившие от разложения сненки, видимо, концентрируются в грунте. С наступлением весны они вымываются во время прохождения половодья. Максимальное содержание общего фосфора в середине июня обусловлено именно поступлением его от разложения сненки предыдущего года нереста, так как в это время нерестовый ход у лососей только начинается и сненка отсутствует (Введенская и др., 2006). Используя данные по количеству поступившего фосфора, а также численности и биомассе бентосных беспозвоночных в дрефте р. Большая в 2004–2006 гг. (Введенская и др., 2006; Введенская, Травина, 2007), были построены графики зависимости численности и биомассы беспозвоночных от поступившего фосфора (рис. 18).

Биомасса и численность бентосных беспозвоночных увеличивается в 2005 г. (рис. 18) после поступления в бассейн реки большого количества фосфора от нереста лососей в 2004 г. в количестве около 6681 тыс. экз. В 2005 г. в бассейне р. Большая отнерестилось всего 190 тыс. лососей и, соответственно, поступление фосфора было на низком уровне, что и повлекло снижение численности и биомассы бентосных беспозвоночных в 2006 г. Это подтверждают и результаты обработки гид-

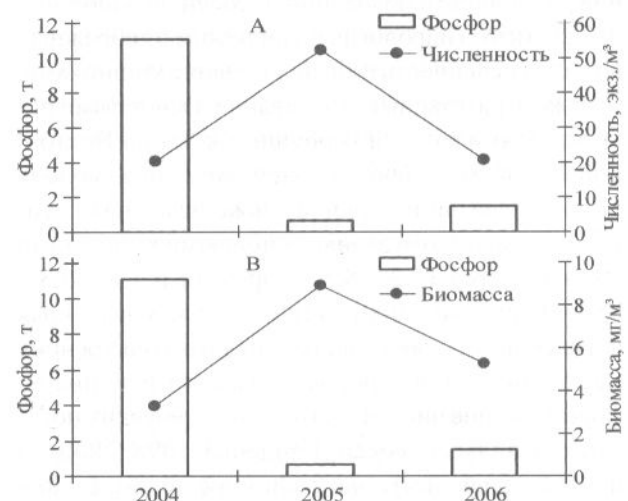


Рис. 18. Зависимость численности (А) и биомассы (В) бентосных беспозвоночных в дрефте р. Большая в 2004–2006 гг. от количества поступившего фосфора с телами отнерестовавших лососей в эти же годы

рохимических проб воды из данного водоема (Введенская, Травина, 2008). Так, содержание ТР (валовый фосфор) было гораздо выше в среднем в 2005 г. (42,6 мкг/л) по сравнению с 2006 г. (30,6 мкг/л). Причем максимальное количество ТР наблюдалось в июне — 90,7 мкг/л в 2005 г., что превосходило в 3 раза его содержание в июне 2006 г. (30,1 мкг/л). Таким образом, нерест большого количества лососей и, следовательно, внесение большего количества фосфора способствуют лучшему развитию бентосных организмов, что и повышает пищевую обеспеченность молоди лососей в пресноводный период жизни.

Использование органических веществ, поступающих в водоемы от отнерестовавших и погибших лососей, происходит по следующей схеме: отнерестовавшие и погибшие лососи, которые разлагаются и в дальнейшем используются и перерабатываются водными бактериями и грибами, следующее звено в данной цепи — это водные беспозвоночные, преимущественно бентосные, которых и потребляет молодь лососей. Естественные изменения продуктивности всей речной экосистемы в зависимости от величины подходов кеты и увеличение годовых приростов сиговых рыб после обильных подходов кеты отмечены и для бассейна р. Анадырь (Черешнев, 2003).

В настоящее время продукционный потенциал Берингова моря очень высок. Отмечено более чем трехкратное увеличение биомассы тихоокеанских лососей в его западной части по сравнению с периодом 1980–1990 гг. (Дулепова, 2001; Старовойтов, Глебов, Свиридов, 2004). Поэтому фактор плотности «работает», главным образом, на ранних периодах обитания молоди лососей в море (Шунтов, 2003). По-видимому, большее влияние оказывают климато-океанологические процессы, благоприятно сказывающиеся на выживаемости лососей в последние годы предыдущего и в начале текущего десятилетия (Шунтов и др., 2003; Beamish, 2003).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Запасы кеты на северо-восточном побережье Камчатки в течение 70-летнего периода значительно менялись. Стада кеты этого района воспроизводства испытывали воздействие климатических факторов, японского морского промысла и влияние японской кеты с рыболовных заводов островов Хоккайдо и Хонсю. Помимо этого, на численность подходов оказал влияние высокий уровень эксплуатации стад кеты отечественным промыслом. Поэтому в настоящее время при наблюдаемом рос-

те уловов заполнение нерестилищ не растет и остается на среднем уровне.

Связь в системе «родители–потомство» у кеты данного района Камчатки слабая и на уровне $r = 0,55$ наблюдается, начиная с 1987 г. При численности родителей от 136 до 500 тыс. рыб численность дочерних поколений в среднем выше, и составляет 2,764 млн рыб. Тогда как при численности родителей более 500 тыс. экз. численность потомства в среднем достигает только 1,88 млн особей.

Значения показателя кратности воспроизводства различаются по годам в 269 раз (0,14–37,67). На его величину оказывают влияние численность скатившейся молоди и общая биомасса органических веществ на нерестилищах после нереста горбуши и кеты. Наибольшую кратность воспроизводства дочерних поколений кеты можно ожидать от нереста производителей в количестве от 136 до 500 тыс. рыб.

Динамика величины поколений кеты находится в соответствии с периодическими колебаниями численности горбуши, нерестующей в год нереста родительского стада кеты, а также выживаемостью в морской период жизни.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреевская Л.Д. 1975. Питание тихоокеанских лососей в морской период жизни // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. ТИНРО, 28 с.
- Андреев Н.Н. 1969. Математический анализ кривых воспроизводства рыб. Биологические основы рыбного хозяйства и регулирование морского рыболовства // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 67. Вып. 1. С. 32–48.
- Бирман И.Б. 2004. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Нац. рыб. ресурсы, 171 с.
- Бугаев В.Ф., Дубынин В.А. 2002. Факторы, влияющие на биологические показатели и динамику численности нерки *Oncorhynchus nerka* рек Озерной и Камчатка // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 130. Ч. 2. С. 679–757.
- Введенская Т.Л., Уколова Т.К., Свириденко В.Д. 2006. Гидрохимическая характеристика реки Большая (Камчатка) // Исследования водных биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Сб. науч. тр. Петропавловск-Камчатский. Вып. 8. С. 158–165.
- Введенская Т.Л., Травина Т.Н. 2007. Значение бентосных беспозвоночных в формировании структуры дрефта в реках Западной Камчатки // Исследования водных биол. ресурсов Камчатки и северо-

- ро-западной части Тихого океана. Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 9. С. 40–49.
- Введенская Т.Л., Травина Т.Н. 2008. Условия обитания молоди лососей в реке Большая (Западная Камчатка) // 3-я Всерос. науч. конф. «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Пушино Московской обл., 28 января – 1 февраля 2008 г.). В печати.
- Волобуев В.В., Кузицин К.В. 1988. К экологии размножения ранней формы кеты в реках материкового побережья Охотского моря // Тез. докл. 4 Всес. конф. по раннему онтогенезу рыб (Мурманск.) Ч. 1. С. 43–45.
- Вронский Б.Б. 1994. Воспроизводство и эксплуатация запасов камчатских лососей // Матер. 5 Всерос. совещ. «Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб» (Санкт-Петербург). С. 32–34.
- Гриценко О.Ф., Кловач Н.В., Рассадников О.Ф. 2004. Можно ли ловить тихоокеанских лососей в море без ущерба для их воспроизводства и берегового промысла? // Рыб. хоз-во. № 3. С. 27–28.
- Дулупова Е.П. 2001. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей // Тр. Междунар. форума по проблемам науки, техники и образования. (Москва, 3–7 декабря 2005 г.). М.: АН о земле. Т. 3. С. 19–20.
- Егорова Т.В. 1967. Основные закономерности, определяющие динамику численности красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) бассейна р. Озерной // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 19 с.
- Заварина Л.О. 2004. Промысловое использование кеты северо-востока Камчатки // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 137. С. 393–397.
- Заварина Л.О. 2007. Кета (*Oncorhynchus keta*) северо-восточного побережья Камчатки (на примере р. Хайлюля) // Исследования водных биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 9. С. 96–121.
- Заварина Л.О. 2008. Биология и динамика численности кеты (*Oncorhynchus keta*) северо-восточного побережья Камчатки // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 25 с.
- Заварина Л.О., Шевляков Е.А. 2004. Возможный механизм формирования цикличности урожайных поколений кеты на северо-восточном побережье Камчатки // Матер. 5 науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 г.). С. 52–55.
- Засосов А.В. 1970. Теоретические основы рыболовства. М.: Пищ. пром-сть, 291 с.
- Зорбиди Ж.Х. 2003. Промысловое значение и динамика некоторых биологических показателей кижуча *Oncorhynchus kisutch* Walbaum (Salmonidae) Камчатки // Тез. докл. междунар. конф. «Рациональное природопользование и управление морскими биоресурсами: экосистемный подход» (Владивосток, 23–26 сентября). Владивосток. С. 125–127.
- Каев А.М., Чупахин В.М. 2002. Ранний морской период жизни горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов Сахалино-Курильского региона и сопредельных акваторий. Ю-Сах.: СахНИРО. Т. 4. С. 116–132.
- Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО, 166 с.
- Карпенко В.И. 2000. Роль раннего морского периода жизни в формировании урожайности поколений дальневосточных лососей // Исследования водных биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 5. С. 35–41.
- Кляшторин Л.Б. 2000. Тихоокеанские лососи: климат и динамика запасов // Рыб. хоз-во. № 4. С. 32–34.
- Костарев В.Л. 1970. Количественный учет покатной молоди охотской кеты // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 71. С. 145–158.
- Крохин Е.М. 1967. Влияние размеров пропуска производителей красной на фосфатный режим нерестовых озер // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 57. С. 31–54.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.И. 1937. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 9. С. 25–38.
- Леванидов В.Я. 1964. Закономерности динамики численности лососей в бассейне Амура и пути воспроизводства запасов // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. М.: Наука. С. 49–68.
- Николаева Е.Т. 1980. О динамике численности крупных стад кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) на Камчатке // Вопр. ихтиологии. Т. 20. Вып. 3. С. 452–463.
- Николаева Е.Т. 1988. Закономерности динамики численности кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна р. Камчатки // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 26 с.

- Риккер В.Е. 1971а. Сопоставление двух кривых воспроизводства // Рыб. хоз-во. № 3. С. 16–21.
- Риккер В.Е. 1971б. Сопоставление двух кривых воспроизводства // Рыб. хоз-во. № 4. С. 10–13.
- Сапожников В.В., Аржанова Н.В., Михайловский Ю.А., Уколова Т.К., Свириденко В.Д. 2002. Гидрохимические особенности озера Курильского // Водные ресурсы. Т. 29. № 4. С. 468–475.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: МГУ, 305 с.
- Старовойтов А.Н., Глебов И.И., Свиридов В.В. 2004. Современный статус нектонных сообществ эпипелагиали западной части Берингова моря // Вопр. рыболовства. № 1. С. 6–27.
- Тиллер И.В. 1999. Выедание гольцом *Salvelinus malma* молоди горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в реке Хайлюля (Камчатка) и его влияние на возврат производителей // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 64–68.
- Тиллер И.В. 2007. Проходная мальма (*Salvelinus malma*) Камчатки // Исследования водных биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 9. С. 79–95.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В. 2003. Влияние величины подходов кеты на рост жилых сиговых рыб р. Анадырь (Чукотка) // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тез. докл. междунар. и молодеж. конф. (Тольятти, 15–19 сентября 2003). Тольятти. С. 304.
- Чупахин В.М. 1975. Естественное воспроизводство южнокурильской горбуши // Лососевые Дальнего Востока. М.: ВНИРО. Т. 106. С. 67–77.
- Шевляков Е.А., Заварина Л.О. 2004 б. Об особенностях динамики численности и методиках прогнозирования запасов кеты Западной Камчатки // Исследования водных биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 7. С. 181–186.
- Шершнева В.И., Коваль М.В. 2004. Калорийность массовых видов зоопланктона и ихтиопланктона прикамчатских вод // Изв. ТИНРО-центра. Т. 139. С. 349–369.
- Шунтов В.П. 2003. Управление морскими биологическими ресурсами: иллюзии и реальности // Тез. докл. междунар. конф. «Рациональное природопользование и управление морскими биоресурсами: экосистемный подход» (Владивосток, 23–26 сентября 2003). Владивосток. С. 67–73.
- Шунтов В.П., Бочаров Л.Н., Дулепова Е.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Волвенко И.В., Мельников И.В., Надточий В.А. 2003. Результаты мониторинга и экосистемного изучения биологических ресурсов дальневосточных морей России (1998–2002 гг.) // Изв. ТИНРО-центра. Т. 132. С. 3–26.
- Beamish R.J. 2003. An assessment of the relative importance of human and natural impacts on the past and future fisheries off Canadas west coast // Тез. докл. междунар. конф. «Рациональное природопользование и управление морскими биоресурсами: экосистемный подход» (Владивосток, 23–26 сент., 2003). Владивосток. С. 8–10.
- Beverton R.I. and Holt S.I. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fisheries Investment Series 2. Vol. 19. U.K. Ministry of Agriculture and Fisheries, London.
- Clutter R.I. and L.E. Whitesel. 1956. Collection and interpretation of sockeye salmon scales // Int. Pacific Salmon Fish. Comm. 9, 159 p.
- Hiroi O. 1998. Historical Trends of Salmon Fisheries and Stock Conditions in Japan // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. № 1. P. 23–27.
- Kaeriyama M. 1998. Dynamics of Chum Salmon, *Oncorhynchus keta*, Populations Released from Hokkaido, Japan // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. № 1. P. 90–102.
- Karpenko V. I., Volkov A.F., Koval M.V. 2007. Diets of Pacific salmon in the Sea of Okhotsk, Bering sea, and northwest Pacific Ocean // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull. № 4. P. 105–116.
- Nriagi J.O. 1983. Rapid decomposition of fish bones in Lake Erie sediments // Hidrobiologia. Vol. 106. № 3. P. 217–222.
- Radchenko V.I. 1998. Historical Trends of Fisheries and Stock Condition of Pacific Salmon in Russia // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. № 1. P. 28–37.
- Ricker W.E. 1937. Physical and chemical characteristics of Cultus Lake, British Columbia // J. Biol. Boad. Can. V. 3. P. 363–402.
- Zavarina L.O., Shevlyakov E.A. 2006. About the influence of pink salmon on the dynamics of chum salmon abundance in the west and north-east coast of Kamchatka // PICES/GLOBES Symposium. Climate variability and ecosystem impacts on the North Pacific: a basin-scale synthesis. April 19–21, 2006. Honolulu, U.S.A. P. 35.